

# Die diurnale Vertikalwanderung des Zooplanktons im Bodensee und ihre populationsbiologischen Auswirkungen

Walter Geller

Das Crustaceen-Zooplankton des Bodensees besteht im wesentlichen aus vier Cladocerenarten, *Daphnia hyalina*, *D. galeata*, *Eubosmina coregoni*, *Bosmina longirostris*, dem calanoiden Copepoden *Eudiaptomus gracilis* und mehreren Cyclopidenspecies, *Cyclops vicinus*, *C. abyssorum praealpinus* und *Mesocyclops leuckarti* (EINSLE 1983 a, b). Die relativen Abundanzen der Arten und Gruppen im Jahresverlauf sind in der Abbildung 1 dargestellt. Während der kalten Jahreszeit sind die Copepoden am zahlreichsten, zu Beginn der Vegetationsperiode nehmen die Cladoceren zu, und die beiden *Daphnia*-Arten dominieren über die warme Jahreszeit.

Die Populationsbiologie der Zooplankter war der Gegenstand eines mehrjährigen Untersuchungsprojektes von 1980 bis 1984. Dabei wurde die Populationsdichte während der Vegetationsperiode im Wochenabstand, während der kalten Jahreszeit in etwa dreiwöchigen Intervallen erfaßt. Die Populationen wurden in mehrere Größenklassen getrennt, aus der Körpergröße die Individualgewichte und die spezifischen Standing Crop-Biomassen geschätzt. Voraussetzung war die Bestimmung der Relation zwischen Körpergröße und -gewicht und deren jahreszeitlicher Variabilität (GELLER & MÜLLER 1985). Für die Berechnung der Produktion, der Geburten- und Überlebensraten ist die Kenntnis der Embryonalentwicklungsdauer und der Juvenilentwicklungszeit, zusammen die Dauer der Mindestlänge einer Generation, unerlässlich. Sie können nach aus der Literatur bekannten Gleichungen als Funktion der Umgebungstemperatur geschätzt werden (BOTTRELL et al. 1976, GELLER 1985). Dazu war es unerlässlich, sowohl das diurnale Vertikalwanderungsverhalten der Zooplankter zu untersuchen, als auch die Temperatur in der Wassersäule kontinuierlich zu registrieren.

Das Vertikalwanderungsverhalten der Zooplankter wurde monatlich von Mai bis September 1982 in den oberen 50 m der Wassersäule, jeweils über 24-Stunden-Zyklen untersucht. Die Ergebnisse dieser Studie sind bei GELLER (1986) im Detail dargestellt: Im Mai, während des Frühjahrsmaximums der Phytoplanktonentwicklung, halten sich alle Zooplankter bei Tage und bei Nacht in den oberen Metern der Wassersäule auf und zeigen kein Wanderungsverhalten.

In der Zeit zwischen Juni und Oktober entwickeln die Zooplankter ein differenziertes artspezifisches Verhalten. *D. galeata* bleibt ständig im warmen Epilimnion und zeigt als einzige Art keinerlei Vertikalwanderungsverhalten. Beide *Bosminen* (MÜLLER 1985) halten sich ständig im kalten Hypolimnion auf (Abb. 2). *D. hyalina*, *Eudiaptomus gracilis* und die *Cyclopiden* führen eine tagesperiodische Wanderung zwischen oberflächennahen Schichten und größeren Tiefen durch und wechseln zwischen den oberen, warmen Schichten und den kalten Tiefenbereichen hin und her (Abb. 3). Die Wanderungsamplituden sind unterschiedlich. Die Wanderungsstrecke von *D. hyalina* mit zweimal täglich 30 m vertikaler Wanderungsstrecke ist am größten. In der Literatur wird häufig der Predationsdruck durch planktivore Fische und Invertebraten als wahrscheinlichste Ursache für das Vertikalwanderungsverhalten angeführt (ZARET & SUFFERN 1976, STICH & LAMPERT 1981). Für den Bodensee ließen sich keine tragfähigen Hinweise für Predationsdruck als Auslöser finden, die Einschichtungstiefe der Vertikalwanderer bei Tage wird anscheinend nur über die Umgebungstemperatur kontrolliert, daher müssen physiologische Ursachen für das Vertikalwanderungsverhalten in Betracht gezogen werden.

