

# Populationsdynamische und synökologische Studien am Crustaceen-Plankton zweier Kleinseen\*)

ULRICH EINSLE

Anstalt für Bodenseeforschung der Stadt Konstanz

(MAX-AUERBACH-Institut)

## I. Einleitung

Die in einem Gewässer zu findenden Bestände an Plankton-Crustaceen sind nach ELSTER (1954) als Reste einer durch Zehrung (unbekannten Ausmaßes) verminderten Vermehrungsleistung der Tiere anzusehen, geben also in der Regel keine sicheren Hinweise auf die tatsächliche Produktion der Populationen. Dieses Prinzip wird zudem durch die endogenen Fortpflanzungsrhythmen der Crustaceen überlagert, insbesondere durch die Phasen der Entwicklungsstagnationen und Diapausen, so daß eine populationsdynamische Analyse derzeit noch außerordentlichen Schwierigkeiten begegnet.

In der vorliegenden Arbeit soll nun zumindest für die Copepoden versucht werden, an ähnlich zusammengesetzten Assoziationen zweier Seen einen Einblick in das Wechselspiel von Produktion (effektive Eiproduktion) und Verlusten zu gewinnen; die in ihrem Schichtungstyp verschiedenen Gewässer ermöglichten es außerdem, eine Reihe von Außenfaktoren auf ihre Bedeutung für die Biologie der Populationen zu überprüfen. Schließlich wurde auch die Frage zu beantworten versucht, inwieweit sich die festgestellten Verluste auf die Auswirkung der carnivoren Lebensweise der Cyclopiden selbst zurückführen lassen.

## II. Gewässer und Methoden

### 1. Mittlerer Buchensee

Eine erste Untersuchungsserie an den drei Buchenseen (bei Radolfzell/Bodensee) vom Juni 1964 bis zum Juli 1965 (EINSLE 1966a) hatte den weitgehend meromiktischen Charakter des mittleren Buchensees erwiesen, der allerdings im Spätherbst 1965 eine Teilzirkulation erfuhr; um die daraus zu erwartenden Folgen erfassen zu können, wurden die Arbeiten an diesem See im Dezember 1965 wieder aufgenommen.

Der mittlere Buchensee weist bei einer Oberfläche von etwa einem Hektar eine größte Tiefe von 12,5 m auf; durch die sehr steilen Uferwände — die Buchenseen sind ihrer Entstehung nach als Toteislöcher anzusehen — fehlt dem See eine Litoralzone, so daß eine mittlere Tiefe von 10 m angenommen werden kann. Der See wird durch die umliegenden bewaldeten Hügel weitgehend gegen westliche Winde abgeschirmt, als zusätzlicher Windschutz wirken die Weidenbüsche, die das Ufer umsäumen.

### 2. Mindelsee

Der von den Buchenseen zwei Kilometer entfernte Mindelsee unterliegt völlig andersartigen Bedingungen: Bei einer Breite von 500 m und einer Länge von 2 km ist der See den im Gebiet vorherrschenden Winden aus westlicher Richtung ausgesetzt; das relativ flache Mindelseebecken dürfte weitgehend auf die austiefende Wirkung eines Zweiggletschers

\*) Mit Hilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

des einst im Gebiet des heutigen Bodensee-Obersees liegenden Rheingletschers zurückzuführen sein, so daß der See mit 13,5 größter und 8,5 m mittlerer Tiefe relativ flacher ist als der Buchensee.

Von April bis September 1965 wurden am Mindelsee lediglich Temperaturen und Sauerstoffgehalt ermittelt; von September an dehnten sich die Arbeiten auch auf das Crustaceenplankton aus. Die Untersuchungen lieferten bis Dezember 1966 insgesamt 40 Profile.

Am mittleren Buchensee ließen sich auf ähnliche Weise 20 Profile (von Dezember 1965 bis Dezember 1966) erlangen; der große Buchensee wurde zwar im Frühjahr 1966 ebenfalls besucht, doch hatten die früheren Arbeiten ergeben, daß vor allem die Entwicklung des Planktons in diesen beiden Seen nahezu gleichartig verläuft.

Vom Schlauchboot, am Mindelsee zeitweise vom Ruderboot aus, wurden im Abstand von 1 m die Temperaturen gemessen, danach Schöpfproben und Pumpfänge (jeweils 25 Liter) entnommen. Bei starken Temperaturgradienten wurden die Abstände der Probenentnahmen auf einen halben Meter verringert, bei Vollzirkulation gelegentlich auf 2 m vergrößert. Die Sauerstoffproben wurden nach WINKLER titriert, das Crustaceen-Plankton in der üblichen Weise vollständig ausgezählt.

### III. Temperaturen

Wie bereits angedeutet wurde, läßt sich der jahreszeitliche Gang der Temperaturen auf die verschieden starke Exponiertheit der beiden Seen gegenüber Windeinflüssen zurückführen.

Die geschützte Lage des mittleren Buchensees führt einerseits regelmäßig zu hohen Sommertemperaturen, andererseits zu einer relativ langen Eisbedeckung, da die direkte Schichtung sehr rasch in die inverse umschlägt; die Eisdecke wird zudem offenbar durch ein Lokalklima begünstigt (geringe Einstrahlung von Süden her), so daß auch in milden Wintern der mittlere Buchensee etwa 2—3 Monate zugefroren ist. Nach dem Eisbruch, der 1966 außergewöhnlich früh am 6. 2. eintrat, erwärmte sich das Oberflächenwasser sehr schnell und erreichte Mitte Juni mit 29° den gefundenen Jahreshöchstwert. Das kühle Sommerwetter ließ jedoch schon im Juli die Temperaturen wieder sinken, lediglich Mitte August wurde die 20°-Grenze nochmals kurzfristig überschritten. Die Ende November erreichte Homothermie umfaßte nur die oberen 10 Meter und ging rasch in eine inverse Schichtung über. Wie schon in der früheren Arbeit (EINSLE 1966a) angedeutet wurde, dürfte bei den Buchensen ein dauernder Zustrom von Grundwasser bestehen, so daß das Tiefenwasser eine von den überliegenden Schichten teilweise unabhängige Thermik besitzt.

Der sich in Ost-West-Richtung erstreckende Mindelsee zeigt alle Eigenschaften eines holomiktischen Sees: Nach einer kräftigen Herbstzirkulation friert der See sichtlich zögernder zu als der Buchensee; nach SCHMALZ (1934) soll er in manchen Wintern überhaupt keine geschlossene Eisdecke bilden. Der Eisbruch wird ebenfalls durch starke Winde gefördert, die dann auch für eine kräftige nachfolgende Frühjahrszirkulation sorgen. Die beginnende thermische Schichtung kann des öfteren gestört werden, so daß mehrere Frühjahrssteilzirkulationen aufeinander folgen können. Die im Sommer erreichten Oberflächenwerte entsprechen etwa jenen des Bodensee-Gnadensees; auch hier machten sich die beiden kühlen Sommer 1965 und 1966 bemerkbar, die nur für einige Wochen die Temperaturen über 20° ansteigen ließen.

### IV. Sauerstoff

Eng verknüpft mit dem Gang der Temperaturschichtung ist der Sauerstoffgehalt der beiden Seen:

Im Buchensee stieg durch die im Herbst 1965 eingetretene Teilzirkulation der Sauerstoffgehalt über Grund bis Ende Januar auf 5,0 mg/l an, fiel dann allerdings schnell wieder unter 1 mg/l zurück; von Ende April an war die Tiefenzone wieder frei von Sauerstoff. Mit zunehmender Stabilität der Schichtung entwickelte sich im oberen Metalimnion (wie in den Jahren 1964 und 1965) ein starkes Sauerstoffmaximum, das am 14. 6. 1966 mit 217% (20,3 mg/l) den bisher gefundenen Höchstwert erreichte. Da diese Entwicklung mit einer längeren Schönwetterperiode zusammenfiel, ist sicher, daß dieses Maximum auf einen Assimilationsüberschuß zurückging, der bei fehlenden vertikalen Austauschmöglichkeiten

räumlich eng begrenzt erhalten blieb. Zum Herbst hin sank dann die Sättigung in der ganzen Wassersäule bis unter 60%.

Der Mindelsee geht nach der starken Frühjahrszirkulation normalerweise mit Sauerstoff gesättigt in die beginnende Frühjahrsschichtung, die allerdings sehr rasch zu einem hypolimnischen Sauerstoffschwund führt. Darüber entstehen bei ruhigem Wetter immer wieder Zonen lokaler Übersättigungen, die in der Untersuchungszeit einen Höchstwert von 169% bzw. 15,4 mg/l aufwiesen; man kann durchaus sagen, daß das Epilimnion den ganzen Sommer über eine Übersättigung zeigte (etwa um 130%), die sicherlich als Ausdruck der hohen Assimilationsintensität im See gewertet werden kann. Mit dem Tiefergreifen der herbstlichen Zirkulation sinkt der Sauerstoffgehalt durch die Untermischung mit Tiefenwasser, bis er beim Eintritt der Vollzirkulation für kurze Zeit ein Minimum erreicht, das in beiden Jahren knapp unter 40% Sättigung lag.

## V. Crustaceen

Das Crustaceen-Plankton beider Seen enthält die gleichen Arten, die auch für die übrigen Flachseen der Umgebung typisch sind:

- Cladocera: *Diaphanosoma brachyurum* (LIEVIN), 1848  
*Daphnia longispina* (LEYDIG), 1860  
*Daphnia galeata* (G. O. SARS), 1862  
*Daphnia cucullata* (G. O. SARS), 1862  
*Ceriodaphnia quadrangula* (O. F. MÜLLER), 1875  
*Eubosmina* sp.  
*Leptodora kindtii* (FÖCKE), 1844  
Copepoda: *Eudiaptomus gracilis* (G. O. SARS), 1863  
*Mesocyclops leuckarti* (CLAUS), 1857  
*Cyclops strenuus* (FISCHER), 1851  
*Cyclops bobater* KOZMINSKI, 1933.

Einige wenige Daten wurden bereits über das Crustaceen-Plankton des Mindelsees publiziert (EINSLE 1964b), eine intensivere Bearbeitung der Buchensee-Crustaceen erschien im Zusammenhang mit der bereits erwähnten Studie über die drei Buchenseen (1966a).

In seiner Arbeit von 1954 versuchte ELSTER, über die vorgefundenen Bestandszahlen hinaus einen Einblick in die Größenordnung der Verluste zu erhalten, die wiederum eine Aussage über die Höhe der absoluten Produktion gestatten.

In Fortführung dieser Studien wurde von ECKSTEIN (1963), EICHHORN (1957) und NAUWERCK (1963) insbesondere nach dem Erneuerungskoeffizienten pro Zeiteinheit gesucht, der eine direkte Angabe der Umsatzgeschwindigkeit erlauben würde.

