

Hydrographische, biologische und fischerei- biologische Untersuchungen im Untersee (Bodensee)

2. *Daphnia longispina* und *Daphnia cucullata* (*Phyllopora*) im Gnadensee (Bodensee-Untersee)

Von M. RITZI, Karlsruhe i. B.

(Aus der Anstalt für Bodenseeforschung der Stadt Konstanz in
Konstanz-Staad und den Badischen Landessammlungen für Natur-
kunde in Karlsruhe i. B.)

Mit 3 Tafeln

Der vorliegenden Untersuchung liegt ein Teil des Zooplankton-
materials zugrunde, das AUERBACH und SCHMALZ für ihre Arbeit
(4) in den Jahren 1925 bis 1931 gesammelt haben. Es sind aus-
schließlich nur die Fänge untersucht worden, die in der Mitte des
Gnadensees zwischen Allensbach und Mittelzell auf der Insel
Reichenau gemacht wurden. Eine allgemeine Schilderung des Unter-
sees und die Gründe, warum wir den Gnadensee als Teil des Unter-
sees zuerst und vorzugsweise untersucht haben, finden sich in der
Arbeit von AUERBACH und SCHMALZ (4), so daß ich mir weitere
Ausführungen darüber sparen kann. Ebenso erübrigt es sich auch,
noch einmal auf die Schilderung der hydrographischen und hydro-
chemischen Verhältnisse dieses Seeteils einzugehen, weil dies eben
dort geschehen ist und bei der Veröffentlichung unserer zur Zeit noch
in Gang befindlichen Untersuchungen im Untersee viel eingehender
geschehen wird.

AUERBACH erwähnt in seiner Zooplanktonliste (4) *Daphne*
hyal. longispina O. F MÜLLER, womit er dieselbe Art meint, die

bei seinen Untersuchungen über das Zooplankton des Obersees (1 und 2) als *Daphne longispina* var. *hyalina* LEYDIG aufgeführt ist. Bei den Studien über die Zooplanktonverteilung im Verlaufe von 24 Stunden faßt AUERBACH (3) *Daphne longispina* var. *hyalina* LEIDIG und *D. longispina* var. *cucullata* SARS kurz zusammen unter der Bezeichnung *Daphne*. Ebenso sind bei AUERBACH und SCHMALZ (4) in der Tabelle 9 auf Seite 152 ff. und auf Tafel III beide Arten zusammen als *Daphne* dargestellt.

WEISMANN (13) und HOFER (7) haben anscheinend nur das Plankton des Obersees untersucht. Sie erwähnen beide nur *Daphnia hyalina* im Plankton des Bodensees. BURCKHARDT (5) dagegen hat auch das Unterseeplankton untersucht. Er beschreibt *Daphnia hyalina* LEYDIG mit Männchen und unterscheidet eine ganze Reihe von *formae*. Unter diesen ist aber keine spitzköpfige, so daß es sehr wahrscheinlich ist, daß BURCKHARDT nur *Daphnia longispina* gesehen hat. ELSTER (6) unterscheidet im Untersee rundköpfige und spitzköpfige *Daphnia* und setzt die ersteren gleich *Daphnia longispina* var. *hyalina*, die letzteren gleich *Daphnia longispina* var. *cucullata*. Daß man die Daphnien nicht derart summarisch behandeln kann, werde ich weiter unten noch zeigen, denn es gibt bei beiden Arten bzw. Varietäten rundköpfige und spitzköpfige Formen.

Die *Daphnia*-Arten des Untersees haben bis jetzt noch keine eingehende Bearbeitung in morphologischer und genetischer Beziehung erfahren. Meine Bestimmung nach WAGLER (11) und RYLOV (9) stellt sie als *Daphnia longispina hyalina* LEYDIG und *Daphnia cucullata kahlbergensis* SCHOEDLER fest.

