Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl.	Band 35	S. 81–94	Karlsruhe, 1. 11. 1976

Die bisexuelle Fortpflanzung in der *Daphnia longispina*-Gruppe des Bodensee-Obersees

von RICHARD MUCKLE und HANNELORE DILLMANN-VOGEL[1])

Der Fortpflanzungsmodus der Cladoceren ist eine Heterogonie: Auf einige oder zahlreiche parthenogenetische Generationen folgen im Jahresauftreten eingeschaltete Phasen mit bisexueller Fortpflanzung. Je nach Zahl der zweigeschlechtlichen Zyklen spricht man von verschiedengradiger Polyzyklie, ausgeprägterer Di- oder Monozyklie, gelegentlich wird aus größeren stehenden Gewässern auch von ausgesprochen azyklischen, nur parthenogenetisch sich fortpflanzenden Populationen berichtet. Im Experiment jedenfalls ist es bei verschiedenen Cladocerenarten gelungen, unter entsprechenden Bedingungen sehr viele aufeinanderfolgende parthenogenetische Generationen unter Ausschaltung jeglichen bisexuellen Zyklus' zu züchten. – Im Litoral des Bodensees treten zumindest einige Chydoridenarten (*Eurycercus lamellatus, Peracantha truncata, Chydorus sphaericus*) auf, bei denen scheinbar fast zu allen Zeiten auch Männchen angetroffen werden, die demnach polyzyklisch wären, obwohl hier die Voraussetzungen für eine obligatorische Polyzyklie, regelmäßig eintretende Katastrophen wie z. B. mehrfaches Austrocknen im Sommer, weitgehendes Ausfrieren des Wasserkörpers im Winter, natürlich nicht gegeben sind. Die Cladoceren der pelagischen Region des Bodensee-Obersees leben in einem Milieu, das Katastrophen in noch höherem Maße nicht kennt, die Zahl der bisexuellen Zyklen ist in den Populationen dieses Raumes reduziert: Bei der inzwischen aus dem See verschwundenen *Diaphanosoma brachyurum* und bei *Leptodora kindti* zieht sich das Erscheinen der ♂♂ zwar jeweils über einige Monate hin (MUCKLE 1972), es ist jedoch hieraus nicht zu schließen, daß dabei mehrere echte Zyklen auftreten, beide Arten sind vielmehr monozyklisch, ihre Latenzeier machen eine z. T. recht lange Ruhepause durch. Zur Frage der Heterogonie der Daphnien des Oberseepelagials finden wir bei AUERBACH (in AUERBACH, MAERKER u. SCHMALZ 1924 und 1926), der in den Jahren 1920–1924 als erster quantitative Studien am Zooplankton unseres Sees durchgeführt hat, noch keine Hinweise. Dagegen berichten ELSTER u. SCHWOERBEL (1970) im Rahmen einer vorwiegend der Populationsdynamik der Daphnien im Bodensee gewidmeten Arbeit mit Untersuchungsergebnissen aus den Jahren 1932–1935 ausführlicher auch über monatliche Männchenvorkommen im gesamten Jahresgang. Da unsere eigenen Ergebnisse aus Untersuchungen im Überlinger- bzw. im westlichen mittleren Obersee aus der Zeit 1952–1967 in mancher, evtl. nicht ganz unerheblicher Hinsicht von dem durch die beiden genannten Autoren Mitgeteilten abweichen, seien sie zur Ergänzung des über das Thema bisher Bekannten nachfolgend dargestellt.

Daphnia hyalina, deren Erstbeschreibung durch LEYDIG (1860) z. T. auf Tieren aus dem Bodensee beruht, war bis 1956 die einzige *Daphnia*-Form der Freiwasserzone und damit des gesamten Bodensee-Obersees (s. unten). Im Mai 1956 fanden wir in unseren Netzfängen aus dem Überlinger See erstmals Tiere einer *galeata*-Form, die dann schon in den unmittelbar folgenden Monaten häufiger wurde und sich in den anschließenden Jahren als erfolgreicher Neu-

[1]) Staatl. Institut für Seenforschung und Seenbewirtschaftung – Leiter: Direktor Dr. R. ZAHNER, Langenargen – Abt. MAX-AUERBACH-Institut Konstanz-Staad; mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft im Rahmen des „Bodensee-Projektes", für die wir verbindlichst danken.

eindringling in die pelagische Crustaceenassoziation mit allerdings sehr unterschiedlichen mittleren Beständen manifestierte. In den ersten Jahren ihres Auftretens im Obersee scheint diese *galeata* sich, abgesehen von einer stets relativ großen Variationsbreite ihrer morphologischen Merkmale[2]), hinreichend rein erhalten zu haben, ihre Abgrenzung gegen die alteingesessene, nun im Lebensraum mit ihr vereinten *hyalina* war jedenfalls bis etwa Ende der Fünfzigerjahre noch weitgehend unschwer möglich. Dann aber traten mehr und mehr häufig sehr unterschiedlich intermediäre Formen auf, die den Gedanken an eine immer stärkere Bastardierung der sympatrisch gewordenen Populationen nahelegten. Obwohl wir – den Umfang dieser Entwicklung anfangs noch nicht erkennend – versucht hatten, die beiden Typen wenigstens in ihren adulten ♀♀ weiterhin getrennt auszuzählen (Jungtiere und ♂♂ konnten in den Routinezählungen sowieso nicht getrennt werden), müssen wir im nachhinein heute feststellen, daß dies etwa ab 1962/63 tatsächlich wohl nicht mehr möglich gewesen ist. Wir haben uns daher entschlossen, die *Daphnia*-Besiedelung des Oberseepelagials von diesem Zeitpunkt an als Bastardpopulation zu bezeichnen. Eine zur Zeit noch nicht abgeschlossene eingehendere Analyse von *Daphnia*-Material jener Periode legt im übrigen die Vermutung nahe, daß etwa gleichzeitig mit dem Auftreten von *galeata* auch *longispina typica*-Elemente in den Obersee eingesickert sind; ob dieser Einbruch getrennt erfolgte, oder ob vielleicht die *galeata*-Form selbst bereits Bastardcharakter hatte, läßt sich im Augenblick nicht entscheiden (vgl. Abbildg.). An dieser Stelle begnügen wir uns mit den aufgezeigten Tatsachen zur Begründung unserer Entscheidung hinsichtlich der taxonomisch-nomenklatorischen Behandlung der Daphnien des Bodensee-Obersee-Pelagials: Der Umstand, daß die *hyalina*- und die *galeata*-Form verhältnismäßig kurz nach ihrem Sympatrischwerden in ihrem natürlichen Milieu sich offenbar unbegrenzt kreuzten und damit eine starke Bastardpopulation bildeten (von uns festgestellter maximaler mittlerer Monatsbestand = über 640 000 Tiere unter 1 m^2 Oberfläche im westl. mittleren Obersee, Juni 1966), zeigt unseres Erachtens, daß es sich bei diesen Formen in der Tat nicht um „gute" Arten im Sinne einer am Evolutionsgeschehen sich orientierenden Definition des Artbegriffs gehandelt hat, vielmehr betrachten wir die Ausgangselemente als Rassen. Da bei den Bastarden neben dem *hyalina*- und dem *galeata*-Charakter deutlich auch noch der *longispina*-Einfluß zum Ausdruck kommt, folgen wir – mit gutem Grund – dem Vorgang zahlreicher früherer Autoren und bezeichnen unsere Ausgangspopulationen als *Daphnia longispina hyalina* (LEYDIG, 1860) und eine *Daphnia longispina galeata* (fraglich: *Daphnia longispina longispina* (O. F. MÜLLER, 1785)). EINSLE, der sich vor einigen Jahren (EINSLE 1966) mit der systematischen Stellung pelagischer *Daphnia*populationen des nördlichen Voralpenraumes auseinandergesetzt hat, ist, was die Obersee-Tiere nach 1956 angeht, schon zu im Grundsätzlichen ähnlicher Anschauung gelangt.

