

# Betrachtungen zur Kausalität und Finalität der tagesperiodischen Vertikalwanderungen des Crustaceenplanktons

Joop Ringelberg

Sowohl im Meer als auch in Binnengewässern zeigen viele Tierarten das bekannte Phänomen der tagesperiodischen Vertikalwanderung. Eine ausführliche Beschreibung erscheint mir an dieser Stelle nicht erforderlich, zumal neben zahlreichen Einzelbeschreibungen auch ausgezeichnete Übersichten vorliegen (RUSSEL 1927; CUSHING 1951; SEGAL 1970; BOUGIS 1976; FORWARD 1976). Ich beschränke mich daher auf einige Punkte, die im Zusammenhang mit meinen Betrachtungen von Bedeutung sind.

Obgleich das Wanderverhalten im Prinzip sehr einheitlich erscheint, ist es im Detail denkbar uneinheitlich. Das betrifft z. B. die Größe der Wanderamplitude, das Vorhandensein oder Fehlen des sogenannten mitternächtlichen Absinkens, das Aufwärtswandern in der sehr frühen Dämmerung usw. Ein besonders auffälliger Unterschied im Verhalten ein und derselben Art wird von CLARKE (1934) beschrieben: Aus Fangserien, die an zwei verschiedenen Stellen des Gulf of Maine durchgeführt worden sind, und zwar an aufeinanderfolgenden Tagen unter sehr ähnlichen Witterungsverhältnissen, ergab sich, daß der Copepod *Calanus finmarchicus* nur im zentralen Teil der Bucht eine Vertikalwanderung durchführte, wobei die Wanderamplitude etwa 100 m betrug. An der anderen Stelle (am Ende der Georges Bank) kam offensichtlich überhaupt keine Wanderung zustande, obgleich die Wassertiefe auch hier noch ca. 60 m erreicht. Dieser auffällige Verhaltensunterschied wird von CLARKE auf Unterschiede in der physiologischen Kondition der Tiere zurückgeführt.

Es ist immer noch weitgehend unbekannt, welche physiologischen Bedingungen das Wanderverhalten beeinflussen bzw. welche Faktoren für diese Bedingung von Bedeutung sind. Aufgrund unseres bisherigen Wissens müssen wir annehmen, daß es viele äußere und innere Faktoren gibt, biotische und abiotische, deren Einfluß sehr unterschiedlich ist. In Abb. 1 wird auf einige dieser Fakten Bezug genommen. Kausale und zweckbestimmende Aspekte sind berücksichtigt. Zu Letzteren gehört die Frage nach der ökologischen Bedeutung des Wanderverhaltens.

In der Biologie — speziell in der Ethologie und in der Ökologie — ist es stets legitim und für die Diskussionen auch immer fruchtbar gewesen, wenn diese beiden Aspekte Berücksichtigung gefunden haben, obgleich sie auch Anlaß zu Mißverständnissen gaben, wie z. B. im Falle der Theorie der „optimalen Lichtintensität“, die über Jahre hinweg unumstößlich schien. Ein Beispiel sei angeführt (KAMPA und BODEN 1954; BODEN und KAMPA 1967) mit der Beobachtung, daß die wandernden Tiere innerhalb eines mehr oder weniger engen Intensitätsbereiches blieben. Man nahm daher an, daß es die Verlagerung dieses Intensitätsbereiches sei, welcher die Vertikalwanderung auslöst, wobei die Verlagerung im Rhythmus der täglichen Helligkeitsänderungen verläuft (vgl. CUSHING 1951; SEGAL 1970). Ein derartiges Verhalten würde jedoch voraussetzen, daß die Tiere in der Lage sind, die absolute Lichtintensität zu messen. Dagegen sprechen jedoch alle Kenntnisse über die Eigenschaften von Lichtsinnesorganen. Bekannt ist jedoch, daß gerade lichtempfindliche Organe sich sehr schnell an wechselnde Intensitäten anpassen können. Das Mitwandern in einem bestimmten Intensitätsgradienten

bringt somit keinen Hinweis für die Ursache der Wanderung. Es ist jedoch denkbar, daß die beteiligten Mechanismen so ausgelegt sind, daß sie den Aufenthalt der Tiere sichern.

Wenn wir uns nun den Ursachen der Vertikalwanderung zuwenden, so gelangen wir zu zwei zentralen Aspekten, die durch den kinetischen Mechanismus und durch den Orientierungsmechanismus definiert sind (Abb. 1). Beide zusammen sichern die Wanderung, deren Ausmaß jedoch von weiteren verschiedenen abiotischen und biotischen Faktoren beeinflusst werden kann. Die von geeigneten Reizen ausgelöste Schwimmreaktion kann durch eine Hemmung oder Förderung der Motivation des Tieres beeinflusst werden, die ihrerseits z. B. einem circadianen inneren Aktivitätswechsel unterliegt (HARRIS und MASON 1956; RINGELBERG und SERVAAS 1971; ENRIGHT und HAMMER 1967). In ähnlicher Weise können biotische Außenfaktoren, wie der Mangel an Nahrung, zu einem Hungerstatus führen, welcher die Reaktion auf den auslösenden Reiz unterstützt. Was mit Hemmung gemeint ist, sei durch das Beispiel eines Temperatureffekts angedeutet: Die wandernden Tiere können auf ihrem Weg in die Temperatursprungschicht geraten, wo der relativ starke Temperaturgradient den Antrieb zu weiterem Wandern unterdrückt, obgleich der die Wanderung auslösende Reiz unvermindert anhält.

Die tägliche Vertikalwanderung kommt in so vielen Gewässern und bei so vielen verschiedenen Arten vor, daß man kaum davon ausgehen kann, hierin nur einen einzigen ökologischen Effekt zu sehen. In der Darstellung (Abb. 1) sind einige Beispiele angedeutet, wobei ein zweckbestimmender Aspekt hervorgehoben wird. Es ist denkbar, daß die tägliche Vertikalwanderung eine Reaktion auf den Freßdruck ist, der von den visuell sich orientierenden Räubern des Zooplanktons ausgeht. Diese Räuber sind bei hinreichenden Lichtverhältnissen aktiv, d. h. bei Tageslicht und in den oberen Wasserschichten. Wenn der Freßdruck auf nichtwandernde Tiere besonders groß und bei wandernden Tieren nur noch minimal ist, so muß eine entsprechende Auswahl zwischen den betreffenden Arten stattfinden. Im zweiten Teil meines Referates werde ich auf ein entsprechendes Beispiel zurückkommen.

## 1. Kausale Aspekte

Die tagesperiodische Vertikalwanderung ist — wie der Name sagt — orientiert. Neben einem kinetischen Mechanismus muß somit auch ein Orientierungsmechanismus wirksam sein. Für beide Mechanismen müssen adäquate Reize gefordert werden. Ich möchte zunächst auf den kinetischen Mechanismus eingehen. Schon zu Beginn dieses Jahrhunderts hat man den täglichen Wechsel der Lichtintensität als wesentlichen Faktor für die Auslösung der Vertikalwanderung betrachtet. Über längere Zeit hinweg fehlen jedoch präzise Angaben hierzu. Das ist aber unumgänglich, da Licht auf unterschiedliche Weise wirksam sein kann. Mit dem Begriff „tägliches Lichtwechsel!“ liegt jedenfalls keine hinreichende Definition vor. Der wesentliche Sachverhalt ergibt sich aus Abb. 2. Hier sind als Ergebnis der erfolgten Abwärtswanderung die Tagestiefen angegeben, die an zwei Tagen mit sehr unterschiedlicher Witterung erreicht worden sind. Nur

