

Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz	N. F. 9	1	27—63	Abb. 5—30	Freiburg im Breisgau 31. März 1966
--	---------	---	-------	--------------	---------------------------------------

Die Buchenseen bei Radolfzell (Bodensee) und ihr Zooplankton*

von

ULRICH EINSLE, Konstanz**

Mit Abb. 5—30

Inhalt

A. Einleitung und Methode	28
B. Temperatur	29
1. Großer Buchensee	29
2. Mittlerer Buchensee	31
3. Tiefentemperaturen	32
C. Sauerstoff	34
D. Rotatorien	35
1. Besprechung der einzelnen Arten	36
2. Vertikalwanderung	41
E. Crustaceen	42
I. Cladoceren	42
1. <i>Diaphanosoma</i>	42
2. <i>Daphnia</i>	43
3. <i>Ceriodaphnia</i>	45
4. <i>Eubosmina</i>	45
5. <i>Leptodora</i>	47
II. Copepoden	47
1. <i>Eudiaptomus gracilis</i>	47
a) Jahreszeitliches Auftreten	48
b) Temporalvariation	50
c) Populationsdynamik	52
2. <i>Mesocyclops</i>	53
3. <i>Cyclops strenuus</i>	56
4. <i>Cyclops bohater</i>	58
5. Nauplien	59
III. Vertikalwanderung der Crustaceen	59
IV. Liste der übrigen gefundenen Crustaceen	60
F. Zusammenfassung	61
G. Schrifttum	62

* Aus der Anstalt für Bodenseeforschung der Stadt Konstanz.

** Anschrift des Verfassers: Dr. ULRICH EINSLE, 7750 Konstanz-Staad, Anstalt für Bodenseeforschung der Stadt Konstanz.

A. Einleitung und Methode

In der Jugendmoränenlandschaft des Bodanrücks (zwischen Unter- und Überlingersee) lassen sich auf engem Raum fast alle Möglichkeiten glazialer Gewässer und ihre postglazialen Veränderungen studieren; von den bereits landwirtschaftlich genutzten „Mooren“ über die zahlreichen Riede mit ihren höchst interessanten Tümpeln geht die Reihe zurück zu den fast völlig verlandeten Flachseen, als deren schönstes Beispiel hier wohl der östliche Buchensee zu bezeichnen wäre. Weniger rasch, aber trotzdem merklich verläuft die Verlandung beim Mindelsee und beim Gnadensee, dessen Eigenständigkeit gegenüber dem eigentlichen Bodensee seine Betrachtung in diesem Rahmen rechtfertigt. Noch weiter am Anfang dieser Entwicklungsreihe stehen nun im Gebiet des Bodanrücks — vom Bodensee selbst einmal abgesehen — sicher die beiden westlichen Buchenseen, die sich durch das tonige Sediment und die sehr geringe Verlandungszone als typische Toteislöcher ausweisen. Im Rahmen einer vergleichenden Untersuchung des Zooplanktons des Bodensees und Mindelsees schien es deshalb geraten, auch diese beiden Seen zu studieren, um so mehr, als sie in limnologischer Hinsicht noch völlig unbekannt waren.

Die Buchenseen liegen auf der Gemarkung der Gemeinde Güttingen in einer Meereshöhe von 430,1 m (Bodensee-Untersee bei Mittelwasser 394,7 m ü.N.N.). Wie schon erwähnt, ist der östlich gelegene kaum noch als echter See anzusprechen, da bei einer Tiefe von knapp 1,5 m die *Phragmites*-Zone weit in die Wasserfläche hineinragt; die anschließenden *Nymphaea*-Gürtel und -Inseln reichen bis zur Mitte des Gewässers. Ich habe mich deshalb hier auf gelegentliche Netzproben beschränkt.

Die beiden westlich gelegenen Seen weisen die gleiche Tiefe von 12,5 m auf und sind als ziemlich regelmäßig geformte Tröge anzusehen; das Ufer fällt fast lotrecht ab, so daß schon nach wenigen Metern Abstand vom Ufer eine Tiefe von 5 bis 6 m erreicht ist. Eine Tiefenkarte ist in Bearbeitung; die bisherigen Echolotungen haben gezeigt, daß eine genauere Ausmessung von der Eisdecke her nötig sein wird.