Die zeitliche Lage und der Verlauf der bisexuellen Fortpflanzung in der Heterogonie der *Daphnia longispina*-Gruppe im Obersee kann nur anhand des Auftretens der Männchen dargestellt werden. ELSTER u. SCHWOERBEL konnten nichts über ephippientragende ♀♀ und frei angetroffene Ephippien mitteilen, da die diesbezüglichen Unterlagen verlorengegangen sind. Wir selbst haben Ephippienweibchen und Ephippien in unserem Material nicht durchgehend, sondern nur in den späteren Jahren gezählt, also gerade dann nicht, solange *Daphnia longispina hyalina* noch allein vorkam. Da Ephippienweibchen auf jeden Fall ungleich zahlreicher auftraten als ♂♂, hätten genaue Angaben über sie die Schilderung der zweigeschlechtlichen Fortpflanzung unserer Tiere zweifellos präzisierend ergänzt; da die Einbeziehung von letzten Teilergebnissen in diesem Zusammenhang indessen nur Aspekte berücksichtigen könnte, die auch heute noch der Überprüfung offenstehen, verzichten wir darauf.

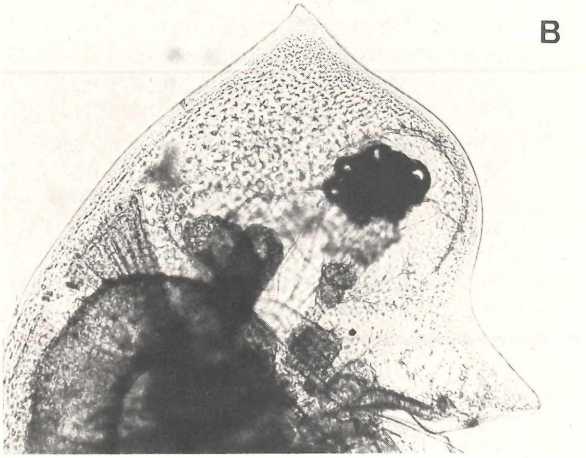
Zur Technik und Methodik unserer eigenen Arbeiten kann auf das in früheren Veröffent-

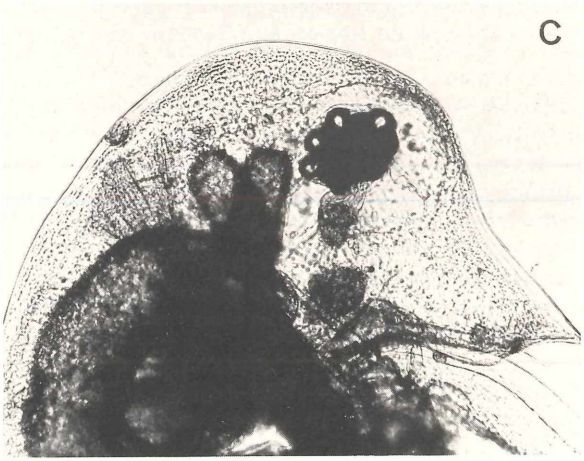
---

[2]) die charakteristische Cyclomorphose ist bei dieser Feststellung selbstverständlich ausgeklammert.

lichungen Gesagte verwiesen werden (ANSTALT FÜR BODENSEEFORSCHUNG DER STADT KONSTANZ 1957–1963, MUCKLE 1963). Lediglich zu den Netzfängen der Jahre 1962–1967 im westlichen mittleren Obersee sei vermerkt, daß sie nur im ersten Jahr (zusammen mit entsprechenden Überlinger See-Serien) als Schließnetzstufenfänge, später als Gesamtfänge 0–250 m durchgeführt worden sind. Sie haben infolge der stärkeren Maschenverstopfung in höherem Grade zu Minimalwerten geführt. Um ein Urteil darüber zu ermöglichen, inwieweit unsere Mittelwerte überhaupt aussagefähig sein können, ist in der Tabelle ein Überblick über die Zahl unserer Fangserien bzw. Fänge in den Monaten der zusammengefaßten Untersuchungszeiten gegeben. Die Tabelle bringt die Ergebnisse unserer Untersuchungen zusammen mit denen von ELSTER u. SCHWOERBEL; hierzu eine kurze Erläuterung: Den Jahresrhythmus im See erfassen wir als Seejahr, dieses beginnt mit dem April, in dem sich im allgemeinen die Sommerstagnation im Bodensee-Obersee endgültig festigt. April, Mai und Juni können, da sie die Periode des stärksten Temperaturanstiegs im Epilimnion repräsentieren (durchaus auch im Blick auf das limnobiologische Geschehen), als Seefrühjahr angesehen werden. Juli bis September sind der Seesommer mit der ausgeprägtesten thermischen Schichtung, in dessen Ende schon der Beginn der Zirkulation im Oberflächenwasser fällt. Als Seeherbst bezeichnen wir die letzten drei Monate des Kalenderjahres, sie sind charakterisiert durch die bereits beträchtlich über die 50-m-Linie hinabreichende Zirkulation. Januar, Februar und März schließlich stellen den Seewinter dar mit der Hochzirkulation und einer gewissen, noch in den Zusammenhang des bisherigen Jahresablaufs gehörenden Ruhephase in weiteren Bereichen des Lebensganges, durchaus jedoch nicht in allen. Im einzelnen enthält unsere Tabelle die Prozentanteile der *Daphnia*-Männchen an den monatlichen Gesamtbeständen der Population (en) in den verschiedenen Untersuchungsjahren und – soweit dies möglich war – im Jahresmittel, letzteres freilich ein sehr abstrakter Wert. Für die Untersuchungsperioden, die zusammenzufassen waren, sind jeweils abschließend die absoluten mittleren Gesamt-Monats- und Jahresbestände an Daphnien gegeben, ebenso die absoluten ♂♂-Bestände. Die absoluten Werte von ELSTER u. SCHWOERBEL sind mit Hilfe von Korrekturfaktoren erstellt worden, die aus Vergleichspumpfängen zu den Netzfängen zur Eliminierung der Maschenverstopfung gewonnen wurden. Die Zahlen dieser Autoren liegen daher beträchtlich höher als unsere eigenen, die mangels solcher Vergleichsmöglichkeiten unveränderte Rohwerte darstellen (Aufrundungen, die selbstverständlich sinnvoll wären, sind unterblieben, um die rein rechnerische Überprüfbarkeit zu wahren). Nach frdl. Mitteilung von Prof. ELSTER betrug sein Korrekturfaktor im groben Mittel etwa 3, so daß seine Zahlen auf rund $^1/_3$ zu reduzieren wären, um mit den unsrigen vergleichbar zu sein. Die Angabe der Prozentanteile auf eine Dezimale ist vom Material her gerechtfertigt, hier liegt dann allerdings auch schon die Grenze unserer Möglichkeiten; die zweite Dezimale wurde nur als Hinweis auf eine etwaige Tendenz im gegebenen Fall zur Aufrundung beigezogen.