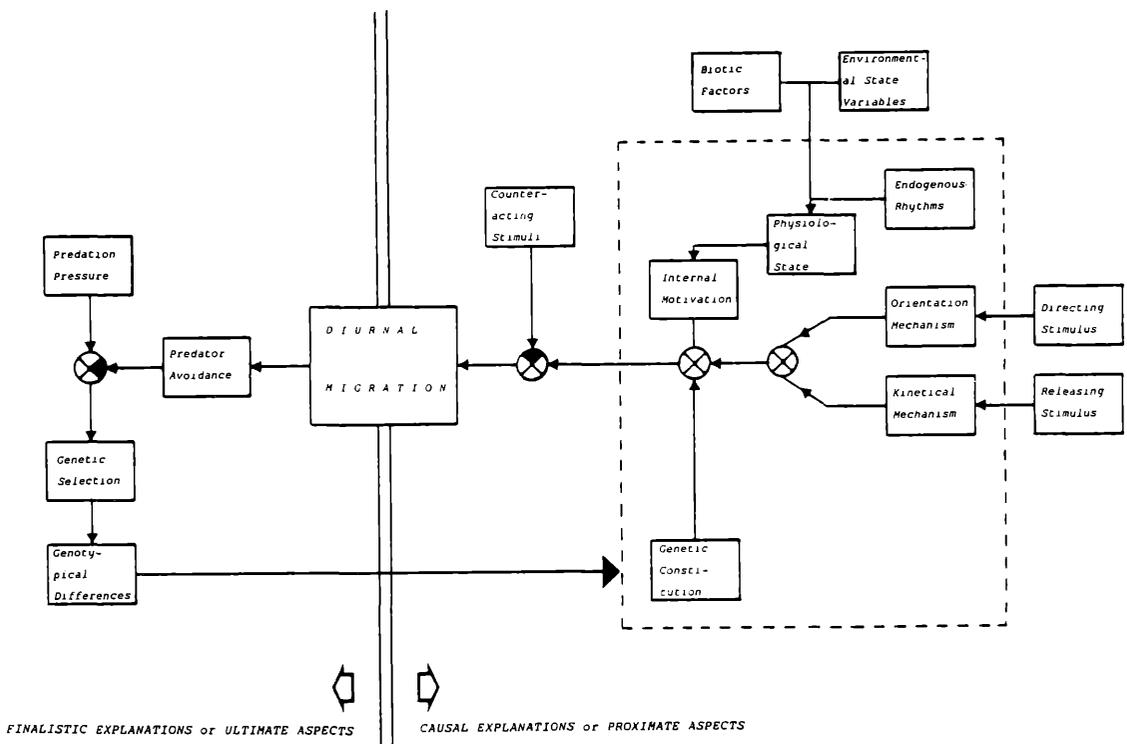


Abbildung 1

Bezugsdiagramm der verschiedenen Faktoren und Mechanismen, die an der tagesperiodischen Vertikalwanderung beteiligt sind.

an sonnigen Tagen sind auch artspezifische Unterschiede im Verhalten nachweisbar, nicht aber bei Nebel. Für beide Untersuchungstage sind drei Eigenschaften, die Strahlung betreffend, angegeben: 1) die absolute Intensität, 2) der Intensitätsunterschied/Zeiteinheit und 3) der relative Intensitätsunterschied/Zeiteinheit. Diese drei Eigenschaften sind an beiden Tagen jeweils verschieden und so gibt es keinen Grund, eine von ihnen für die gefundenen Unterschiede im Verhalten der Tiere verantwortlich zu machen.

Von allgemeinen sinnesphysiologischen Überlegungen ausgehend haben RINGELBERG (1964) und McNAUGH (1964) unabhängig voneinander die relative Änderung der Lichtintensität/Zeiteinheit als wesentliche Reizgröße herausgestellt. Diese Definition ist nun allgemein akzeptiert und gilt somit als Basis für weitere Analysen (HANEY et al. 1983). Die Beziehungen zwischen der relativen Änderung der Lichtintensität/Zeiteinheit und den Größen, durch die das Verhalten beschrieben werden kann, wie z. B. Reizschwelle, Schwimgeschwindigkeit und Schwimmdauer, sind bei *Daphnia magna* herausgearbeitet worden (RINGELBERG 1964). Die Ergebnisse dieser Experimente sollen anhand einiger weniger Beispiele behandelt werden.

Sowohl Cladoceren als auch Copepoden beantworten überschwellige Reize – Zu- oder Abnahme der Lichtintensität – mit einer einzigen phototaktischen Aufwärts- und Abwärtswanderung von jeweils begrenzter Dauer. Eine Folge derartiger plötzlicher Änderungen führt zu einer entsprechenden Serie derartiger Reaktionen. In der Natur ändert sich die Lichtintensität meist ununterbrochen. Bei *Daphnia* konnte gezeigt werden, daß die Schwimmtantworten aus getrennten Reaktionen bestehen, wenn man die Intensitätsänderungen nicht zu groß wählt. Mit zunehmender Geschwindigkeit der relativen Änderung der Lichtintensität werden die getrennten Reaktionen

schließlich zu einer kontinuierlichen Bewegungsreaktion verschmolzen.

Bei kontinuierlichen Änderungen der Lichtintensität ist das Konzept des Schwellenwertes etwas komplexer. In Abb. 3 wird die Beziehung zwischen Reizstärke und Reizdauer zur Auslösung einer Reaktion ersichtlich. Die sich aus dieser Beziehung ergebende Kennlinie ist charakteristisch und gut bekannt, denn sie trifft im Prinzip auch für andere Systeme zu, z. B. für Muskeln und für Nerven. Wesentlich ist, daß die jeweilige Reizstärke eine bestimmte Zeit wirksam sein muß, um eine Reaktion auszulösen. Würde sich diese Beziehung durch eine Hyperbel darstellen, so wäre der Schwellenwert eine Konstante, die sich aus dem Produkt von Reizstärke und Reizdauer ergibt.

Dieser Betrachtung liegt das bekannte Weber'sche Gesetz zugrunde. In der Literatur kann man aber viele Beispiele dafür finden, daß das Verhältnis der Reizgrößen nicht konstant ist, sondern von der Adaptation an irgendwelche beteiligte Faktoren abhängig ist. Das gilt auch für die Wirkungen, welche durch die Änderungen der Lichtintensität zustandekommen, z. B. die Schwimmreaktionen bei Cladoceren und Copepoden. Hinsichtlich der Bedeutung der Adaptationsintensität und des Schwellenwertes der Reaktion auf plötzliche Intensitätsabnahmen findet man eine auffallende Ähnlichkeit zwischen *Daphnia magna* und *Acartia tonsa* (Abb. 4). Beiderseits einer Adaptationsintensität für welche der Schwellenwert eine minimale Größe erreicht, wächst der Schwellenwert rasch an. Aus Beobachtungen und Lichtmessungen im Newport River Ästuar zogen STEARN und FORWARD (1984) den Schluß, daß *Acartia tonsa* mit der Aufwärtswanderung am Nachmittag immer dann beginnt, wenn gerade diese Intensität, bei welcher der minimale Schwellenwert erforderlich ist, im Bereich des Grundes erreicht wird, d. h. dort, wo sich diese Tiere während der Tagestiefe aufhalten. Unter Freilandbedingungen ist es aber schwierig, die Bedingungen hinrei-

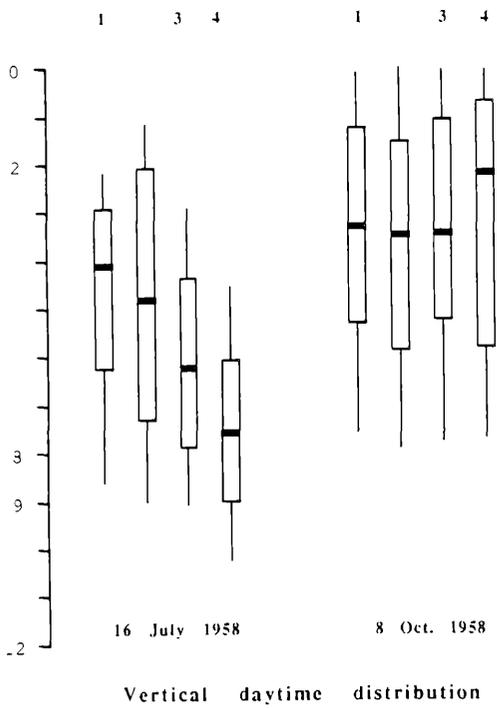


Abbildung 2

Vertikale Tiefenverteilung der Weibchen von *Eudiaptomus gracilis* (1), *Cyclops taticus* (2), *Daphnia longispina* (3) und *Bosmina longispina* (4) im Lunzer Untersee. Die Balken repräsentieren 50% der Population, die Linien 80%. Witterungsbedingungen: klarer Himmel (linke Serie), trüber, wolziger Tag (rechte Serie). Für beide Tage sind die absoluten Lichtintensitäten, die Veränderungen der absoluten Lichtintensitäten und die relativen Lichtintensitäten angegeben. (Zusammengesetzt aus Daten in SIEBECK 1960).