Eigene Berechnungen am Plankton des Buchensees ließen es angeraten erscheinen, von dieser etwas komplizierten Methode teilweise abzugehen. Da eigene Zuchtversuche Hinweise auf einen Einfluß der Photoperiodik auf die Entwicklungsgeschwindigkeit nicht nur der Copepodide (EINSLE 1967), sondern schon der Nauplien gaben, beschränkte ich mich zunächst darauf, nur die Verluste in der Naupliusphase zu berechnen, ohne hierbei die genannten Komplikationen durch die Tageslänge zu berücksichtigen. Da die Copepodidstadien aller Copepoden getrennt ausgezählt wurden, läßt sich anhand der Kurve der Entwicklungsgeschwindigkeiten feststellen, wann eine bestimmte Eimenge im ersten Copepodidstadium erscheinen muß. Der Vergleich mit den tatsächlich vorhandenen Stadien gibt dann eine Vorstellung über die Höhe der Verluste. Auf einige Vorsichtsmaßregeln bei dieser Berechnung wurde bereits an anderer Stelle hingewiesen (EINSLE 1966a). —

Für die Cladoceren konnten leider keine derartigen Berechnungen angestellt werden, da es mir noch nicht möglich war, die notwendigen Daten über die Entwicklungsgeschwindigkeiten zu erlangen.

### 1. Cladoceren

a) *Diaphanosoma brachyurum* ist eine periodisch auftretende Form, die im weiteren Gebiet von etwa Mai bis November anzutreffen ist.

Im mittleren Buchensee ließ sich dieser Zyklus auch für das Jahr 1966 sehr anschaulich nachweisen; wie 1964 wurde dabei das Maximum Ende Juli erreicht, die letzten Adulten verschwanden Ende Oktober aus dem Plankton.

Ein zwar im Prinzip ähnliches, in Einzelheiten jedoch deutlich verschiedenes Vorkommen der Art ließ sich im Mindelsee beobachten, wo 1965 noch eine ansehnliche Population vorgefunden wurde (ca. 60000 Tiere unter einem  $m^2$ ), die im Jahre 1966 nie über Werte von etwa 20000 Tieren pro  $m^2$  hinauskam, meist jedoch bei 10000 Tieren/ $m^2$  lag. Es ist offensichtlich, daß insbesondere in den Monaten April bis Juni hohe Verluste hingenommen werden mußten, die nur einem kleinen Teil der aus den Dauereiern kommenden Tiere eine Überlebenschance gaben. Über die absolute Höhe dieser Verluste kann allerdings nichts ausgesagt werden.

#### b) Die Gattung *Daphnia*

Die taxonomische Behandlung der *Daphnia*-Formen der Bucheseen und des Mindesees wurde an anderer Stelle diskutiert (EINSLE 1966b). Es genügt hier der Hinweis, daß die drei Arten *D. longispina*, *D. galeata* und *D. cucullata* im Mindelsee zeitweise sehr starke Transgression zeigten, während die Buchensee-Tiere keine Übergangstypen bildeten. Die Ursache für diesen Unterschied wurde darin gesehen, daß im Mindelsee bei einer Männchen-Produktion von 10–15% mit der Möglichkeit einer begrenzten Bastardisierung gerechnet wurde, die im Buchensee nicht gegeben war, da hier in der Untersuchungszeit praktisch keine Männchen auftraten.

In der damaligen Arbeitsphase war bereits beobachtet worden, daß *D. longispina* und *D. galeata* im Laufe des Spätjahres 1964 aus den Bucheseen verschwanden; die *D. cucullata*-Population, die im Sommer 1965 noch ein starkes Maximum gebildet hatte, folgte den beiden anderen Arten im Verlauf des Spätjahres. Erst im Frühjahr 1966 erschienen *D. longispina* und *D. cucullata* wieder im Plankton der Seen, während *D. galeata* bis jetzt noch nicht wieder gefunden wurde.

Diese möglicherweise mit dem für den mittleren Buchensee ungewöhnlichen Ereignis der herbstlichen Zirkulation in Zusammenhang stehenden Vorgänge werden weiterhin verfolgt werden, so daß an dieser Stelle eine Diskussion verfrüht erscheint.

Die Mindelsee-Daphnien zeigten die regelmäßig zu beobachtenden Verschiedenheiten ihrer tagsüber eingenommenen Vertikalverteilung; *D. cucullata* lebt vorzugsweise epilimnisch, *D. longispina* sucht die Nähe der Sprungschicht; *D. galeata* schließlich schichtet sich etwa zwischen den beiden anderen Arten ein. Es ist mit Sicherheit anzunehmen, daß diese Unterschiede für das Ausmaß der Zehrung durch carnivor lebende Plankton-Crustaceen große Bedeutung besitzt.

Die Absolutwerte im Mindelsee lagen sehr hoch: Außer dem Höchstwert von 570000 Tieren pro  $m^2$  am 16. 9. 1966 fanden sich sehr oft über 100000 Tiere/ $m^2$ , ein Bestand, der im Buchensee nur ausnahmsweise erreicht wurde. Die Maxima lagen allgemein in den Zeiten der Männchenproduktion, also vorzugsweise im Herbst; im Frühjahr 1966 traten nur wenige Männchen in Erscheinung (maximal 450/ $m^2$ ).

Die Höhe der Verluste ist mit dem Vergleich der Bestände sicher nicht zu erfassen; da Cyclopiden — wie Magenuntersuchungen erwiesen — offenbar sehr gerne junge Cladoceren fressen, dürfte die wirkliche Produktion der Mindelsee-Population sehr hoch gewesen sein.

c) *Ceriodaphnia quadrangula*, nach HERBST (1962) ein Rassenkreis verschiedener pelagisch lebender Formen, tritt wie *Diaphanosoma* periodisch auf; die Art fehlt im Winter und erreicht ihre Höchstwerte in der warmen Jahreszeit. Das Auftreten in den beiden Seen zeigte nun bemerkenswerte Unterschiede:

Im Buchensee lief offenbar ein nahezu ungestörter Zyklus ab; die ersten Tiere erschienen im März, das Jahresmaximum wurde im Juli erreicht (553000 Tiere/ $m^2$ ). Die im oberen Metalimnion lebenden Adulten verschwanden im Dezember, die vorwiegend epilimnisch auftretenden Juvenues bereits im November aus dem freien Wasser.

Demgegenüber war der Zyklus von *Ceriodaphnia* im Mindelsee völlig zerrissen: Während im Herbst 1965 immerhin noch 3000–4000 Tiere/ $m^2$  gefunden wurden, lagen die Werte im Sommer 1966 durchweg unter 600/ $m^2$ ; lediglich im Oktober wurde kurzfristig noch einmal

die Zahl von 1000 Tieren/m<sup>2</sup> überschritten. Wie schon in der früheren Arbeit erwähnt, lebten die wenigen Sommertiere in sehr enger Schichtung im Metalimnion; da jedoch in dieser Zone die Pumpproben in einem vertikalen Abstand von einem halben Meter entnommen wurden, dürfte die Population dennoch weitestgehend erfaßt worden sein.

Es ist offensichtlich, daß diese Verhältnisse im Mindelsee durch eine hohe Verlustrate zu erklären sind, die nur einen geringen Teil der Population am Leben ließ. Das Ausmaß der Zehrung scheint also beim Vergleich der beiden Seen von einigen Faktoren abzuhängen, die letztlich immer wieder auf die unterschiedliche Schichtung und deren Stabilität zurückzuführen sein dürften. Die hohen und beständigen Temperaturgradienten im Buchensee scheinen die einzelnen Arten in vertikaler Richtung stärker gegeneinander abzugrenzen, als dies beim weitaus instabiler geschichteten Mindelsee der Fall ist. Dazu kommt die offenbar höhere Gesamt-Produktivität des Mindelsees, die in zweiter Linie auch den carnivor lebenden Arten zugute kommt und ihnen ermöglicht, in ungleich stärkerem Maße als in einem schwächer produktiven See auf die Komponenten der Plankton-Assoziationen einzuwirken.

d) *Eubosmina* sp.

Die taxonomisch noch äußerst unbefriedigend bearbeiteten Bosminen lassen in der Regel kaum jahreszeitlich gebundene Zyklen erkennen; es können in den verschiedenen Gewässern praktisch zu allen Jahreszeiten Maxima auftreten.

e) *Leptodora kindtii*.

In beiden Seen kommt *Leptodora* in der warmen Jahreszeit vor, erreichte jedoch in der Untersuchungszeit keine nennenswerten Bestände (maximal 800, in der Regel zwischen 100 und 300 Tiere/m<sup>2</sup>). Die räumlichen Dichten von maximal 10—30 Tieren/m<sup>2</sup> führten sicherlich zu einer gewissen Zehrung insbesondere unter den Cladoceren, dürften jedoch gegenüber der Wirksamkeit der Cyclopiden kaum ins Gewicht fallen.

f) Zusammenfassende Übersicht über die Cladoceren

Da — wie erwähnt — nähere Daten über die Entwicklungsgeschwindigkeit der fraglichen Cladoceren-Arten fehlen, war eine populationsdynamische Analyse dieser Tiere nicht möglich. Der Vergleich der Absolutzahlen in beiden Seen ließ indessen erkennen, daß insbesondere für *Diaphanosoma* und *Ceriodaphnia* große, zweifellos durch verschieden starke Zehrung verursachte Unterschiede bestehen. Die in den Bucheseen noch „normal“ ablaufenden Zyklen sind im Mindelsee derart gestört, daß zeitweise nur wenige Tiere pro m<sup>2</sup> die Population über die kritische Phase retten können. Diese Zeiträume starker Verluste liegen im Frühjahr und im Sommer, während zum Spätherbst hin die Verlustrate offenbar etwas zurückgeht.

## 2. Copepoden

a) *Eudiaptomus gracilis*.

Die Generationenfolge der Buchensee-Population wurde bereits früher (EINSLE 1966a) eingehend analysiert; auf eine längerlebige Winter- folgten 1965 eine sehr kurzfristig auftretende Frühjahrsgeneration und drei bis vier Sommergenerationen.

Da für das Material von 1966 keine Größenmessungen durchgeführt wurden, läßt sich die Existenz der Frühjahrsgeneration aus der Kurve der Adulten nicht nachweisen; auch 1965 hatten sich diese Tiere nur in einem unbedeutenden Zwischenmaximum der Kurve manifestiert. Immerhin ist zu erkennen, daß der Rhythmus des Auftretens im Buchensee den Verhältnissen der zuvor bearbeiteten Jahre völlig entspricht.