Bei ELSTER u. SCHWOERBEL zeigt die *Daphnia longispina hyalina*-Population des Obersees im Durchschnitt der Untersuchungszeit 1932/35 im Wintermonat Februar den geringsten Monatsbestand im Freiwasser vorgefundener Tiere, die Zahl der Eier im Brutraum reifer Parthenoweibchen war augenscheinlich niedrig; im März wurden bei geringfügig höherem Bestand überhaupt keine Subitaneier beobachtet. Mit Rücksicht auf die verhältnismäßig kleine Zahl der Jahre, aus denen durchgehende Angaben über die Verhältnisse in den Wintermonaten vorliegen (über die Zahl der einzelnen Fangserien/Monat wird nichts mitgeteilt), kann aus den Befunden von ELSTER u. SCHWOERBEL nicht sicher geschlossen werden, daß die parthenogenetische Vermehrung der Population in der auslaufenden Auftretensperiode für längere Zeit gänzlich unterbrochen war. Die mögliche azyklische Fortpflanzungsquote war jedoch zweifellos sehr gering. Von April an nimmt der Bestand der *Daphnia longispina hyalina* zunächst noch langsam, im Mai und Juni dann aber stark zu, und im Juli wird das Jahresmaximum erreicht. Der Dichterückgang ab August verläuft etwas zögernder als der Anstieg im er-





Die *Daphnia longispina* – Rassenbastarde im Bodensee-Obersee (Kopfformen):

A vorwiegend *hyalina*-Charakter
B vorwiegend *galeata*-Charakter
C vorwiegend *longispina*-Charakter
(A = westl. mittlere Obersee, Seemitte, 19.7.62;
B und C = Überlinger See vor Süßenmühle, 19.7.62)

Fot. G. ROTTENGATTER

sten Seejahrsdrittel, ab Dezember jedoch herrschen winterliche Verhältnisse. *Daphnia*-Männchen werden von ELSTER u. SCHWOERBEL erstmals im Juni beobachtet (dreimal in vier Jahren), sie sind hier bereits relativ häufig. Im Juli geht bei Anstieg der Gesamtpopulation auf das Doppelte die absolute Männchenzahl leicht, ihr Anteil entsprechend kräftiger zurück. Der Rückgang wird zwar nur im Einzeljahr 1934/35 beobachtet, er deutet aber eine Möglichkeit an, auf die wir noch zurückkommen werden. Im August – die absoluten Bestandswerte der Gesamtpopulation nehmen, wie erwähnt, von jetzt an ab – steigen die Männchenwerte deutlich, in einzelnen Jahren stark an. Die Jahreshöchstwerte des Männchenauftretens kommen nach beiden Betrachtungsweisen ganz klar in den September zu liegen, zwei Monate nachdem das Gesamtmaximum erreicht worden ist. Im Oktober gehen die Männchenbestände im Mittel absolut stark, anteilmäßig weniger kräftig zurück, so daß in letzterer Beziehung dieser Monat noch den zweithöchsten Wert des Jahres bringt. Auch im November ist der Männchenanteil bei stark abgesunkenen Absolutzahlen noch recht ansehnlich, ab Dezember sind dann allerdings keine ♂♂ mehr im Freiwasser anzutreffen. Gesamthaft liegen sowohl die Absolutwerte als insbesondere auch die Prozentanteile der *Daphnia*-Männchen in der Untersuchungsperiode von ELSTER u. SCHWOERBEL hoch, vor allem die Anteile werden weder in den mehrjährigen noch in den einzelnen Monatsmitteln der folgenden Untersuchungszeiten noch einmal erreicht. Erwähnenswert ist allerdings die Tatsache, daß im letzten Untersuchungsjahr der beiden Autoren bei ungleich höherer Populationsdichte der *Daphnia longispina hyalina* als in den Vorjahren die ♂♂-Anteile (mit Ausnahme des Juli- und des Novemberwertes) deutlich niedriger lagen als in jenen: Im Kalenderjahresmittel 1935 betrug der Männchenanteil nur 2.0 % gegenüber 3.3 % im mehrjährigen und z. B. 6.1 % im Kalenderjahresmittel 1933.

17 Jahre nach Abschluß der Arbeiten von ELSTER u. SCHWOERBEL begannen unsere eigenen Untersuchungen, zunächst im Überlinger See (1952/53 bis 1961/62) und dann im westlichen mittleren Obersee (1962/63 bis 1966/67). Bis 1955/56 bestand auch unser *Daphnia*-Material nur aus *Daphnia longispina hyalina,* die Besiedlungsdichte des Tieres war, grob geschätzt, inzwischen auf annähernd das Fünffache angestiegen[3]). Das Bild der bisexuellen Fortpflanzung stellt sich in dieser Zeit etwa folgendermaßen dar: Ab April nimmt die Population stark zu, besonders von April auf Mai verläuft der Anstieg sprunghaft. Im Mittel der vier Jahre wird (allerdings nicht voll überzeugend, da sich bei den beiden Einzeljahren, die die Lage dieses Maximums bedingen, ein Jahr – 1954/55 – befindet, in dem nur je ein Fang/Monat ausgeführt worden ist) der höchste Bestandswert erst im August erreicht; ab September sinken die Zahlen ab. In den Wintermonaten liegen die Weibchenbestände niedrig, aber – der Gesamtzunahme entsprechend – merklich höher als bei ELSTER u. SCHWOERBEL, d.h. die Möglichkeit einer teilweise azyklischen Überbrückung des Winters ist absolut größer geworden als früher.

Männchen treten erstmals sehr vereinzelt (nur in einem der vier Jahre) im Mai und dann ebenso (in zwei Jahren) auch noch im Juni auf; unsere Juli- und Augustfangserien aus dieser Zeit enthalten dagegen keine männlichen Tiere. Im September finden wir erneut wieder ♂♂, und zwar treten sie im vierjährigen Mittel in diesem Monat wie bei ELSTER u. SCHWOERBEL absolut und relativ maximal auf. Bei deutlich zurückgegangenen absoluten Bestandszahlen ist im Oktober der Männchenanteil noch nahezu gleich hoch, im November werden die letzten ♂♂ des Jahreszyklus festgestellt. Im Vergleich zu den Zahlen von 1932/35 sind unsere ♂♂-Werte aus den letzten Jahren des alleinigen Auftretens von *Daphnia longispina hyalina*

---

[3]) etwa um denselben Betrag haben die Bestände von 1920/24 (AUERBACH) bis 1932/35 zugenommen. Die Eutrophierung des Sees ist in diesen frühen Jahren selbstverständlich noch langsamer verlaufen als später, sie war jedoch in den *Daphnia*-Bestandszahlen – insbesondere bereits von 1924 bis 1932 – durchaus deutlich; der geringere Zuwachs von 1935 bis 1952 rührt vermutlich aus einer gewissen Stagnation des Nährstoffzuflusses während der Kriegs- und ersten Nachkriegsjahre 1939 bis Ende der Vierzigerjahre (s. unten).