Das Einzugsgebiet der Seen ist klein; es umfaßt im Süden die angrenzenden Waldhänge (Abb. 5), wird im Osten durch die Bundesstraße 34 fast an das Ufer des östlichen Sees gedrängt und erstreckt sich im Westen etwa 400—500 m weit in die Felder und Obstwiesen. Der einzige sichtbare Zufluß kommt aus diesem Gewann „Seeried“, führt jedoch selbst bei langanhaltendem Regen kaum merk-

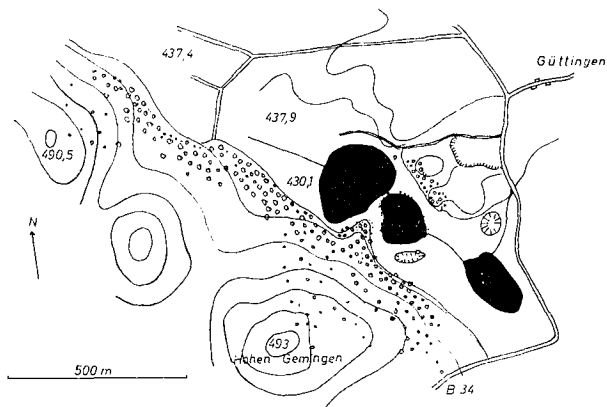


Abb. 5: Karte des Buchenseegebietes.

liche Wassermengen in den westlichen See, der mit dem mittleren durch einen halbmeter tiefen Graben verbunden ist, der praktisch ein stehendes Gewässer darstellt; eine weitere Verbindung besteht von hier aus zum östlichen See, ebenfalls ohne merkbare Strömung. Entsprechend gering ist der Abfluß, der selbst bei Hochwasser (Herbst 1965) nur etwa 1—2 Sekundenliter beträgt.

Um Verwechslungen auszuschließen, wird im folgenden der westliche See als „großer Buchensee“ neben dem „mittleren“ bezeichnet werden.

Vom Schlauchboot oder von der Eisdecke aus führte ich an den beiden eigentlichen Buchenseen insgesamt 52 Untersuchungsprofile aus. Bei jeder Serie wurden in Meter- oder Halbmeterabständen die Temperaturen mit dem Widerstandsthermometer gemessen, mit dem Wasserschöpfer Proben für Sauerstoff und Rotatorien ($1/2$ Liter) entnommen und schließlich in der gleichen Stufenfolge Pumpfänge angeschlossen, wobei für jede Tiefe 25 Liter durch ein feines ($100 \mu\text{m}$) Planktonnetz gefiltert wurden. Der Sauerstoff wurde nach WINKLER titriert, die Rotatorien und Crustaceen in der üblichen Weise vollständig ausgezählt.

Im Winter schlug ich zwei einige Meter voneinander entfernte Löcher in das Eis, um für die Schöpf- und Pumpproben jeweils ungestörte Schichtungen anzutreffen.

Der Beginn der Untersuchungen im Juni ist zweifellos nicht gerade günstig, ergab sich jedoch aus verschiedenen Umständen; die Zyklen einzelner Zooplankter sind dadurch auseinandergerissen, was ihrer Übersichtlichkeit einigen Abbruch tut. Durch Vergleiche mit anderen Populationen lassen sich jedoch diese Schwierigkeiten weitgehend beheben.

Die Untersuchungen wurden durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft und das Landratsamt Konstanz unterstützt; beiden Stellen sei an diesem Ort gedankt.

B. Temperatur

Der jahreszeitliche Gang der Wassertemperaturen ist charakterisiert durch die sehr windgeschützte Lage der Seen. Die im Gebiet vorherrschenden Winde aus westlichen Richtungen werden durch den Wald Rücken zwischen dem Oberen Brandbühlwald und dem Hohen Gemingen (Abb. 5) zum großen Teil abgehalten oder zumindest stark geschwächt; einen weiteren Windschutz bilden die Weidenbüsche, die vor allem das Ufer des mittleren Sees umsäumen.

Man kann angesichts dieser Voraussetzungen bereits erwarten, daß in beiden Seen relativ leicht stabile thermische Schichtungen und im Winter sehr früh eine Eisdecke entstehen werden. Im sicherlich nicht sehr kalten Winter 1964/65 dauerte zum Beispiel die Eisbedeckung etwa vom 20. 12. bis zum 26. 3. Andererseits sind die Seen auch dafür bekannt, daß sie im Sommer hohe Oberflächentemperaturen erreichen, die den großen Buchensee zu einem beliebten Badeplatz machen; so betrug im allerdings recht heißen Sommer die höchste gemessene Temperatur an der Oberfläche des mittleren Sees 28,3 Grad.

1. Großer Buchensee

Dem Ufer des Sees fehlt insbesondere nach Westen der schützende Gürtel von Weidensträuchern, der den mittleren See rings umgibt; dadurch ist der große Buchensee in stärkerem Maße als jener den einwirkenden Winden ausgesetzt. Ich habe deshalb in der Regel fünf Temperaturprofile — etwa kreuzförmig über den See verteilt — gemessen, um einen möglichen Einfluß auf die Stabilität der Schichtung feststellen zu können. Auf diese Ergebnisse wird später eingegangen werden.