Die tageszeitliche Vertikalverteilung zeigte die altersmäßig verschiedene Einschichtung der Stadien: Während die Adulten eng zoniert in der Sprungschicht lebten, folgten nach oben hin die Copepodide, deren erste Stadien fast ausschließlich das Epilimnion bevölkerten. Auch während der Teilzirkulation und der inversen Schichtung blieb dieses Schema weitgehend beibehalten.

Eine davon deutlich verschiedene Tiefenverteilung zeigte *Eudiaptomus* im Mindelsee; zwar lebten auch hier die ersten Copepodide im Epilimnion, ebenso bevorzugten die Adulten

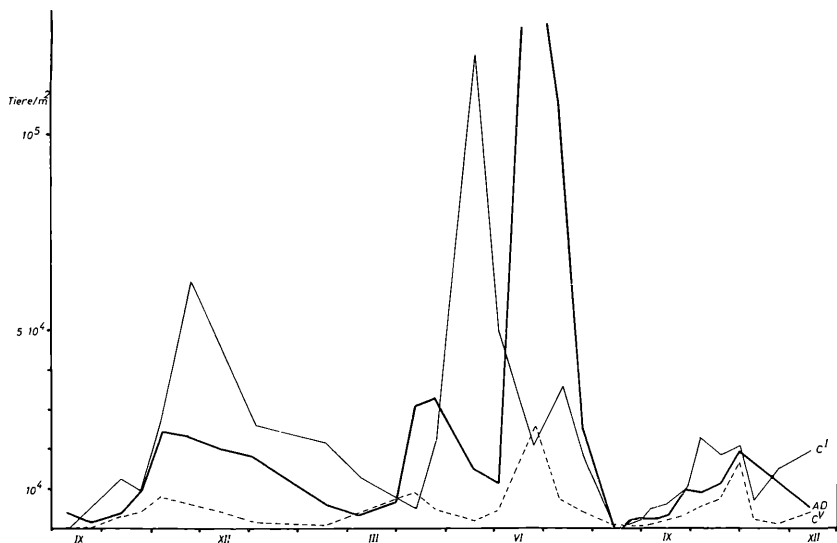


Abb. 1. *Eudiaptomus gracilis* im Mindelsee.

das Metalimnion, doch verteilte sich die Population insgesamt weitaus stärker in der Vertikalen als im Buchensee.

Das Schema der Generationenfolge im Mindelsee läßt sich bereits in der Jahreskurve der Adulten recht gut analysieren (Abb. 1): Einem Wintermaximum folgten ein Frühjahrs- und ein mächtiger Sommerhöchstwert. Nach einem fast völligen Zusammenbruch der Population — auf den noch zurückzukommen sein wird — baute sich wieder eine Herbst-Winter-Generation auf, die allerdings nur bis zum Dezember verfolgt werden konnte.

Eine synchrone Darstellung der Körperlängen der Weibchen (Abb. 2) bestätigt diese Deutung. Ende September 1965 stiegen die Absolutzahlen der Adulten an, gleichzeitig erhöhte sich — wenn auch nur geringfügig — die mittlere Größe der Weibchen, um im Verlauf des Winters wieder leicht abzusinken. Dieser Rückgang der Körperlängen (Durchschnittswerte aus jeweils 40 Tieren) während einer längerlebigen Generation war auch im Buchensee-Material von 1964/65 zu beobachten; da die Copepoden nach der letzten Häutung ihre Größe nicht mehr verändern, dürfte die Verringerung der Durchschnittsgröße der Generation möglicherweise auf die Verluste durch Fischfraß zurückgehen, dem die größten Diaptomiden wohl am ehesten zum Opfer fallen.

Der Anstieg der Zahlen im März kündete ebenfalls das Erscheinen einer neuen Generation an, die sich im vorliegenden Fall durch das frische Aussehen von den alten, mit Epibionten überwachsenen Tieren der Wintergeneration eindeutig unterschied. Diese beträchtlich größeren Tiere fanden sich bis in den Mai hinein, wurden von da an jedoch sehr schnell von einer Generation sehr kleiner Individuen abgelöst, die dann im Juni den Jahreshöchstwert der Mindelsee-Population ( $153\,000$  adulte Tiere/ $m^3$ ) bildeten. Der Anstieg der mittleren Körperlänge von Juli an deutet darauf hin, daß in diesem Zeitraum zumindest zwei Generationen aufeinander folgten.

Im August verschwand *Eudiaptomus* für etwa zwei Wochen nahezu völlig aus dem Pelagial. Nur langsam erholte sich die Population von diesem tiefen Einbruch; nach einem Maximum anfangs November fielen die Zahlen erneut ab und lagen bei Abschluß der Freilandarbeiten bei  $4\,000$  Tieren/ $m^3$ . Diese Herbstgeneration war wieder deutlich größer als die voraus-

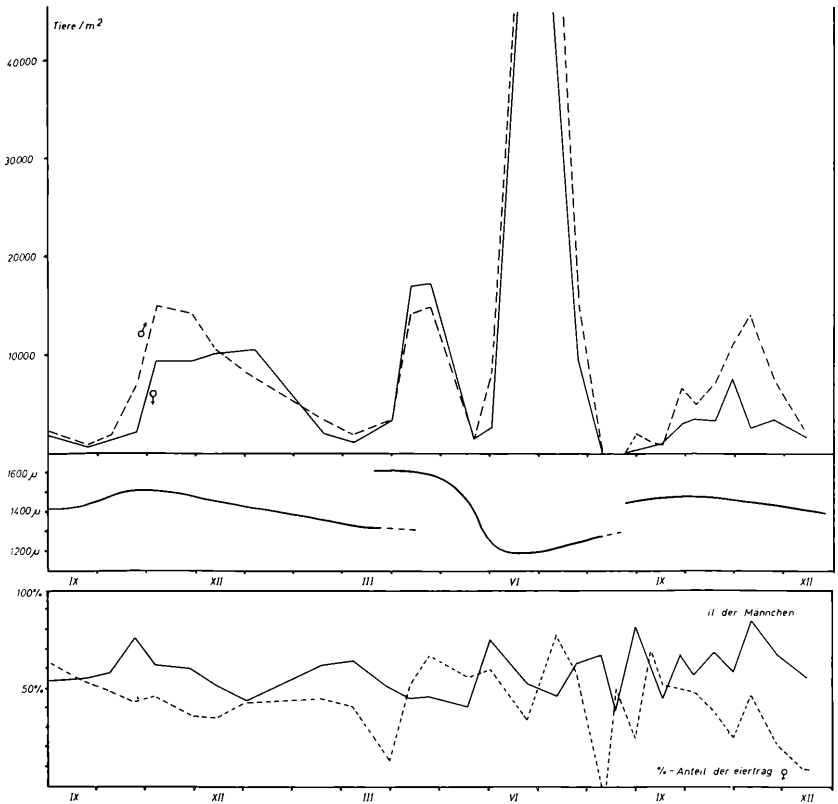


Abb. 2. *Eudiaptomus gracilis*, adulte Tiere im Mindelsee.

gegangene Sommergeneration und ließ später ebenfalls einen geringfügigen Abfall der mittleren Körpergröße erkennen.

Ein weiterer Hinweis auf das Erscheinen neuer Generationen ist im Zahlenverhältnis Männchen: Weibchen sowie im Prozentanteil der eiertragenden Weibchen zu finden. Bei Cyclopiden hatte sich die Regel ergeben (EINSLE 1964a), daß zunächst die Männchen relativ überwiegen, während gleichzeitig ein prozentuales Minimum eiertragender Weibchen zu beobachten ist. Diese in der verschiedenen Entwicklungsgeschwindigkeit der beiden Geschlechter begründete Erscheinung zeigte sich auch am Mindelsee-Material, von den umweltbedingten Unregelmäßigkeiten im Herbst 1965 abgesehen. Die relativen Männchen-Maxima lagen je nach den herrschenden Wassertemperaturen verschieden lange vor den Höchstwerten der Weibchen, etwas später folgten Minima der eiertragenden Weibchen, die darauf zurückzuführen sind, daß die Weibchen nicht unmittelbar nach der letzten Häutung mit der Eiablage beginnen, sondern erst noch eine Phase der Reifung durchlaufen.

#### Populationsdynamik

Die in der bereits erschienenen Buchensee-Arbeit näher diskutierte Berechnung der Verluste in der Naupliusphase erlaubt selbstredend nur größenordnungsmäßig richtige Angaben;

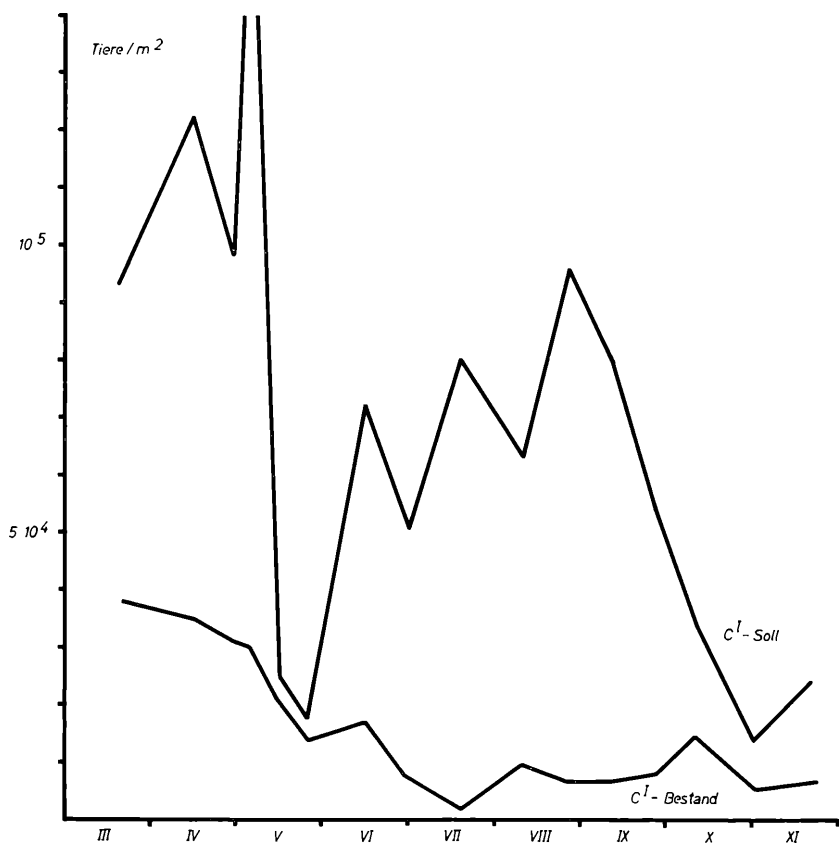


Abb. 3. *Eudiaptomus gracilis*, Soll- und Bestandskurven der ersten Copepodide im Buchensee.

die schwerwiegenden Schwierigkeiten liegen darin, für die durch die altersbedingt verschiedene Vertikalverteilung sowie die täglichen Wanderungen sehr großen Temperaturbereiche, in denen die Tiere leben, einen zuverlässigen Mittelwert zu finden. Nach Untersuchungen von FAHEEM KHAN (1965) ist außerdem mit der Möglichkeit zu rechnen, daß diese Temperaturunterschiede nicht einfach in ihrem rechnerischen Mittelwert auf die Entwicklungsgeschwindigkeit von Eiern und Nauplien einwirken, sondern diese zusätzlich beschleunigen oder verlangsamen können.

