

dungslippen der Schale umfasst sie die Zweige der Koralle und bildet dann ihre Schalenmündung zu einer Röhre aus; die Polypen überwachsen die ganze Schnecke; in dem Maße als dieses geschieht, verlängert die letztere ihre Röhre.

Es ist möglich, dass bei diesen eigenartigen Erscheinungen von Symbiose mancherlei Beziehungen zwischen den beiden Organismen obwalten, die wir vorläufig nicht erkennen können. Das ist wol sicher, dass das Verhältniss um nichts klarer wird, wenn wir mit Beneden sagen, die beiden Tiere resp. Pflanzen seien durch Bande der Sympathie verknüpft. Aber es ist zuzugeben, dass die Annahme, dass ein solches Verhältniss sich allmählich herausgebildet habe durch das Streben des einen Organismus sich an oder in einem andern festzusetzen, sei es des schützenden Raums oder der leichtern Nahrungsaufnahme wegen und durch die im Lauf der Generationen erfolgte Anpassung, auch weniger eine wirkliche Erklärung ist, als eine Vorstellung gibt, die solche Fälle von Symbiose mit den überall in der Natur verbreiteten raumparasitischen Erscheinungen verknüpft.

Die pelagische Fauna der Süßwasserseen.

Von Prof. Dr. F. A. Forel, Morges (Schweiz).

In den Jahren 1860—1870 entdeckten die skandinavischen Naturforscher eine eigentümliche Fauna, welche wesentlich aus schwimmenden Entomostraken besteht und das pelagische Gebiet der Seen bewohnt. Ich will versuchen dieses Kapitel der allgemeinen Zoologie, welches in den letzten Jahren von verschiedenen Seiten durchforscht ist und zu einigen neuen und interessanten Ergebnissen geführt hat, in kurzen Zügen zusammenzufassen¹⁾.

1) Literatur.

W. Lilljeborg (Beskrivning, etc. Oefversigt af k. Vetensk. Akad. Förh. 1860) beschrieb die Genera *Bythotrephes* [*Bythotrephes* wurde zuerst von Leydig 1857 im Magen der Coregonen des Bodensees gefunden; irrtümlich hatte er ihr Vorkommen aber in die Tiefen des Sees verlegt] und *Leptodora*, welche für diese Fauna eigentümlich sind.

Von 1861—1865 beschrieb O. G. Sars (Om Crustacea Cladocera. Forh. i Videnskabselsk. Christiania 1861. — Om en i Sommeren 1862 foretagen zoologisk Reise. Christiania 1863. — Norges Fervandskrebssdyr. Christiania 1865) zahlreiche pelagische Entomostraken in den Norwegischen Seen.

1866 beschrieb Schoedler (Cladoceren des Frischen Haff's. Wiegmann's Archiv 1866) Daphniden, welche er im frischen Haff gefischt hatte.

1867 konstatierte P. E. Müller (Danmarks Cladocera 1867. — Cladocères des grands lacs suisses. Arch. des sc. ph. et nat., Genève 1870) diese Fauna in den Dänischen Seen; 1868 fand er sie in den Schweizer-Seen wieder.

1871 untersuchte A. Frič (Fauna der Böhmerwaldseen. Gesellsch. der

Diese Fauna ist nicht sehr artenreich, die Zahl der Individuen der einzelnen Arten ist dagegen ungeheuer. Ich lasse hier eine Aufzählung der gefundenen Arten folgen:

Ostracoden: *Cypris ovum*

Cladoeceren: *Sida cristallina*, *Daphnella brachyura*, *D. pulex*, *D. magna*, *D. longispina*, *D. hyalina*, *D. cristata*, *D. galeata*, *D. quadrangula*, *D. mucronata*; *Bosmina longirostris*, *B. longispina*, *B. longicornis*; *Bythotrephes longimanus*; *Leptodora hyalina*.

