

SYNÖKOLOGISCHE BEGRENZUNGEN BEIM POPULATIONSWACHSTUM PERITRICHER CILIATEN

ERNST A. NUSCH

Abstract

Synecological interactions in population growth of peritrichous ciliates are described: Competition for food by other sessile ciliates and rotifers. Competition for space by filamentous bacteria and algae is mainly set to solitary vorticellids which are bound to form free swimming larvae to find new attachment places, whereas the colonial species can stay after binary fission within the colony.

Populations curves and microphotographs demonstrate that peritrichs are reduced in number due to predation by carnivorous ciliates and rotifers and parasitism by suctoria.

Die peritrichen Ciliaten, deren häufigste Gattung *Vorticella* allgemein als „Glockentierchen“ bekannt ist, spielen eine bedeutende Rolle bei der Besiedlung untergetauchter Gegenstände, wo sie Bestandsdichten von über 5000 Individuen/cm² erreichen können. Bei der Abwasserreinigung sind die Peritrichen ein wesentlicher Bestandteil des biologischen Rasens in Tropfkörpern oder der Schlammflocken in Belebungsanlagen. Zahlreiche Peritrichen werden als Indikatororganismen in Saprobien systemen benutzt. Ihr Indikationswert ist allerdings durch die Tatsache stark eingeschränkt, daß die ökologischen Bedingungen, unter denen diese Organismen vorkommen, bisher nur vage bekannt sind. Daher seien einige aus mehrjährigen Freiland- und Laborversuchen gewonnene Befunde hier mitgeteilt.

Die Peritrichen ernähren sich mit Hilfe des oralen Wimpernkranzes durch Herbeistrudeln von partikulärer organischer Substanz. Die meisten Peritrichen sind wie die polysaprobionte *Vorticella microstoma* Bakterienfresser, einige Arten wie z.B. *Vorticella convallaria*, *Vorticella picta*, *Campanella umbellaria* und *Epistylis galea* nehmen auch Algen auf, wie die grün gefärbten Nahrungsvakuolen beweisen. *Carchesium polypinum* entwickelt sich besonders gut, wenn das Wasser, zum Beispiel nach Starkregen, einen hohen Gehalt an organischen Trübstoffen (Detritus) aufweist. Die Tatsache, daß sich Vorticelliden auch in bakterienfreien Nährlösungen kultivieren lassen (FINLEY et al. 1959) zeigt, daß auch gelöste organische Substanz als Nahrung verwertet werden kann. Die Hauptnahrungsquelle scheint jedoch das Bakterienplankton zu sein, da die größten Bestandsdichten nicht in algenreichen eutrophen Gewässern, sondern in bakterienreichen mesosaprobien Gewässern festgestellt werden.

Das Vorkommen und die Bestandsdichte der Peritrichen wird in erster Linie durch das Nahrungsangebot bestimmt. In starkem Maße beeinflussen aber auch synökologische Beziehungen die Populationsdynamik.

Die Peritrichen müssen um Nahrung und Raum mit anderen sessilen Organismen mit ähnlichen ökologischen Ansprüchen konkurrieren. Als Nahrungskonkurrenten kommen algivore und bakterienfressende Ciliaten (*Stentor*) und Rotatorien (*Collotheca*) in Frage. Ob sich die mehrfach beobachtete Konkurrenzerscheinung vorwie-

gend auf Nahrungserwerb erstreckt oder ob auch der Raumfaktor begrenzend wirkt, kann im Falle der sessilen Strudler nicht eindeutig entschieden werden. Bei der Hemmung durch starkes Aufkommen von Fadenalgen, Bakterien (*Sphaerotilus*) und *Anthophysakolonien* ist aber wohl eindeutig Raumkonkurrenz im Spiel. Zu Beginn der Besiedlung einer leeren Substratfläche (z.B. eingehängter Objektträger) überwiegen die Peritrichen, werden dann aber nach etwa 2 bis 4 Wochen in eutrophen Gewässer von Fadenalgen, in saproben Gewässern je nach Jahreszeit von *Sphaerotilus* oder *Anthophysa* verdrängt. Bemerkenswerterweise erreichten einige auf dem Objektträger in ein anderes Gewässer verfrachtete Peritrichenkolonien am neuen Standort, wo sie nicht der Raumkonkurrenz durch *Anthophysa* und *Sphaerotilus* ausgesetzt waren, trotz geringerem Nahrungsangebot höhere Bestandsdichten als am ursprünglichen Biotop.