Daphnia longispina hyalina: Die Fußkrallen besitzen keine Nebenkämme, nur feine kurze Haare. Nebenaugenpigment ist im allgemeinen vorhanden. Bei länger in Formol konservierten Tieren ist das Pigment des Nebenauges oft verschwunden. Das Auge ist relativ klein mit stark hervortretendem Kristallkörper. Die Schale ist farblos und durchsichtig. Das Rostrum ist ziemlich spitz und lang. Die Riechborsten erreichen kaum die Rostrumspitze und überragen sie selten. Die Stirnlinie ist meist konkav, selten gerade oder konvex.

Größe: Die ♀♀ werden bis 2,8 mm, die ♂♂ bis 1,8 mm lang.

Daphnia cucullata G. O. SARS: unterscheidet sich von der vorhergehenden Art durch das Fehlen des Nebenaugenpigments, die Form des Rostrums und durch die Größe. Das Rostrum ist stumpf

und abgerundet. Die Riechborsten sitzen an der Rundung und überragen sie. Die Stirnlinie ist meist konvex, selten gerade und nur bei Tieren mit langen Helmen gelegentlich unter dem Auge konkav.

Größe: ♀♀ ohne Helm werden bis zu 1,7 mm, solche mit Helmen bis 2,3 mm lang. Die ♂♂ werden bis 1,4 mm lang.

Die bei den Sommerformen auftretenden Helme sind immer gerade und zugespitzt. Sie werden sehr hoch; die Kopflänge erreicht die Schalenlänge. Die *cucullata*-Rasse oder -Varietät des Untersees wird demnach als *Daphnia cucullata-kahlbergensis* SCHOEDLER zu bezeichnen sein.

Die horizontale und vertikale Verbreitung

Unsere Planktonfänge sind ausnahmslos vertikale Stufenfänge. Sie wurden im allgemeinen, wie schon gesagt, immer an der gleichen Stelle in der Mitte des Gnadensees gemacht. Es läßt sich daher wenig über die horizontale Verbreitung der Daphnien sagen. Die Zahlen der unter gleichen Bedingungen (Jahreszeit, Tiefenstufe, Netz usw.) im m³ gefangenen Tiere bestätigte die schon bekannte Tatsache, daß die Daphnien, wie überhaupt das ganze Zooplankton, nicht immer gleichmäßig auf große Flächen verteilt sind, sondern daß Schwarmbildung vorkommt, was auch die 24-Stunden-Untersuchungen von AUERBACH und SCHMALZ (3) bestätigen.

In der vertikalen Verteilung unterscheiden sich *D. longispina* und *D. cucullata* sehr voneinander. Wie AUERBACH und SCHMALZ (4) schon gezeigt haben, sind im Gnadensee im allgemeinen alle Schichten bis zum Boden vom Plankton besiedelt. Die Besiedlung der verschiedenen Tiefenzonen ist aber nicht das ganze Jahr über gleichmäßig. In den Wintermonaten (Dezember bis März), wo überall annähernd gleiche Temperatur herrscht (siehe AUERBACH und SCHMALZ (4) Seite 127), sind die Daphnien in allen Wasserschichten ziemlich gleichmäßig verteilt. Wenn sich dann im Frühjahr die Sprungschicht bildet, beginnt im wärmeren Epilimnion eine intensive Entwicklung der Daphnien, die im Juli zwischen 0 und 5 m ihren Höhepunkt erreicht. Wir fanden hier im Mittel 1600 Daphnien im m³ Wasser. Wie aus den Tabellen 1., 2. und 3. zu ersehen ist, ist es ausschließlich *D. cucullata*, die dieses Maximum verursacht. Mit einer Ausnahme im Juni (29. VI. 1928), für die ich vorerst keine Erklärung finde, bewohnt *D. cucullata* vorzugsweise nur die Zone über 10 m, meistens sogar nur die oberen 5 m.

Tabelle 1

	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.	XI.	XII.
5— 0 m	63	18	24	—	548	249	1628	436	1043	578	1100	425
10— 5 m	43	11	5	—	23	708	795	287	32	69	200	350
15—10 m	103	28	5	—	12	669	846	130	27	14	125	150
	209	57	34	—	583	1626	3269	853	1102	661	1425	925

Daphnia des Gnadensees im Durchschnitt der Jahre 1925—1931.
Stückzahl pro m³ [nach AUERBACH und SCHMALZ (4)].