Copepoden: *Cyclops coronatus*, *C. quadricornis*, *C. serrulatus*, *C. tenuicornis*, *C. brevicornis*, *C. minutus*; *Heterocope robusta*; *Diatomus castor*, *D. gracilis*.

Wenn wir alle Tiere angeben wollten, welche im pelagischen Gebiete der Seen gefunden sind, so müssten wir noch hinzufügen: die insektenfressenden Fische, welche sich von diesen kleinen Entomostraken nähren, besonders die Coregonen; ferner die Raubfische, Forelle, Hecht u. s. w., welche die Coregonen verfolgen; sodann wären noch hierher zu rechnen die Infusorien, (*Vorticella convallaria*), welche auf den pelagischen Algen wohnen; endlich müssten wir noch die Tiere anführen, welche sich fern von den Ufern aufhalten oder sich vom Boden erheben und gelegentlich im pelagischen Gebiete gefunden werden, wie *Atax crassipes*, (Pavesi, Asper) Dipterenlarven, *Piscicola geometra* (Forel). Alle diese Tiere treten aber nur zufällig und accessorisch in der pelagischen Fauna auf, welche in Wirklichkeit nur die oben aufgezählten Entomostraken umfasst¹⁾; sie allein zeigen die den pelagischen Tieren eigentümlichen Charaktere.

Wissensch. Prag 1871) die Verbreitung dieser Entomostraken in den Böhmischen Seen.

Von 1873—1878 untersuchte ich selbst (Matériaux pour la faune profonde du lac Léman: Faune pélagique XXXII. Flore pélagique XXXIII. Transparence de l'eau VII und XXVIII. Bullet. de la Soc. Vaud. des Sc. nat. XIII, XIV Lausanne 1876. — Variations de la transparence de l'eau. Arch. des sc. ph. et nat. LIX Genève 1877) sie in den Schweizer Seen.

Von 1874—1879 veröffentlichte A. Weismann (Beiträge zur Naturg. der Daphniden. Zeitschr. für wiss. Zool. 1874—1879) seine schönen Arbeiten über die Naturgeschichte der Daphniden, nach seinen Untersuchungen im Bodensee. 1877 hat er in einem populären Vortrage: Das Tierleben im Bodensee (Lindau 1877) eine ausgezeichnete allgemeine Beschreibung der verschiedenen Faunen, welche die Seen bewohnen und namentlich der pelagischen Fauna, gegeben.

1877 entdeckte Pavesi (Bullet. entomol. 1879. — Rendiconti R. Ist. Lombardo II, XII f. 11, 12, 16) die Meeresfauna in den italienischen Seen.

1879 fischte Brandt (Bullet. Ac. Imp. St. Pötersb. 1880) sie im Goktschai See im Kaukasus.

S. T. Smith hat sie im Obern See in Nordamerika wieder gefunden.

G. Asper (Gesellsch. kleiner Tiere der Schweizer Seen. Zürich 1880.) studierte die pelagische und Tiefenfauna der verschiedenen Seen der Schweiz.

1) Vielleicht muss *Atax crassipes*, den Pavesi bisweilen in dem pelagischen Gebiete der italienischen Seen beobachtet und den Asper im Züricher See