Der Beginn der Untersuchungen im Juni 1964 lag für die Betrachtung der Temperaturverhältnisse außerordentlich günstig (Abb. 6). Man erkennt zu diesem Zeitpunkt eine durchaus normale sommerliche Schichtung mit sehr starkem Temperaturgradienten in der Sprungschicht. Das herbstliche Absinken der Thermokline ging dann Ende Oktober in eine kurzdauernde Homothermie über, die rasch von einer inversen Schichtung abgelöst wurde (27. 11. 1964). Die weitere Abkühlung umfaßte auch die bodennahen Schichten, deren Temperatur von $7,8^{\circ}$ am 27. 11. auf $5,1^{\circ}$ am 11. 12. absank; wie schon erwähnt, überzog sich dann der See um den 20. 12. mit einer Eisdecke.

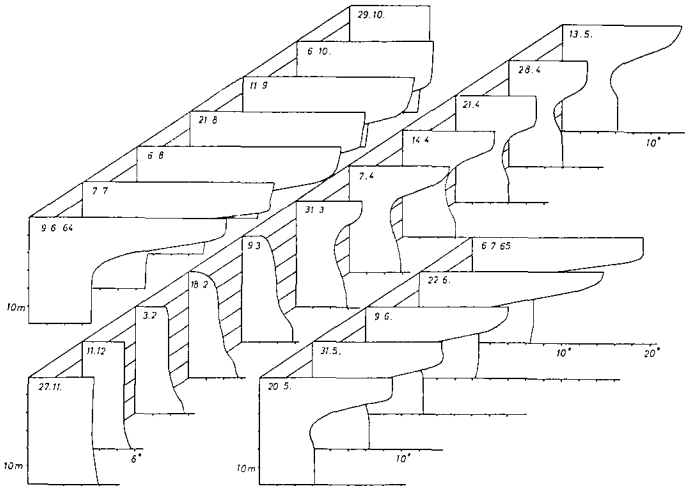


Abb. 6: Temperaturschichtung im großen Buchensee.

Nach dem Eisbruch erwärmten sich die oberen Schichten rasch und spiegelten sichtlich das schlechte Wetter im Frühjahr 1965 wider. Zwischen dem 31. 3. und 7. 4. herrschte schöne Witterung (Oberflächentemperatur am 7. 4.: $11,4^{\circ}$), der eine wochenlang anhaltende Schlechtwetterperiode folgte (Oberflächentemperatur am 21. 4.: $9,1^{\circ}$). Die eigenen Wetternotizen wurden übrigens anhand der „Monatlichen Witterungsberichte“, herausgegeben vom Deutschen Wetterdienst, Wetteramt Freiburg, nachträglich überprüft.

Die Kurven zeigten nun in dieser Zeit einen eigenartigen Verlauf, da auf eine direkte Schichtung nach der Tiefe zu eine inverse folgte. Aus der Aneinanderreihung der Profile ergibt sich die naheliegende Erklärung, daß durch die starke Erwärmung während und nach dem Eisbruch eine Frühjahrszirkulation ausblieb. Die dadurch konservierte Kaltwasserschicht unterhalb der Thermokline hielt sich 1965 bis zum 22. 6.; erst in der letzten Serie vom 6. 7. war wieder eine durchgehende direkte Schichtung zu finden, wie sie am Anfang der Arbeiten am 9. 6. 1964 festzustellen war.

Auf die Möglichkeit, daß durch Einwirken des Windes kleinere Verschiebungen der Isothermen vorkommen könnten, wurde schon hingewiesen. Die Messungen an den fünf Punkten im großen Buchensee zeigten, daß dieser Effekt hier durchaus zu beobachten ist, wenn auch in viel geringerem Maße als etwa im Bo-

densee oder Mindelsee. In der Regel findet man sogar eine außergewöhnlich regelmäßige und absolut parallele Lage der Isothermen; als Abweichung davon sei aus der großen Zahl der Temperaturdaten lediglich die Situation vom 21. 8. 1964 graphisch dargestellt, und zwar nur für die $19,4^\circ$ - und $8,0^\circ$ -Isothermen (Abb. 7). Die Zeichnung zeigt, daß das wärmere Wasser in der Seemitte konzentriert ist, da die $19,4^\circ$ -Fläche aus einer Tiefe von 4 m in der Mitte besonders nach SE und NW zur Oberfläche auskeilt. Die $8,0^\circ$ -Linie liegt an den äußeren Stationen in 8 m, in der Seemitte in 9 m Tiefe.