Durch die Raumkonkurrenz scheinen in erster Linie die solitären Vorticelliden betroffen zu sein. Dies ist leicht einsichtig, wenn man bedenkt, daß den neuankommenden Schwärmern im Gewirr von bereits vorhandenen Fadenalgen eine Ansiedlung erschwert oder gar unmöglich gemacht wird. Ein Festwachsen auf Algenfäden, wie es die gehäusebildenden *Cotburnien* und *Vaginicola*-Arten oft tun, wurde bei Vorticelliden nicht beobachtet. Die koloniebildenden Formen (*Epistylis*, *Carchesium*, *Zoothamnion*) können sich dagegen auch noch dichtem Algenbewuchs in

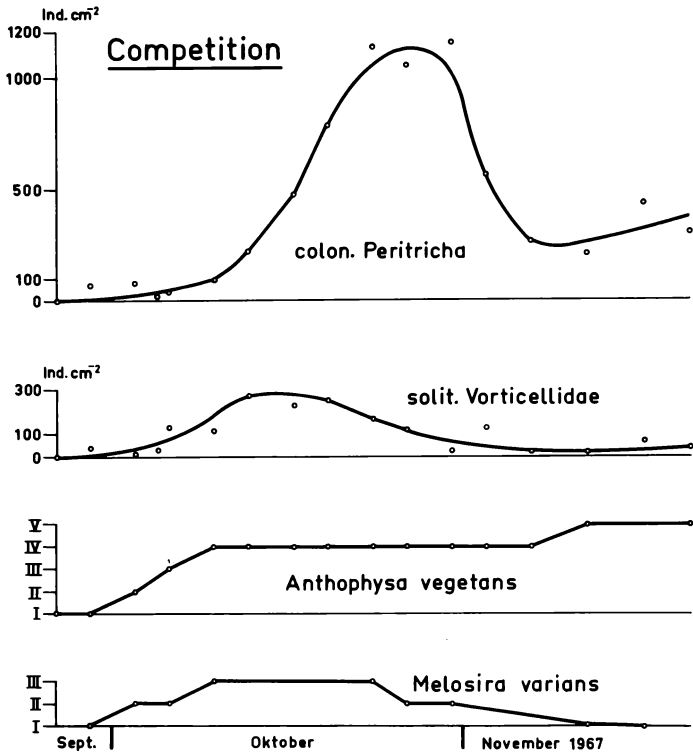


Abb. 1. Raumkonkurrenz.

einzelnen großen Kolonien behaupten, da hier die Zooide nach der Teilung nicht den Verband der Kolonie verlassen müssen, um als Schwärmer neue Ansiedlungsmöglichkeiten zu suchen. Bei den kolonialen Formen können die neugebildeten Zooide auf den bereits festgewachsenen Hauptstielen weiterwachsen und durch neue Verzweigungen die Kolonie vergrößern, ohne mehr Grundfläche zu beanspruchen.

Abbildung 1 zeigt, daß die solitären Vorticelliden in der ersten Besiedlungsphase gegenüber den koloniebildenden Formen noch gut mithalten, nach Aufkommen verstärkter *Anthophysa*- und *Melosira*bewuchses nach etwa 2 Wochen jedoch nicht mehr über 300 Individuen/cm² hinauskommen, während sich die Kolonien nach etwa 4 Wochen noch bis auf fast 1200 Individuen/cm² vergrößern können.

Als weitere synökologische Begrenzung der Peritrichenentwicklung ist das Räuber-Beuteverhältnis (Predation) durch carnivore Rotatorien, Ciliaten und Oligochaeten zu nennen. Es konnte häufig beobachtet werden, daß Rädertiere der Art *Proales petromyzon* EHRBG. (Abb. 4b) – zur Zeit heißt er wohl *Pleurotrocha* – besonders in den älteren Kolonien von *Carchesium* herumstöberten und die Zooide abfraßen. Als besonders wirkungsvolles Mittel der „vorausschauenden“ Brutpflege, kann die Tatsache gesehen werden, daß die Eier von *Proales* mit Hilfe einer Klebdrüse im Fuß an den Peritrichenstielen festgeklebt werden und so die nach einigen Tagen ausschlüpfenden Jungtiere in der *Carchesium*kolonie bereits einen „gedeckten Tisch“ vorfinden.