Tabelle 2

	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.	XI.	XII.
5— 0 m	13	—	5	—	210	70	980	208	—	219	194	—
10— 5 m	28	—	1	—	19	148	197	301	—	18	32	—
15—10 m	9	—	—	—	4	400	82	48	—	10	14	—
	50	—	6	—	233	618	1259	557	—	247	240	—

Daphnia cucullata des Gnadensees im Durchschnitt der Jahre
1925—1931.

Stückzahl pro m³

Tabelle 3

	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.	XI.	XII.
5— 0 m	20	—	18	—	40	4	1	37	—	56	203	—
10— 5 m	12	—	3	—	18	11	8	174	—	6	38	—
15—10 m	1	—	—	—	2	450	394	332	—	4	17	—
	33	—	21	—	60	465	403	543	—	66	258	—

Daphnia longispina des Gnadensees im Durchschnitt der Jahre
1925—1931.

Stückzahl pro m³.

Wenn man dabei noch kleine, das heißt junge, noch nicht eitragende, und große bzw. eitragende Tiere von *Daphnia cucullata* unterscheidet, findet man, daß es in erster Linie die jungen Tiere sind, die die warmen oberen Wasserschichten bevölkern, während die älteren Tiere sich in die Zone unter 10 m zurückgezogen haben. Wir greifen als Beispiel dazu eine Fangserie vom 6. Juli 1927 heraus, die nachmittags zwischen 15 und 17 Uhr gemacht wurde. (Siehe Tabelle 4.)

Tabelle 4

	junge	alte
5— 0 m	95 %	5 %
10— 5 m	75 %	25 %
20—10 m	30 %	70 %

Fangserie vom 6. 7. 1927. Prozentualer Anteil der jungen und alten Tiere an der Gesamtpopulation von *Daphnia cucullata*.

Tabelle 3 zeigt die vertikale Verteilung von *Daphnia longispina* im Verlaufe des Jahres. In den Herbst- und Wintermonaten, wenn die Temperatur in allen Wasserschichten sich annähernd ausgeglichen hat, hält sich *Daphnia longispina* zusammen mit *D. cucullata* in den oberen Wasserschichten auf. In den ausgesprochenen Sommermonaten dagegen zieht sie den Aufenthalt in den kühleren Tiefenzonen vor, wo sie im Juni und Juli zwischen 20 und 10 m ihr Maximum erreicht. Dieses Verhalten entspricht dem allgemeinen ökologischen Verhalten dieser Art, die als typisch pelagische Form die meist oligotrophen Seen des Alpenrandgebietes mit großen Tiefen und niederen Wassertemperaturen bevorzugt. *Daphnia cucullata* dagegen, die sich bei unseren Untersuchungen in den oberen warmen Wasserschichten fand und sich als wärmeliebende Oberflächenform erwies, kommt meist in kleineren eutrophen Seen und Teichen mit geringeren Tiefen und wärmerem Wasser vor.

Trotz der Verbindung des Untersees mit dem Obersee durch den nur ca. 4,5 km langen Seerhein kommt *D. cucullata* im Obersee nicht vor, auch nicht in den weniger tiefen und stillen Buchten, in denen sich oft dem eutrophen Typus angenäherte Verhältnisse finden. Aus dem Obersee kennen wir nur *Daphnia longispina*.