Weitere Hinweise über den Anpassungswert der Vertikalwanderung lassen sich aus der Koizidenz mit variablen populationsbiologischen Kenngrößen ableiten. Die beiden konkurrierenden *Daphnia*-Arten mit ihrem gegensätzlichen Vertikalwanderungsverhalten sind für eine vergleichende Darstellung und Analyse besonders gut geeignet. Bei beiden Arten nimmt im Mai die Populationsdichte exponentiell über drei Zehnerpotenzen zu (Abb. 4). In dieser Phase des optimalen Populationswachstums tritt die Vertikalwanderung bei keiner Art auf. Der Verlauf des Populationswachstums läßt sich mit einer logistischen Wachstumskurve darstellen, da von Juni an mit dem Auftreten des Klarwasserstadiums (GELLER 1980) die Tragfähigkeitsgrenze des Systems durch Futterlimitierung erreicht wird. Von dieser Zeit an, über den Sommer bis zum Herbst, oszilliert die Populationsdichte bei beiden Arten um die Kapazitätsgrenze der Populationsdichte, bei *D. hyalina* um  $100 \times 10^3/m^2$ . In dieser Zeit der futterlimitierten „Gleichgewichtspo-

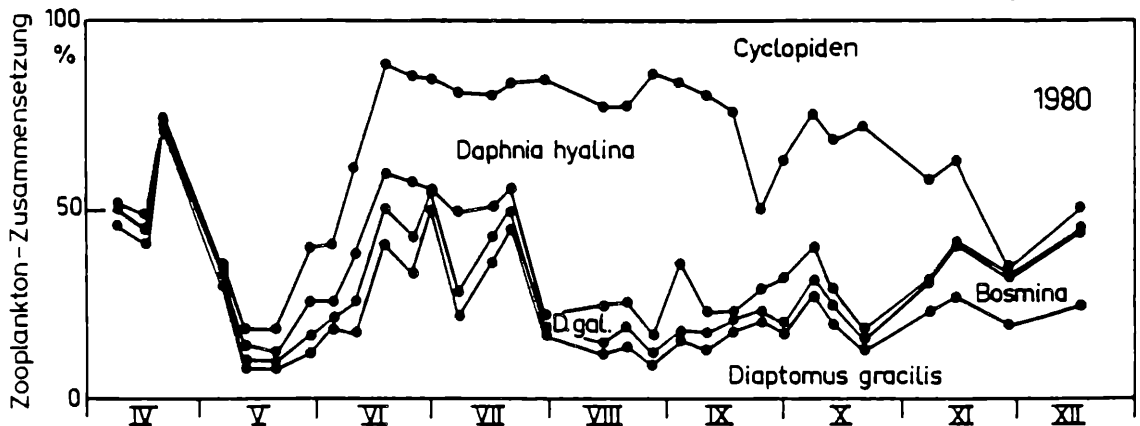


Abbildung 1

Relative Abundanzen der Plankton-Crustaceen im Jahr 1980.

Die Flächen entsprechen den prozentualen Anteilen der Arten an der Gesamtzahl der Individuen unter  $1\text{ m}^2$  Seeoberfläche.