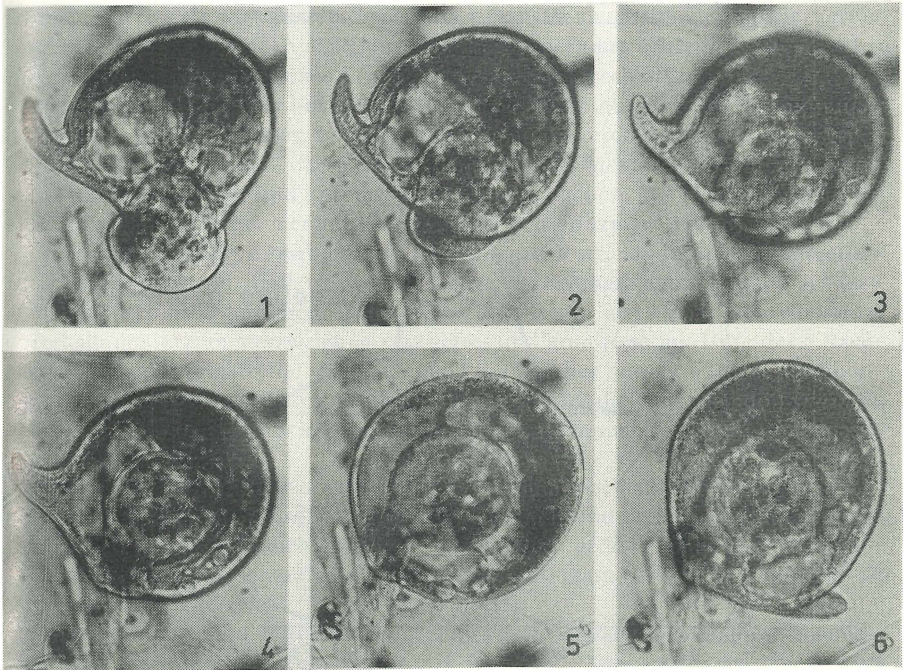


Abb. 2. *Trachelius ovum* frißt *Carchesium*-Zooide.

gend auf Nahrungserwerb erstreckt oder ob auch der Raumfaktor begrenzend wirkt, kann im Falle der sessilen Strudler nicht eindeutig entschieden werden. Bei der Hemmung durch starkes Aufkommen von Fadenalgen, Bakterien (*Sphaerotilus*) und *Anthophysakolonien* ist aber wohl eindeutig Raumkonkurrenz im Spiel. Zu Beginn der Besiedlung einer leeren Substratfläche (z.B. eingehängter Objektträger) überwiegen die Peritrichen, werden dann aber nach etwa 2 bis 4 Wochen in eutrophen Gewässer von Fadenalgen, in saproben Gewässern je nach Jahreszeit von *Sphaerotilus* oder *Anthophysa* verdrängt. Bemerkenswerterweise erreichten einige auf dem Objektträger in ein anderes Gewässer verfrachtete Peritrichenkolonien am neuen Standort, wo sie nicht der Raumkonkurrenz durch *Anthophysa* und *Sphaerotilus* ausgesetzt waren, trotz geringerem Nahrungsangebot höhere Bestandsdichten als am ursprünglichen Biotop.

Durch die Raumkonkurrenz scheinen in erster Linie die solitären Vorticelliden betroffen zu sein. Dies ist leicht einsichtig, wenn man bedenkt, daß den neuankommenden Schwärmern im Gewirr von bereits vorhandenen Fadenalgen eine Ansiedlung erschwert oder gar unmöglich gemacht wird. Ein Festwachsen auf Algenfäden, wie es die gehäusebildenden *Cotburnien* und *Vaginicola*-Arten oft tun, wurde bei Vorticelliden nicht beobachtet. Die koloniebildenden Formen (*Epistylis*, *Carchesium*, *Zoothamnion*) können sich dagegen auch noch dichtem Algenbewuchs in