Auf Tafel I a habe ich als Übersichtsbild zur vertikalen Verteilung unserer beiden Arten eine Darstellung des Gesamtdurchschnittes während des ganzen Jahres gegeben. Daraus wird klar ersichtlich, daß *Daphnia cucullata* eine typische Oberflächenform ist, und daß *D. longispina* im Gnadensee vorzugsweise die Tiefe besiedelt. Dieses Bild würde noch ausgeprägter werden, wenn ich die vertikale Verteilung der beiden Arten nur in den Sommermonaten Mai bis August darstellen würde. Der bei der *longispina*-Kurve in der 5—0-m-Schicht höhere Wert wie der der 10—5-m-Schicht rührt von einem einzigen Fang im November 1925 her und kann nur durch Schwarmbildung erklärt werden, denn die Fänge im November anderer Jahre brachten nie eine so große Zahl von *D. longispina* in den oberen Wasserschichten. Eine ähnliche Schichtung der Populationen von *D. longispina* und *D. cucullata* fand TER POG HOSSIAN (10) im Seconer Klostersee. Jede der beiden Populationen hat insbesondere im Sommer bei direkter Temperaturschichtung ihren spezifisch begrenzten Lebensraum.

Über Vertikalwanderungen der beiden Arten je nach Tageszeit und Belichtung kann ich leider nichts aussagen, trotzdem mir das Zooplanktonmaterial von einer 24-Stunden-Untersuchung zur Verfügung stand. Die betreffenden Fänge sind aber derart individuenarm, daß es unverantwortlich wäre, daraus allgemeine Schlüsse zu ziehen. Wir werden aber derartige Untersuchungen wiederholen.

Das jahreszeitliche Auftreten

Über das allgemeine Auftreten der Gattung *Daphnia* im Gnadensee während des Jahres hat AUERBACH (4) schon berichtet. (Tabelle 1). Unsere beiden Arten verhalten sich ungefähr gleich. In den ersten drei Monaten des Jahres haben beide ihr Minimum, ohne aber ganz zu verschwinden. Sie erreichen dann im Sommer ihr Maximum, und zwar *D. cucullata* im Juli, *D. longispina* im August. Letztere kommt in ihrer Entwicklung vom Mai bis August um ungefähr einen Monat hinter *D. cucullata* nach. Dieses Verhalten erklärt sich mit der Temperatur in den spezifischen Lebensräumen der beiden Arten. In der 0—5-m-Schicht, dem Lebensraum der *D. cucullata*, liegt das Temperaturmaximum [siehe AUERBACH und SCHMALZ (4)] im Juli. Unter 10 m, wo sich *D. longispina* im Sommer vorzugsweise aufhält, tritt erst im August, direkt über dem Seeboden, in 20 m Tiefe sogar erst im Oktober, die höchste

Wassertemperatur ein. Das Auftreten der beiden Arten geht also im Gnadensee parallel mit der Temperaturkurve ihrer Wohnbezirke

Das Verhältnis von *Daphnia longispina* zu *D. cucullata*

Von den beiden Arten ist *D. cucullata* die häufigere. Dies fällt besonders bei der Maximalentwicklung der letzteren im Juli auf. Vergleicht man den prozentualen Anteil der beiden Arten am Gesamtvorkommen der Gattung *Daphnia* in den einzelnen Monaten miteinander (Tafel I b), so erkennt man, daß mit Ausnahme der kalten Wintermonate *D. cucullata* immer den größeren Anteil an der Gesamtbevölkerung des Sees mit Daphnien stellt. Leider fehlen mir Fänge vom Februar und April. Aber das allgemeine ökologische Verhalten der wärmeres Wasser liebenden *D. cucullata* erklärt wohl zur Genüge das Minimum in den ersten Monaten des Jahres. Sobald dann eine deutliche Erwärmung des Wassers kommt, beginnt die stärkere Entwicklung von *D. cucullata*. Mit Beginn der Herbstvollzirkulation und dem Ausgleich der Wassertemperatur in allen Schichten tritt dann auch ein Gleichgewicht in der zahlenmäßigen Stärke der beiden Populationen ein.