Die aus den populationsdynamischen Untersuchungen resultierende „Sollkurve“ läßt sich nun für einen bestimmten Zeitraum mit der Kurve der tatsächlich gefundenen ersten Copepodide vergleichen; die Differenz ist als Verlustrate anzusehen. Schon beim Studium der *Eudiaptomus*-Population des Buchensees 1964/65 konnte gezeigt werden, daß die Maxima der einzelnen Stadien weniger auf die Höhe der vorangehenden Eiproduktion als vielmehr auf die Größe der Verluste zurückzuführen sind. Insbesondere im Frühjahr und Sommer (mit einem deutlichen Minimum im Mai) wurde im mittleren Buchensee ein Großteil der Nauplien von *Eudiaptomus* vernichtet, während im Winter geringere Verluste zu verzeichnen waren.



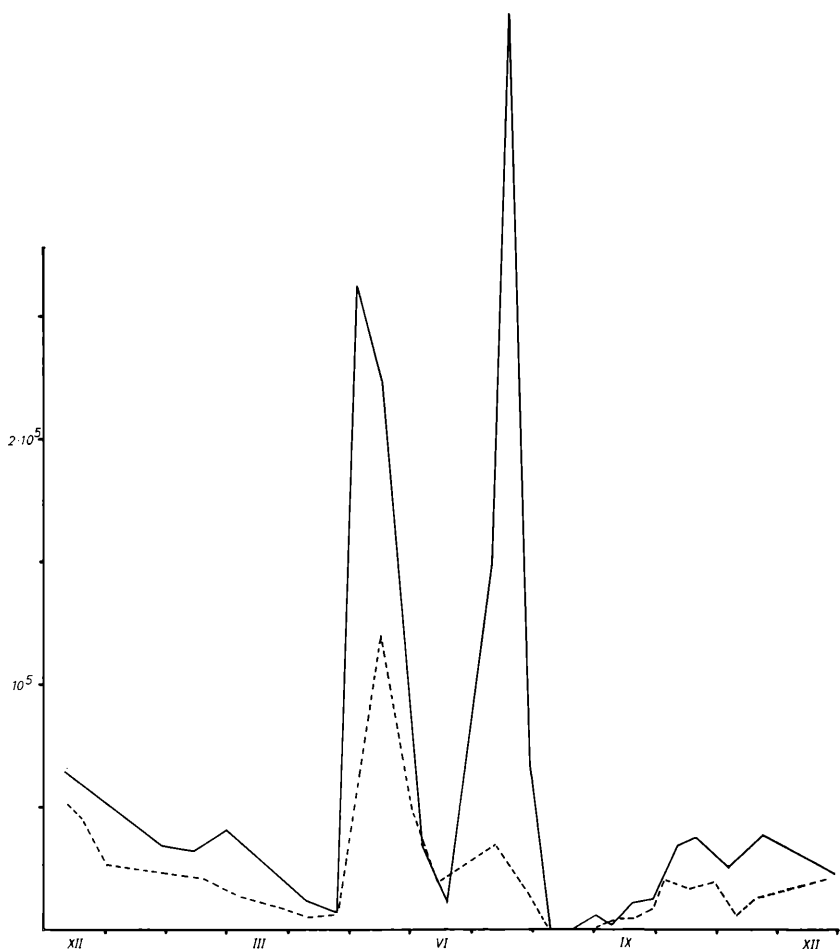


Abb. 4. *Eudiaptomus gracilis*, Soll- und Bestandskurven der ersten Copepodide im Mindelsee.

Die Ergebnisse von 1966 entsprachen weitgehend diesem Prinzip; deutlicher als die erste Untersuchungsserie zeigten sie (Abb. 3), daß die Bestandskurve der ersten Copepodidstadien, die mit geringen Schwankungen vom Frühjahr zum Herbst hin absank, in der Tat keinerlei Rückschlüsse auf die wirkliche Produktion der Population zuläßt; nur in der „Sollkurve“ der ersten Copepodide kommt die Fortpflanzungsrhythmik überhaupt zum Ausdruck.

Die Bestandskurven der ersten Copepodide aus dem Mindelsee ließen dagegen eine gewisse Übereinstimmung mit den Adultenzahlen erkennen (Abb. 1), so daß man die Maxima der ersten Copepodide vorangehenden Erwachsenen-Maxima zuordnen konnte — zumindest bis zum Herbst 1966. Die Verluste (Abb. 4) waren im Winter 1965/66 relativ klein; erst im Mai übertrafen sie wieder die aktuellen Bestände. Nach einem absoluten Minimum im Juni

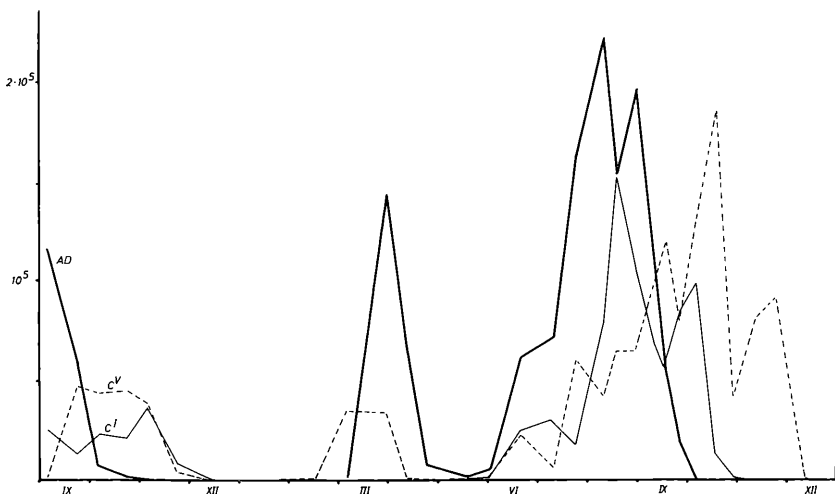


Abb. 5. *Mesocyclops leuckarti* im Mindelsee

schnellten sie jedoch in kürzester Zeit bis zu einem Höchstwert von 98% hinauf, so daß zu diesem Zeitpunkt nahezu die gesamte Produktion bereits im Naupliusstadium vernichtet wurde. Wie schon erwähnt, dauerte es anschließend eine geraume Zeit, bis aus den wenigen überlebenden Tieren wieder ein nennenswerter Bestand erreicht wurde, obwohl diese Phase durch außerordentlich geringe Verluste begünstigt wurde.

Die Gründe für diesen Zusammenbruch der *Eudiaptomus*-Population sind also weitgehend in der Naupliusphase zu suchen und zwar in einem Zeitraum, der sich ziemlich genau eingrenzen läßt: Während Ende Juni noch sehr geringe Verluste nachzuweisen waren, genügten die beiden ersten Juliwochen, um über 98% der Nauplien zu eliminieren. Es sei bereits an dieser Stelle gesagt, daß hierfür in erster Linie die großen Mengen erwachsener *Mesocyclopes* verantwortlich gemacht werden konnten.

#### b) *Mesocyclops leuckarti*.

Die Biologie dieser Art wurde bereits ausführlich für die Populationen des Ober- und Untersees (Bodensee) diskutiert (EINSLE 1968). Das jahreszeitliche Auftreten ist bestimmt durch eine Entwicklungsstagnation während des Winters, die im Bodensee zumindest teilweise als „Kälteeffekt“ gedeutet werden konnte. Während die überwinterten fünften Copepodide im Obersee dauernd aktiv schwimmend im Pelagial verbleiben, zeigt die Population des flacheren Gnadensees (Untersee) im Winter andeutungsweise das Verhalten der „resting stages“, wie es besonders von SMYLY (1962) beschrieben worden war, d. h. die Copepodide verschwinden aus dem freien Wasser und liegen in weitgehend inaktivem Zustand auf dem Seegrund. Die Weiterentwicklung zur ersten Frühjahrsgeneration ist im allgemeinen an die Ausbildung einer ersten thermischen Schichtung gebunden, die den vorzugsweise epilimnisch lebenden Tieren einen hinreichend stabilen Lebensraum gibt.

Im Winter 1965/66 verblieb im Mindelsee ein Teil der noch vorhandenen vierten (13%) und fünften (87%) Copepodide im freien Wasserraum, während die überwiegende Mehrzahl der Tiere hier nicht mehr erfaßt werden konnte. Im März — mit der Ausbildung der ersten geringen Schichtung — erschienen sie wieder vollzählig im Pelagial; fast gleichzeitig fanden sich auch die ersten Männchen, wenig später die Weibchen (Abb. 5).

Aus der Bestimmung der Entwicklungsgeschwindigkeiten in Abhängigkeit von der Temperatur hatte sich ergeben, daß unterhalb von 8 Grad die Entwicklung der Nauplien, unterhalb von 6 Grad die der Eier weitgehend stagniert. Das sehr kühle Frühjahr 1966 erwärmte den Mindelsee nur sehr zögernd, das Epilimnion wurde immer wieder von starken Winden durchmischt. Nicht zuletzt deshalb dauerte es sehr lange, bis die ersten Copepodide aus der Frühjahrsgeneration erschienen; erst mit zunehmender Erwärmung kam die Entwicklung der nachfolgenden Sommergeneration in Gang, die 1966 sehr hohe Werte erreichte: Am 10. 8. wurden 222000 Adulte/m<sup>2</sup> (62 Tiere/Liter), am 30. 8. 660000 Copepodide (186 Tiere/l) gezählt.

Von Anfang September an fielen die Erwachsenenzahlen so rasch ab, daß im Oktober nur noch vereinzelte Weibchen vorkamen. Man darf daraus schließen, daß die bei *Mesocyclops* noch weitgehend unbekannten Ursachen für den Eintritt in die winterliche Entwicklungsstagnation der fünften Copepodide bereits Ende August wirksam wurden. Dieser Zeitpunkt entspricht ziemlich genau den Feststellungen SMYLYS (1961) aus dem Esthwaite Water, während für den Bodensee die zweite Hälfte des September als kritische Phase vermutet worden war. Die zu dieser Zeit im Mindelsee herrschenden Wassertemperaturen erklären diesen Entwicklungsstop sicher nicht, auch die Sauerstoffschichtung bietet keine Hinweise.