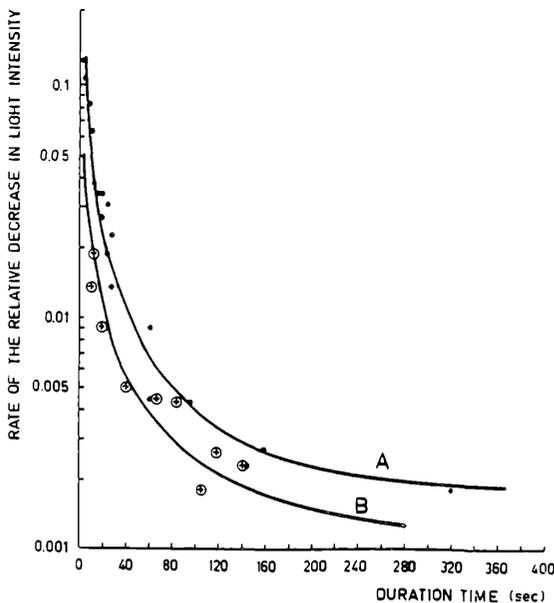
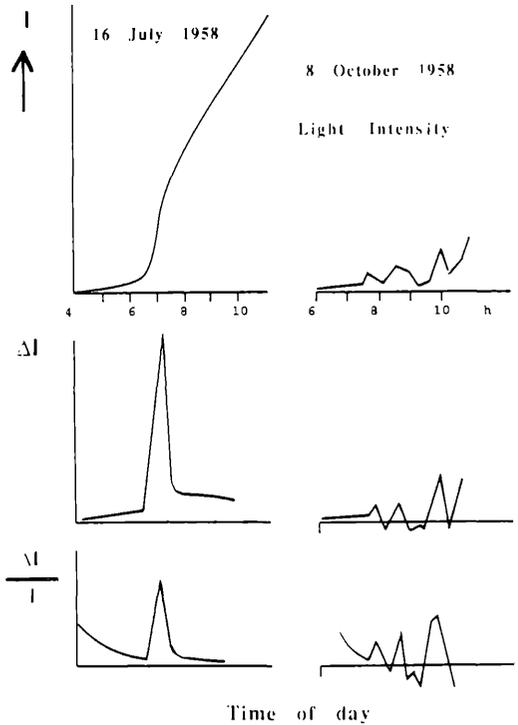


Abbildung 3

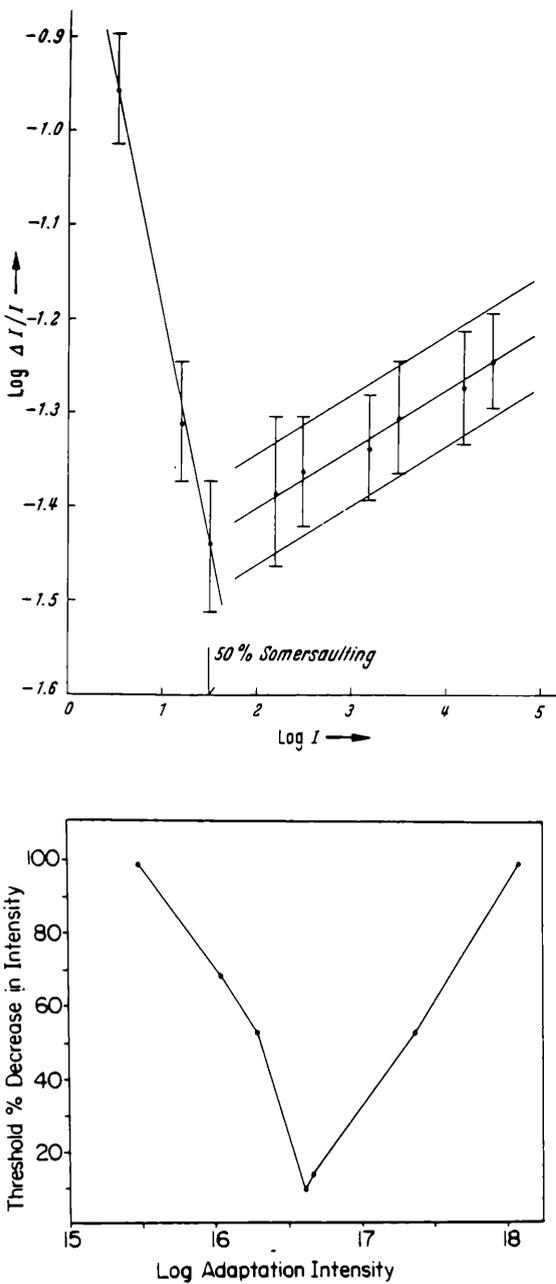
Reizwirksamkeitskurven für die positiv phototaktische Reaktion von *Daphnia magna* bei kontinuierlicher Abnahme der Lichtintensität (nach RINGELBERG 1964).

chend genau zu messen, unter welchen die Wanderung beginnt oder endet.



Aus fortwährenden Registrierungen der Bewegung einer stark lichtstreuenden Zone (hervorgehoben durch den Pulk wandernder Organismen) zog man den Schluß, daß etwa 15 — 45 Minuten nach Sonnenuntergang eine beschleunigte Aufwärtswanderung einsetzte (CLARKE und BACKUS 1956; BARY 1967). Im New Port Ästuar wandert *Acartia tonsa* ebenfalls zwischen 20 — 50 Minuten nach Sonnenuntergang. Um diese Zeit sind — wie sich aus Abb. 3 ergibt — die absoluten Änderungen der Lichtintensität bereits überschritten, die maximalen relativen Änderungen kommen aber nach Sonnenuntergang bzw. vor Sonnenaufgang vor. Das tägliche Muster der Lichtintensitätswechsel hängt von der geographischen Breite und von der Jahreszeit ab, wenn witterungsbedingte Unterschiede ausgeschlossen werden. In der nördlichen Hemisphäre werden die höchsten Werte im März und September, die niedrigsten im Juni gefunden. In Abb. 3 ist der Verlauf der Reizstärke, wie sie sich aus Abb. 3 ergibt, als strichlierte Linie eingetragen. Die relative Änderung der Lichtintensität müßte ad infinitum verlängert werden, um eine positive phototaktische Reaktion bei *Daphnia magna* auszulösen. Geht man von diesem Wert und unter Berücksichtigung der natürlichen Lichtänderungen aus, so kommt man zu dem Schluß, daß der Schwellenwert zwischen der zweiten Hälfte des Mai bis zur zweiten Hälfte des Juli nicht überschritten wird. Aus diesem Grunde ist innerhalb dieser Zeitspanne eine Vertikalwanderung nicht zu erwarten. Der Vergleich zwischen den experimentell im Labor bestimmten Schwellenwerten und den in der Natur gemessenen Lichtintensitätsänderungen bzw. der unter ihrem Einfluß zustandekommenden Ausdehnung der Wanderamplitude setzt aber weitere Beobachtungen voraus.

Es muß betont werden, daß die Beziehung zwischen Lichtreiz und Reaktion noch komplexer ist als es hier zum Ausdruck gekommen ist. So ist z. B. die Bedeutung der absoluten Lichtintensitätsänderungen für die Größe des Schwellenwertes bei kontinuierlichen Lichtintensitätsänderungen noch nicht untersucht worden. Die vorgetragenen Vorstellungen sind aber



**Abbildung 4**

**Schwellenwerte für spontane Lichtintensitätsabnahme als Funktion der Adaptationsintensität.** Obere Kurve *Daphnia magna* (nach RINGELBERG 1967). Untere Kurve *Acartia tonsa* (nach STEARNS 1984).

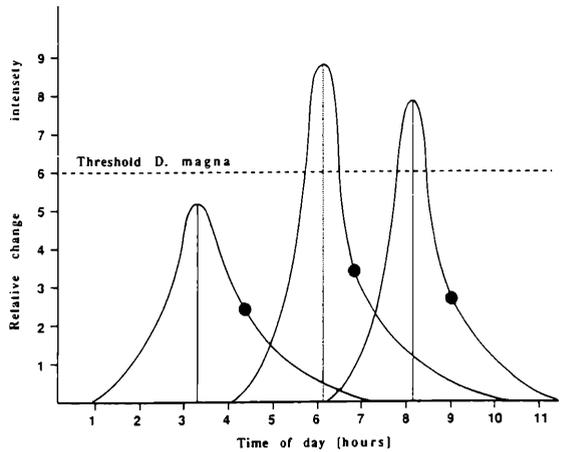
sicherlich eine gute Ausgangsposition für weitere Untersuchungen zu den hier anstehenden Fragen.