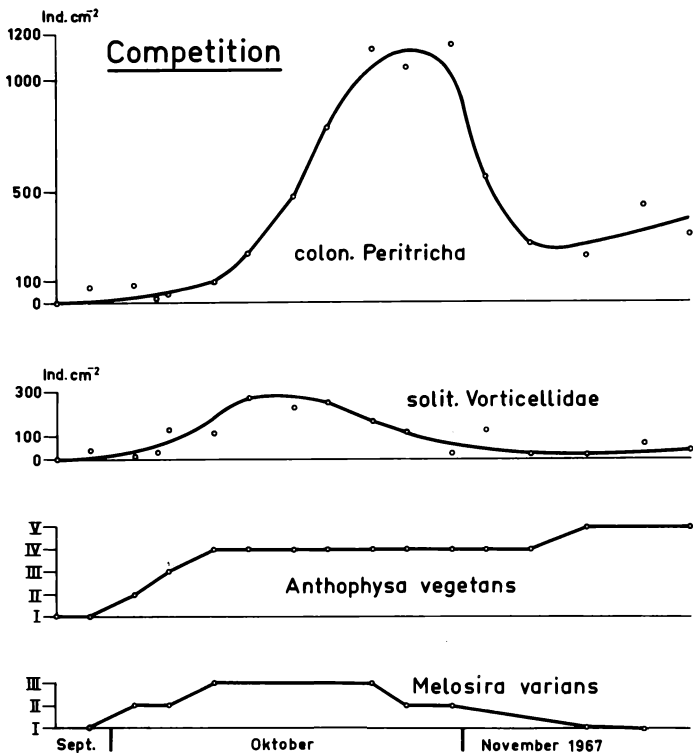


Abb. 1. Raumkonkurrenz.

einzelnen großen Kolonien behaupten, da hier die Zooide nach der Teilung nicht den Verband der Kolonie verlassen müssen, um als Schwärmer neue Ansiedlungsmöglichkeiten zu suchen. Bei den kolonialen Formen können die neugebildeten Zooide auf den bereits festgewachsenen Hauptstielen weiterwachsen und durch neue Verzweigungen die Kolonie vergrößern, ohne mehr Grundfläche zu beanspruchen.

Abbildung 1 zeigt, daß die solitären Vorticelliden in der ersten Besiedlungsphase gegenüber den koloniebildenden Formen noch gut mithalten, nach Aufkommen verstärkter *Anthophysa*- und *Melosira*-bewuchses nach etwa 2 Wochen jedoch nicht mehr über 300 Individuen/cm² hinauskommen, während sich die Kolonien nach etwa 4 Wochen noch bis auf fast 1200 Individuen/cm² vergrößern können.

Als weitere synökologische Begrenzung der Peritrichenentwicklung ist das Räuber-Beuteverhältnis (Predation) durch carnivore Rotatorien, Ciliaten und Oligochaeten zu nennen. Es konnte häufig beobachtet werden, daß Rädertiere der Art *Proales petromyzon* EHRBG. (Abb. 4b) – zur Zeit heißt er wohl *Pleurotrocha* – besonders in den älteren Kolonien von *Carchesium* herumstöberten und die Zooide abfraßen. Als besonders wirkungsvolles Mittel der „vorausschauenden“ Brutpflege, kann die Tatsache gesehen werden, daß die Eier von *Proales* mit Hilfe einer Klebdrüse im Fuß an den Peritrichenstielen festgeklebt werden und so die nach einigen Tagen ausschlüpfenden Jungtiere in der *Carchesium*-kolonie bereits einen „gedeckten Tisch“ vorfinden.