Helmbildung

Das auffallendste Merkmal der *Daphnia cucullata* des Gnadensees ist die Helmbildung im Sommer. Tafel II a zeigt den prozentualen Anteil der helmtragenden Formen an der Gesamtpopulation von *D. cucullata* im Verlauf des Jahres. Im März waren alle gefundenen Tiere rundköpfig mit relativen Kopflängen (Kopflänge in % der Schalenlänge) von 30 bis 40 %. Im Mai haben schon 40 % aller Tiere Helme gebildet, im Juni über 70 % und schließlich im Juli 90 %. Es fällt hier auf, daß nicht restlos alle Tiere Helme gebildet haben, und daß die 10 % helmlosen Tiere nicht ausgesprochen alte Tiere in den letzten Häutungsstadien sind, sondern junge, teilweise noch nicht geschlechtsreife. Die Vermutung liegt nahe, daß die helmlosen Formen einem anderen Ökotypus angehören. Im Juli, wenn die Gesamtpopulation von *D. cucullata* ihren Höhepunkt erreicht hat, finden wir auch die längsten Helme. Tiere mit relativer Kopflänge von 100 %, der Kopf ist so lang wie die Schale, sind keine Ausnahme. Variationsmaximum, Maximum der Entwicklung und Temperaturmaximum fallen also zusammen. Vom August bis November bilden die Helmformen immer noch 70 bis

85 % aller vorhandenen Tiere. Erst im Winter nimmt ihre relative Häufigkeit ab, um schließlich ganz zu verschwinden.

Eine ausgesprochene Schichtung der helmlosen und helmtragenden Formen von *D. cucullata* konnte ich in dem mir vorliegenden Material nicht feststellen. Die Höhe unserer Stufenfänge von 5 zu 5 m ist dazu zu groß. Man müßte Stufenfänge mindestens von Meter zu Meter machen, und das möglichst in 24-Stunden-Serien.

Bei der Helmbildung ist im Frühjahr zunächst eine Vergrößerung der Kopfhöhe zu beobachten. (Tafel III, Fig. 22—28.) Die Rundung des Kopfes wird dadurch enger und die Stirnlinie steiler. Dann beginnt meist hinter der Medianlinie der Kopf eine Spitze zu bilden, die im Lauf der Entwicklung immer höher wird und schließlich dem Kopf die Helmform gibt. (Tafel III, Fig. 29—46.) Der Helm ist im allgemeinen gerade und in der Richtung der Körperlängsachse gerichtet. Nur gelegentlich ist die Helmspitze leicht nach rückwärts gebogen. In der Höchstentwicklung steigert sich die Spitze derart, daß ihre Konturen gegen das Ende hin fast parallel laufen und die Kopflänge die Schalenlänge erreicht. (Fig. 44—46.) Wir müssen demnach unsere helmbildende *cucullata*-Rasse als dolichocephal bezeichnen.

Männchen von *D. cucullata* treten nur im Herbst, und zwar im Oktober und November, auf. Ihre Kopfhöhe ist sehr verschieden. Ich fand rundköpfige ♂-Tiere mit steigender relativer Kopfhöhe bis zu solchen mit ausgesprochenen Helmen, die aber nie die lange Spitze wie die der parthenogenetischen Weibchen haben. (Tafel III, Fig. 47—52.)

Aber nicht nur die *Daphnia cucullata* des Untersees bildet Helme, sondern auch *D. longispina*. Die gehelmten Formen der letzteren sind allerdings viel seltener wie die von *D. cucullata*. Sie machen nur 4—7 % der *longispina*-Population aus. Tafel II b zeigt ihr Auftreten im Verlauf des Jahres. Dabei fällt auf, daß, nachdem im Mai 4 % der Tiere Helme trugen, in den Fängen vom Juni und Juli keine helmtragenden Tiere gefunden wurden, trotzdem gerade aus diesen Monaten eine ganze Reihe von Fängen daraufhin untersucht wurden. Erst vom August an bis in den November finden sich wieder 6 bis 7 % gehelmte *D. longispina*, um dann über die Wintermonate ganz zu verschwinden.

Die Helmbildung beginnt mit einer hinter der Medianlinie des Kopfes liegenden kleinen Spitze, die aus der Rundung des Kopfes

hervortritt. (Tafel III, Fig. 1—18.) Im Gegensatz zu den Helmen von *D. cucullata*, wo sich gewissermaßen der ganze Kopf zum Helm streckt, scheint die Helmspitze bei *D. longispina* nur aufgesetzt. Die relative Kopflänge der gehelmtten Tiere schwankt von 35 bis 60 %, während die der rundköpfigen Tiere zwischen 25 und 40 % liegt.