Da die Wanderung gerichtet erfolgt, muß es auch einen orientierenden Reiz geben. Bei *Daphnia magna* konnte gezeigt werden, daß die normale Körperposition und damit die Fähigkeit, gerichtet zu schwimmen, von der Existenz einer Hell-Dunkel-Grenze in der optischen Umgebung abhängig ist (RINGELBERG 1964). In einer homogenen Lichtverteilung, d. h. in Abwesenheit von Hell-Dunkelgrenzen machen die Daphnien Purzelbäume oder sie liegen am Boden.

Unter Wasser ist jeder Punkt die Spitze eines umgekehrten Lichtkegels, der durch den Grenzwinkel der Strahlenbrechung (48,6°) definiert ist. Es gibt somit Hell-Dunkelgrenzen bei etwa 49° Abweichung vom Zenit. Die Position dieses Kontakts ist tiefenunabhängig. Infolge der Streuung nimmt jedoch die Schärfe dieser Grenze mit zunehmender Tiefe ab. Ob nun

vom lichtempfindlichen Apparat Helligkeitskontraste wahrgenommen werden können oder nicht, hängt z. B. vom Öffnungswinkel des optischen Systems ab. Darüber hinaus müssen die neuronalen Voraussetzungen erfüllt sein, um eine Kontrastorientierung zu ermöglichen oder zu unterstützen, wie man das durch Untersuchungen an anderen Crustaceen gelernt hat z. B. bei *Limulus* (HARTLINE und RATLIFF 1972).

Aufgrund ihrer guten Sichtbarkeit in einer sonst ziemlich einheitlichen Umgebung und ihrer definierten Lage stellen diese Kontraste hervorragende optische Marken für die vertikale Orientierung im Freiwasserraum dar. Die Orientierung nach ihnen und ihre Bedeutung für die Lage der Körperachse wurden bei *Daphnia magna* analysiert. Der fundamentale Mechanismus sei zuerst erläutert. Dann soll gezeigt werden, daß auch bei Copepoden eine Kontrastorientierung möglich ist.

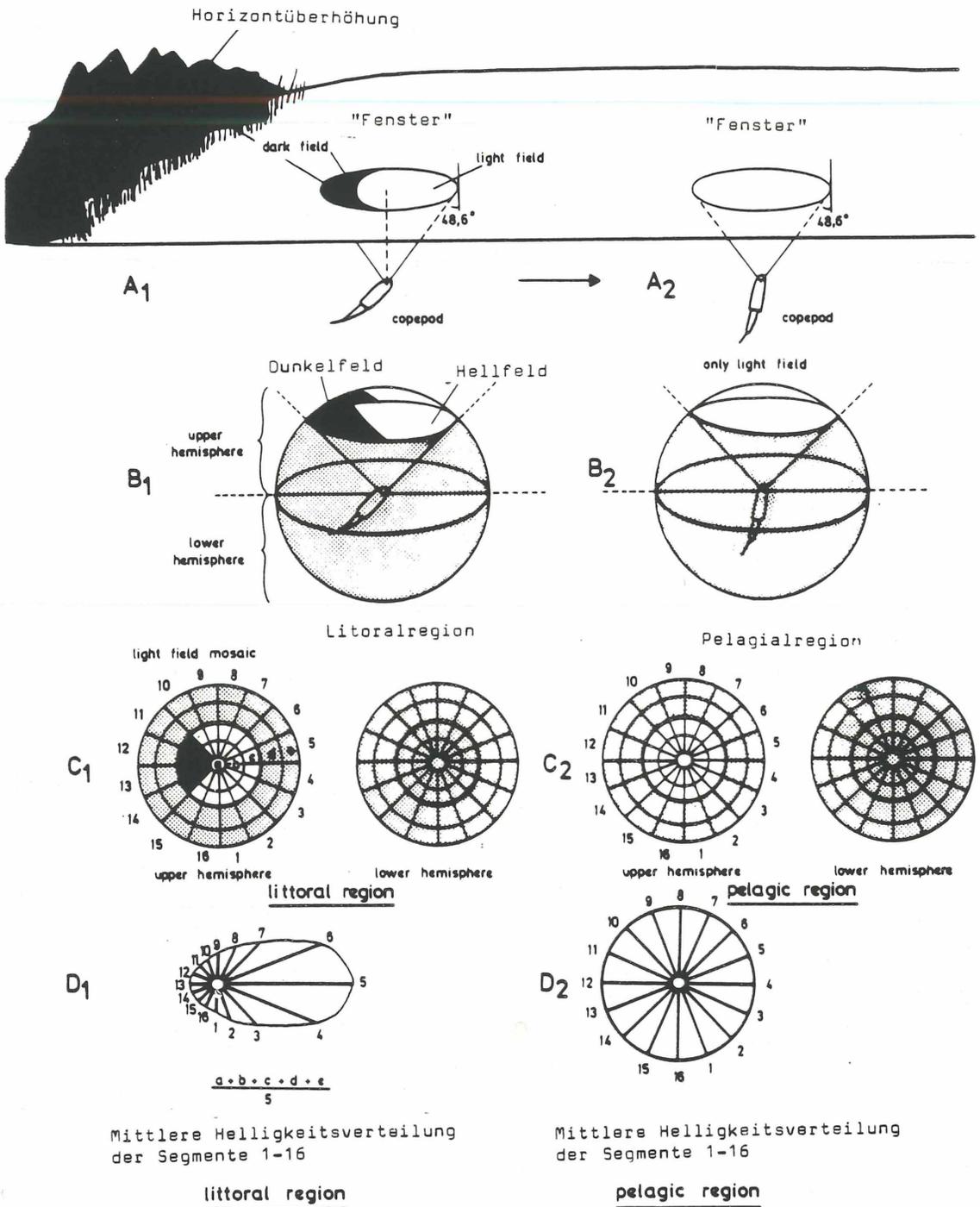


**Abbildung 5**

**Die relative Änderung der Lichtintensität/Sekunde als Funktion der Tageszeit und (von links nach rechts) am 21. Juni, 21. März/23. September und 21. Dezember.** Geograph. Breite 53° NB (Amsterdam). Die Zeit des Sonnenaufgangs ist durch die schwarzen Punkte angezeigt (aus unpubl. Berechnungen von S. DAAN).

Die Untersuchungen wurden durchgeführt, indem die Daphnien mit einer durch den Brutraum geführten Nadel fixiert worden sind. Das so befestigte Tier konnte in einer sagittalen Ebene ringsum gleichstark beleuchtet werden. Solange man ein homogenes Lichtfeld bietet, rotieren die Tiere anhaltend um die Nadel. Man kann dieses Verhalten mit den Purzelbäumen vergleichen, die man unter entsprechenden Bedingungen mit freibeweglichen Tieren beobachtet hat. Sobald aber das Licht teilweise abgeschirmt wird, kommen die Daphnien zur Ruhe, wobei die Körperlängsachse eine von zwei anscheinend prinzipiell möglichen Stellungen bevorzugt (Abb. 6). Durch Bewegungen der Hell-Dunkelgrenze konnte gezeigt werden, daß diese für das beobachtete Verhalten ausschlaggebend ist. (RINGELBERG 1964). Darüber hinaus konnte gezeigt werden, daß das Komplexauge ein spezielles Orientierungsfeld enthält, das aus drei Paaren von Ommatidien besteht, die dicht beieinander in der medianen Ebene des Auges liegen, während sich zwei weitere Ommatidien dazwischen und auf beiden Seiten der Medianen befinden (RINGELBERG 1975).