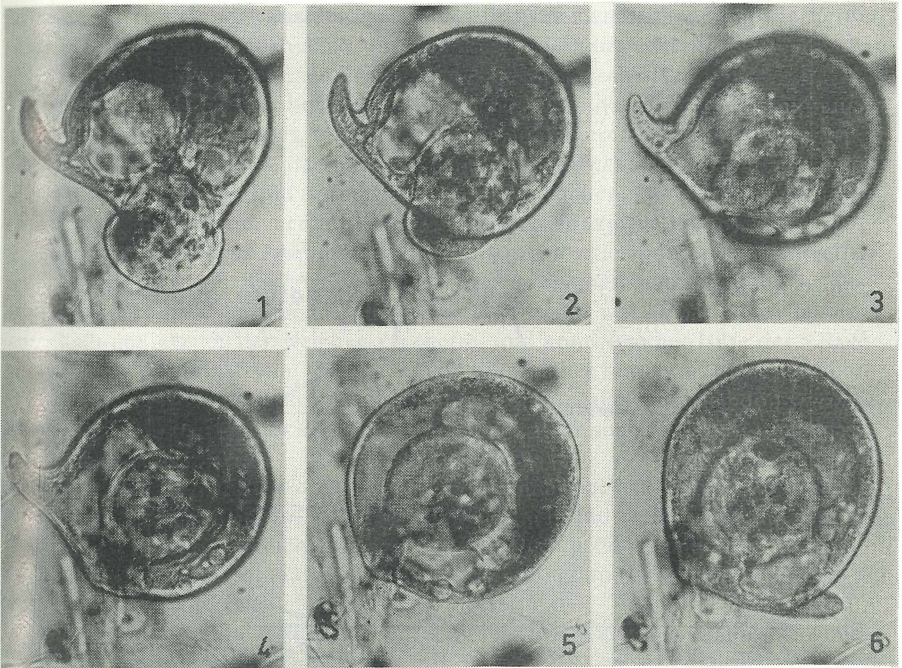
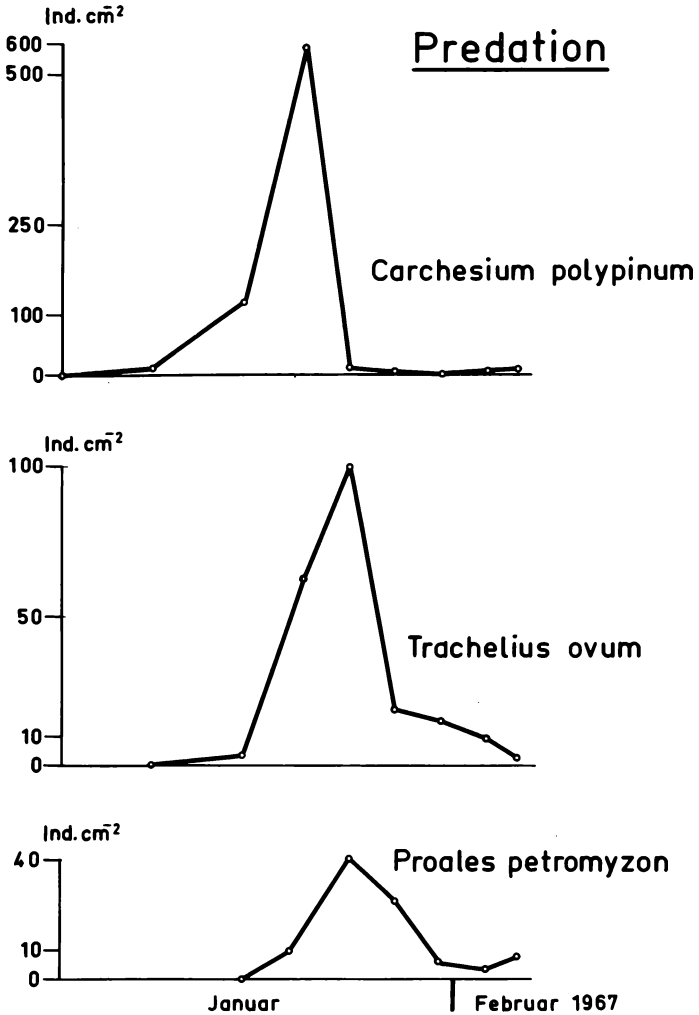


Abb. 2. *Trachelius ovum* frißt *Carchesium*-Zooide.

Auch der Freßvorgang von *Trachelius ovum*, einem räuberischen Ciliat (Holotricha, Pleurostomata) konnte mehrfach beobachtet und photographisch festgehalten werden. (Abbildung 2). Das Tier umschwimmt zunächst in engen Kreisen die Peritrichenzooide, stülpt dann seinen Schlund über das Zooid, versetzt sich dann in eine Drehbewegung um die Vertikalachse und dreht so die Peritrichenzooide vom Stiel ab. Auf diese Weise hat ein Exemplar von *Trachelius* hintereinander über 10 Carchesiumzooide gefressen, ehe er sich abkugelte und eine Verdauungs- bzw. Teilungszyste anlegte. *Amphileptus* und die häufig im Aufwuchs vorkommenden Oligochaeten der Gattung *Chaetogaster* konnten ebenfalls beim Fressen von Vorticelliden beobachtet werden.