Ebenso auffallend wie das Auftreten der gehelmtten Tiere ist das Vorkommen von Männchen von *D. longispina*. Wie bei *D. cucullata* finden sich in Herbstfängen des Oktobers und Novembers Männchen, wie wir sie auch von der *D. longispina* aus dem Obersee kennen. Diese Männchen waren alle rundköpfig und durchschnittlich 1,6 mm lang. (Fig. 19 und 20.) In den Fängen der Wintermonate fanden sich immer nur wenige rundköpfige Weibchen. Aber nun treten im Mai plötzlich wieder Männchen auf, und zwar solche mit Helmen, deren Form den Helmen der Weibchen entspricht. (Fig. 21.) Die Vermutung liegt nahe, daß der Großteil der *Daphnia longispina* des Gnadensees das ganze Jahr über helmlos bleibt und monozyklisch ist und der *D. longispina* des Obersees entspricht. Die helm bildende Rasse des Gnadensees dagegen scheint dizyklisch zu sein mit geschlechtlicher Fortpflanzung im Frühjahr und im Herbst.

Literatur

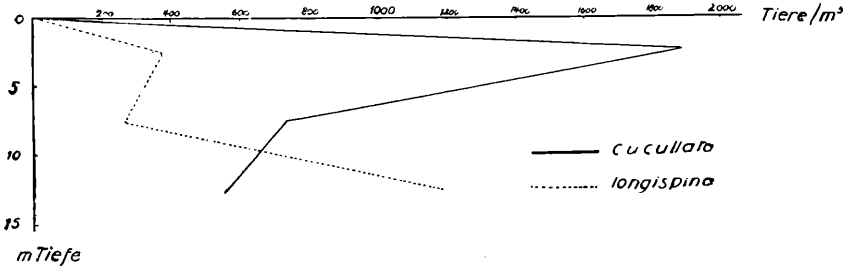
1. AUERBACH, MAERKER, SCHMALZ: Hydrographisch-biologische Bodensee-Untersuchungen. I.
Arch. f. Hydrobiol. Suppl.-Band III, 1924.
2. Hydrographisch-biologische Bodenseeuntersuchungen II.
Verh. Naturw. Ver. Karlsruhe. Band 30. 1924—26.
3. AUERBACH, M. und SCHMALZ, J.: Hydrographisch-biologische Bodensee-Untersuchungen III.
Zeitschr. f. Hydrologie, Band VI. 1931.
4. — Hydrographische, biologische und fischereibiologische Untersuchungen im Untersee (Bodensee).
I. Studien über die Hydrographie und Biologie des freien Wassers Gnadensee (Untersee). 1925—1931.
Beiträge z. naturk. Forschung in SW-Deutschland, Band IV 1939.
5. BURCKHARDT, G.: Faunistische und systematische Studien über das Zooplankton der größeren Seen der Schweiz und ihrer Grenzgebiete.
Revue Suisse de Zoologie, Band 7. 1900.
6. ELSTER, H. J. und GESSNER, F.: Limnologische Produktions-Vorstudien I: Die chemische und biologische Sommerschichtung im Bodensee (Ober- und Untersee). Greifswald 1935.

- HOFER, B.: Die Verbreitung der Tierwelt im Bodensee.
Bodenseeforschungen 10. 1896. Schrift. Ver. f. Gesch. Bodensees
Umgeb. 28. 1899.
8. RUTTNER, F.: Das Plankton des Lunzer Untersees.
Intern. Revue ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. Band 23. 1929/30.
9. RYLOV, W. M.: Das Zooplankton der Binnengewässer.
Die Binnengewässer, Band XV Stuttgart 1935.
10. TER-POGHOSSIAN, A.: Über die räumliche und zeitliche Verteilung
Daphnia longispina und *cucullata*, sowie *Bosmina coregoni* und *longi-*
rostris im Klostersee bei Seon.
Intern. Revue ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. Band 20. 1928.
11. WAGLER, E.: Über die Systematik, die geographische Verbreitung und die
Abhängigkeit der *Daphnia cucullata* SARS von physikalischen und che-
mischen Einflüssen des Milieus.
Intern. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr. Band 11. 1923.
12. — Die Tierwelt Mitteleuropas. (Herausgegeben Brohmer, Ehrmann
und Ulmer.) Band II. Crustacea. Leipzig 1937.
13. WEISMANN, A.: Das Tierleben im Bodensee.
Lindau 1877.
14. WOLTERECK, R.: Alte und neue Beobachtungen über die geographische und
zonare Verteilung der helmlosen und helmtragenden Biotypen von
Daphnia.
Intern. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr. Band 24. 1930.