im Obersee zwar nicht absolut, aber im Anteil erkennbar zurückgegangen. Bei Betrachtung der Einzeljahre der Periode 1952–1956 zeigt sich, daß unsere Männchenbestände der ersten drei Jahre größenordnungsmäßig noch annähernd mit jenen der zitierten Autoren übereinstimmen, das Jahresmittel für 1955/56 dagegen liegt um eine Zehnerpotenz niedriger! Dabei sollte allerdings vielleicht wiederum nicht außer acht gelassen werden, daß auch aus diesem Seejahr nur eine Fangserie pro Monat vorliegt. – Zum zeitlichen Auftreten der ♂♂ in der *longispina hyalina*-Phase unserer Untersuchungsperiode ist demnach festzuhalten, daß vorläufig nur in 5 Monaten des Jahres männliche Tiere beobachtet worden sind mit einer ersten, wie gesagt, sehr schwachen Auftretenszeit etwa in der zweiten Frühjahrshälfte bei ansteigenden Gesamtbestandswerten. Nach einer Pause von zwei Monaten setzt dann die zweite, zweifellos stark überragende bisexuelle Hauptphase ein, die sich über drei Monate vom ausgehenden Sommer bis in die Mitte des Seeherbstes erstreckt, eine Zeit, in der das Auftretensmaximum unserer Form bereits klar überschritten ist. Wir erinnern uns des obigen Hinweises auf einen einmal in 4 Jahren beobachteten Rückgang beider Männchenwerte im Juli 1934 bei ELSTER u. SCHWOERBEL, der immerhin so stark war, daß er auch im vierjährigen Mittel noch mehr oder weniger zum Ausdruck kam. Wenn auch in der Untersuchungszeit 1932–1935 der Eindruck vorherrscht, daß *Daphnia longispina hyalina* monozyklisch, möglicherweise mit einer schwachen Neigung zur Azyklie war, so sprechen die Ergebnisse der zweiten Untersuchungszeit und diese genauere Detaillierung der Entwicklung vom Frühsommer 1934 doch dafür, daß die ursprüngliche *Daphnia*-Form des Bodensee-Obersees zwar in der Tat vorwiegend monozyklisch war, daß aber eine schwache Dizyklie noch bestanden hat. Das Männchenvorkommen war in einzelnen Monaten – durchweg des Überganges Spätsommer/Frühherbst – beträchtlich; im Jahresdurchschnitt treten die ♂♂ zwar stärker zurück, ihr Anteil bleibt aber – von wenigen Monatswerten abgesehen, zu denen die Zahlen aus Mai und Juni unserer eigenen Untersuchungszeit gehören – im unteren Prozentbereich. Von den 8 Jahren aus der *longispina hyalina*-Zeit fällt nur eines beträchtlich aus dem aufgezeigten Rahmen, das letzte, 1955/56, in dem alle Männchenanteile nur noch weniger als 10% der früheren Werte erreichen. Die absoluten Gesamtbestände der Population dieses Jahres, das muß besonders betont werden, unterscheiden sich nicht von den entsprechenden Verhältnissen der drei vorangegangenen Jahre. Dagegen hat es allerdings doch den Anschein, als ob die ♂♂-Werte den Anstieg der Gesamtbestände in der Zeit von 1932/35 bis 1952/56 nicht voll mitgemacht hätten, d.h. die Männchenanteile sind mit steigender Gesamtbestandsdichte kleiner geworden. Dies der Eindruck, den man aus der Bewegung der Zahlen gewinnt, eine befriedigende Erklärung für diese Erscheinung vermögen wir im Augenblick nicht zu geben.

Unsere zweite Untersuchungsperiode im Überlinger See, die sich lückenlos an die erste anschließt, und die wir bis 1961/62 dauern lassen möchten, ist, wie oben dargestellt, gekennzeichnet durch das Auftauchen einer *Daphnia longispina galeata*-Form und ihr erfolgreiches Eindringen in die Crustaceenassoziation des Pelagials im Bodensee-Obersee. Über die Voraussetzungen, die diesen Vorgang zu diesem Zeitpunkt möglich gemacht haben, können wir mit letzter Sicherheit nichts aussagen. Es ist aber außerordentlich wahrscheinlich, daß eben um die Mitte der Fünfzigerjahre bestimmte Umweltverhältnisse im Obersee geschaffen waren, die endlich den Erfolg einer „Infektion" sicherstellten, die vermutlich auch früher schon – sich gelegentlich wiederholend – stattgefunden hat, ohne den erforderlichen „Nährboden" gefunden zu haben. Im Untersee des Bodensees z. B. lebte schon seit längerem eine *Daphnia longispina,* die als *galeata* angesprochen werden muß (RITZI 1940); eine Verschleppung von hier in den Obersee scheint fast zwangsläufig immer möglich gewesen zu sein. Natürlich konnten Einsickerungen auch auf andere Weise und über andere Wege erfolgen, tatsächlich hat ELSTER schon 1932 einmal einige Individuen einer spitzgehelmten *Daphnia* in einem Netzfang aus der Bregenzer Bucht gefunden (KIEFER u. MUCKLE 1959). Daß diese auf der Hand liegenden oder tatsächlich erkannten, meist passiven Immigrationen ohne Erfolg geblieben sind,

muß am noch unzureichenden Substrat Obersee gelegen haben. Wir schließen wohl richtig, wenn wir annehmen, daß im Jahrzehnt von 1950 bis 1960 hier dann die Bedingungen für die Zuwanderung fremder Faunenelemente günstiger wurden, wie einige andere Beispiele, etwa das Auftauchen von *Cyclops vicinus* 1954 (KIEFER in KIEFER u. MUCKLE 1959) und das aktive Eindringen des Dreistachligen Stichlings aus dem Untersee über den Seerhein 1959 (MUCKLE 1972), dies indizieren. Es liegt sehr nahe, diese Vorgänge mit der etwa ab dieser Zeit rasant zunehmenden künstlichen Eutrophierung des Obersees in Verbindung zu bringen, die im einen Fall *(Daphnia longispina galeata)* u. a. vorteilhaftere Ernährungsbedingungen für einen pelagischen Filtrierer, im anderen gesamthaft geeignetere Lebens- und Fortpflanzungsverhältnisse im oberen Litoralbereich *(Gasterosteus aculeatus)* geschaffen haben mag. – Wie oben schon angedeutet, erfolgte die Ausbreitung der *Daphnia longispina galeata* im Überlinger See keinesfalls in der Form einer kontinuierlichen Zunahme: 1956/57, d.h. im Jahre seines ersten Auftretens in unseren Fängen, war das Tier bereits ziemlich zahlreich anzutreffen, im Jahresmittel der adulten ♀♀ machte es 7 % aus. Schon im folgenden Jahr ging *galeata,* während *hyalina* zunahm, wieder erheblich zurück, im Jahresdurchschnitt war nur jede achtzigste Daphnia (= 1 %) eine *galeata.* 1958/59 und 1959/60 übertrafen die *galeata*-Werte kräftig zunehmend den Erstbestand von 1956/57 z. T. bedeutend (12 bzw. 38 % aller adulten ♀♀ waren *galeata),* um dann erneut wieder stark abzusinken. Im letzten Jahr unserer Überlinger See-Untersuchungen, in dem nun schon Bastarde vermehrt in Erscheinung traten, gingen die noch „reinen" *galeata*-Individuen fast bis zur Bedeutungslosigkeit zurück. Solche starke Schwankungen in offenbar genetisch instabilen *Daphnia longispina*-Gruppen-Populationen sind gelegentlich auch schon anderwärts beobachtet worden, sie haben ihre Ursache zweifellos im Fortpflanzungsmodus.