Wie stark solche Peritrichenpopulationen durch Predation dezimiert werden, zeigt das Diagramm (Abbildung 3). Nach Aufkommen einer starken *Carchesium*-Population nehmen auch die räuberischen Arten *Trachelius* und *Proales*, die sich in die Beute teilen, stark zu. Dadurch wird ein weiteres Wachstum der *Carchesium*-Kolonien gestoppt und die Population bricht zusammen bis auf ganz geringe Restbestände. Nachdem die *Carchesien* abgefressen sind (etwa in der 4. Woche) gehen auch die Räuberpopulationen wieder zurück.

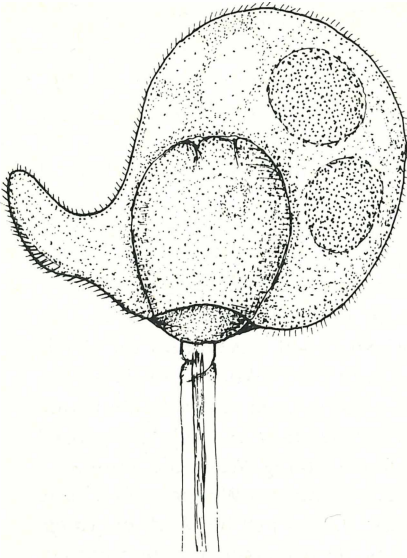
Eine weitere Möglichkeit synökologischer Begrenzung stellt der Parasitismus dar. Ich beobachtete, daß große *Vorticelliden*-Populationen häufig durch parasitierende Suktorien dezimiert wurden. Die erst 1952 von HAMMANN beschriebene *Podophrya epizoica* trat bei meinen Untersuchungen im Januar 67 und Januar 68 in einem eutrophen β -mesosaprobien Talsperrenvorbecken auf. Bis zu 60% der Zooide einer Kolonie von *Carchesium polypinum* und dichte Pseudokolonien („Nester“) von *Vorticella campanula* waren befallen. Bis zu 6 Individuen saßen am Peristomrand eines Zooides, vereinzelt auch im Bereich des Stielansatzes (Abbildung 4c). Die Vermehrung erfolgt offensichtlich durch exogene Knospung. Wenn die Knosppe nahezu gleiche Größe erreicht hat, bildet sie einen peripheren Wimperngürtel und löst sich als Schwärmer ab. HAMMANN nimmt an, daß es sich bei *Podophrya epizoica* nicht um eine parasitäre Art handle, da dies die Anheftungsweise nicht zuließe. Im Gegensatz zu *Podophrya parasitica* FAURE – FREMIET 1947 ist das Suktor nicht mit Tentakeln mit dem Wirt verbunden, sondern mit Hilfe einer stielförmig ausgezogenen Ansatzstelle am inneren oder äußeren Peristomrand der *Vorticellide* angeheftet. Die Tentakeln sind etwa $\frac{1}{2}$ -körperlang. Da die *Vorticelliden*-Populationen kurze Zeit nach dem *Podophrya*-befall zusammenbrachen, liegt die Vermutung nahe, daß es sich doch nicht um Epibiose sondern um echten Parasitismus handelt, zumal auch die befallenen Einzelzooide auffallend schlaff und durchsichtig waren. Ein großer Teil der befallenen Peritrichen zeigte dunkle kuglige Einschlüsse im Inneren des Plasmaleibes. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß es sich hierbei um Suktorien handelt, die in der Art einer *Endosphaera* in das *Vorticelliden*-zooid hineingeschlüpft sind und sich hier enzystiert haben. MATTHES (1973) fand ein ähnliches Suktor in einer auf Krebsen lebenden *Epistylis*.

Während *Podophrya epizoica* auf verschiedenen *Vorticelliden*-arten anzutreffen ist, also nicht wirtsspezifisch ist, wurde *Tokophrya carchesii* ausschließlich auf *Carchesium polypinum* gefunden. Das kurzgestielte Suktor war an den Nebenstielen unterhalb der letzten Verzweigung angeheftet und konnte so mit Hilfe der 5 Saugtentakeln an der Stirnfläche, die „suchend“ hin und her bewegt werden, die überhängenden Zooide erreichen. (Abbildung 4d). Die Tentakelverbindung war so fest, daß sie auch bei heftigen Stielkontraktionen der *Carchesien* zwar gedehnt wurden aber nicht abriss.