20. July 1982

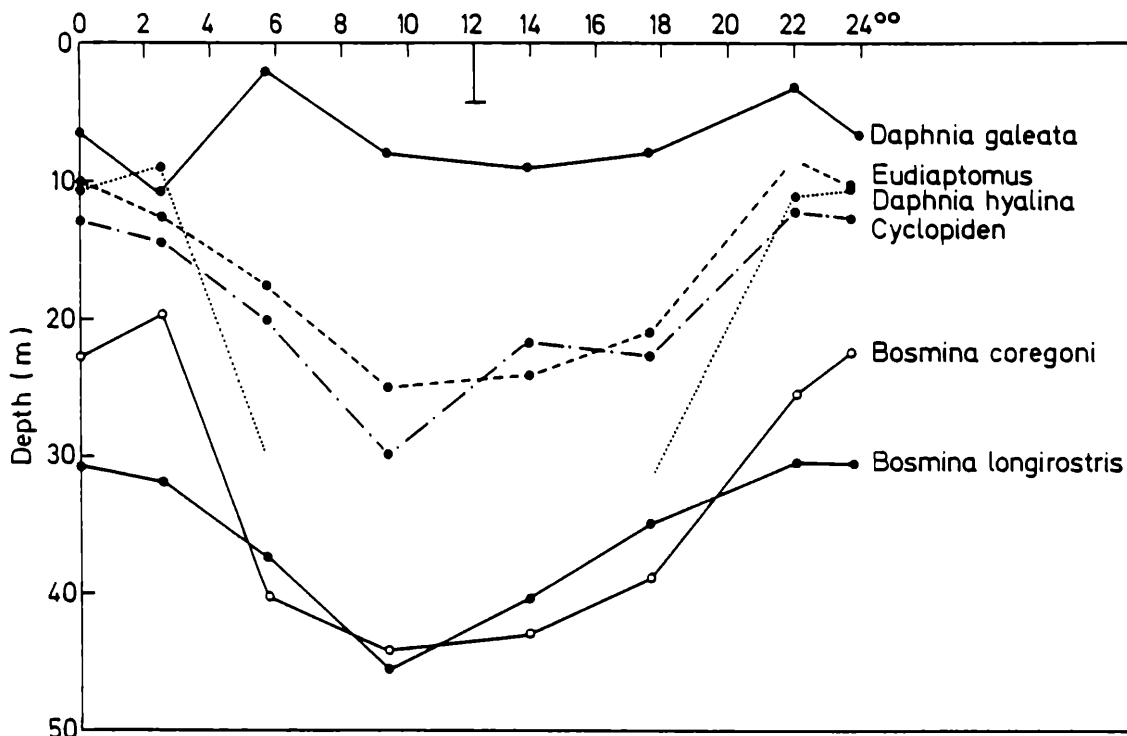


Abbildung 2

**Schwerpunktstiefen der Zooplankter-Populationen des Bodensees im Verlauf von 24 Stunden im Sommer:**

Bei den vertikalwandernden Arten halten sich die Tiere bei Tag in größerer, bei Nacht in geringerer Tiefe auf. Auslöser für die Wanderungsbewegung sind Sonnenaufgang und -untergang (RINGELBERG 1964).

pulation“ führt *D. hyalina* ihre artcharakteristische Vertikalwanderung durch. Auch die Populationsdichte der nichtwandernden *D. galeata* folgt einer logistischen Wachstumskurve. Stärker als bei *D. hyalina* sinkt bei dieser Art jedoch die Individuendichte nach dem im Juni erreichten Maximalwert wieder ab, bevor sich das „Sommergeleichgewicht“ auf niedrigerem Niveau einstellt (ca.  $60 \times 10^3/\text{m}^2$ ). Die Rolle der Futterlimitierung zu den verschiedenen Jahreszeiten zeigt sich auch daran, daß die Konzentration der im See vorhandenen Algen über den Sommer nur im Bereich des Grenzwertes liegt, bei dem im Experiment Futterlimitierung nachgewiesen wurde (GELLER 1975, LAMPERT 1977). Im Mai hingegen sind die Konzentrationen der als Futter verwertbaren Phytoplanktonfraktion um ein Mehrfaches höher.

Die Nettowachstumsrate einer Population ist definiert durch die Zahl der überlebenden Nachkommen eines Weibchens während ihrer mittleren Lebenszeit, bzw. der Generationslänge der Art:

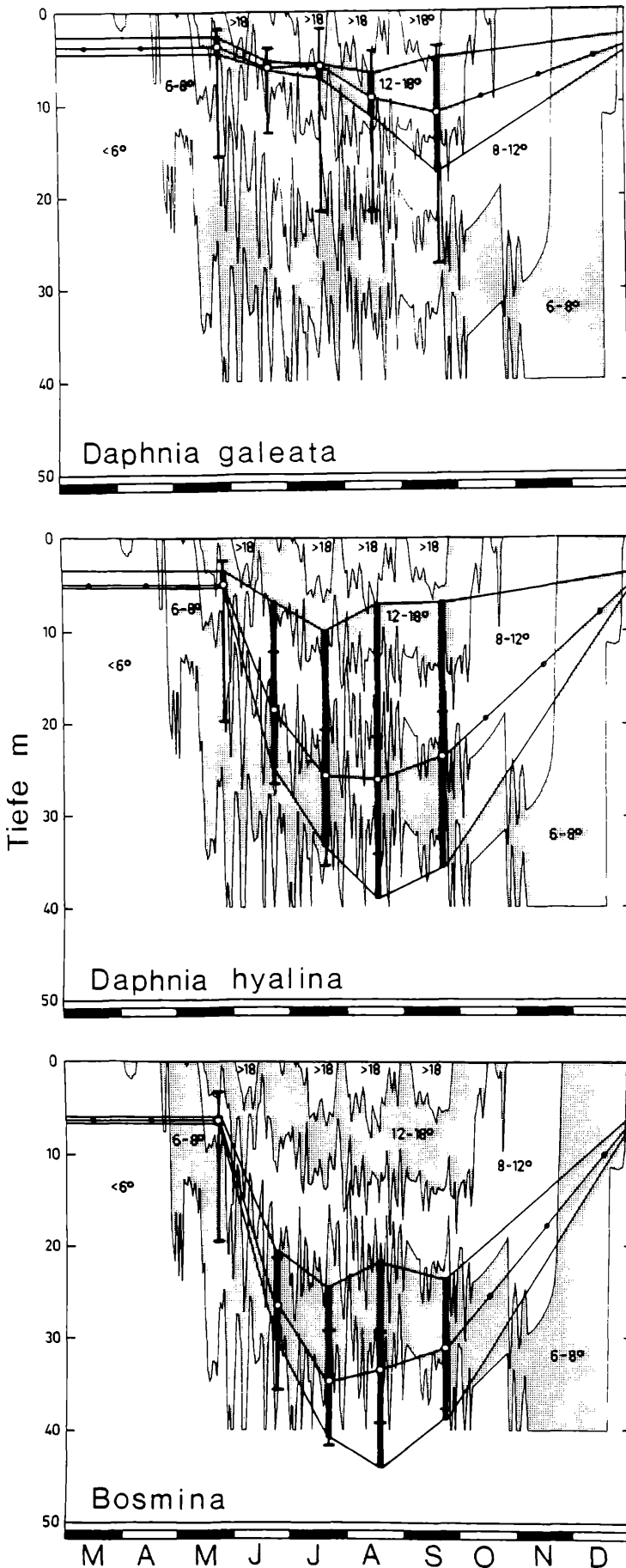
$$r = \ln(R_0) / Dg.$$

Ist die Mortalität durch Predation vernachlässigbar, so wird diese Nettowachstumsrate bei Daphnienpopulationen bestimmt durch die Zahl der Eier, die die Zahl der Geburten begrenzt, die Größe der Eier, die die Überlebenschancen der Neonaten beeinflusst, die Größe der primiparen Weibchen, die nach längerer oder nach kürzerer Juvenilentwicklung geschlechtsreif werden, und die Temperatur, die die Geschwindigkeit der Embryonal- und Juvenilentwicklung entscheidend steuert. Mit der Massenentwicklung des Phytoplanktons im Mai steigen die Gelegegrößen bei beiden Daphniaarten sprunghaft an (Abb. 5, links) und ermöglichen die Phase des exponentiellen Wachstums der Populationen, die in der Abbildung besonders herausgehoben ist. *D. hyalina* erreicht eine mittlere Eizahl pro adultem Weibchen von acht, *D. galeata* von 13 Eiern. In dieser Phase sind die Eier jedoch klein und haben im gesamten Jahres-

verlauf das geringste Gewicht. Gleichzeitig erreichen die Weibchen während dieser Phase die Geschlechtsreife schon mit geringer Körpergröße (Abb. 5), die Juvenilentwicklungsdauer ist daher verkürzt. Mit dem Einsetzen der Futterlimitierung im Juni nehmen die Gelegegrößen ab, während das Gewicht des einzelnen Eies etwa auf das Doppelte steigt und die Primiparae bei verlängerter Juvenilentwicklung an Größe zunehmen. In der Phase des hohen, unlimitierten Futterangebotes wird also aus der gleichen Menge an reproduktivem Material eine höhere Anzahl von Eiern gebildet, während in der Phase der Futterlimitierung zwar weniger Eier produziert, die Überlebenschancen der aus diesen dotterreicheren Eiern entstehenden Neonaten jedoch erhöht werden. Beim Vergleich der beiden Arten zeigt sich, daß *D. hyalina* während des gesamten Jahres etwa doppelt so schwere Eier hat wie die Konkurrenzart *D. galeata*.