Auf die Freilandsituation übertragen bedeutet dieses Ergebnis, daß die Tiere — wenn sie nach oben schwimmen — in einem Winkel zwischen 0° — 20° zur vertikalen Achse orientiert sind. Bei schrägem Abwärtsschwimmen liegt die Körperlängsachse zwi-



**Abbildung 6**

- A 1: Skizze des Snellius-Kreises in der Litoralzone mit dem von der Horizontüberhöhung bewirkten Dunkelfeld.  
 A 2: Dasselbe für die uferferne Freiwasserzone.  
 B 1 und B 2: Helligkeitsmuster in der Mitte einer um den Copepoden gedachten Kugel.  
 C 1 und C 2: Obere und untere Halbkugel auf die Ebene projiziert.  
 D 1 und D 2: Licht-Vektor-Diagramme. Die Vektorlänge repräsentiert mittlere Intensitätswerte aus den oberen fünf Sektoren der Halbkugel (nach SIEBECK 1980).

schen  $130^\circ - 150^\circ$ . Tatsächlich beschreibt auch SCHRÖDER (1962) aufgrund von Freilandbeobachtungen, daß die Abwärtswanderung in Spiralen oder in schräger Richtung erfolgt.

Die Orientierung von Cladoceren und Copepoden ist von SIEBECK (1964, 1968, 1980) intensiv untersucht worden, und zwar im Zusammenhang mit dem Phänomen der sogenannten Uferflucht. In der Mor-

gendämmerung schwimmen pelagische Crustaceen, die in der Nacht in die Litoralregion gelangt sind, mehr oder weniger horizontal in Richtung zum offenen Wasser. Sowohl für die Cladoceren als auch für die Copepoden hat sich die Horizontüberhöhung als für die optische Orientierung wesentlich erwiesen. Das Helligkeitsmuster, das bei homogener Helligkeitsverteilung des Himmels im uferfernen Pelagial radiärsymmetrisch ist, zeigt in Ufernähe ein bilateral-symmetrisches Muster, dessen Symmetrieebene etwa senkrecht zum Ufer verläuft. Innerhalb dieser Symmetrieebene bevorzugen die Tiere eine horizontale Schwimmrichtung, die sie vom uferwärts gelegenen Dunkelfeld wegführt. Nach SIEBECK (1968) ist für das vom Ufer wegwandernde Tier die Helligkeit auf beiden Seiten gleich. Diese Orientierung bezeichnet man seit KÜHN (1919) Tropotaxis (vgl. auch FRAENKEL und GUNN 1961). Im Falle von *Daphnia* erklärt RINGELBERG (1969) die Neigung der Körperlängsachse in eine horizontale Richtung

mit Hilfe des erwähnten Mechanismus der Orientierung nach dem Kontrast. In Richtung des Ufers ist die Position des Kontrastes nicht mehr bei  $49^\circ$ , sondern mehr in die Nähe des Zenits gerückt. Für eine Daphnie, die vom Ufer wegwandert, ist dieser Kontrast somit dorsalwärts gelegen. Infolge der Orientierung zum Kontrast muß sich der Körper der Daphnie in eine mehr horizontalisierte Position begeben. Zusammengefaßt: Der optischen Orientierung während der Uferfluchtreaktion liegt eine Tropotaxis zugrunde, die das Tier vom Ufer wegführt und eine Kontrastorientierung, die den Körper in eine horizontalisierte Lage bringt. Weshalb die positive Tropotaxis vorherrscht und nicht die negative, ist bis heute eine offene Frage.

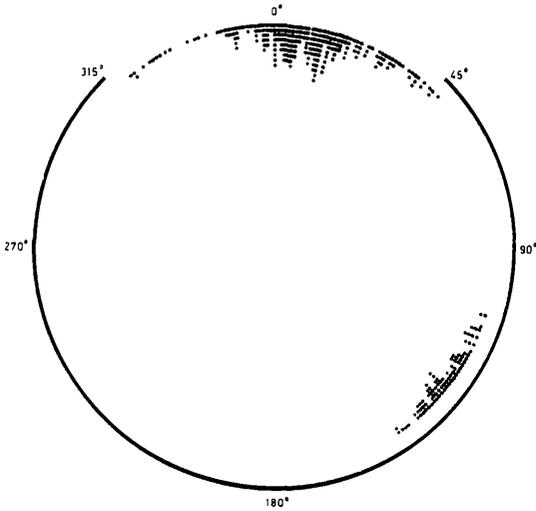


Abbildung 7

Die Körperposition von *Daphnia magna* nach Fixierung im Zentrum einer kreisrunden Leuchtstoffröhre, die bei  $270^\circ$  abgeschirmt ist (nach RINGELBERG 1964).

Aufgrund einer detaillierten Analyse der Helligkeitsverteilung unter einer weißen z. T. mit schwarzen Flächen bedeckten Plexiglasskuppel, deren helle Bereiche homogen ausgeleuchtet waren, begründet SIEBECK (1980), weshalb sich der Copecode *Mixodiaptomus laciniatus*, wo immer er in der unter der Plexiglasskuppel befindlichen Arena eingesetzt wird, an einer ganz bestimmten Stelle versammelt. Die wesentliche Eigenschaft des Helligkeitsmusters am Ort der Tieransammlung ist die Radiärsymmetrie, so wie man sie bei homogener Beleuchtung auch in hinreichender Entfernung vom Ufer antrifft. Die Körperachse ist an diesem Ort mehr oder weniger vertikal orientiert. *Mixodiaptomus* zeigt hier die typische „hop and sink“-Bewegung, die für Planktonorganismen typisch ist. An allen übrigen Orten der Arena ist das Helligkeitsmuster infolge der Anordnung der geschwärzten Bereiche mehr oder weniger bilateralsymmetrisch, d. h. ähnlich wie im Uferbereich. Indem sich die Tiere in der Symmetrieebene bewegen und sich dabei in eine horizontale Bahn begeben, erreichen sie von hier aus den Ort mit radiärsymmetrischer Helligkeitsverteilung (Abb. 8).

Das Modell, das SIEBECK (1980) zur Erklärung dieser Orientierung von *Mixodiaptomus laciniatus* heranzieht, ist nach meiner Meinung mit der Orientierung nach einem Kontrast identisch, wie sie für *Daphnia* angenommen wird. Der Copepodenocellus besteht aus drei getrennten Pigmentbecherzellen mit Sinneszellen. Er führt zitternde Bewegungen aus, die typisch sind für Augen, welche zur Wahrnehmung von Kontrasten geeignet sind. Um darzustellen, wie eine Kontrastorientierung bei Copepoden funktionieren könnte, wurde das Schema, das SIEBECK (1980)

dargestellt hat, für diese Annahme umgeformt, indem anstelle von vier nunmehr drei Orientierungspunkte vorgesehen sind.

Im Helligkeitsmuster des Pelagials würden demnach alle drei Pigmentbecher auf die Hell-Dunkel-Grenze fixiert sein (Abb. 9). Die Winkel zwischen den drei Bechern (siehe Abb. 9 unten) sind willkürlich festgelegt; sie sind ebenso wenig bekannt wie die Lage der Becher bezüglich der Körperlängsachse. Diese ist mehr oder weniger vertikal orientiert, die Himmelsrichtung spielt in diesem Fall keine Rolle. In Gegenwart einer Horizontsüberhöhung (Abb. 9 rechts) ist einer der beiden Becher bei gleicher Position des Tieres nicht mehr zum Kontrast orientiert, solange das Tier nicht in eine horizontale Lage gerät. Indem es aber eine entsprechende Position einnimmt, verlieren die beiden anderen Becher den Bezug zum Kontrast. Ob dies nun wirklich erfolgt, hängt vom Öffnungswinkel dieser Becher ab, der Amplitude des „Augenzitterns“ und der Lage der Becher im Körper. Aber wie auch immer, die beste Position für eine Orientierung in einer horizontalen Ebene würde diejenige in einer Symmetrieebene sein. Würde eine andere Richtung gewählt, so würden jedenfalls zwei Becher den Bezug zum Kontrast verlieren, es sei denn, daß eine seitliche Rollbewegung des Körpers möglich wäre. Das ist aber unwahrscheinlich. So könnte die Kontrast-Orientierung, wie sie für *Daphnia* angenommen wurde, auch bei *Mixodiaptomus* zu einer Orientierung in der Symmetrieebene führen. In der vertikalen Ebene führt sie zu einer Neigung der Körperlängsachse. Um das beobachtete Verhalten zu erklären, ist demnach die Annahme einer Tropotaxis nicht ungedingt erforderlich. Wenn bei *Daphnia* eine Kontrast-Orientierung ausreicht, um das Schwimmverhalten in Gegenwart der Horizontsüberhöhung zu erklären, so wäre Tropotaxis ebenfalls überflüssig und damit auch die Frage, weshalb die positive Tropotaxis gegenüber der negativen bevorzugt wird.