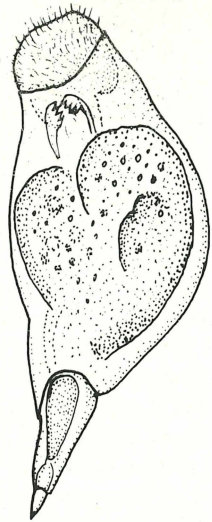
Fassen wir zusammen: Peritriche Ciliaten ernähren sich als sessile Strudler im wesentlichen von Bakterien, nanoplanktischen Algen und organischem Detritus. Sie sind im aquatischen Bereich ubiquitär verbreitet mit größter Arten- und Individuenzahl in mäßig verschmutzten stehenden und langsam fließenden Gewässern der α - β mesosaprobien Zone.

Ihre Bestandsdichte wird primär durch das Nahrungsangebot bestimmt. Durch abiotische Faktoren (z.B. Temperatur, pH, O₂, H₂S) sowie durch biotische Interaktionen kann die Bestandsdichte begrenzt werden.

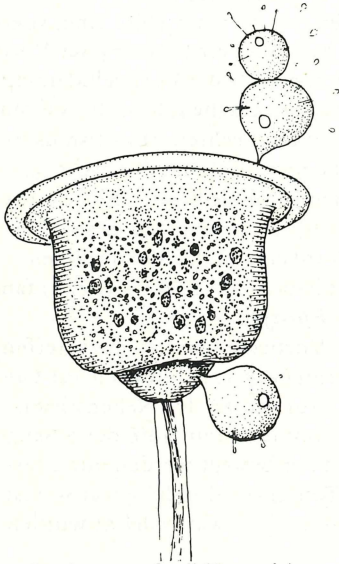
Synökologische Begrenzungen des Populationswachstums werden ausgeübt



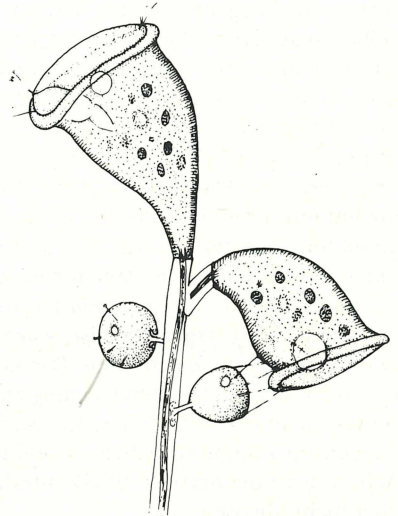
a. *Trachelius ovum* (Ciliata);



b. *Proales petromyzon* (Rotatoria);



d. *Tokophrya carchesii* (Suctorina).



c. *Podophrya epizoica* (Suctorina);

Abb. 4. Feinde der peritrichen Ciliaten;

durch: Nahrungskonkurrenz (durch andere sessile Strudler z.B. *Stentor*); Raumkonkurrenz, von der vor allem die solitären Formen betroffen sind, (durch Bakterienzotten und Algenfäden); Predation (durch räuberische Ciliaten, Rotatorien und Oligochaeten); Parasitismus (durch Suktorien z.B. *Podophrya*, *Tokophrya*, *Endosphaera*).

LITERATUR

- HAMMAN, H. (1952): Ökologische und biologische Untersuchungen an Süßwasser-Peritrichen. *Arch. Hydrobiol.* 47: 177–228.
- FINLEY, H.E., D. McLOUGHLIN & D.M. HARRISON, (1959): Non-axenic and axenic growth of *Vorticella microstoma*. *Journ. Protozool.* 6: 201–205.
- MATTHES, D. u. W. GUHL (1973): Sessile Ciliaten der Flußkrebse; *Protistologica* 9 (4): 459–470.
- NUSCH, E.A. (1970): Ökologische und systematische Untersuchungen der Peritricha (Protozoa, Ciliata) im Aufwuchs von Talsperren und Flußstauen mit verschiedenem Saprobitätsgrad. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 37: 243–386.

Anschrift des Verfassers:

Dr. ERNST A. NUSCH, Chemisches und Biologisches Laboratorium der Ruhrverbände, Essen.