Die Entwicklungsgeschwindigkeit und damit die Generationslänge der Zooplankter ist temperaturabhängig. Mit dem Einsetzen der Vertikalwanderung im Juni sind die betreffenden Arten damit niedrigeren Temperaturen ausgesetzt als die nicht-wandernde Art *D. galeata* (Abb. 6, oben). Damit ist die Generationsfolge bei den vertikalwandernden Arten durch die temperaturbedingt verlängerte Embryonal- und Juvenilentwicklung verlangsamt. Die Generationszeit von *D. hyalina*, die im Mai etwa 20 Tage beträgt, steigt auf mehr als 40 Tage im Sommer, während sie bei *D. galeata* auf weniger als 20 Tage sinkt (Abb. 6, unten).

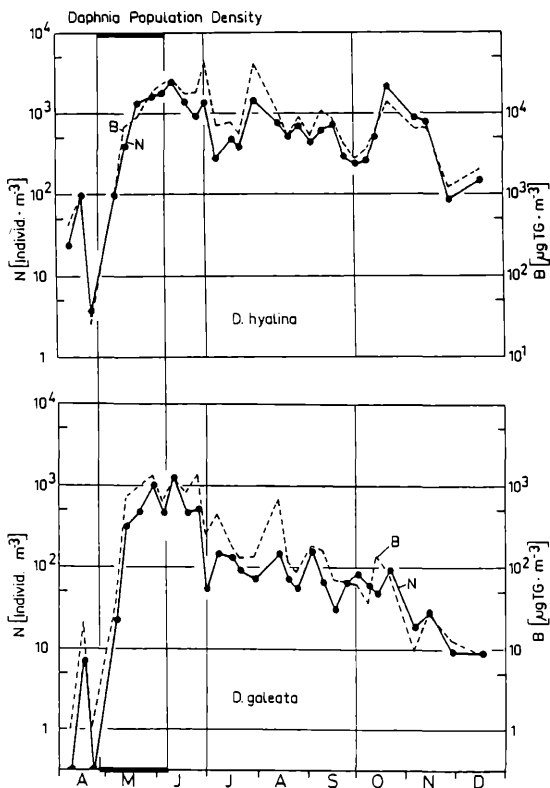
Unterschiedliche Generationslängen von wandernden und nicht-wandernden Arten schlagen sich nieder in den Geschwindigkeiten des Biomasse-Umsatzes der Populationen. Für die Periode von 1979-1982 wurden während der 200-tägigen Vegetationsperiode von Mai bis November mittlere Standing-Crop-Biomassen angetroffen von 0,9 g Trockengewicht/ $\text{m}^2$  bei *D. galeata* und von 1,6 g TG/ $\text{m}^2$  bei *D. hyalina*. Die Schätzung der kumulati-



**Abbildung 3**

**Vertikalwanderungsamplituden der Plankton-Cladoceren im Jahreslauf:**

Oberes und unteres Ende der breiten, vertikalen Säulen entsprechen den Aufenthaltstiefen der Populationen bei Nacht und bei Tag, die Kreise bezeichnen die mittlere Tiefe über 24 Stunden. Die Werte von Mai-September wurden gemessen, die übrigen geschätzt. Die Einschichtungstiefen der Zooplankter folgen artspezifisch verschiedenen Temperatur-Isoplethen, die anhand der Tagesmittelwerte aus kontinuierlichen Messungen dargestellt sind; erfaßt wurden die Temperaturen in den oberen 40 m der Wassersäule in 22 Tiefen im 5-min.-Meßzyklus.