Im 6jährigen mittleren Jahresmittel 1956/62 liegt der Gesamtbestand an Daphnien doppelt so hoch wie im Mittel der Periode 1952/56. Bereits im April ist die Dichte der gemischten Populationen deutlich größer als die der *hyalina* früherer Jahre, der Anstieg zum Mai ist noch etwas stärker als in 1952/56, und im Juni schon wird das sich klar abzeichnende Jahresmaximum der Daphnienbestände erreicht (tatsächlich fällt in dieser Periode der Höchstwert dreimal in den Juni, zweimal in den Mai und einmal in den Juli). Im Juli sinken die Zahlen erheblich ab, der weitere Rückgang im Seesommer und -herbst verläuft wieder zögernder, ja, im Dezember ist sogar eine Zunahme angedeutet, die also evtl. noch einmal eine etwas verstärkte parthenogenetische Fortpflanzung erkennen läßt, wie sie in eutrophen Seen gelegentlich die Regel ist. Die Individuenzahlen im Freiwasser während der Wintermonate unterscheiden sich von denjenigen der vorangegangenen Periode nicht, der Umfang der potentiell azyklischen Weibchenfolge ist somit – jedenfalls bis jetzt – nicht größer geworden. Der aus unseren Zählungen sich ergebende mittlere Jahresbestand 1956/62 an *Daphnia*-Männchen ist vergleichsweise sehr klein, er liegt unter einem Fünftel des Wertes der vorangegangenen Periode 1952/56. Selbst der Wert von ELSTER u. SCHWOERBEL wird nur zu einem Drittel erreicht, obwohl sich der absolute mittlere Jahresbestand unseres Tieres gegenüber 1932/35 wohl fast verzehnfacht hat. Diese Entwicklung kommt selbstverständlich auch im Prozentanteil zum Ausdruck, das sechsjährige Jahresmittel etwa erreicht mit 0.1 % nur noch $^1/_{10}$ des Wertes aus 1952/56, in keinem der 6 Einzeljahre der jetzigen Periode wird diese Größenordnung noch einmal verlassen. Bevor wir aus dieser Entwicklung in größer gefaßten Zeiträumen voreilige Schlüsse ziehen, müssen wir uns allerdings daran erinnern, daß der starke Rückgang der ♂♂-Werte schon im letzten Jahr des Untersuchungszeitraums 1952/56, also 1955/56, beobachtet worden ist, zu einer Zeit, in der der *Daphnia*-Gesamtbestand noch nicht die Höhe des späteren Mittels erreicht hatte (tatsächlich lag er in diesem Jahr mit 7200 Individuen unter dem Quadratmeter noch unverkennbar unter dem mehrjährigen Mittel 1952/56), und in der *Daphnia longispina galeata* noch nicht im Freiwasser des Überlinger See festgestellt worden war. Auch da liegen demnach die Dinge nicht so klar, wie man das wünschen möchte! Besonders interessant nun ist

das Auftreten der *Daphnia*-Männchen im Jahresgang. Nach den mehrjährigen Monatsmitteln können ♂♂ extrem selten schon im April beobachtet werden; im Mai, d.h. in der Mitte des Seefrühjahrs, finden sie sich bei nochmals sehr stark vermehrtem Gesamtbestand absolut bereits im klar ausgeprägten Jahresmaximum. Ihr Prozentanteil unterscheidet sich indessen nicht wesentlich vom gleichen Monatswert der Periode 1952/56, jedoch treten sie nunmehr in 5 der 6 Jahre in diesem Monat auf gegenüber nur einmal in 1952–1956. Der Juni bringt in jeder Hinsicht kräftig zurückgehende Zahlen, und im Juli werden in keinem der 6 Jahre ♂♂ gefunden. In der Mitte des Seesommers zeigen sich dann die ersten männlichen Tiere des Spätsommer/Herbstzyklus, dessen stärkste Ausbildung im absoluten Bereich in den September fällt (deutliches Nebenmaximum mit einem Bestand an ♂♂, der nicht die Hälfte des Maihöchstwertes erreicht). Im Anteil wird bei durchweg fallenden Absolutzahlen erst im Oktober das gegenüber September nur mehr wenig akzentuierte Jahresmaximum erreicht. Von nun ab gehen die Männchenzahlen kräftig zurück, der letzte Fund einiger ♂♂ in einem Januar verdient nur als Kuriosum der Erwähnung. Im Rückblick auf die Untersuchungszeit 1956/62 kann festgehalten werden: Der höchste absolute Monatsbestand an *Daphnia*-Männchen, der in den beiden vorangegangenen Beobachtungsperioden übereinstimmend in den September zu liegen gekommen war, verlagert sich vor in den Mai; diese Erscheinung geht einher mit einer starken Zunahme der späteren Frühjahrs-Gesamtbestände unserer Gruppe, deren Maxima damit ebenfalls leicht von Juni/Juli/August auf Mai/Juni vorverschoben erscheinen. Es entspräche den Tatsachen nicht, wenn wir die letztgenannte Veränderung ausschließlich oder auch nur mehrheitlich mit dem Hinzukommen der *Daphnia longispina galeata* zur alten *hyalina*-Population begründen wollten, denn im Mittel der in Rede stehenden Jahre macht *galeata* nur etwa $^1/_7$ aller reifen *Daphnia*-Weibchen aus. Der Jungtieranteil der *galeata* ist, da deren Eizahlen zweifellos größer sind als die der *longispina hyalina,* wenigstens in den ersten Stadien wohl in der Tat etwas höher. Aus den in Text und Tabelle genannten Zahlen ist jedoch zu schließen, daß die Verlustrate im Laufe der postnatalen Entwicklung bei *galeata* wiederum größer ist als bei *hyalina.* Auch diese weist im Laufe der günstiger werdenden Ernährungslage und vor allem im Frühjahr deutlich angestiegene Eizahlen auf, die die Bestandszunahme der gesamten Gruppe hinreichend erklären. Die Zahl der ♂♂ hat nun allerdings gerade im mehrjährigen Maimittel etwas stärker zugenommen als der Gesamtbestand der Daphnien in diesem Monat; man könnte diesen Umstand, wenn man ihm überhaupt Bedeutung beimessen möchte, tatsächlich dem *galeata*-Einfluß der Jahre 1956 bis 1962 zurechnen.