Sowohl zur Frage des kinetischen Mechanismus als auch zur Frage des Orientierungsmechanismus sind noch viele Aufgaben zu lösen. Die hier vorgetragenen Grundvorstellungen gelten aber wohl für Cladoceren und Copepoden, und sie sind in jedem Fall eine Ausgangsbasis für fortführende Analysen.

## 2. Finale Aspekte

In letzter Zeit hat sich die Aufmerksamkeit von den kausalen Betrachtungen immer mehr zu den zweckbestimmenden verlagert. Da es sich bei der Vertikalwanderung um ein sehr weit verbreitetes Verhalten handelt, liegt die Annahme nahe, daß sie den betreffenden Organismen erhebliche Vorteile verschafft. Bei Tieren, die sich schnell vermehren, wie es bei den pelagischen Crustaceen der Fall ist, müßte eine Selektion für oder gegen die Vertikalwanderung in relativ kurzer Zeit zum Tragen kommen. Besondere Aufmerksamkeit hat die Vorstellung gewonnen, daß durch die Vertikalwanderung der Fraßdruck durch die Räuber vermieden, zumindest aber wesentlich herabgesetzt wird. Ein Beispiel für diese Art von Überlegungen sei erläutert.

Im Bodensee existieren sowohl *Daphnia hyalina* als auch *Daphnia galeata*. Im Sommer wandert die zuerst genannte Art in auffälliger Weise, während *Daphnia galeata* in der oberen Wasserschicht bleibt (Abb. 10, STICH und LAMPERT 1981). Für viele Stunden am Tag ist demnach *Daphnia hyalina* niedrigen Futterkonzentrationen und niedrigen Temperaturen ausgesetzt. Infolgedessen ist ihre Reproduktionsrate viel geringer als die von *Daphnia galeata*, die sich im Oberflächenwasser aufhält. Dennoch ist die Populations-

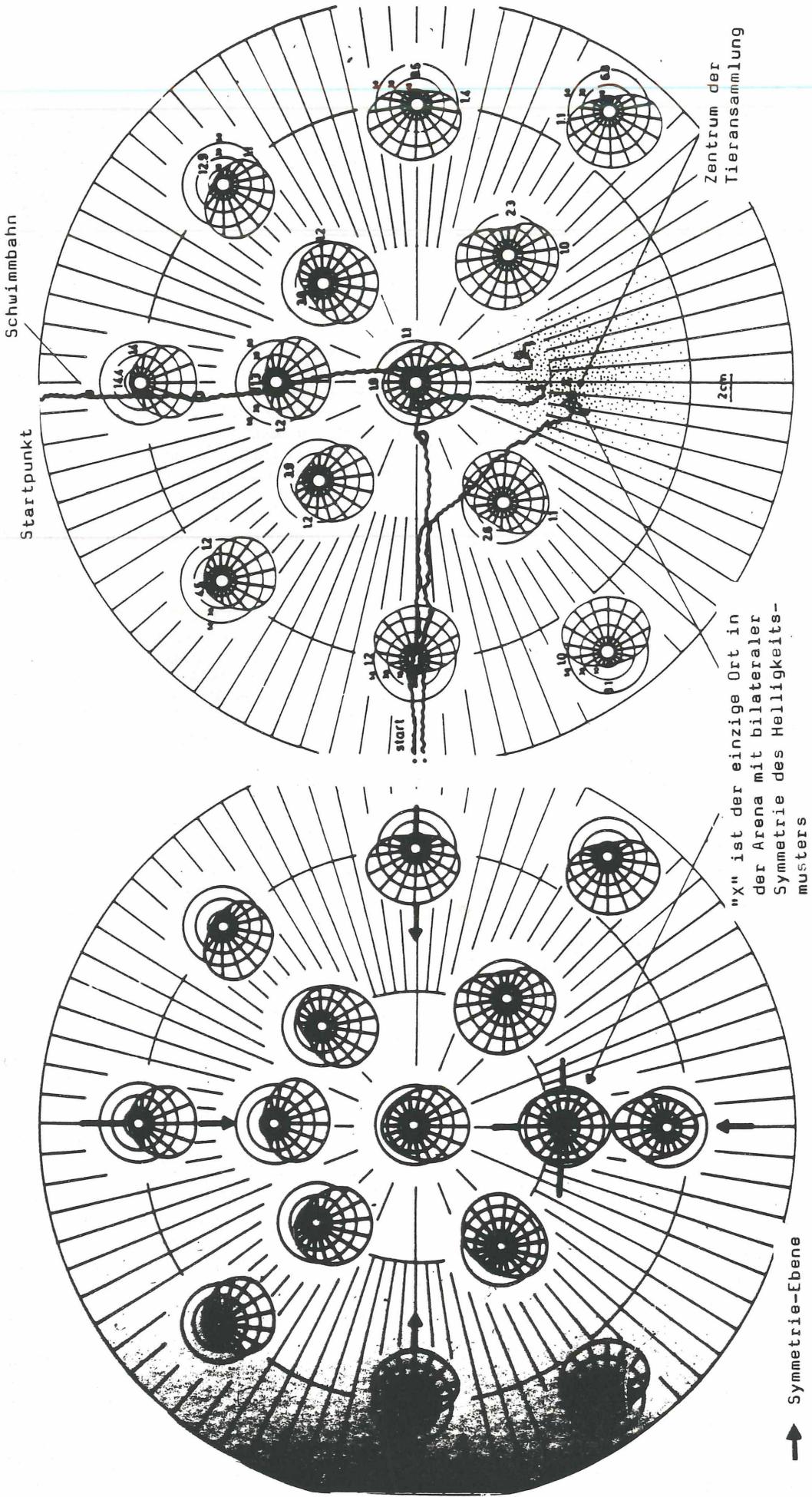


Abbildung 8

Die Orientierung von *Mixodiptomus laciniatus* (nach SIEBECK 1980).

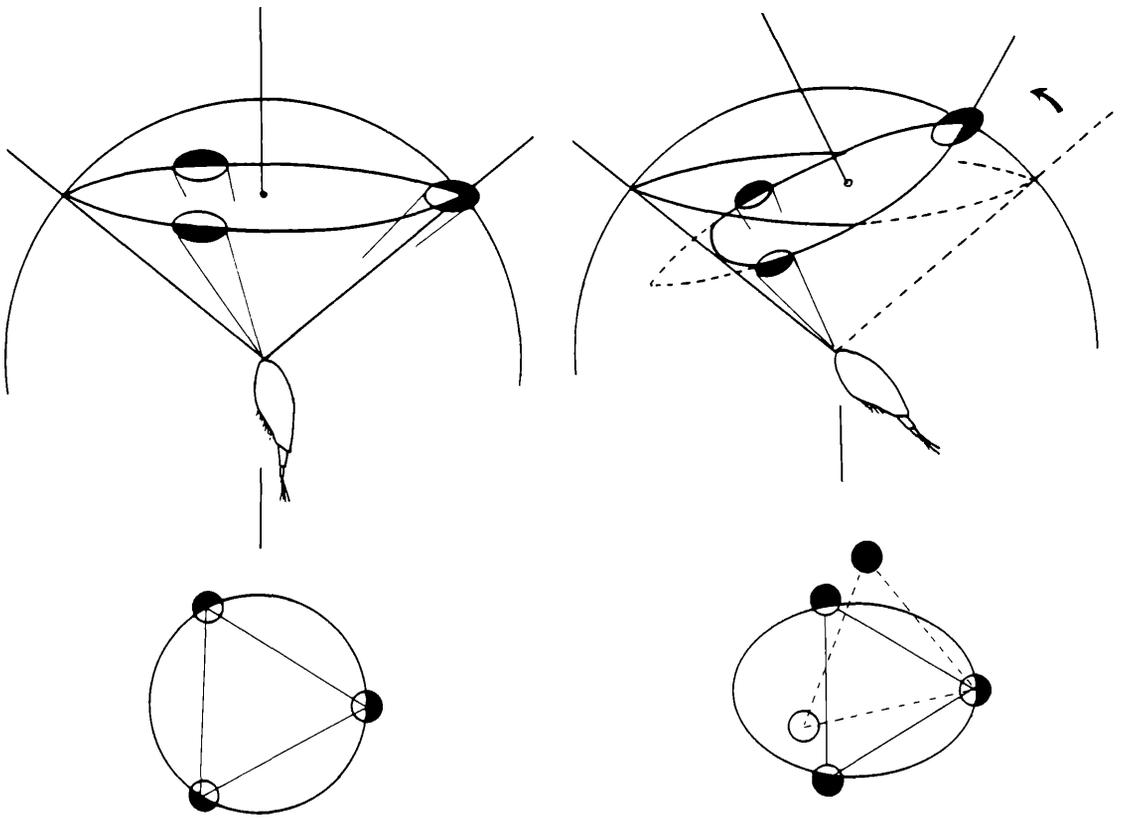


Abbildung 9

**Modell der Kontrastorientierung** bei einem calanoiden Copepoden in der pelagischen Region (links) und in der Litoralzone (rechts). Der Pfeil zeigt die Lage der Horizontüberhöhung an (auf der Grundlage der Vorstellungen von SIEBECK 1980 entwickelt).