In ihren allgemeinen Zügen ist die pelagischen Fauna in allen bis jetzt erforschten Ländern und Seen Europas sich ähnlich, von den Seen der Ebene bis zu den Alpenseen, von den skandinavischen Ländern bis nach Süd-Italien und dem Kaukasus. Indess wird sie in einem See nur selten durch alle Tiere der Fauna repräsentirt. So zählte z. B. die pelagische Fauna des Genfer Sees in den Jahren 1874 – 1878, in welchen ich sie untersuchte, nur die folgenden Arten: *Daptomus castor*, *Cyclops brevicaudatus*, *Daphnia hyalina*, *D. mucronata*, *Bosmina longispina*, *Sida crystallina*, *Bythotrephes longimanus*, *Leptodora hyalina*. Pavesi hat von diesem Gesichtspunkte die italienischen Seen sehr genau erforscht und für jeden eine Tabelle der von ihm gefischten Arten gegeben. Bei der Verwertung dieser Tabellen muss man jedoch den Beobachtungen Weismann's Rechnung tragen. Dieser Forscher hat nachgewiesen, dass die verschiedenen Cladocerenarten eine jährliche Periodicität darbieten, dass sie während mancher Jahreszeiten mehr oder weniger vollständig aus den Wassern verschwinden welche sie bewohnen, und nur noch im Zustande der Dauereier gefunden werden; dass diese Zeit, während welcher die Tiere verschwinden, nach den einzelnen Arten schwankt, für diese im Sommer, für andere im Winter, im Frühling oder Herbst stattfindet. Hiernach muss eine Uebersicht der pelagischen Bevölkerung eines Sees, wenn sie vollständig sein soll, auf Grund zahlreicher, zu verschiedenen Jahreszeiten angestellter Beobachtungen entworfen werden.

Die den Tieren des pelagischen Gebiets gemeinschaftlichen Charaktere beruhen auf ihrer Lebensweise. Sie müssen unaufhörlich schwimmen, ohne sich jemals auf einem festen Körper ausruhen zu können; und statt eines Befestigungsorgans besitzen sie einen sehr entwickelten Schwimmapparat; ihre Dichtigkeit, die fast der des Wassers gleich kommt¹⁾, gestattet ihnen ohne große Muskelanstrengung im Wasser umher zu schwimmen. Sie sind ziemlich träge Tiere und entgehen den sie verfolgenden Feinden mehr durch ihre Durchsichtigkeit als durch ihre Behendigkeit; ja sie sind sogar, und das ist ihr charakteristisches Merkmal, vollständig durchsichtig wie Krystall, und nur ihr stark, schwarz, braun oder rot pigmentirtes Auge tritt deutlich hervor. Man kann diese fast vollständige Durchsichtigkeit der pelagischen Tiere als eine durch natürliche Zuchtwahl erworbene Mimikry auffassen: nur die wie das Medium, in dem sie leben, durchsichtigen Tiere, haben sich erhalten.

wiedergefunden hat, als eine der pelagischen Fauna angehörige Art betrachtet werden. Es ist eine schwimmende Wassermilbe und die gefangenen Exemplare waren nach den Forschern fast durchsichtig.

1) Sie sind ein wenig schwerer als das Wasser und wenn sie gestorben sind, so sinken die toten Körper auf den Boden des Sees und bilden hier einen wichtigen Teil der Nahrung der Tiefseefauna.

Sie nähren sich von pflanzlichen oder tierischen Gebilden, einige wenige Arten von pelagischen Algen; (*Anabaena circinalis*, *Pleurococcus angulosus*, *Pl. palustris*, *Tetraspora virescens*, *Palmella Ralfsii*); die andern nähren sich von tierischer Beute und fressen die kleinern und schwächern Arten, welche in demselben Wasser leben.

Die pelagischen Tiere führen täglich Wanderungen aus, wie Weismann und ich unabhängig 1874 gefunden haben; während der Nacht schwimmen sie an der Oberfläche, während des Tages steigen sie in die Tiefe. Frič hatte in den böhmischen Seen zu erkennen geglaubt, dass die verschiedenen Arten eine bestimmte Tiefe wählten, in welcher sie sich mit Vorliebe aufhielten; weder Pavesi noch ich haben indess eine Konstanz dieser Wohngebiete nachweisen können. Die verschiedenen Arten bilden Gruppen, Heerden, in denen das Garn reichen Fang macht, aber diese Vergesellschaftungen von Tieren derselben Art halten, wenigstens in den großen Seen der Schweiz, keinen bestimmten und dauernden Platz inne.

Was die größte Tiefe anlangt, in welcher man sie trifft, so habe ich sie im Genfer See bis zu 100 und selbst 150 Meter gefischt, in diesen großen Tiefen habe ich jedoch nur noch *Diaptomus* gefunden.