Wir kommen zur vorläufig letzten Untersuchungsperiode 1962 bis 1967, in der der geographische Schwerpunkt unserer Tätigkeit aus dem Überlinger See mehr zur Mitte des Obersees hin verlagert worden ist. Die Fänge dieses Abschnittes erstrecken sich über das maximale Tiefenprofil des Obersees von 0–250 m. Im Vergleich zum mittleren Jahresmittel des Daphnien-Gesamtbestandes der unmittelbar vorausgegangenen Epoche 1956/62 liegt der entsprechende Wert für 1962/67 fast dreimal höher. Die Erweiterung unseres Tiefenprofils ist, das sei vorausgeschickt, hierfür von völlig untergeordneter Bedeutung, da *Daphnia longispina* wie alle anderen Cladoceren des Oberseefreiwassers im ganzen Jahresverlauf die 60-m-Linie nicht nennenswert nach unten überschreitet. Auch die Verlegung unseres Untersuchungsbereiches hat uns aller Wahrscheinlichkeit nach nicht in einen grundsätzlich anders gearteten Produktionsraum geführt, wie dies eventuell bei einem Übergang in die weiter östlich gelegene Bregenzer Bucht der Fall gewesen wäre. Die Zunahme muß vielmehr im vollen Umfang als Ausdruck der verstärkten Eutrophierung unseres Sees gewertet werden. – Es ist nicht uninteressant, in diesem Zusammenhang noch einmal einen kurzen Blick in die weitere Vergangenheit der Entwicklung der Gruppe *Daphnia longispina* des Obersees zu werfen: Aus den von AUERBACH (AUERBACH, MAERKER u. SCHMALZ 1926) mitgeteilten Bestandszahlen ergibt sich für die Zeit 1920/24 ein durchschnittliches Jahresmittel von etwas weniger als 600 *Daphnia*-Individuen unter 1 m^2 Wasseroberfläche; bei ELSTER u. SCHWOERBEL, also für den Zeitraum,

der 12 Jahre später liegt, ist dieser Wert auf annähernd das Fünffache angestiegen. 1952/56, 32 Jahre nach AUERBACH, stellen wir eine Zunahme auf etwa das Zwanzigfache des ursprünglichen Wertes fest; nun, weitere 10 Jahre später, d.h. im Laufe von insgesamt etwas mehr als 40 Jahren, hat die Bestandsdichte das Hundertfache des Ausgangswertes von 1920/24 überschritten. Es ist erkennbar, daß dieser Anstieg nicht linear verlaufen ist, ein Blick auf die nach der hierfür üblichen Formel berechneten jährlichen Zuwachsraten von Periodenjahr zu Periodenjahr mag das verdeutlichen:

1920/24–1932/35 = 14%
1932/35–1952/57 = 7%
1952/57–1957/62 = 16%
1957/62–1962/67 = 20%

(Hierbei scheint der erste Wert zu hoch, der zweite dafür etwas zu nieder zu liegen; auf eine mögliche Ursache für einen gewissen Rückgang des Zuwachses in der zweiten Zwischenperiode ist oben hingewiesen worden.) – Zur Frage der Männchenzahlen könnte sich durch die Ausweitung des Tiefenprofils ein neuer Gesichtspunkt ergeben, der, wenigstens auf den ersten Blick, eventuell zu einer nicht unwesentlichen Korrektur unserer bisher gegebenen Werte führen würde, wir müssen ihn daher ebenfalls noch kurz berühren: ELSTER u. SCHWOERBEL haben dargestellt, daß sowohl der absolute als auch der relative Männchenbestand in den Tiefen unterhalb der 50-m-Linie häufig überraschend groß sei, die Ergebnisse unserer Stufenfänge aus 1962/63 bestätigen dies. Folgt man dem einleuchtenden Hinweis der beiden Autoren, daß die ♂♂ in diesem Tiefenbereich von durch die dort herrschenden Bedingungen entsprechend eingestimmten (relativ wenigen) ♀♀ geboren wurden, dann haben wir zwangsläufig mit unseren Überlinger See-Serien über einer durchschnittlichen Gesamtwassertiefe von 65 m die *Daphnia*-Männchen in der vollen Population nur unzureichend erfaßt. Anders gesagt, die im Folgenden festzustellende Zunahme der absoluten und relativen umstand bedingt sein. Nach den von ELSTER u. SCHWOERBEL mitgeteilten Beispielen aus dem Spätsommer/Herbst des Jahres 1934 könnte unser Fehler im (extremen) Einzelfall sogar vielleicht 100% betragen haben. Wir haben die Verhältnisse unseres Jahres 1962/63 noch einmal überprüft und dabei festgestellt, daß eine etwa vorzunehmende Korrektur der Mittelwerte in keinem Fall 25% erreichen oder gar übersteigen würde. Ein solcher Vorgang würde an den bisherigen und den noch folgenden Schlüssen aus unseren Ergebnissen jedoch nichts Prinzipielles ändern. – Schließlich noch ein letztes Wort zur Erklärung eines vielleicht nicht konsequent erscheinenden Verhaltens: Wir haben oben angedeutet, daß etwa im gleichen Zeitraum, in dem unsere *galeata*-Form in den Obersee gelangt ist, auch *longispina longispina*-Elemente mit aufgetreten seien, wobei offen bleiben müsse, ob die hereingekommene *galeata* bereits ein Bastard war oder ob *longispina longispina* getrennt eingesickert sei. Die erwähnte umfassendere morphologische Analyse der *Daphnia longispina*-Gruppe des Obersees wurde vorläufig nur an Freifangmaterial des Jahres 1962/63 durchgeführt[4]), korrekterweise können wir im Augenblick also erst von diesem Zeitpunkt ab den Hinweis auf *Daphnia longispina longispina* in ( ) in unsere Tabelle aufnehmen.

Zur Entwicklung der *Daphnia*-Bestände im mittleren Auftretensverlauf der Periode 1962/67 könnte festgehalten werden, daß der frühjährliche Anstieg zunächst anscheinend langsamer verlaufen ist als in 1956/62, dann aber wird nach starker Vermehrung doch wieder im Juni der ausreichend hervortretende Jahreshöchstwert des Gesamtvorkommens erreicht. Daß die beiden folgenden Monate Juli und August diesmal wieder relativ stark besetzt sind, jedenfalls im

[4]) die Untersuchungen wurden von G. ROTTENGATTER unternommen, sie beinhalten auch experimentelle Arbeiten.