Die Aufeinanderfolge der Generationen ist aus Abb. 5 deutlich zu erkennen: Auf eine Frühjahrsgeneration adulter Tiere, die von den überwinternden vierten und fünften Copepodiden abstammten, folgten zwei bis drei Sommergenerationen, die jedoch nicht scharf zu trennen sind. Einige Messungen (jeweils 40 Weibchen) lassen eine — allerdings geringfügige — Temporalvariation erkennen, die mit Sicherheit auf zwei Generationen zwischen Juli und August hinweist (Tab. 1)

Tabelle 1:  
Temporalvariation von *Mesocyclops* im Mindelsee 1966

	31. 3.	12. 7.	10. 8.
Vorderkörper Länge	600 $\mu$	585 $\mu$	620 $\mu$
Vorderkörper Breite	295	295	320
Abdomen Länge	285	270	285
Furka Länge	81	79	83
Furka Breite	23	23	26
Furkalindex	3,5	3,4	3,2
Furkalendborste 1	240	220	230
Furkalendborste 2	500	470	500
Furkalendborste 3	335	330	335
Furkalendborste 4	105	95	105
n =	40	40	40

Das Verhalten der Buchensee-Population entsprach ziemlich genau dem in der früheren Arbeit (1966) skizzierten Schema, wenn auch 1966 der Schwerpunkt der winterlichen Stagnation nicht mehr auf dem vierten Copepodidstadium lag. Nach dem Wiedererscheinen der Population im Pelagial im Februar überwogen die fünften Copepodide, deren Zahl nach der Ausbildung der ersten Adultengeneration für kurze Zeit auf Null absank.

Schon früher war festgestellt worden, daß die Zahl der im Plankton gefundenen eiertragenden Weibchen im März und April nicht ausreicht, um die Höhe der nachfolgenden Copepodidkurven zu erklären: Die Ursache wurde darin gesehen, daß ein Teil dieser Weibchen das Pelagial meidet und (mit entsprechenden Methoden) an den steilen Uferwänden zu finden ist.

Auf den Jahreshöchstwert der Erwachsenen im Mai (45000 Tiere/m<sup>2</sup>) folgten zwei weitere Maxima, die wohl jeweils einer Generation zugeordnet werden dürfen. Wie im Mindelsee gingen auch hier die Zahlen von Ende August an zurück, und schon Mitte Oktober waren die Erwachsenen — wenigstens aus dem Pelagial — verschwunden.

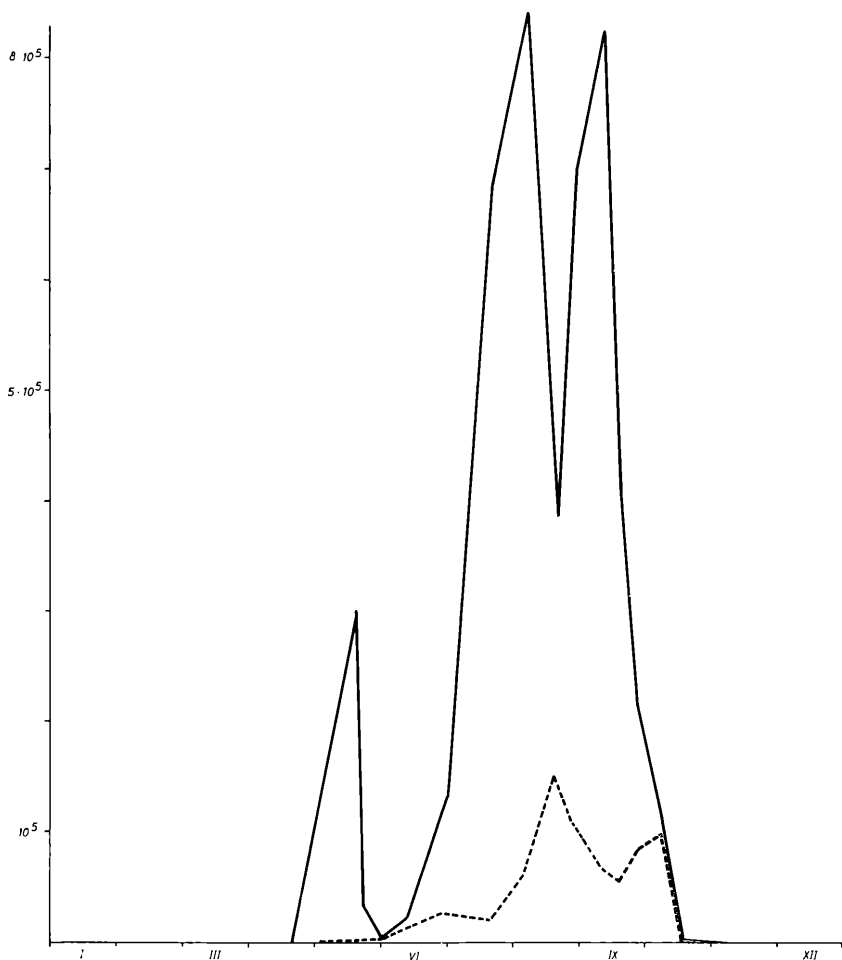


Abb. 6. *Mesocyclops leuckarti*, Soll- und Bestandskurven der ersten Copepodide im Mindelsee

Die tageszeitliche Tiefenverteilung der Stadien entsprach etwa den bei *Eudiaptomus* beschriebenen Verhältnissen: Zwischen den völlig epilimnisch lebenden ersten Copepodiden (und Nauplien) und den im Metalimnion eng geschichteten Adulten folgten die Schwerpunkte der übrigen Stadien in altersgemäßer Reihenfolge aufeinander.

### Populationsdynamik

Eine populationsdynamische Analyse bei *Mesocyclops* wurde erstmals an der Population des Bodensee-Obersees ausgeführt und hatte ergeben, daß insbesondere die Nachkommen der ersten Adultengeneration weitgehend vernichtet wurden; während des Sommers sank die Verlustrate unter den Nauplien ab, bis dann von September an die Produktion der Population allmählich erlosch.

Die auf den gleichen Daten über die Entwicklungsgeschwindigkeiten beruhende Analyse der Mindelsee-Population unterstreicht in drastischer Weise die Notwendigkeit, zur Beurteilung der Produktivität einer Population nicht die Bestände, sondern vor allem die Höhe der Verluste zu berücksichtigen.

Wie Abb. 6 erkennen läßt, wurden 1966 auch im Mindelsee die aus der Produktion der ersten Frühjahrs-Generation zu erwartenden ersten Copepodidstadien schon in der Nauplius-phase weitestgehend vernichtet (um den 19. 5. zu 99%!). Der anfangs Juni beginnende steile Anstieg der Adulten wirkte sich durch die höheren Wassertemperaturen sehr rasch auch in den Zahlen der ersten Copepodide aus, wobei die Verluste jedoch erneut auf Werte über 95% hinaufschnehten. Einem Zwischenminimum der Sollkurve entsprach bezeichnenderweise ein Maximum der Bestände, ein zweiter Höchstwert lag am Ende des Vorkommens der ersten Stadien bei nahezu fehlenden Verlusten.

Diese außerordentlich hohe Diskrepanz zwischen Produktion und Beständen im Mindelsee deutet sicherlich auf die sehr hohe Produktivität dieses Sees, deckt sich andererseits auch mit den Erfahrungen, die an anderen Organismen über das Verhältnis von Produktion und Verlusten gewonnen wurden.

In scheinbarem Widerspruch dazu ergab die Analyse der Buchensee-Population von *Mesocyclops* erneut die Tatsache, daß die im Plankton gefundenen Ei- und Weibchenmengen zu keiner Jahreszeit ausreichen, um die ohnehin nicht sehr hohen Bestandszahlen der ersten Copepodide zu erklären; die „Sollkurve“ lag durchschnittlich um etwa 50% unter der Bestandskurve.

Die Deutung dieser Verhältnisse schließt an die bereits geäußerte Vermutung an, daß nur ein Teil der Weibchen in das Pelagial des mittleren Buchensees vordringt, während offenbar die meisten Adulten in der Nähe der Uferwände verbleiben, ein bei der Phytoplankton-Armut des Sees sehr naheliegendes Verhalten. Es handelt sich hier also um eine Aufgliederung der Population in horizontaler Richtung, ein Sonderfall, der wohl nur durch die geringe Größe des Sees (mittlerer Durchmesser etwa 120 m) zu erklären ist.

#### c) *Cyclops strenuus*

Die nach dem Ablauf ihrer Chromatin-Diminution definierten Tiere (EINSLE 1962) entsprachen morphologisch dem „*landei*-Typ“ nach KOZMINSKI (1936); die beiden Populationen im Buchen- und Mindelsee ähneln sich außerordentlich in ihrem Habitus, unterscheiden sich jedoch in einigen Verhaltensweisen.

Die Zyklen der einzelnen *strenuus*-Formen sind durch die Arbeiten ELGMORKS (1959, 1964) ausführlich beschrieben worden, insbesondere im Hinblick auf die sommerliche Diapause, die für die oft in periodischen Gewässern lebenden Tiere von entscheidender Bedeutung ist. Wie bei *Cyclops vicinus* fallen auch die in perennierenden Gewässern planktisch lebenden Populationen in eine sommerliche Entwicklungsstagnation im vierten Copepodidstadium, die allerdings nicht immer die gesamte Population zu umfassen braucht, sondern eine in den einzelnen Jahren verschieden starke Sommergeneration über den am Seeboden liegenden Ruhestadien verbleiben läßt. Die sommerliche Diapause wird wie bei *C. vicinus* auch bei den eigentlichen *strenuus*-Formen durch die Photoperiodik ausgelöst (EINSLE 1967).

Die Buchensee-Population hatte nun schon 1964/65 ein von diesem Schema völlig verschiedenes Verhalten gezeigt, als sich in der fraglichen Zeit eine mehr oder weniger kontinuierliche Fortpflanzungstätigkeit bei fehlender Diapause feststellen ließ. Durch die im Spätherbst 1965 eingetretene Teilzirkulation wurde die bestehende Vertikalzonierung der Stadien gestört, ebenso konnte man im Pelagial einzelne vierte Copepodide beobachten, die — nach Farbe und Ölgehalt zu urteilen — im Zustand der „*resting stages*“ lebten; mit der nach dem Eisbruch im Februar sich erneut stabilisierenden meromiktischen Schichtung wurden wieder die Zonen im unteren Metalimnion aufgesucht. Diese vertikale Verteilung wurde dann bis zum Eintritt der herbstlichen Teilzirkulation beibehalten, nach der sich die Tiere stärker über die homothermen oberen zehn Meter verteilten.