Auf Grund dieser Wanderungen hält Weismann sie für Nachttiere, welche sich an der äußersten Grenze des Lichts halten; ihr Sehnerv würde unter einem zu grellen Lichte leiden, und sie steigen deshalb in die Tiefe, sobald das Sonnen- oder Mondeslicht zu stark werden. Indess müssen sie hier noch sehen um ihre Beute erjagen zu können und sie gehen auch nur bis zu dem Punkte hinab, wo ihr im allgemeinen sehr gut entwickeltes Auge ihnen gestattet ihre Nahrung zu finden. Weismann bemerkt mit Recht, dass sie auf diesen Wanderungen täglich eine kolossale Wasserschicht durchstreifen, in welcher sie ausreichende Nahrung finden können, wie spärlich diese auch in dem verhältnissmäßig klaren Wasser der Süßwasserseen verbreitet sein möge.

Welches ist nun die Lichtgrenze in den Süßwasserseen? Ich habe 1877 nachgewiesen, dass die Durchsichtigkeit nach der Jahreszeit schwankt; im Genfer See verschwindet ein glänzender Gegenstand, der ins Wasser taucht, wenn die Bedingungen für die Beleuchtung und Durchsichtigkeit am günstigsten sind, wenn er sich in einer Wasserschicht von 16—17 m Tiefe befindet. Photographische Untersuchungen mit durch Chlorsilber empfindlich gemachtem Papier hatten mir 1874 ergeben, dass die Grenze der absoluten Dunkelheit im Genfer See bei 45 m Tiefe im Sommer, bei 100 m im Winter liegt. Mit viel empfindlichern Platten (Bromsilberemulsion) hat Asper im August 1881 gefunden, dass die Strahlen im Züricher See noch bis 90 m und darüber wirksam sind. Alles dies sagt uns indess noch nichts über die Grenze der absoluten Dunkelheit für die Netzhaut und namentlich die Sehnerven dieser niedern Tiere.

Welches ist der Ursprung dieser pelagischen Fauna? Beruht sie auf einer lokalen Differenzirung? Haben sich die Sumpf- oder Fluss-Entomostraken, die des Küstengebiets der Seen, in jedem See in pelagische Arten oder Varietäten umgewandelt? Auf diese Frage können wir mit Gewissheit Nein antworten. Die ungemein weite Verbreitung dieser Fauna, die fast vollständige Identität der pelagischen Entomostraken in allen Seen Europas, von den skandinavischen bis zu den schweizerischen, italienischen, armenischen, sprechen zu Gunsten einer gemeinsamen Verbreitung und Abstammung.

Wie hat sich diese Verbreitung aber vollzogen? Die aktive Wanderung von einem See in den andern ist nicht anzunehmen, sowohl wegen der schwierigen Verbindung zwischen den verschiedenen Seen, als auch wegen der Langsamkeit und Trägheit der pelagischen Entomostraken. Die passive Wanderung dagegen im Zustande der Dauereier, die an die Federn der Zugvögel, der Enten, Steißfüße, Möven u. s. w. sich haben anhängen können, erklärt vollständig die Uebertragung aus einem See in den andern (A. Humbert, Forel). Pavesi hat gegen diesen gemeinschaftlichen Ursprung und diese Verbreitungsweise die Unregelmäßigkeit der pelagischen Bevölkerung der verschiedenen Seen Italiens eingewandt, da manche Arten in gewissen Seen fehlen, während sie in benachbarten Seen vorkommen; gerade diese Unregelmäßigkeit scheint mir aber zu Gunsten der gelegentlichen und zufälligen Verbreitungsweise zu sprechen, die wir soeben angedeutet haben. Nimmt man diese Beförderungsweise an, so ist die Differenzirung der pelagischen Arten nicht mehr notwendig auf den See selbst beschränkt, in welchem wir die Tiere finden, und ebensowenig auf die gegenwärtige geologische Epoche. Diese Tatsache ist für die Erklärung der pelagischen Fauna gewisser Seen verhältnissmäßig jungen Ursprungs sehr wichtig; für unsre Schweizer Seen bildet die Glacialperiode eine absolute Grenze, welche uns eine lokale Differenzirung der alten tertiären Arten und ihre Umwandlung in die jetzigen Arten anzunehmen verhindert. Die pelagischen Faunen mancher italienischen Seen vulkanischen Ursprungs sind noch viel jüngern Datums. Da wir aber nicht mehr auf eine lokale Differenzirung der autochthonen Arten angewiesen sind, so haben wir für diese Differenzirung mehr Zeit und Raum zur Verfügung.