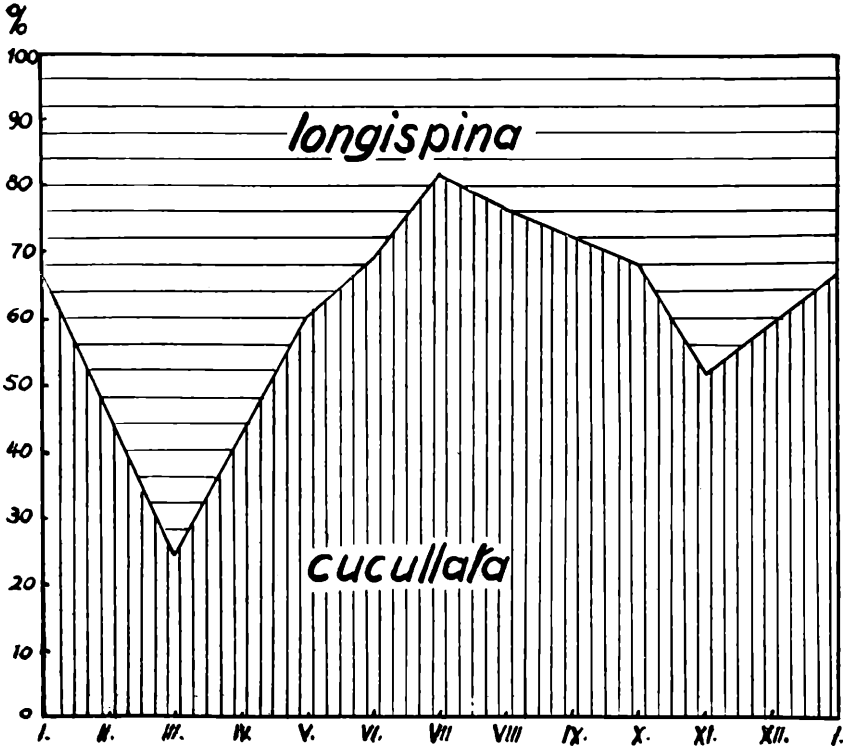
Tafelerklärung

- I. Vertikale Verteilung von *Daphnia longispina* und *D. cucullata* im Gnaden-
im Gesamtdurchschnitt der Jahre 1925—1931.
- I. b. Verhältnis *Daphnia longispina* zu *D. cucullata* in % während des
Jahres.
- II. *Daphnia cucullata*. Anteil der gehelmten Tiere der Gesamtpopulation
in %.
- II. b. *Daphnia longispina*. Anteil der gehelmten Tiere an der Gesamtpopulation
in %.
- III. Fig. 1—18 *Daphnia longispina* ♀♀.
Fig. 19—21 *D. longispina* ♂♂.
Fig. 22—46 *Daphnia cucullata* ♀♀.
Fig. 47—52 *D. cucullata* ♂♂.