Tabelle: Die bisexuelle Fortpflanzung in der *Daphnia longispina*-Gruppe des Bodensee-Obersees

Jahr/Zeitraum Kriterium	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Jan.	Febr.	März	Jahr
ELSTER u. SCHWOERBEL 1970; Obersee + Überlinger See = *Daphnia longispina hyalina*													
1932/33 %♂♂		0	0	0	0	14.3	19.5	3.7		0	0	0	
1933/34 %♂♂	0	0	3.0	5.4	13.1	22.3	9.3	0	0		0	0	
1934/35 %♂♂		0	0.5	0.1	12.3	29.2	9.0	3.9	0	0	0	0	
1935/36 %♂♂	0	0	0.2	0.5	2.3	7.0	0	7.2	0				
1932/35													144
Unters./Monat													
Gesamtbestand	278	2455	21911	41071	16938	13458	3432	830	425	137	83	104	8427
davon ♂♂	0	0	321	295	787	1630	296	35	0	0	0	0	280
= %♂♂	0	0	1.5	0.7	4.6	12.1	8.6	4.2	0	0	0	0	3.3
MUCKLE; Überlinger See = *Daphnia longispina hyalina*													
1952/53 %♂♂	0	0.2	+	0	0	5.3	4.1	0.6	0	0	0	0	1.3
1953/54 %♂♂	0	0	0.3	0	0	18.2	5.2	1.7	0	0	0	0	2.4
1954/55 %♂♂	0	0	0	0	0	0	8.9	2.3	0	0	0	0	1.2
1955/56 %♂♂	0	0	0	0	0	0.3	0.3	0	0	0	0	0	0.1
1952/56													
Unters./Monat	6	8	8	8	9	9	10	7	10	10	10	10	105
Gesamtbestand	782	15044	25112	25187	33399	19190	9628	6151	4736	856	1046	114	11770
davon ♂♂	0	28	27	0	0	1312	591	86	0	0	0	0	170
= %♂♂	0	0.2	0.1	0	0	6.8	6.1	1.4	0	0	0	0	1.4

MUCKLE; Überlinger See = Mischpopulation *Daphnia long. hyalina* + *Daphnia long. galeata,* später auch Bastarde

1956/57 %♂♂	0	0	0	0	0.4	0.8	0.4	0	0.1	0.8	0	0	0.1
1957/58 %♂♂	+	0.1	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+
1958/59 %♂♂	0	0.6	+	0	0	0	1.4	0.4	+	0	0	0	0.1
1959/60 %♂♂	0	0.2	0.1	0	+	0.4	0.4	0.5	0	0	0	0	0.1
1960/61 %♂♂	0	0.4	0.1	0	+	0.3	0	0	0	0	0	0	0.3
1961/62 %♂♂	0	0.2	0	0	0	1.3	1.0	0.1	0	0	0	0	0.3
1956/62													
Unters./Monat	17	18	18	19	18	18	18	16	16	16	16	16	216
Gesamtbestand	3552	82987	109871	34266	16734	14596	7294	6297	9142	1543	338	94	23893
davon ♂♂	1	199	35	0	19	76	44	12	3	1	0	0	32
= %♂♂	+	0.2	+	0	0.1	0.5	0.6	0.2	+	0.1	0	0	0.1

DILLMANN-VOGEL; westl. mittlerer Obersee (+ Überlinger See in 1962/63) = vorwiegend Bastardpopulation *Daphnia long. hyalina x Daphnia long. galeata (x Daphnia long. longispina)*

1962/63 %♂♂	0	0	0.3	0	0.1	0.3	2.5	0.2	0	0	0	0	0.3
1963/64 %♂♂	0	0.3	1.1	0.2	0.1	0.5	1.4	+	0	0	0	0	0.4
1964/65 %♂♂	0.1	1.6	1.2	0.1	0.1	0.7	2.0	0.1	0.1	0	0	0	0.5
1965/66 %♂♂	0	0	0.4	0.4	+	1.7	7.9	0.3	0	0	0	0	0.8
1966/67 %♂♂	0	0.1	0.2	+	0.2	1.7	2.3	0.2	+	0	0	0	0.2
1962/67													
Unters./Monat	20	21	20	21	21	21	19	20	19	20	17	22	241
Gesamtbestand	3094	30303	226378	183384	152231	42486	17088	37453	46924	16281	4634	2877	63594
davon ♂♂	1	278	1148	395	165	433	693	68	8	0	0	0	266
= %♂♂	+	0.9	0.5	0.2	0.1	1.0	4.1	0.2	+	0	0	0	0.4

Vergleich zu 1956/62, ist vielleicht wie die zögernde Zunahme zu Anfang unseres mittleren Seejahres bzw. der sehr kräftige Anstieg im April/Mai 1956/62 ein Hinweis mehr darauf, daß Mittelwerte aus einem nicht sehr großen Zahlenmaterial mit einer gewissen Toleranz beurteilt werden müssen. Gelegentlich (nicht in diesem Fall) schlagen dabei ephemere Ereignisse (z. B. Witterungserscheinungen mit ihren Folgen) ungerechtfertigt stark durch und verzerren das „normale" Bild. Im September und Oktober sinken unsere Werte kräftig ab, aber eine erneute, sogar deutliche Zunahme in der zweiten Herbsthälfte läßt erkennen, daß das in der vorigen Periode nur schwach angedeutete nochmalige Ingangkommen der Parthenogenese vor Beginn des Seewinters Realität geworden ist. Die winterlichen Bestandszahlen liegen mit wohl auch aus diesem Grunde vergleichsweise höher als früher. Der mittlere Jahresbestand an ♂♂ hat absolut wie auch anteilmäßig zugenommen, diese Entwicklung unserer Zahlen ist, wie wir sahen, ebenfalls weitgehend real, die Anteilswerte der Perioden 1932/35 und 1952/56 werden allerdings nicht wieder erreicht. Bezieht man nochmals einen unbedeutenden Fund im April ein, so treten die *Daphnia*-Männchen der vorwiegenden Bastardpopulation nunmehr in geschlossener Folge während 9 Monaten des Jahres auf. Schon im Laufe des Seefrühjahrs nimmt ihre Zahl verhältnismäßig rasch zu, so daß auch sie bereits im Juni das ausgeprägte Jahresmaximum im Absolutwert aufweisen. In den beiden ersten Sommermonaten geht der Männchenbestand kräftig zurück, dadurch wird im August ein deutliches, bezeichnendes Sommerminimum erkennbar. Im September beginnt ein nochmaliger, klarer Anstieg, der schließlich im Oktober zu einem zweiten (Neben-) Maximum führt, das absolut nur noch etwas mehr als die Hälfte des Juniwertes erreicht, dies jedoch bei schon stark reduziertem Gesamtbestand unseres Tieres. Über November/Dezember erlischt dann das Männchenvorkommen. Der Verlauf der Prozentanteile ergibt sich aus dem Gesagten: Bei ansteigenden Gesamtbeständen erlangt der Relativwert im Frühjahrszyklus schon im Mai einen ersten Höchstwert, der sogar nahe an den Prozentbereich herankommt. Da die ♂♂-Produktion mit der parthenogenetischen Vermehrung nicht Schritt hält, geht der Anteil im nächsten Monat schon wieder zurück, trotzdem setzen sich Mai- und Juniwert deutlich von den niederen Anteilen im Juli und August ab. (Hier sei eine Beobachtung angemerkt, die nicht quantitativ belegt werden kann. Wir haben oben erklärt, warum wir nicht generell auf das Auftreten von Ephippienweibchen und freien Ephippien eingehen können, so wünschenswert das auch gewesen wäre. Nun ist jedoch ein Hinweis auf zwei Stationsprotokolle vom 2. und 9. 6. 1964 angebracht, die vermerken, daß „die gesamte Wasseroberfläche im Bereich der Station – mittl. Obersee, Seemitte – von Ephippien bedeckt" sei, bzw. daß „immer noch sehr zahlreich Ephippien" zu beobachten seien. Eine solche Feststellung wäre in früheren Jahren in dieser Jahreszeit nicht möglich gewesen. Wir wissen natürlich nicht, in welchem Umfang diese Ephippien tatsächlich befruchtete, entwicklungsfähige Eier enthalten haben, immerhin zeigt sich allein in der Bildung von Ephippien in der Brutraumschale auch von dieser Seite her die bemerkenswerte Bereitschaft zu einer stärkeren bisexuellen Phase im Frühjahr.) Im September erreicht der Männchenanteil 1% des Gesamtbestandes, und im Oktober wird mit einem Wert von 4.1% das Anteilsmaximum im Jahresverlauf erreicht, das damit wenigstens an die Verhältnisse der Jahre 1952 bis 1955 erinnert.