**Abbildung 4**

**Jahreszeitliche Entwicklung der Populationen von *D. hyalina* und *D. galeata* 1980 im Bodensee.**

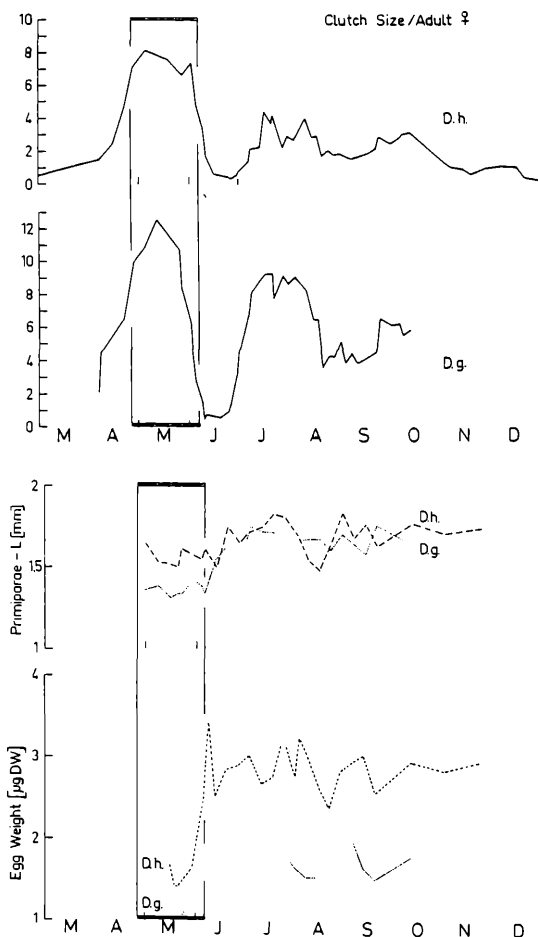
Angegeben sind die Mittelwerte/m<sup>3</sup> der am Entnahmepunkt 140 m tiefen Wassersäule. Durchgezogene Linien: Individuenzahl; gestrichelte Linien: Biomassen. Die Phase des exponentiellen Populationswachstums (Mai) ist herausgehoben, ebenso wie in Abb. 5 und 6.

ven Jahresproduktion nach der „Gewichts-Inkrement-Methode“ ergab 24 g TG/m<sup>2</sup> für *D. galeata* und 18 g TG/m<sup>2</sup> für *D. hyalina*. Somit ergeben sich Turnoverraten von P/B = 27 für *D. galeata* in 200 Tagen und von P/B = 11 für *D. hyalina* und die entsprechenden Turnoverzeiten der Populationsbiomassen von 7,5 Tagen für *D. galeata* und von 18 Tagen für *D. hyalina*. Vereinfacht gesagt bedeutet dies, daß *D. hyalina* bei einer um 25% geringeren Produktionsrate eine doppelt so große Population aufrechterhält und daß die „Betriebskosten“ für eine Biomassen-Einheit von *D. galeata* etwa 2,5-fach so groß sind wie bei der vertikalwandernden *D. hyalina*. Die sparsamere Lebensweise ist naturgemäß in Situationen der Futterlimitierung die erfolgreichere (Über-)Lebensstrategie, wenn man als „Erfolg“ nicht die Realisierung einer möglichst großen Wachstumsrate, sondern das einfache Vorhandensein und -bleiben versteht.

Der zweiphasige Verlauf der saisonalen Entwicklung läßt sich durch einen Wechsel der Lebensstrategie beim Übergang von der exponentiell wachsenden zur futterlimitierten Gleichgewichtspopulation deuten und anhand der populationsbiologischen Kenngrößen und des Vertikalwanderungsverhaltens beschreiben:

Phase 1: Während der Frühjahrsblüte des Phytoplanktons verhalten sich beide Arten in der Wachstumsphase als „Ausbeuter“; die Energiekosten sind gering, das Risiko für die Neugeborenen zu verhungern ist klein, also produzieren beide Arten in dieser Zeit eine große Anzahl von kleinen Eiern und verkürzen die Entwicklungszeit durch ständigen Aufenthalt in warmer Umgebung. Alle genannten Parameter sind in dieser Phase auf möglichst hohe Wachstumsrate eingestellt.

Phase 2: In der Gleichgewichtsphase jedoch, bei unsi-



**Abbildung 5**

**Mittlere Gelegegrößen der adulten Weibchen von *D. hyalina* (*D. h.*) und *D. galeata* (*D. g.*) sowie die Größe der Primi-parae und das Gewicht der einzelnen Eier im Jahresverlauf 1985 im Bodensee (nach BIKAR 1986).**