Das zahlenmäßige Auftreten erwies wie bei der früheren Untersuchung ein Frühjahrs- und Herbstmaximum der Adulten; insgesamt waren die jährlichen Schwankungen jedoch

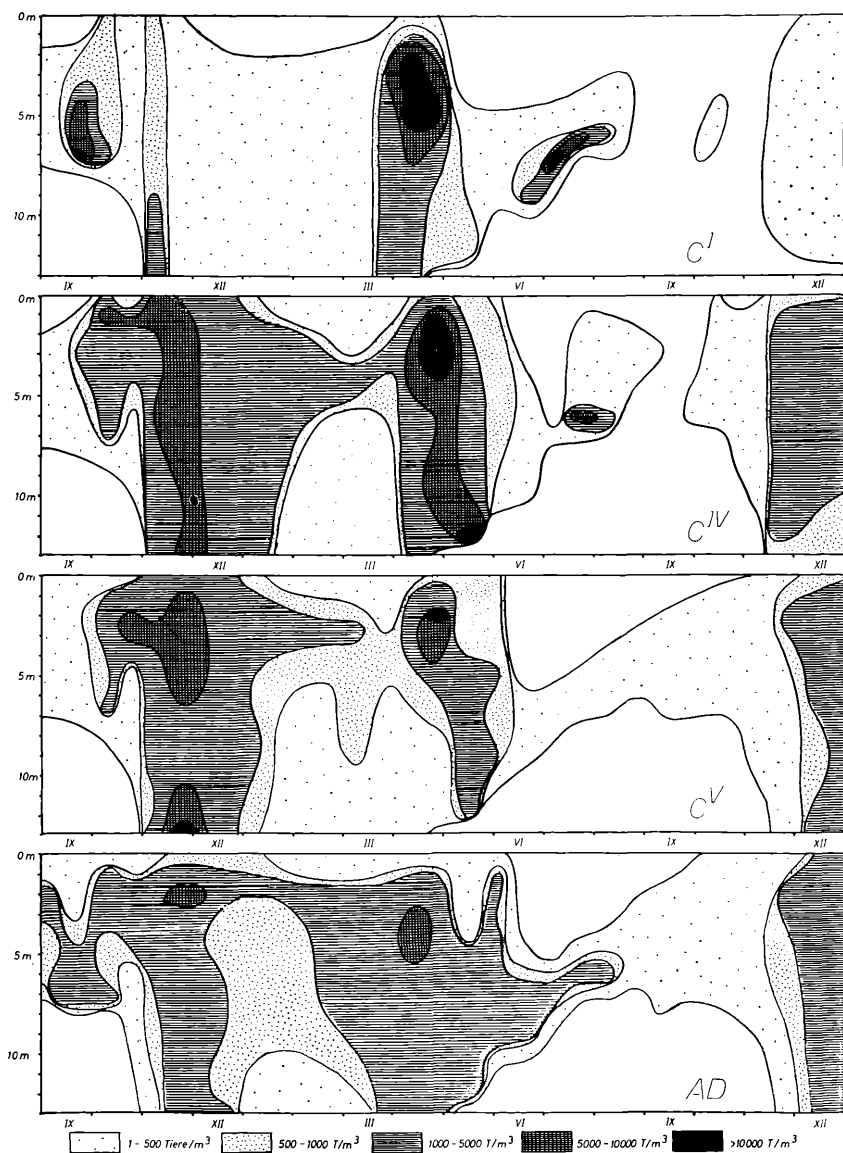


Abb. 7. *Cyclops strenuus* im Mindelsee

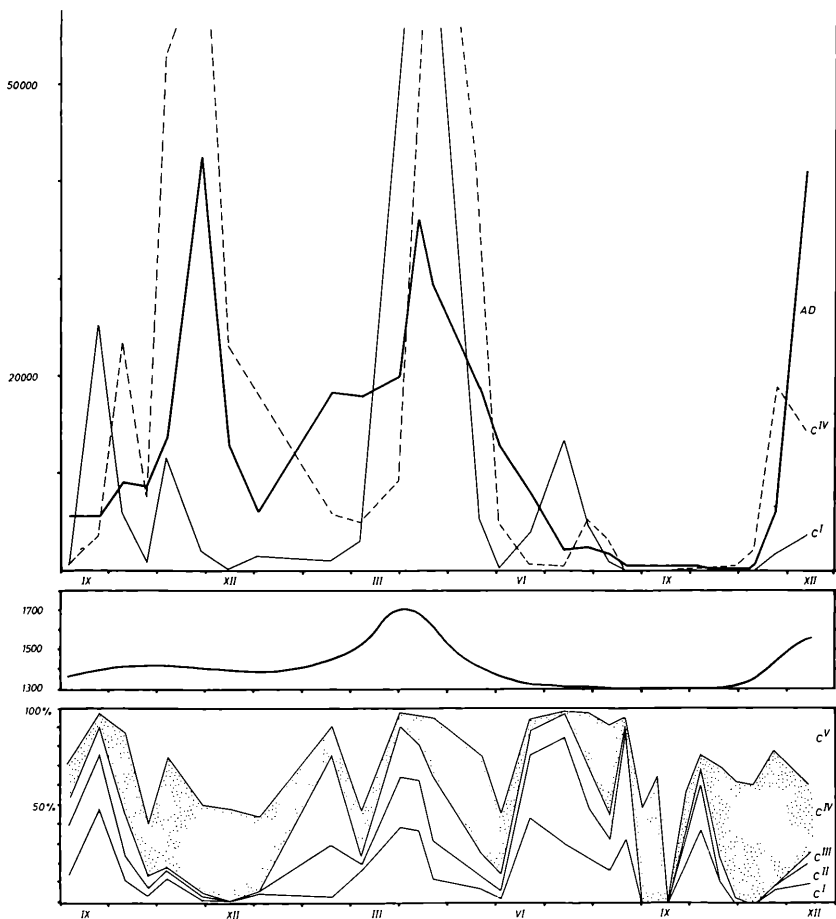


Abb. 8. *Cyclops strenuus* im Mindelsee

nicht sehr stark, wenn man sich die starken Zahlenunterschiede in anderen Gewässern gegenwärtigt. Die Kurven der ersten und vierten Copepodide entsprachen sich etwa in ihrer Aufeinanderfolge, ließen jedoch keinerlei Entwicklungsstagnation erkennen.

Auch die Mindelsee-Population von *Cyclops strenuus* (Abb. 7) verschwand im Sommer 1965 und 1966 nicht völlig aus dem Pelagial, sondern entwickelte eine durchaus bemerkenswerte Zahl an jungen Copepodiden, wobei allein die ersten Stadien Werte um 25000 Tiere pro m<sup>2</sup> erreichten. Das erste der nachfolgenden Maxima an vierten Copepodiden ließ sich noch auf die vorhergehenden jungen Stadien zurückführen, nicht jedoch der Ende November 1965 gefundene Höchstwert von 75000 Tieren/m<sup>2</sup>: Nach der Mitte November eingetretenen Vollzirkulation waren die aus dem Frühjahr 1965 stammenden „schlafenden“ Copepodide des vierten Stadiums wieder ins Pelagial aufgestiegen und bildeten das erste Herbstmaximum

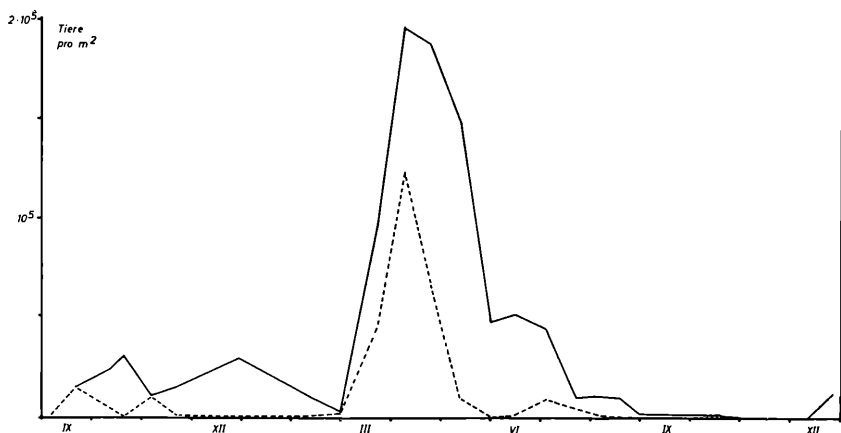


Abb. 9. *Cyclops strenuus*, Soll- und Bestandskurven der ersten Copepodide im Mindelsee.

der Adulten aus, dessen Nachkommen allerdings erst im nachfolgenden Frühjahr in nennenswerter Zahl erschienen. Durch den Stau effekt während der kalten Jahreszeit schnellten die Zahlen der ersten Stadien mit dem Aufbau einer ersten thermischen Schichtung von Ende März an rasch auf den Höchstwert von 124000 Tieren/m<sup>2</sup> hinauf, wobei das wirkliche Maximum wegen der zu großen zeitlichen Abstände zwischen den Serien vermutlich gar nicht getroffen worden war. Eine Woche später hatten sich die Höchstwerte auf das dritte und vierte Stadium verlagert, fielen dann jedoch für alle Stadien rasch ab. Ganz offensichtlich wirkte wie etwa bei *C. vicinus* im Bodensee (EINSLE 1967) auch im Mindelsee das vierte Copepodidstadium sozusagen als Sammelbecken für die Frühjahrsproduktion, deren kleinerer Teil allerdings die Diapause umging und die schwache Sommergeneration begründete. Mit dem erneuten Eintritt der herbstlichen Zirkulation erhöhte sich sprunghaft die Zahl der vierten Copepodide, die nun nach ihrer im Hypolimnion durchgestandenen Ruhephase das neue Herbstmaximum aufbauten.

Diese Deutung der Kurven wird auch durch die relative Verteilung der einzelnen Copepodidstadien bestätigt: Die in Abb. 8 punktiert gezeichnete Fläche der vierten Copepodide zeigt in beiden Jahren im November ein prozentuales Überwiegen dieser Stadien, während die große Zahl der vierten Copepodide im Mai und Juni in dieser Darstellung nicht zur Geltung kommt, da die in die Diapause eintretenden Cyclopiden rasch das Pelagial verlassen, um auf dem Grund des Sees in den Zustand der physiologischen Ruhe zu fallen, der sie dann auch die Zeit des sommerlichen Sauerstoffschwundes und des Auftretens von H<sub>2</sub>S überleben läßt.