Ich glaube die Ursache der Differenzirung der pelagischen Fauna in der Kombination zweier verschiedener Vorgänge sehen zu müssen: den täglichen Wanderungen der Entomostraken und den lokalen, regelmäßigen Winden der großen Seen. Es ist bekannt, dass an den Rändern großer Wassermassen zwei regelmäßige Winde herrschen, deren einer des Nachts von dem Lande nach dem Wasser, deren anderer am Tage vom Wasser nach dem Lande weht. Die nächtlichen Tiere des Küstengebiets, welche nachts an der Oberfläche schwimmen, werden zu dieser Zeit durch die oberflächlichen Ströme des Landwindes

mitten in den See getrieben, steigen während des Tags, durch das Licht vertrieben, in die Tiefe herab und entkommen so dem Oberflächenströme des Seewindes, welcher sie sonst wieder dem Ufer zugeführt haben würde. Allnächtlich immer weiter getrieben, bleiben sie, da sie am Tage nicht wieder zurückgeführt werden, auf das pelagische Gebiet beschränkt. So erfolgt dann eine Differenzirung durch natürliche Zuchtwahl, bis endlich nach etlichen Generationen nur noch die wunderbar durchsichtigen und vorzüglich schwimmenden Tiere übrig blieben, welche wir kennen. Ist diese Differenzirung einmal eingetreten, so wird die pelagische Art durch die wandernden Wasservögel von einem Lande in das andre, von einem See in den andern geführt, wo sie sich fortpflanzt, wenn die Existenzbedingungen des Mediums günstige sind. Auf diese Weise können wir in Seen, welche zu klein sind, als dass sie den Wechsel der Winde besitzen, wahre pelagische Entomostraken finden, die in andern größern Seen durch das Spiel der Winde differenzirt sind.

Auf diese Weise kann man sich die Differenzirung der meisten pelagischen Arten leicht erklären, mit Ausnahme zweier: es sind dies die schönsten und interessantesten der pelagischen Entomostraken: *Leptodora hyalina* und *Bythotrephes longimanus*. Diese beiden Cladoceeren sind mit den Süßwasserarten, welche die Küstenfaunen der Seen oder die Sumpf- oder Flussfaunen ¹⁾ bilden, nicht verwandt, und man kann deshalb ihre Entstehung nicht durch Differenzirung der Küstenformen erklären. Für diese beiden Arten müssen wir deshalb mit Pavesi nach einem marinen Ursprunge suchen. *Bythotrephes* würde von einem Vorfahren abstammen, der ihm mit *Podon*, seinem nächsten Verwandten, gemein ist, wie dies Leydig schon angegeben hat; *Leptodora* dagegen würde nach der Ansicht Weismann's sich von einer Urdaphnide abgezweigt haben, deren direkte Naehkommen nicht weiter bekannt sind.