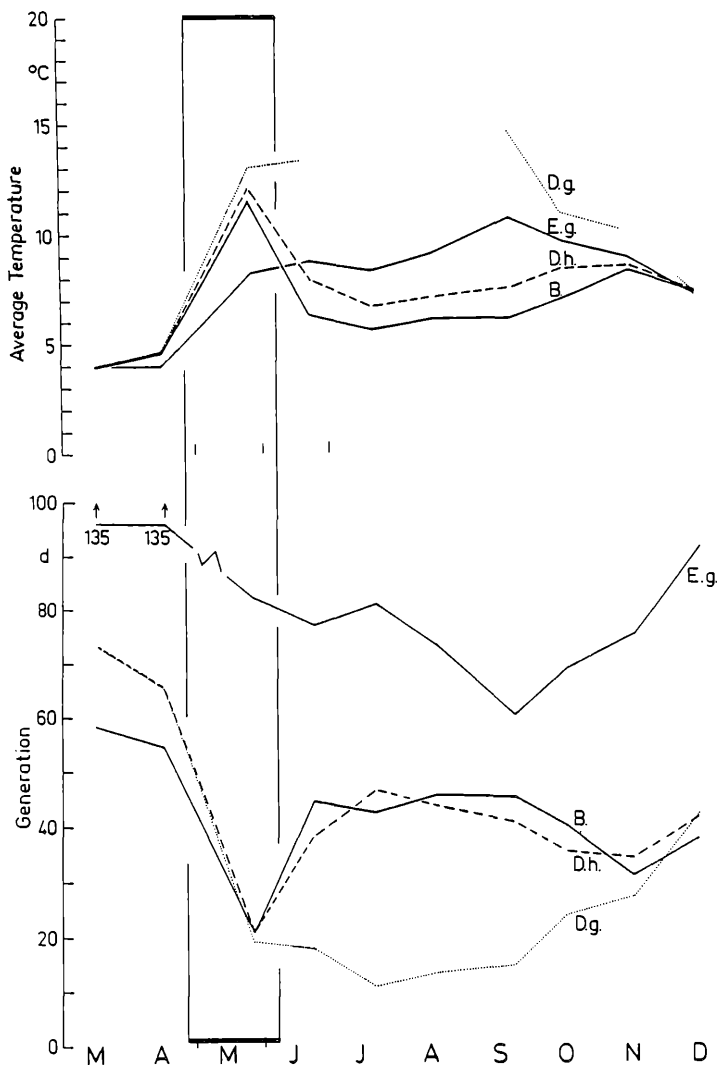


Abbildung 6

24-Stunden-Mitteltemperatur der Umgebung der Planktoncrustaceen *D. galeata* (*D. g.*), *D. hyalina* (*D. h.*), *Eudiaptomus gracilis* (*E. g.*) und *Bosmina* (*B.*) sowie die Generationslängen, die als Funktion der Umgebungstemperatur berechnet wurden (Generation = Embryonal- plus Juvenilentwicklungszeit).

cherer und limitierter Futtermittelfversorgung, reagieren die Zooplankter, soweit es ihnen möglich ist, mit Veränderungen ihrer Lebensstrategie; die Zahl der Eier wird herabgesetzt, ihr Gewicht jedoch vergrößert, die Überlebenschancen der Neonaten damit verbessert. Das Alter bei Eintreten der Geschlechtsreife wird heraufgesetzt, der Lebenszyklus damit verlängert. Diejenigen Arten, die zum Verhalten der tagesperiodischen Vertikalwanderung befähigt sind, kontrollieren darüberhinausgehend einen weiteren, populationsbiologisch sehr wirksamen Faktor, indem sie durch Aufsuchen einer Umgebung mit niedrigerer Temperatur ihre Generationszeit (bei *D. hyalina* auf das Doppelte) verlängern, die täglichen Kosten zur Aufrechterhaltung der Population entsprechend vermindern. Die Methode des Energiesparens durch die Vertikalwanderung ist also eine besonders wirksame

Anpassung von futterlimitierten Gleichgewichtspopulationen. Es gibt einige Anzeichen dafür, daß die Fähigkeit zur tagesperiodischen Vertikalwanderung den Besitz von mindestens zwei Präadaptationen voraussetzt: 1.) einen grobmaschigen Filterapparat (*D. hyalina*, siehe GELLER & MÜLLER 1981, BRENDENBERGER & GELLER 1985), der sich mit geringeren hydromechanischen Kosten betreiben läßt (GELLER & KNISELY, in prep.) als ein sehr feines Filter (*D. galeata*), und 2.) die Fähigkeit zur physiologischen Anpassung an ein Regime von tagesperiodischem Wechsel zwischen hoher und niedriger Futterdichte und Temperatur, — eine Anpassung, die an marinen ectothermen Organismen aus der Gezeitenzone nachgewiesen (NEWELL & BRANCH 1980), an Zooplanktern jedoch noch nicht untersucht wurde.