Diese Temperaturverteilung galt im Prinzip fast immer, wenn sich eine durch Windeinfluß ungleich gewordene Isothermenlage nachweisen ließ. Man kann daraus schließen, daß vor allem die westlichen Winde im See eine Kreisströmung auslösten, die das leichtere wärmere Wasser in der Seemitte zusammenführte. Im allgemeinen beschränkte sich nach den vorliegenden Messungen diese Zirkulation auf das Epilimnion; ich fand jedoch einige Male in der Mitte des Sees „eingedellte“ Sprungschichten, wie sie auch die Abbildung 7 zeigt. Hat man die Gelegenheit, den Weg eines eben aufkommenden Windes auf der Wasseroberfläche zu verfolgen, so sieht man deutlich, daß das Südwestufer des Sees durch den benachbarten Wald einige Zeit vor dem Wind geschützt bleibt, der auf diese Art zwangsläufig eine Kreisströmung bewirken muß, da er dann tangential auf eines der gegenüberliegenden Ufer auftrifft.

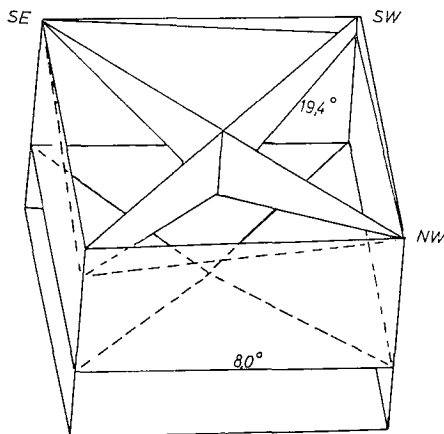


Abb. 7: Großer Buchensee, 21. 8. 1964.

2. Mittlerer Buchensee

Der jahreszeitliche Gang der Wassertemperaturen im mittleren Buchensee (Abb. 8) entspricht in großen Zügen dem des großen Sees; deutlicher als dort ist bei diesem sehr windgeschützten Gewässer jedoch zu erkennen, daß im Herbst 1964 keine Vollzirkulation zustande kam, sondern daß die Wasserschichten unterhalb von 10 m ziemlich unbeeinflusst blieben. Die ruhige Lage des Sees zeigte sich auch in der teilweise geringeren Mächtigkeit des Epilimnions bei höheren Oberflächentemperaturen (etwa am 13. 5. 1965) sowie in der stärkeren Eisbildung.

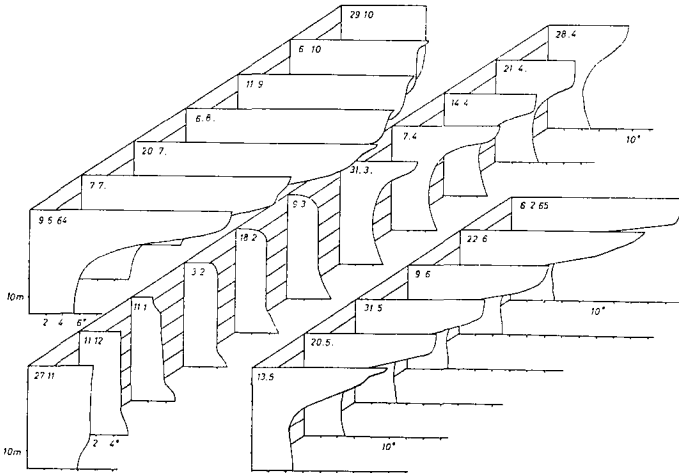


Abb. 8: Temperaturschichtung im mittleren Buchensee.

3. Die Tiefentemperaturen

Sehr bemerkenswerte Einzelheiten zeigten sich für die Dauer der Untersuchungen bei einer vergleichenden Betrachtung der Temperaturen über Grund in den beiden Seen (Tab. 1):

Zunächst stieg im Sommer 1964 in beiden Gewässern die Tiefentemperatur an, im großen See um $\frac{8}{10}^{\circ}$, im mittleren See, der zwar höhere Oberflächenwerte erreichte, nur um $\frac{4}{10}^{\circ}$, die sich schließlich auf $\frac{3}{10}^{\circ}$ reduzierten. Die herbstliche Teilzirkulation wirkte sich auf die Tiefenzone des mittleren Sees mit einer zeitlichen Verzögerung von etwa 1 bis 2 Wochen gegenüber dem großen See aus. Während sich hier das Wasser über Grund bald wieder etwas erwärmte, verharrte es im mittleren See auf der Temperatur von $5,1^{\circ}$. Die Erklärung dürfte wohl darin zu suchen sein, daß der Boden des großen Sees bei einer Abkühlung des Wassers von $7,8^{\circ}$ auf $5,1^{\circ}$ offenbar nicht im gleichen Maße kälter wurde, sondern nach der Stabilisierung der inversen Schichtung das umgebende Wasser wieder etwas erwärmte. Dagegen war offenbar im mittleren See die Abkühlung um $\frac{3}{10}^{\circ}$ so gering, daß die Differenz gegenüber der sich langsamer ändernden Temperatur des Sediments unwesentlich blieb.