Überblicken wir die gesicherten Ergebnisse unserer Untersuchungen über den Rhythmus in der bisexuellen Fortpflanzung der *Daphnia longispina*-Gruppe des Bodensee-Obersees, dann kann zusammenfassend gesagt werden: Die alteingesessene LEYDIGsche *Daphnia longispina hyalina,* die bis zu einem gewissen Zeitpunkt im Verlauf der künstlichen Eutrophierung das Pelagial unseres Sees als alleinige *Daphnia*-Form besiedelt hat, war weitgehend monozyklisch mit bisexueller Phase im Spätsommer/Herbst. Ein geringer Bestand parthenogenetischer Weibchen hatte sich den Winter über im Freiwasser halten können und konnte so evtl. eine schwache Azyklie gewährleisten. Das sehr geringe Auftreten von ♂♂ im Frühjahr und deren Fehlen in den beiden ersten Sommermonaten (1952/56) weist auf den Rest einer bisexuellen

Phase im Frühjahr, also eine (atavistische) Dizyklie auch dieser sonst besonders gut an das Freiwasser eines großen Sees angepaßt erscheinenden Rasse hin. Die im Laufe der Eutrophierung zu beobachtende starke Bestandszunahme der *Daphnia longispina*- Gruppe wird von den ♂♂ nicht oder jedenfalls nicht in proportionalem Umfang mitgemacht. – Nach dem Hinzukommen einer *galeata*-Rasse in der Mitte der Fünfzigerjahre, die möglicherweise schon ein Bastard mit *longispina longispina*-Merkmalen war, lebten beide Populationen mehrere Jahre sympatrisch, dann erfolgte eine immer stärkere Bastardierung, die in den ersten Sechzigerjahren zu einer überwiegenden Mischlingspopulation führte. Gelegentlich etwas verlagerte Gipfelpunkte in der Auftretenskurve unseres Tieres sind mit Rücksicht auf den Materialumfang mit Vorsicht zu beurteilen, ein grundsätzliches Vorrücken aus der ersten Sommerhälfte in das spätere Frühjahr, wie es auch ELSTER u. SCHWOERBEL schon erkannten, scheint indessen Tatsache zu sein. Der Vorgang ist vorwiegend eine unmittelbare Folgeerscheinung der Eutrophierung und nicht, wie man vielleicht vermuten könnte, durch das Auftreten der neuen Rassenelemente verursacht. Dagegen gehen wir wohl nicht fehl, wenn wir einen – anfangs nur geringfügig – stärkeren bisexuellen Zyklus im Frühjahr auf eben diesen letztgenannten Umstand zurückführen. Trotz deutlich angestiegenem Jahresmittelbestand ist die Zahl der perennierenden Parthenoweibchen gegenüber 1952/56 vorläufig nicht größer geworden. – In den letzten Untersuchungsjahren 1962–1967 bestätigt sich die Vermutung, daß durch den *galeata* + *longispina*-Einfluß (nunmehr in einer echten Bastardbevölkerung) die Frühjahresphase des Dizyklus der Obersee-*Daphnia* größeres Ausmaß angenommen hat. Ob dieser Entwicklung ein echter Erfolg beschieden ist (notwendig für die Erhaltung des Tieres im Obersee wäre er nicht), ist bisher nicht untersucht worden. Ungleich wichtiger als dieser Frühjahrszyklus bleibt die zweigeschlechtliche Fortpflanzung im Spätsommer/Herbst, deren Ephippien nach wie vor wesentlichen Anteil an der Bildung einer neuen Generationenfolge haben. Die potentielle Azyklie hat sich durch einen deutlichen Anstieg der Zahl der überdauernden parthenogenetischen Winterweibchen allerdings nun doch etwas verstärkt.

Zitierte Literatur:

ANSTALT FÜR BODENSEEFORSCHUNG DER STADT KONSTANZ (1956–1962): Limnologischer Monatsbericht – Überlinger See (Bodensee).

AUERBACH, M., MAERKER, W u. SCHMALZ, J. (1924): Hydrographisch-biologische Bodensee-Untersuchungen. I. Ergebnisse der Jahre 1920–1922. Arch. Hydrobiol./Suppl. 3, 597–738.

– (1926): Hydrographisch-biologische Bodensee-Untersuchungen II. Ergebnisse der Jahre 1923 und 1924 und Zusammenfassung 1920–1924. Verh. Naturwiss. Ver. Karlsruhe 30, 1–128.

EINSLE, U. (1966): Einige Beobachtungen und Hypothesen zur Taxionomie der Gattung Daphnia. Schr. d. Ver. f. Geschichte d. Bodensees u. seiner Umgebung 84, 1–17.

ELSTER, H.-J. u. SCHWOERBEL, I. (1970): Beiträge zur Biologie und Populationsdynamik der Daphnien im Bodensee. Arch. Hydrobiol./Suppl. 38, 18–72.

KIEFER, FR. u. MUCKLE, R. (1959): Beobachtungen am Crustaceenplankton des Überlinger Sees (Bodensee) 1952–57. I. Das Auftreten der Arten im Jahresverlauf. Beitr. Natk. Forschg. SüdwDtl. XVIII, 5–41.

LEYDIG, F. (1860): Naturgeschichte der Daphniden (Crustacea Cladocera). Verlag der H. Laupp'schen Buchhandlung, Tübingen, 1–252.

MUCKLE, R. (1963): Eine 10jährige limologische Untersuchungsserie in der Freiwasser-Region des Überlinger Sees (Bodensee). gwf-wasser/abwasser 104, 862–866.

– (1972): Beobachtungen am Crustaceenplankton des Überlinger Sees (Bodensee) 1952–1962. II. Jahreszeitliches Auftreten der Arten 1957–1962 und Tiefenverteilung. A. Vorbemerkung, *Diaphanosoma brachyurum* und *Leptodora kindti* (Crustacea Cladocera). Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl. 31, 103–131.

– (1972): Der Dreistachlige Stichling *(Gasterosteus aculeatus L.)* im Bodensee. Schr. d. Ver. f. Geschichte d. Bodensees u. seiner Umgebung 90, 249–257.

Bei der Schriftleitung eingegangen am 23. 11. 1974

Anschrift der Verfasser: Dr. R. MUCKLE, D-775 Konstanz, Staader Talweg 1 u. H. DILLMANN-VOGEL D-51 Aachen, Gut Grenzhof

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland

Jahr/Year: 1976

Band/Volume: 35

Autor(en)/Author(s): Muckle Richard, Dillmann-Vogel Hannelore

Artikel/Article: Die bisexuelle Fortpflanzung in der Daphnia longispina-Gruppe des Bodensee-Obersees 81-94