Wie hat nun der Uebergang vom salzigen in süßes Wasser stattfinden können? Pavesi nimmt an, dass dies durch das Schließen eines Fjord geschehen sei, durch die fortschreitende Umwandlung in einen Süßwassersee, sobald er von dem Meere durch eine Bank getrennt war. Dies ist möglich, und wir haben ähnliche Beispiele in gewissen marinen Formen, die in den Süßwasserseen Norditaliens und Skandinaviens vorkommen. Ist dieser Uebergang aber nicht auch durch passive Wanderung und Transport in die immer weniger sal-

1) G. Joseph hat in zwei großen Grotten Kärnthens eine zweite Art der Gattung *Leptodora* entdeckt, die *L. pellucida*, welche sich von der *L. hyalina* der pelagischen Fauna der Seen durch den Mangel der Augen wesentlich unterscheidet. Es ist die einzige Cladoceere, welche in der Höhlenfauna gefunden ist. (Berliner entomol. Zeitschr. XXVI. 3. 1882.)

zigen Lagnen geschehen? Zur Entscheidung dieser Frage fehlt uns noch das tatsächliche Material. Sobald indess die Anpassung an das Süßwasser einmal geschehen war, ist die Verbreitung dieser Formen marinen Ursprungs jedenfalls so von Statten gegangen, wie die anderer pelagischer Formen des süßen Wassers, und diese beiden wären demnach in Seen verschleppt, welche niemals mit dem Meere in direkter Verbindung gestanden haben.

Wir könnten zum Schluss noch zwischen der pelagischen Fauna der Süßwasserseen und der des Meeres eine Parallele ziehen; die Analogien sind zahlreich und von großem Interesse; aber sie liegen so sehr auf der Hand, dass es überflüssig ist, sie besonders hervorzuheben. Die allgemeinen Tatsachen sind dieselben oder sehr ähnliche; die Unterschiede liegen besonders in der Größe und den Zahlenverhältnissen. Im Meere ist alles groß, in unsern Seen alles von geringem und beschränktem Maße: nicht nur Zahl und Größe der Individuen, sondern auch die Zahl der Arten, die Ausdehnung ihrer Wanderungen und ihr Verbreitungsgebiet.

Ueber das Gefäßsystem und die Wasseraufnahme bei den Najaden und Mytiliden.

Von Dr. H. Griesbach, Mülhausen (Elsass).

Unter obigem Titel wird in kurzem eine größere Arbeit erscheinen, der ich nachstehende Mitteilungen entnehme.

Bis vor kurzem war der Stand der Dinge über die Frage nach dem Gefäßsystem und der Wasseraufnahme der Najaden und Mytiliden der, dass die Mehrzahl der neuern Forscher den Annahmen von Milne Edwards¹⁾, delle Chiaje²⁾, Leydig³⁾ beipflichteten. Da teilte Carrière⁴⁾ der erstaunten fachmännischen Welt mit, indem er zugleich allen bis dahin gemachten Angaben widersprach, dass die bisher als „Pori aquiferi“ auf der Fußkante vieler Lamellibranchiaten beschriebenen Löcher die Ausführungsöffnungen am Ende von Kanälen geschlossener Drüsen und dass von hier aus Injektionen der Blutwege ohne Zerreißen nicht möglich seien. Die Füße von *Pinna*,

1) Compt. rend. T. XX. 1845.

2) Descrizione e notomia degli animali invertebrati della Sicilia citeriore 1841.

3) Leydig, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 2. — Müller's Arch. 1855.

4) Carrière, Zuerst sind seine Untersuchungen von Semper erwähnt in einer kleinen Notiz aus der Würzburger physik. med. Gesellschaft (Sitzung vom 4. Mai 1878); id., Ueber die Drüsen im Fuße der Lamellibranchiaten. Arbeiten aus dem zool. zootom. Inst. Würzburg Bd. V; id., Haben die Mollusken ein Wassergefäßsystem? Biolog. Centrabl. Jahrg. I; id., Das Wassergefäßsystem der Lamellibr. und Gastrop. Zool. Anz. 1881 Nr. 90.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1882

Band/Volume: [2](#)

Autor(en)/Author(s): Forel F.-A.

Artikel/Article: [Die pelagische Fauna der Süßwasserseen 299-305](#)