#### Literatur

- BIKAR, K. (1986): Dauer der Eientwicklung von Planktoncrustaceen des Überlinger Sees (Bodensee) in Abhängigkeit von der saisonalen Variation der Umgebungstemperatur, der Adultgröße und des Eigewichts. — Dipl.-Arbeit Freiburg, 119 p.
- BOTTRELL, H.H.; DUNCAN, A.; GLIWICZ, Z.M.; GRYGIEREK, E.; HERZIG, A.; HILLBRICHT-ILKOWSKA, A.; KURASAWA, H.; LARSSON, P. & WEGLENSKA, T. (1976): A review of some problems in zooplankton production studies. — *Norw. J. Zool.* 24: 419-456.
- BRENDELBERGER, H. & GELLER, W. (1985): Variability of filter structures in eight *Daphnia* species: mesh sizes and filtering areas. — *J. Plankt. Res.* 7: 473-486.

- EINSLE, U. (1983a): Long-term changes in planktonic associations of crustaceans in Lake Constance and adjacent waters and their effect on competitive situations. — *Hydrobiologia* 106:127-134.
- (1983b): Die Entwicklung und Männchenbildung der *Daphnia*-Population im Bodensee — Obersee 1956-1980. — *Schweiz. Z. Hydrol.* 45: 321-332.
- GELLER, W. (1975): Die Nahrungsaufnahme von *Daphnia pulex* in Abhängigkeit von der Futterkonzentration, der Temperatur, der Körpergröße und dem Hungerzustand der Tiere. — *Arch. Hydrobiol./Suppl.* 48: 47-107
- (1980): Stabile Zeitmuster in der Planktonsukzession des Boden-

see-Überlinger Sees. — Verh. Ges. Ökol. 8: 373-382.

— (1985):

Production, food utilization and losses of two coexisting, ecologically different *Daphnia* species. — Arch. Hydrobiol./Suppl. 21: 67-79.

— (1986):

Diurnal vertical migration of zooplankton in a temperate great lake (L. Constance): A starvation avoidance mechanism? — Arch. Hydrobiol./Suppl. 74: 1-60.

GELLER, W. & MÜLLER, H. (1981):

The filtration apparatus of Cladocera: filter mesh-sizes and their implications on food selectivity. — Oecologia (Berl.) 49: 316-321.

— (1985):

Seasonal variability in the relationship between body length and individual dry weight as related to food abundance and clutch size in two coexisting *Daphnia* species. — J. Plankt. Res. 7: 1-18.

LAMPERT, W. (1977):

Studies on the carbon balance of *Daphnia pulex* as related to environmental conditions. — Arch. Hydrobiol. Suppl. 48: 287-368.

MÜLLER, H. (1985):

The niches of *Bosmina coregoni* and *Bosmina longirostris* in

the ecosystem of Lake Constance. — Verh. Internat. Verein. Limnol. 22: 3137-3143.

NEWELL, R.C. & BRANCH, G.M. (1980):

The influence of temperature on the maintenance of metabolic energy balance in marine invertebrates. — Adv. Mar. Biol. 17: 329-396.

RINGELBERG, J. (1964):

The positively phototactic reaction of *Daphnia magna* STRAUS: a contribution to the understanding of diurnal migration. — Netherl. J. Sea Res. 2: 319-406.

STICH, H.B. & LAPERT, W. (1981):

Predator evasion as an explanation of diurnal vertical migration by zooplankton. — Nature 243: 396-398.

ZARET, T.M. & SUFFERN, J.S. (1976):

Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism. — Limnol. Oceanogr. 21: 804-813.

**Anschrift des Verfassers:**

Privatdozent  
Dr. Walter Geller  
Limnologisches Institut der  
Universität Konstanz  
Postfach 5560  
D-7750 Konstanz

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1986

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

Autor(en)/Author(s): Geller Walter

Artikel/Article: [Die diurnale Vertikalwanderung des Zooplanktons im Bodensee und ihre populationsbiologischen Auswirkungen 74-79](#)