Schwieriger zu erklären ist die Beobachtung, daß im großen See vom Zeitpunkt der herbstlichen Teilzirkulation an die Tiefentemperatur beständig anstieg, während sie im anderen See zunächst gleich blieb, um dann von Ende April an sogar noch zurückzugehen.

Die nächstliegende Deutung ist die, daß man beim großen Buchensee mit einem Eindringen von Grundwasser rechnen könnte, was bei dem schon erwähnten Fehlen eines nennenswerten oberirdischen Zuflusses durchaus denkbar ist.

Beim mittleren See ist die Abkühlung zwischen dem 21. 4. und 9. 6. 1965 auf die hypolimnische Kaltwasserschicht zurückzuführen, die bis zur Ausbildung der durchgehend direkten Schichtung dem Tiefenwasser laufend Wärme entzog.

Zusammenfassend ist zu sagen, daß der jahreszeitliche Gang der Temperatur in den Buchenseen im Untersuchungs Jahr auf einen zumindest teilweise meromiktischen Charakter der Seen hinweist, was durch ihre relativ kleine Oberfläche und sehr windgeschützte Lage durchaus im Bereich der Wahrscheinlichkeit liegt.

Tab. 1: Tiefentemperaturen (über Grund)

Datum	9. 6.	7. 7.	6. 8.	21. 8.	11. 9.	6. 10.	27. 11.	11. 12.	3. 2.	18. 2.	8. 3.	31. 3.	7. 4.	14. 4.	21. 4.	13. 5.	31. 5.	9. 6.
Temperatur	7,0	7,1	7,7	7,8	7,8	7,8	7,8	5,1	5,6	5,6	5,7	5,9	5,9	6,0	6,1	6,2	6,4	6,5

Großer Buchensee

Datum	9. 6.	7. 7.	20. 7.	6. 8.	21. 8.	6. 10.	27. 11.	11. 12.	11. 1.	3. 2.	8. 3.	14. 4.	21. 4.	28. 4.	13. 5.	31. 5.	9. 6.	22. 6.
Temperatur	5,4	5,6	5,8	5,8	5,7	5,7	5,7	5,7	5,1	5,1	5,1	5,1	5,1	5,0	4,8	4,8	4,8	5,1

Mittlerer Buchensee

C. Der Sauerstoff

Die weitgehend abgeschwächten Zirkulationsphasen im Frühling und Herbst bestimmten auch die Sauerstoffsichtung in beiden Seen. In den Abbildungen 9 und 10 sind in der langen Kolonne einige Profile für das ganze Untersuchungs-jahr, in der kürzeren Reihe rechts einige weitere Kurven vom Frühjahr 1965 auf-gezeichnet.

Beim ersten Vergleich fällt die prinzipielle Übereinstimmung der beiden Seen im jahreszeitlichen Gang ihrer Sauerstoffsichtung auf.

Es begann im Frühjahr 1964 mit der Ausbildung eines metalimnischen Sauerstoffmaximums, führte zu einer herbstlichen Teilzirkulation (in beiden Seen am 29. 10. gefunden), ließ im Winter unter der Eisdecke eine relativ geringe Zeh-

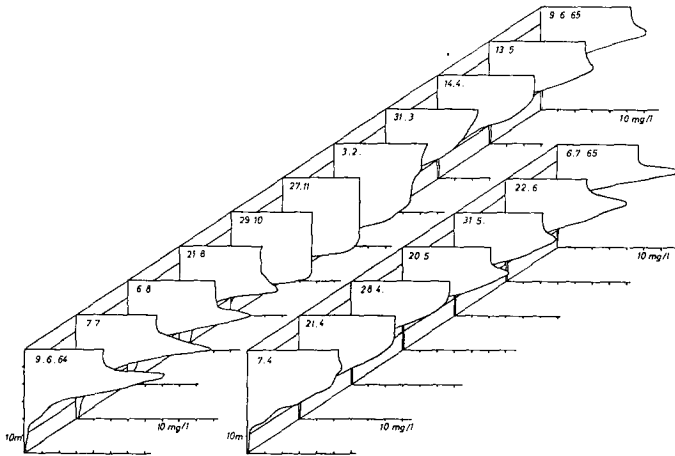


Abb. 9: Sauerstoffsichtung im großen Buchensee.