Schließlich wiesen auch die Mittelwerte der Körperlängen der Weibchen auf die Existenz der genannten Generationen hin, wobei die sehr großen Tiere, die Ende März erschienen, in den Absolutzahlen kein eigenes Maximum bewirkten, sondern zwischen den jeweils kleineren vorausgehenden und nachfolgenden Generationen eingeschlossen waren.

Bemerkenswert ist vor allem der starke Größenunterschied zwischen den Tieren der Frühjahrs- und der Sommergeneration, die nur noch zwei Drittel der Länge der Märztiere erreichten.

Die Entwicklungsgeschwindigkeit der Eier und Nauplien von *C. strenuus* aus dem Mindelsee wurde in Zuchtexperimenten in Temperaturschränken unter verschiedenen Lichtbedingungen ermittelt; die bereits früher geäußerte Vermutung (EINSLE 1962), daß auch die Naupliusentwicklung von der Photoperiodik beeinflusst wird, ließ sich leider noch nicht hinreichend absichern und wurde deshalb bei den vorliegenden Berechnungen nicht berücksichtigt.



Nach Abb. 9 lag die Verlustrate bei *C. strenuus* im Mindelsee 1965/66 niedriger als bei *Eudiaptomus* und *Mesocyclops*; trotzdem wurden im Dezember und im Mai/Juni über 90% der Eiproduktion bereits im Naupliusstadium vernichtet; geringere Verluste (um 50%) herrschten im März. Der Vergleich mit Abb. 10 macht wahrscheinlich, daß diese zeitweiligen hohen Verluste überwiegend auf die räuberische Lebensweise der Adulten von *C. strenuus* selbst zurückgehen dürften, da zu dieser Zeit noch keine erwachsenen Mesocyclophen im See zu finden waren. Auch während des Sommers herrschte eine relativ große Zehrung, die allerdings nur eine recht geringe Populationsdichte betraf; für diesen Zeitraum ist im übrigen auch nicht ganz klar, ob nicht in Ufernähe höhere Dichtezahlen als im freien Pelagial zu finden sein dürften. Selbst wenn dies jedoch der Fall wäre, würde der prinzipielle Ablauf des Jahreszyklus, der auf der Möglichkeit der Überdauerung durch das „resting stage“ beruht, nicht berührt, da eben die Sommergeneration zum Aufbau des herbstlichen Maximums nicht benötigt wird.

Im Gegensatz zu diesen als „normal“ zu bezeichnenden Verhältnissen im Mindelsee lebten im Buchensee — wie es sich schon bei *Mesocyclops* gezeigt hatte — fast zu allen Jahreszeiten weit mehr erste Copepodide, als nach der im Pelagial vorgefundenen Eiproduktion zu erwarten gewesen wäre. Dabei wurde in den Berechnungen berücksichtigt, daß die tagsüber im untersten Metalimnion stehenden Tiere nach den vorliegenden Beobachtungen keine Vertikalwanderung ausführen, also auch in der wärmeren Jahreszeit eine relativ lange Entwicklungsdauer besitzen dürften. Mit Sicherheit ist die Erklärung darin zu suchen, daß sich wiederum die erwachsenen Tiere bevorzugt in Ufernähe aufhalten, daß also die Population altersmäßig in horizontaler Richtung ungleich verteilt ist.

#### d) *Cyclops bobater*.

Die Art tritt im Bodenseegebiet normalerweise monozyklisch auf (EINSLE 1964a), wobei im Spätherbst die übersommernden fünften Copepodide eine Adultengeneration begründen, deren Nachkommen etwa von März an im Pelagial erscheinen und im Frühsommer, nachdem sie das fünfte Stadium erreicht haben, wieder aus dem Plankton verschwinden. Dieser auch 1961/62 im Mindelsee festgestellte Zyklus änderte sich nun 1966 insofern, als im Juni eine — wenn auch zahlenmäßig schwache — Sommergeneration auftrat, nachdem im Mai noch vereinzelt Weibchen gefunden worden waren. Die im Oktober beginnende Weiterentwicklung der aufsteigenden fünften Copepodide ließ zusammen mit dem Ergebnis der Sommerpopulation ein relativ starkes Herbstmaximum entstehen ( $640 \text{ Adulte/m}^2$ ), während in anderen Jahren zu dieser Zeit nur vereinzelt Erwachsene zu finden waren.

Das Auftreten im Buchensee wurde bereits früher besprochen und dabei die Vermutung geäußert, daß trotz des zeitlich länger dauernden Vorkommens der Copepodide aller Stadien auch hier eine Monozyklie vorliegt, die durch die niedrigen Temperaturen im Lebensraum der ebenfalls hypolimnisch lebenden Tiere über eine größere Zeitspanne ausgedehnt wird.

Wie schon bei den beiden anderen Cyclopiden der Buchenseen bemerkt wurde, reichten auch bei dieser Art die vorgefundenen Zahlen der adulten Tiere, insbesondere der eiertragenden Weibchen, nicht aus, um die auftretenden Werte für die Copepodide zu rechtfertigen. In beiden Seen dürfte demnach auch bei *C. bobater* eine ökologische Trennung in die in Substratnähe lebenden Weibchen und die vorwiegend pelagisch lebenden Copepodidstadien vorliegen; während diese Aufteilung im Mindelsee besonders in der Zirkulationsphase in vertikaler Richtung erfolgt, gliedert sich die Population im meromiktischen Buchensee wohl eher in der Horizontalen auf.

Aus diesen Gründen ist es selbstverständlich unmöglich, eine populationsdynamische Analyse durchzuführen. Es sei lediglich darauf hingewiesen, daß vor allem die älteren Stadien als kräftige Räuber angesehen werden müssen, die, wenn sie in größeren Mengen auftreten (maximal 3—4 Tiere im Liter) einen durchaus spürbaren Faktor für die Verluste unter den übrigen Planktoncrustaceen darstellen.

### 3. Diskussion.

Es wurde bereits mehrmals darauf hingewiesen, daß die zum Teil hohen Verluste der einen oder anderen Art mit großer Wahrscheinlichkeit von den räuberisch lebenden älteren Cope-

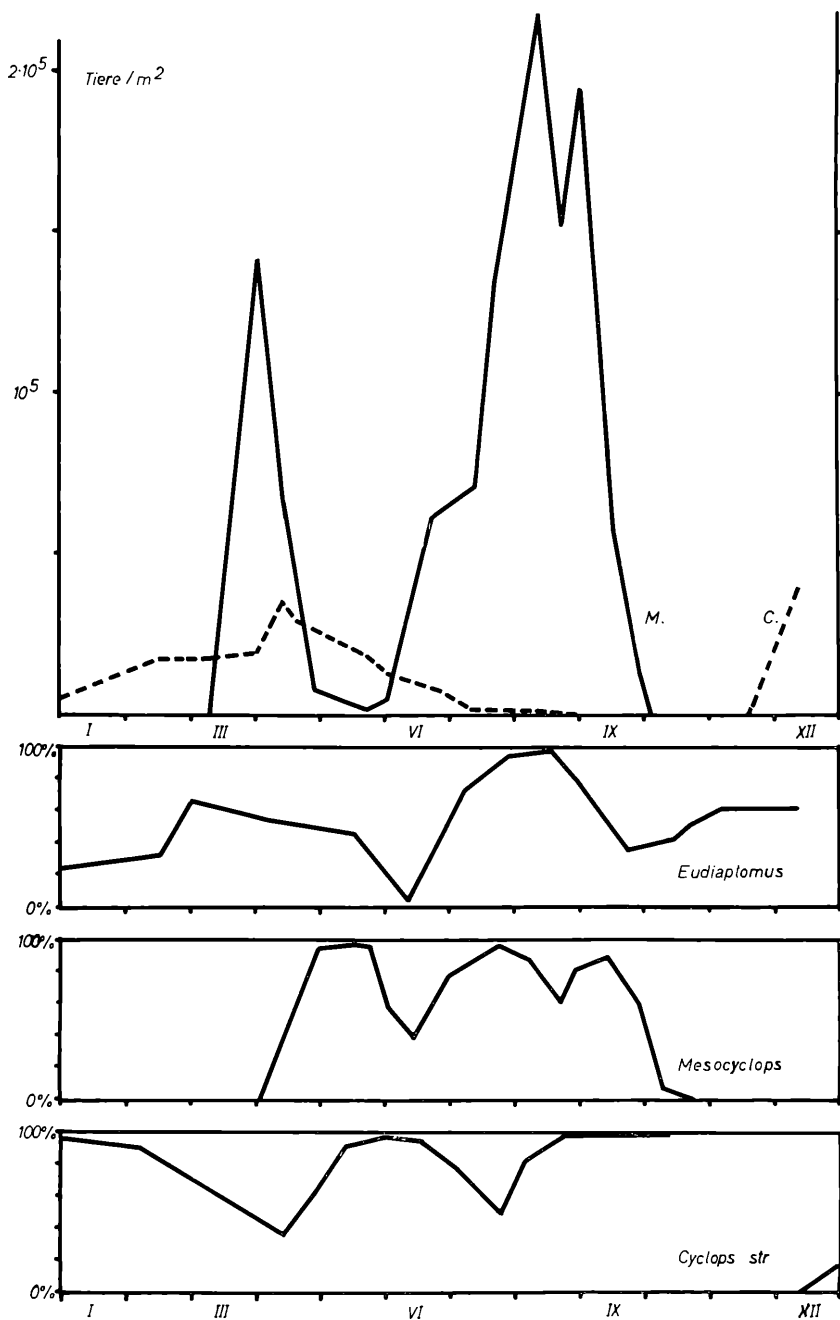


Abb. 10. Prozentuale Verluste und Bestandskurven der adulten Tiere von *Cyclops strenuus* (C) und *Mesocyclops* (M).

podiden und Adulten der *Cyclops*-Arten und von *Mesocyclops* verursacht sein könnten. Das Zusammentreffen eines Adulten- und eines Zehrungsmaximums ist nun selbstredend noch kein sicherer Beweis für einen direkten Zusammenhang, doch fallen in diese Zeiten gehäuft auch die Beobachtungen, daß manche dieser Tiere noch in der fixierten Probe einen bereits angenagten Nauplius oder jungen Copepoden in ihren Mundgliedmaßen halten. (Die Höhe der durch Fischfraß verursachten Verluste ließ sich leider nicht feststellen, spielte jedoch besonders im Mindelsee eine sicherlich bedeutende Rolle).

In Abb. 10 sind die Absolutwerte der *Mesocyclops*- (M) und *Cyclops*- (C) Adulten zusammen mit den Kurven der prozentualen Verluste der drei wichtigsten pelagischen Copepoden aufgetragen. Es ist augenfällig, daß insbesondere die sommerliche Entwicklung von *Mesocyclops* sehr stark auf die Copepoden einwirkte und vor allem die hohen Verluste bei *Eudiaptomus* hervorrief, die dann auch zum nahezu vollständigen Verschwinden der *Eudiaptomus*-Population führten. Ebenfalls von einiger Wirksamkeit war die Frühjahrsentwicklung von *Cyclops strenuus*, von der neben *Eudiaptomus* besonders die Nachkommen der ersten Frühjahrs- generation von *Mesocyclops* betroffen wurden.