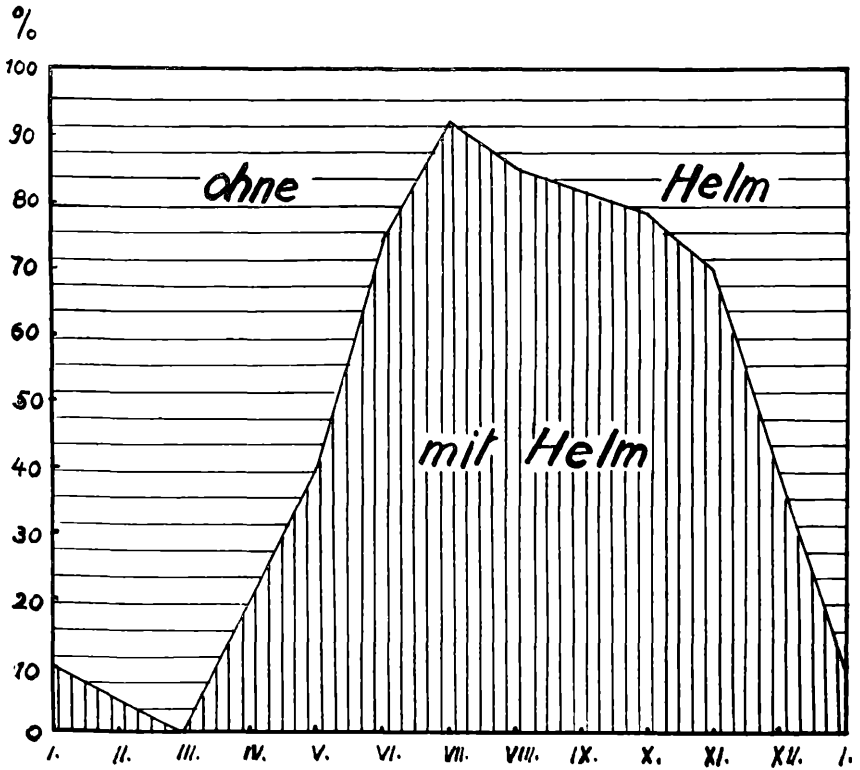
Tafel I a



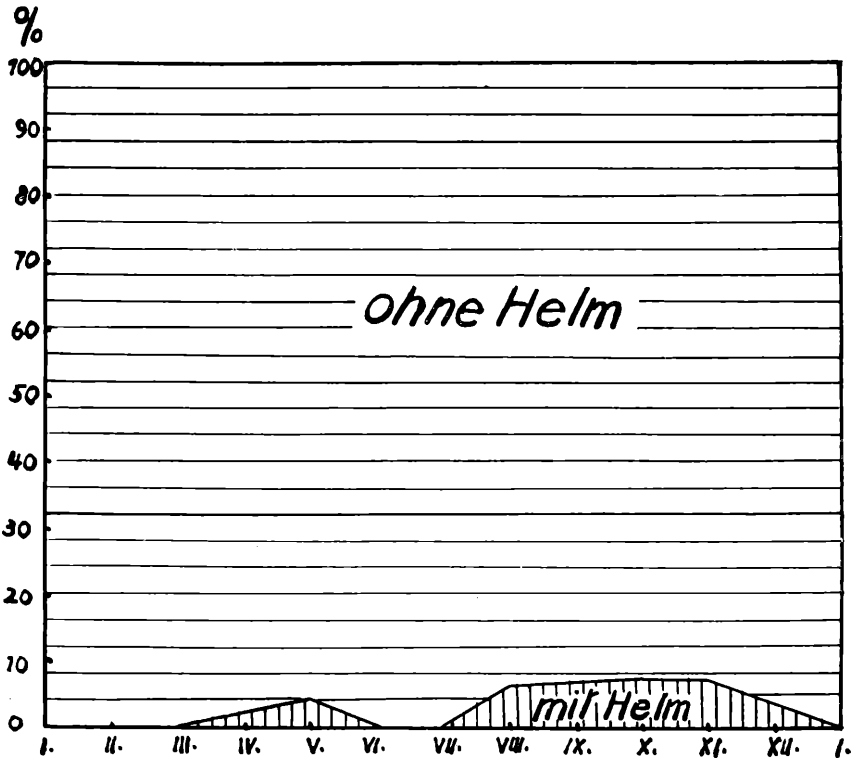
Tafel I b



Tafel II a



Tafel II b



Tafel III