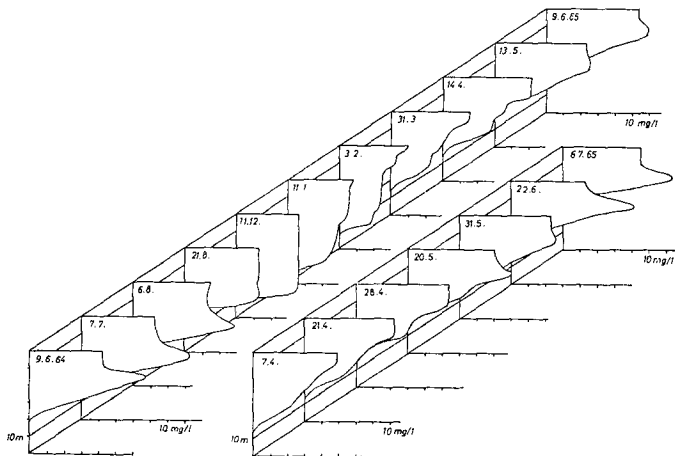


Abb. 10: Sauerstoffsichtung im mittleren Buchensee.

rung erkennen und mündete dann unmittelbar, also ohne Frühjahrszirkulation, wieder in den Aufbau des kräftigen Maximums im oberen Teil der Sprungschicht.

Ein wichtiger Unterschied zwischen den beiden Seen besteht darin, daß im großen See nur kurzfristig völliger Sauerstoffschwund über Grund eintrat, nämlich im Spätsommer 1964, als der Sauerstoffgehalt über Grund auf Null absank, nachdem er im August auf 1,4 mg/l angestiegen war. In der Folgezeit ließen sich in der bodennahen Wasserschicht immer 0,1—0,2 mg O₂/l nachweisen. Schwefelwasserstoff war niemals festzustellen.

Im mittleren See blieb, was schon aus der Temperaturverteilung hervorging, das Tiefenwasser unberührt; es zeigte bei völligem Fehlen von Sauerstoff einen — nach dem Geruch zu beurteilenden — sehr hohen Gehalt an Schwefelwasserstoff.

Nach diesem summarischen Überblick drängt sich die Frage auf, wie das metallimnische Sauerstoffmaximum entsteht. H. v. KLEIN (1938) fand die gleiche Situation im Schleinsee und erklärte es mit der fehlenden Austauschmöglichkeit, die bei Temperaturanstieg zunächst relative, bei zusätzlich positiver Assimilationsbilanz des Phytoplanktons auch absolute Übersättigung bewirken kann. Es liegt nahe, diese Deutung auch für die Verhältnisse in den Buchenseen anzunehmen.

Die Sauerstoffverhältnisse haben demnach die Schlußfolgerungen weitgehend bestätigt, die beim Vergleich der Temperaturen gezogen wurden: Es handelte sich während der Untersuchungszeit beim mittleren Buchensee um einen völlig meromiktischen, beim großen Buchensee um einen teilweise meromiktischen See.

Während der anschließenden Bearbeitung des Materials aus der Zeit zwischen Juni 1964 und Juli 1965 wurden weiterhin gelegentliche Proben entnommen, die zu meiner Überraschung zeigten, daß im Herbst 1965, der sicherlich als extrem kühl, windig und regnerisch zu bezeichnen war, auch im mittleren Buchensee eine Teilzirkulation eintrat, die bis zum Grunde des Sees reichte; die Sauerstoffwerte blieben dort jedoch niedrig. Die Untersuchung der Seen wird deshalb fortgeführt werden.

D. Die Rotatorien

Für die quantitativen Studien an den Rädertieren der Buchenseen ist einschränkend vor auszuschicken, daß ich durch meine geringen systematischen Kenntnisse der Rotatorien keine vollständige Liste der pelagisch lebenden Arten in der Untersuchungszeit aufstellen konnte. Besonders während der warmen Monate fanden sich im Epilimnion noch einige kleine Formen, die jedoch nie nennenswerte Dichtezahlen erreichten; für die übrigen Jahreszeiten dürften dagegen alle Rotatorien erfaßt worden sein.

Die Bestimmung der Arten besorgten freundlicherweise Fräulein R. MUFFLER (Anstalt für Bodenseeforschung) und Herr cand. rer. nat. M. MEZGER (Betriebslabor Süßenmühle); ich darf beiden Kollegen auch an dieser Stelle herzlich danken. Für einige Gattungen sind keine Artnamen angegeben, was einmal durch allgemeine systematische Schwierigkeiten (*Polyarthra*, *Synchaeta*), zum anderen dadurch bedingt war, daß ich den Bestimmern kein ausreichendes, vor allem kein lebendes Material besorgen konnte.

Der Sinn dieser Untersuchungen sollte lediglich darin liegen, das jahreszeitliche Auftreten und die absoluten Mengen der wichtigsten Arten festzustellen, um für später erscheinende Arbeiten aus unserm Gebiet bereits Vergleichsmaterial zu besitzen.