Diese schon von der Größe und Lebensweise der Tiere her naheliegenden Beziehungen wirkten sich nun in den beiden Seen in quantitativ sehr verschiedener Weise aus:

Im Buchensee erlitten die pelagisch lebenden Arten und Stadien zweifellos bedeutsame Verluste, doch wurden die normalerweise zu beobachtenden Zyklen im Prinzip kaum gestört, wie etwa das Auftreten von *Ceriodaphnia* und *Diaphanosoma* erkennen ließ. Gerade diese Arten wurden im Mindelsee in ihrer Entwicklung derart beeinflusst, daß die Tiere hier bei weit geringeren Dichtezahlen kaum ein geschlossenes Vorkommen erkennen ließen.

Die Gründe für diese Unterschiede sind nun sicher zu komplex, um derzeit vollständig erfaßbar zu sein. Mit großer Wahrscheinlichkeit ist jedoch eine Hauptursache in der verschieden starken und stabilen Schichtung der beiden Gewässer zu sehen, die in vertikaler Richtung die einzelnen Populationen und Altersstadien im Buchensee stärker, im Mindelsee weniger deutlich gegeneinander abgrenzte. Von dieser vertikalen Aufgliederung hängt natürlich auch die Häufigkeit des Zusammentreffens der einzelnen Arten und Altersklassen ab, so daß im sehr stark geschichteten Buchensee die epilimnisch lebenden Jugendstadien der entsprechenden Arten weniger oft mit den räuberisch lebenden Adulten in Kontakt geraten, als dies im Mindelsee der Fall war. Weiterhin zu berücksichtigen sind die bereits erwähnten horizontalen Unterschiede in der Verteilung von *Cyclops* und *Mesocyclops*, die ebenfalls den potentiellen Beutetieren zugute kamen.

Diese Erwägungen gelten allerdings nur für die räumliche Verteilung während des Tages; die hierbei festzustellenden Zonierungen können sich bei der nächtlichen Aufwärtswanderung gegeneinander verändern und überschneiden. Da von den beiden Gewässern jedoch noch zu wenige Wanderungsserien vorliegen, muß die Beantwortung dieser Frage vorläufig noch offen bleiben.

## VI. Zusammenfassung

Die populationsdynamische Analyse der Copepoden zweier in ihrem Schichtungstyp verschiedenen Seen bestätigte die bereits von GRIM (1950) formulierte Erkenntnis, daß die Absolutwerte der Bestände planktischer Organismen weniger von der Fortpflanzungsleistung der Populationen als vielmehr von der Höhe der jeweiligen Verluste abhängt. Diese Verlust-rate wurde in der vorliegenden Arbeit lediglich für die Naupliusphase der Copepoden ermittelt, da zumindest für die Copepodidreihe der Cyclopiden neben der Temperatur auch die Photoperiodik auf die Entwicklungsgeschwindigkeit einwirkt. Die experimentellen Untersuchungen hierzu sind noch nicht weit genug gediehen, um bereits quantitative Aussagen zu erlauben; da jedoch die bedeutendsten Verluste in der Naupliusphase zu erwarten sind, dürfte die Vernachlässigung der Copepodide tragbar sein.

Da in beiden Gewässern keine nennenswerten Verluste durch Abfluß entstehen können, dürften die gefundenen Verlustmengen auf den Fischfraß (über dessen Höhe noch keine Aussagen möglich sind) sowie auf die Tätigkeit der räuberisch lebenden Crustaceen selbst zurückgeführt werden.

Besonders im holomiktischen Mindelsee ergaben sich dabei folgende Beziehungen:

- a. Als wichtigste Räuber kamen die letzten Copepodidstadien und Erwachsenen von *Cyclops strenuus* sowie vor allem die Weibchen von *Mesocyclops leuckarti* in Frage; *Cyclops bobater* trat in zu geringer Zahl auf, um in diesem Rahmen von Bedeutung zu sein.
- b. Die Verluste in der Naupliusreihe der drei Copepoden (ohne *Cyclops bobater*) gingen oft über 95% hinaus, wobei absolut gesehen besonders die Frühjahrs- und Sommerproduktion von *Mesocyclops* sowie die sommerliche Entwicklung von *Eudiaptomus* betroffen wurden. Für die Zehrung während der Frühjahrsmonate war vor allem *Cyclops strenuus*, für die hohen Verluste während des Sommers *Mesocyclops* verantwortlich zu machen.
- c. Mit Sicherheit ließ sich das nahezu völlige Verschwinden von *Eudiaptomus* anfangs August 1966 auf die räuberische Lebensweise der Weibchen von *Mesocyclops* zurückführen, die neben einer beachtlichen Körpergröße zu dieser Zeit auch gewaltige Dichtezahlen (30–40 Weibchen pro Liter) aufwiesen. Erst mit dem Rückgang der Adultenzahlen von *Mesocyclops* erholte sich *Eudiaptomus* von diesem Zusammenbruch.
- d. Die Verlustrate unter den Cladoceren ließ sich nicht ermitteln, da noch keine Daten über die Entwicklungsgeschwindigkeiten vorliegen. Immerhin mußte auch hier im Mindelsee mit hohen Verlusten gerechnet werden, da besonders das Vorkommen von *Ceriodaphnia* und *Diaphanosoma* außergewöhnlich gestört erschien.
- e. Gerade diese beiden Arten jedoch traten im normalerweise meromiktischen Buchensee in ausgesprochen regelmäßigen Zyklen auf; die Situation bei der Gattung *Daphnia* war durch eine Teilzirkulation des Buchensees im Herbst 1965 erheblich gestört worden und strebt derzeit offenbar wieder einer Stabilisierung zu.
- f. „Normale“ Verluste gab es auch bei *Eudiaptomus* im Buchensee, während überraschenderweise die festgestellte Eiproduktion der Weibchen von *Cyclops* und *Mesocyclops* nicht ausreichte, um die ohnehin nicht sehr großen Zahlen der entsprechenden ersten Copepodidstadien zu rechtfertigen. Die Erklärung ist darin zu suchen, daß sich die Adulten in dem relativ kleinen See vorzugsweise in der Nähe der steilen Ufer aufhalten und dort mit der angewandten Methode nicht erfaßt wurden.
- g. Die Unterschiede in der Verlustrate der artmäßig gleich zusammengesetzten Assoziationen wurden damit begründet, daß in dem weitaus stärker und stabiler geschichteten Buchensee die Wohntiefen der einzelnen Arten und Stadien besser gegeneinander abgegrenzt sind als im holomiktischen Mindelsee.

## V. Literatur

- ECKSTEIN, H., 1963: Untersuchungen über den Einfluß des Rheinwassers auf die Limnologie des Schluchsees. — Arch. Hydrobiol., Suppl. 28: 47–182.
- EICHHORN, R., 1957: Zur Populationsdynamik der calanoiden Copepoden in Titisee und Feldsee. — Arch. Hydrobiol., Suppl. 24: 186–246.
- EINSELE, U., 1962: Die Bedeutung der Chromatin-Diminution für die Systematik der Gattung *Cyclops* s. str. — Die Naturwissenschaften 49: 90.
- 1964a: Die Gattung *Cyclops* s. str. im Bodensee. — Arch. Hydrobiol. 60: 133–199.
- 1964b: Das Crustaceenplankton des Mindelsees. — Beitr. naturk. Forsch. SW-Deutschl. 23: 53–70.
- 1966a: Die Buchenseen bei Radolfzell (Bodensee) und ihr Zooplankton. — Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz N. F. 9: 27–63.
- 1966b: Einige Beobachtungen und Hypothesen zur Taxonomie der Gattung *Daphnia*. — Schr. Ver. Gesch. Bodensee u. s. Umgeb. 84: 1–17.
- 1967: Die äußeren Bedingungen der Diapause planktisch lebender *Cyclops*-Arten. — Arch. Hydrobiol. 63: 387–403.
- 1968: Die Gattung *Mesocyclops* im Bodensee. — Arch. Hydrobiol. : 64, 131–169
- ELGMORK, K., 1959: Seasonal occurrence of *Cyclops strenuus strenuus*. — Fol. Limnol. Scand. 11: 1–196.
- 1964: Dynamics of zooplankton communities in some small inundated ponds. — Ibid. 12: 1–83.

- ELSTER, H. J., 1954: Über die Populationsdynamik von *Eudiaptomus gracilis* SARS und *Heterocope borealis* FISCHER im Bodensee-Obersee. — Arch. Hydrobiol., Suppl. 20: 546—614.
- FAHEEM KHAN, M., 1965: The effect of constant and varying temperatures on the development of *Acanthocyclops viridis* (JURINE). — Proc. R. I. A. 64, Sect. B: 117—130.
- GRIM, J., 1950: Versuche zur Ermittlung der Produktionskoeffizienten einiger Planktonphyten in einem flachen See. — Biol. Zbl. 69: 147—174.
- HERBST, H. V., 1962: Blattfußkrebse (Phyllopoden). — Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart. 1—130.
- KOZMINSKI, Z., 1936: Morphologische und ökologische Untersuchungen an Cyclopiden der *strenuus*-Gruppe. — Int. Rev. ges. Hydrobiol. u. Hydrographie 37: 176—233.
- NAUWERCK, A., 1963: Die Beziehungen zwischen Zooplankton und Phytoplankton im See Erken. — Symb. Bot. Upsal. 17: 1—163.
- SCHMALZ, J., 1934: Die Sauerstoff- und Härteverhältnisse des Wassers bei den Tag- und Nachtuntersuchungen von AUERBACH 1931 sowie Bemerkungen zu THIENEMANN's Buch: Der Sauerstoff im eutrophen und oligotrophen See 1928. — Schweiz. Zeitschr. Hydrol. 6: 31—62.
- SMYLY, W. J. P., 1961: The life-cycle of the freshwater copepod *Cyclops leuckarti* CLAUS in Esthwaite Water. — J. Anim. Ecol. 30: 153—169.
- 1962: Laboratory experiments with stage V copepodids of the freshwater copepod, *Cyclops leuckarti* CLAUS, from Windermere and Esthwaite Water. — Crustaceana 4: 273—280.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland](#)

Jahr/Year: 1969

Band/Volume: [28](#)

Autor(en)/Author(s): Einsle Ulrich

Artikel/Article: [Populationsdynamische und synökologische Studien am Crustaceen-Plankton zweier Kleinseen 53-73](#)