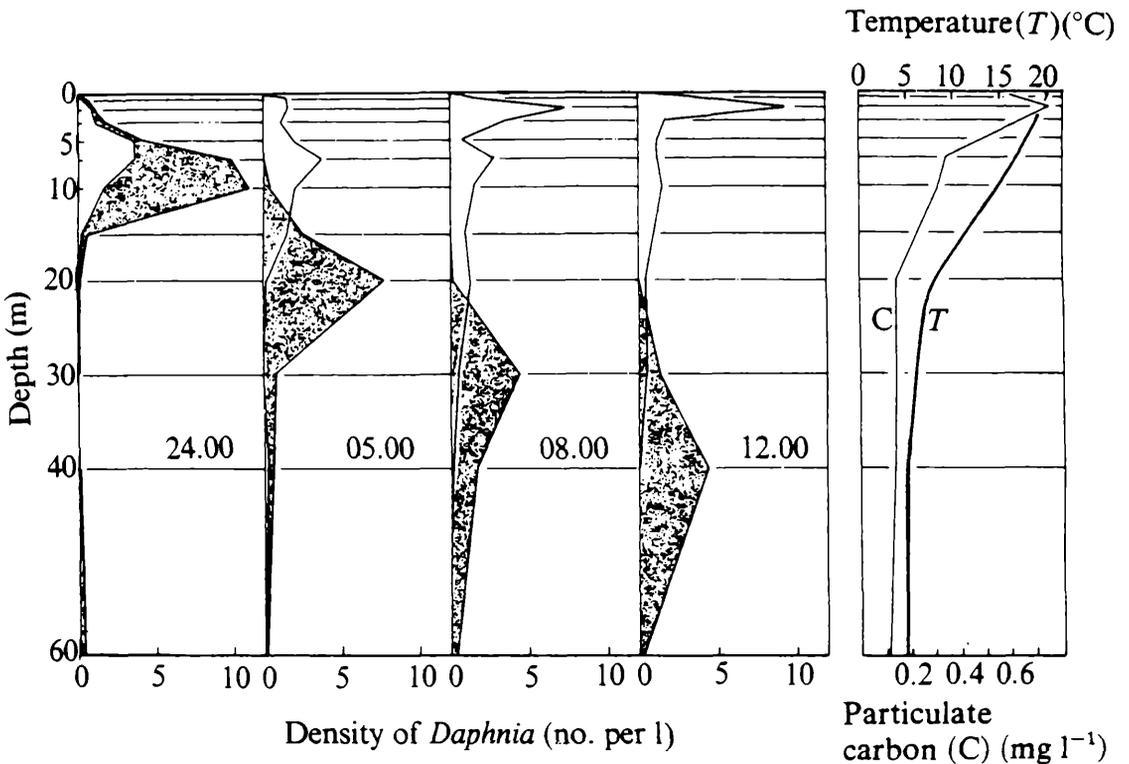


Abbildung 10

**Tagesperiodische Vertikalwanderung** von *Daphnia hyalina* (schattiertes Feld) und *Daphnia galeata* (freies Feld) im Bodensee. Es werden Tiefenverteilungen zu verschiedenen Tageszeiten gezeigt. Rechts: Temperatur- und Futterangebot in der Wassersäule (nach STICH und LAMPERT 1981).

größe der wandernden Art die meiste Zeit im Jahr größer. Man nimmt an, daß die hohen Freßverluste durch Räuber dafür verantwortlich sind, daß trotz der hohen Geburtenrate im nahrungsreichen Wasser keine große Population aufgebaut werden kann. Von Mai an nimmt die Aufenthaltstiefe am Tag bei *Daphnia hyalina* erheblich zu (Abb. 11). Das ist ebenfalls ein Indiz für den genannten Räubereffekt. Die größere Aufenthaltstiefe bedeutet aber nicht unbedingt, daß sich die Wanderamplitude im Sommer vergrößert hat. Der gleiche Effekt kann auch dadurch zustande kommen, daß ein größerer Anteil der Tiere an der Vertikalwanderung teilnimmt. STICH und LAMPERT (1981) nehmen an, daß es innerhalb derselben Art zwei verschiedene Formen gibt: eine wandernde und eine nichtwandernde. Als Ergebnis des Räuberdrucks — vor allem auf die nichtwandernde Art, würde sich die Zusammensetzung der Population im Sinne einer Zunahme der wandernden Form verändern.

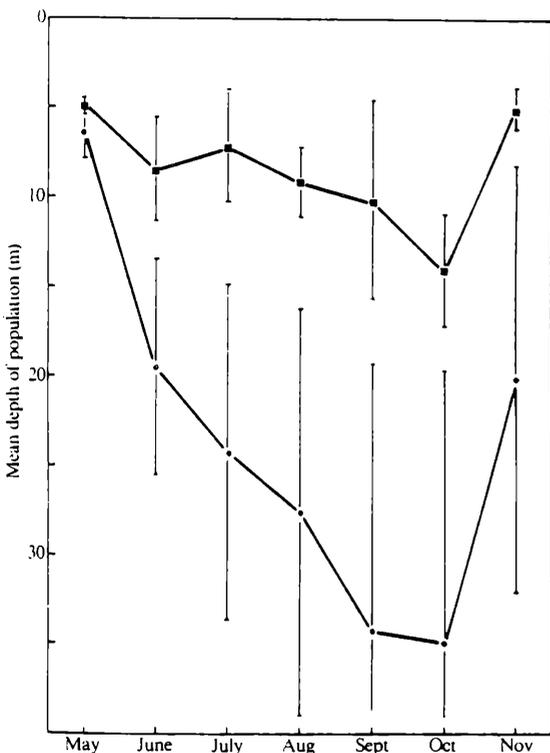


Abbildung 11

Saisonale Unterschiede in der vertikalen Wanderung von *Daphnia galeata* (obere Linie) und *Daphnia hyalina* (untere Linie) (nach STICH und LAMPERT 1981).

Um die Plausibilität des Futter- bzw. Temperatureffektes auf die Reproduktionsrate zu überprüfen, wurden Laborexperimente durchgeführt (STICH und LAMPERT 1984). Beide Arten wurden unter den günstigen epilimnischen Bedingungen gehalten, d. h. bei hoher Temperatur und hoher Futterdichte. Es zeigte sich, daß *Daphnia galeata* in diesem Fall die höhere individuelle Wachstumsrate aufwies und ebenso die höhere Anzahl von Geburten. Unter den simulierten Bedingungen einer Wanderung, wie Futtermangel bei niedriger Temperatur und bei Dunkelheit bzw. reichlichem Nahrungsangebot bei hoher Temperatur und bei Helligkeit erwies sich *Daphnia hyalina* im Populationswachstum als überlegen. Die Autoren schließen daraus, daß diese Ergebnisse die Hypothese, wonach der Fraßdruck die Wanderung bewirkt, indirekt unterstützen.

Die unterschiedliche Fruchtbarkeit als Ergebnis der Verfügbarkeit von Nahrung und als Folge der Umgebungstemperatur bedeutet aber auch, eine Nischentrennung zwischen den beiden Arten. Man kann sich daher auch vorstellen, daß die Wanderung auch bei Fehlen des Räuberdrucks gefördert wurde, und zwar über die Nischentrennung im Sommer (GELLER 1985). Bei hoher Futterkonzentration und hohen Temperaturen des Oberflächenwassers ist *Daphnia galeata* gegenüber der *Daphnia hyalina* im Vorteil; sie könnte daher die nichtwandernde Form der *Daphnia hyalina* durch Konkurrenz unterdrücken. Mit dem Auftreten der Wintertemperaturen und ungünstigen Nahrungsbedingungen ist die wandernde Form aufgrund des erforderlichen Energieaufwands im Nachteil. Sie könnte daher unter diesen Bedingungen durch die nichtwandernde Form verdrängt werden.