1. Besprechung der einzelnen Arten

Es wurden folgende Gattungen und Arten bestimmt und ausgezählt:

- Fam. *Asplanchnidae*: *Asplanchna priodonta* GOSSE, 1850
 Fam. *Brachionidae*: *Brachionus angularis* GOSSE, 1851
Keratella cochlearis (GOSSE), 1851
Keratella quadrata (O. F. MÜLLER), 1786
Kellicottia longispina (KEL LICOTT), 1879
 Fam. *Trichocercidae*: *Trichocerca capucina* (WIERZEJSKI und ZACHARIAS), 1893
Trichocerca birostris (MINKIEWICZ), 1900
Trichocerca porcellus (GOSSE), 1886
 Fam. *Gastropidae*: *Ascomorpha saltans* BARTSCH, 1870
Chromogaster ovalis (BERGENDAL), 1892
 Fam. *Synchaetidae*: *Polyarthra* spec.
Synchaeta spec.
Ploesoma hudsoni (IMHOF), 1891
 Fam. *Testudinellidae*: *Pompholyx sulcata* HUDSON, 1885
Pedalia cf. *mira* (HUDSON), 1871
Filinia maior (COLDITZ), 1924
 Fam. *Collothecaceae*: *Collotheca* spec.

Asplanchna priodonta

Die nach VOIGT (1957) oft perennierende Art trat in den Buchenseen periodisch auf (Abb. 11); in der Beobachtungszeit erreichte sie ihre Höhepunkte leider gerade am Ende der Untersuchungen, so daß dieses Maximum von 960 Tieren unter 1 dm² (44 Tiere pro Liter) wohl nicht der wirkliche Höchstwert ist. Dem Frühsommer- und dem Herbstmaximum standen zwei ausgeprägte Minima im Oktober und Frühjahr gegenüber, als die Art praktisch fehlte.

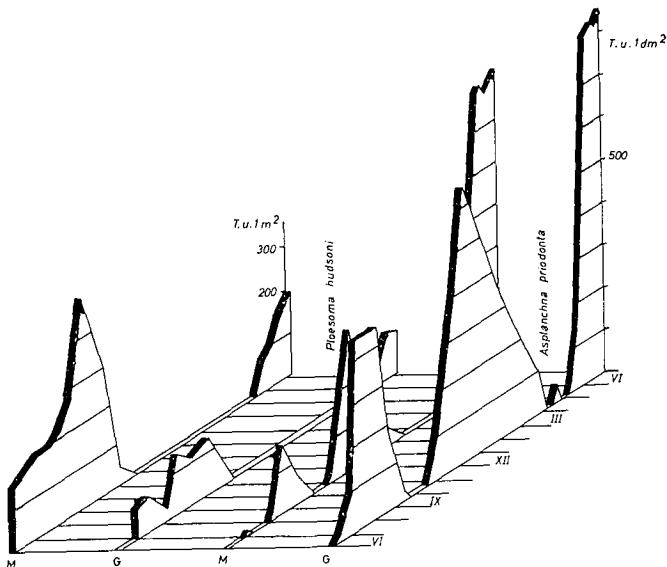


Abb. 11: Jahreszeitliches Auftreten von *Ploesoma hudsoni* und *Asplanchna priodonta*.

Die Vertikalverteilung zeigte im Sommer eine Schichtung mit dem Schwerpunkt zwischen 5 und 7 m; die untere Grenze lag bei einem Sauerstoffgehalt von etwa 2 mg/l. Während des Winters waren die Tiere im großen See über die ganze Tiefe verteilt, im mittleren See bevorzugten sie die Schichten um 4 m. Im Frühjahr 1965 traten sie zuerst in den oberflächlichen Zonen, besonders im metalimnischen Sauerstoffmaximum, auf.

Brachionus angularis

Die Art zeigte in beiden Seen ein starkes Frühsommermaximum mit Werten von 1880 im mittleren und 1420 Tieren unter 1 dm² im großen See, das allerdings nur wenige Wochen anhielt; in der übrigen Zeit fanden sich nur ganz vereinzelte Exemplare.

Keratella cochlearis

Die jahreszeitlich verschiedene Häufigkeit ist in Abb. 12 dargestellt; die absoluten Höchstwerte betragen im großen See 24 360, im mittleren See sogar 30 700 Tiere unter 1 dm². Die größte Anzahl in einem Liter fand ich mit 1600 Tieren am 20. 5. 1965 im mittleren See.