Zu diesen zweckbestimmenden Aspekten kommen aber auch interessante kausale Aspekte hinzu. Es fragt sich, inwieweit sich die genannten Arten und Formen voneinander in ihrem physiologischen Mechanismus unterscheiden, soweit er die Vertikalwanderung betrifft. Man könnte sich beispielsweise vorstellen, daß die Schwellenwerte für die relativen Änderungen der Lichtintensität bei der wandernden Form bzw. Art niedriger liegen als bei den nichtwandernden Tieren.

Es ist offensichtlich, daß zur Klärung ökologischer Phänomene sowohl Fragen der Kausalität als auch der Finalität diskutiert werden müssen. Obgleich dies nicht nur für die ökologische Forschung gilt, so ist doch sicher, daß es die Kombination dieser beiden Betrachtungen ist, durch welche ökologische Analysen so faszinierend sind.

#### Literatur

- BARY, B. Mck. (1967):  
Diel vertical migrations of underwater scattering, mostly in Saanich Inlet, British Columbia. — *Deep-Sea Research* 14: 35-50.
- BODEN, B. P. and KAMPA, E. M. (1967)  
The influence of natural light on the vertical migrations of an animal community in the sea: In: N. B. MARSHALL (ed.): *Aspects of Marine Zoology*. — Proc. Symp. Zool. Soc. Lond., Academic Press London, 19: 15-26.
- BOUGIS, P. (1976):  
Vertical distribution and diurnal migration of zooplankton: In: *Marine plankton ecology*. — North-Holland Publishing Company, Amsterdam, pp. 217-237.
- CLARKE, G. L. (1934):  
Further observations on the diurnal migration of copepods in the Gulf of Maine. — *Biological Bulletin* 67: 432-455.
- CLARKE, G. L. and BACKUS, R. H. (1956):  
Measurements of light penetration in relation to vertical migration and records of luminescence of deep-sea animals. — *Deep-Sea Research* 4: 1-14.
- CUSHING, D. H. (1951):  
The vertical migration of planktonic Crustacea. — *Biological Reviews* 26: 158-192.
- DAAN, N. and RINGELBERG, J. (1969):  
Further studies on the positive and negative phototactic reaction of *Daphnia magna* STRAUS. — *Neth. J. Zool.* 19: 525-540.
- ENRIGHT, J. T. and HAMNER, W. M. (1967):  
Vertical diurnal migration and endogenous rhythmicity. — *Science* 157: 937-941.
- FORWARD, R. B., Jr. (1976):  
Light and diurnal vertical migration: photobehavior and photophysiology of plankton. — *Photochem. Photobiol. Rev.* 157-209.
- FRAENKEL, G. S. and GUNN, D. L. (1961):  
The orientation of animals; Dover Publications Inc., New York, 376 pp.

- GELLER, W. (1985):  
Production, food utilization and losses of two coexisting, ecologically different *Daphnia* species. In: W. LAMPERT (ed.): Food limitation and the structure of zooplankton communities. — Arch. Hydrobiol., Beih. Ergebn. Limnol. 21: 69-79.
- HANEY, J. F., BEAULIEU, T. R., BERRY, R. P., MASON, D. P., MINER, C. R., McLEAN, E. S., PRICE, K. L., TROUT, M. A., VINTON, R. A. and WEISS, S. J. C. (1983):  
Light intensity and relative change as factors regulating stream drift. — Arch. Hydrobiol. 97: 73-88.
- HARRIS, J. E. & MASON, P. (1956):  
Vertical migration in eyeless *Daphnia*. - Proceedings of the Royal Society of London. Bl. 45: 280-290.
- HARTLINE, H. K. and RATLIFF, F. (1972):  
Inhibitory interaction in the retina of *Limulus*. In: FUORTES, M.G.F. (ed.): Physiology of photoreceptor organs; Handbook of sensory physiology, Springer Verlag, Berlin, Vol. III/2 pp. 381-447.
- KAMPA, E. M., and BODEN, B. P. (1954):  
Submarine illumination and the twilight movement of a sonic scattering layer. — Nature 174: 869-872.
- KÜHN, A. (1919):  
Die Orientierung der Tiere im Raum: Jena, 71 pp.
- McNAUGHT, D. C. and HASLER, A. D. (1964):  
Rate of movement of populations of *Daphnia* in relation to changes in light intensity. — J. Fish. Res., Bd. Canada, 21: 291-318.
- RINGELBERG, J. (1964):  
The positively phototactic reaction of *Daphnia magna* STRAUS: A contribution to the understanding of diurnal vertical migration. — Neth. J. Sea Res. 2: 319-406.
- (1969):  
Spatial orientation of planktonic crustaceans. 2. The swimming behaviour in a vertical plane. — Verh. Int. Ver. Limnol. 17: 841-847.
- RINGELBERG, J. and SERVAAS, H. (1971):  
A circadian rhythm in *Daphnia magna*. — Oecologia (Berl.) 6: 289-292.
- RINGELBERG, J., FLIK, B.J.G. and BUIS, R. C. (1975):  
Contrast orientation in *Daphnia magna* and its significance for vertical plane orientation in the pelagic biotope in general. — Neth. J. Zool. 25: 454-475.
- RUSSELL, F. S. (1927):  
The vertical distribution of plankton in the sea. — Biological Review 2: 213-262.
- SCHRÖDER, R. (1962):  
Vertikalverteilung des Zooplanktons und Thermokline. — Arch. Hydrobiol./Suppl. 25: 401-410.
- SEGAL, E. (1970):  
Light, animals, invertebrates. In: O. KINNE (ed.): Marine Ecology; Vol. I., Part I, Environmental factors. — Wiley-Interscience, London, p. 194-206.
- SIEBECK, O., (1960):  
Untersuchungen über die Vertikalwanderungen planktischer Crustaceen unter Berücksichtigung der Strahlungsverhältnisse. — Int. Revue Ges. Hydrobiol. 45: 381-454.
- (1964):  
Ist die Uferflucht planktischer Crustaceen eine Folge der Vertikalwanderung? — Archiv. Hydrobiol. 60: 419-427.
- (1968):  
Uferflucht und optische Orientierung pelagischer Crustaceen. — Arch. Hydrobiol. Suppl. 35: 1-118.
- (1980):  
Optical orientation of pelagic crustaceans and its consequence in the pelagic and littoral zones; In: KEERFOT, W. C. (ed.): Evolution and ecology of zooplankton communities. — Univ. Press of New England, Hannover, p. 28-38.
- STEARNS, D. E. (1983):  
Control of nocturnal vertical migration in the calanoid copepod *Acartia tonsa* DANA in the Newport River estuary, North Carolina. — Ph. D. Thesis, Dept. of Zool., Duke Univ. Durham, N. C. 360 pp.
- STEARNS, D. E. and FORWARD, R. B. (1984):  
Copepod photobehavior in a simulated natural light environment and its relation to nocturnal vertical migration. — Marine Biol. 82: 91-100.
- STICH, H. B. and LAMPERT, W. (1981):  
Predator evasion as an explanation of diurnal vertical migration by zooplankton. — Nature 293: 396-398.
- STICH, H. B. and LAMPERT, W. (1984):  
Growth and reproduction of migrating and non-migrating *Daphnia* species under simulated food and temperature conditions of diurnal vertical migration. — Oecologia (Berlin) 61: 192-196.

**Anschrift des Verfassers:**

Prof. Fr. Joop Ringelberg  
Department of Aquatic Ecology,  
University of Amsterdam  
Kruislaan 320  
1098 SM Amsterdam

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Laufener Spezialbeiträge und Laufener Seminarbeiträge \(LSB\)](#)

Jahr/Year: 1986

Band/Volume: [2\\_1986](#)

Autor(en)/Author(s): Ringelberg Joop

Artikel/Article: [Betrachtungen zur Kausalität und Finalität der tagesperiodischen Vertikalwanderungen des Crustaceenplanktons 36-45](#)