Die gut ausgeprägten Maxima in der Tiefenverteilung lagen während des Sommers und Herbstes 1964 im großen See in 6 m Tiefe bei einem O₂-Gehalt um 6 mg/l, die unterste Grenze des Vorkommens bei 2 mg/l. Mit dem Einsetzen der herbstlichen Teilzirkulation verteilten sich die Tiere etwas gleichmäßiger, doch ging während des Winters ihre Zahl stark zurück.

Die Population zeigte außerdem eine Verhaltensweise, die auch bei Crustaceen zu beobachten ist (EINSLER 1964c), wenn eine neue Generation von erwachsenen Tieren auftritt: Die Maxima der Tiefenverteilung wanderten höher, die Population ließ zeitweise zwei Vorzugstiefen erkennen; dies traf in beiden Seen mit dem Anstieg der Absolutzahlen zusammen.

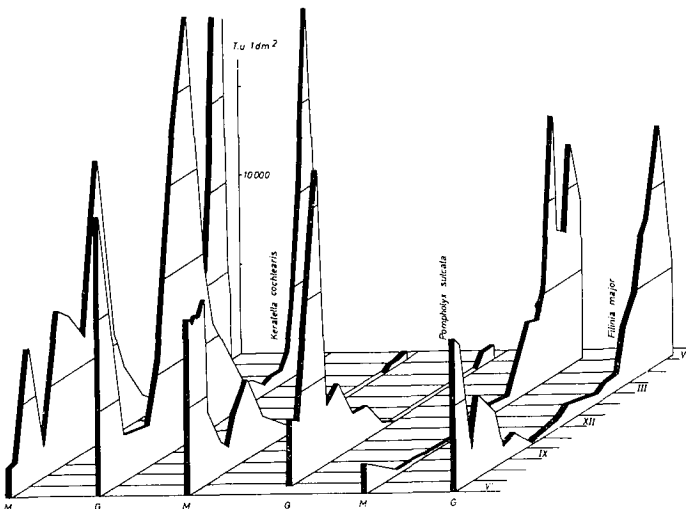


Abb. 12: Jahreszeitliches Auftreten von *Keratella cochlearis*, *Pompholyx sulcata* und *Filinia maior*.

Keratella quadrata

Wie die Abb. 13 zeigt, erreichte die Art in den Buchenseen keine allzu hohen Zahlen, die gefundenen Höchstwerte betrugen 5620 Tiere unter 1 dm² (großer See, 20. 5. 1965) und 420 Tiere pro Liter. Die Maxima lagen im Frühjahr und Sommer, wobei die Art eine sehr enge Tiefenzonierung zeigte: Das Sommermaximum 1964 im mittleren See war zu 99 % auf die Schicht von 7 m beschränkt, die in dieser Zeit eine Temperatur von 8 bis 10° und einen Sauerstoffgehalt von etwa 2,5 mg/l aufwies; die Zonierung war so eng, daß bei einer Probenentnahme im Abstand von einem Meter die Population nahezu verfehlt werden konnte, wie die Abb. 11 aus der Wanderungsserie vom 20. 7. 1964 zeigt.

Kellicottia longispina

Diese ebenfalls sehr verbreitete Art folgte in ihrem jahreszeitlichen Auftreten (Abb. 13) weitgehend der oben besprochenen, war wie diese perennierend und erreichte ihr Maximum Mitte Mai mit einem gefundenen Höchstwert von 9640 Tieren unter 1 dm² (480 Tiere pro Liter). Sie hielt sich im Frühsommer 1964 vorzugsweise in 6 m Tiefe auf, verteilte sich jedoch schon von Anfang August an auf die darüberliegenden Schichten; von Mai 1965 sank sie dann wieder etwas tiefer.

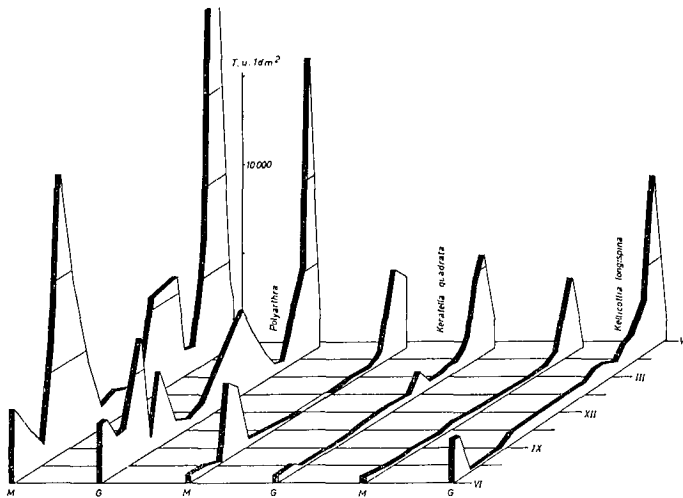


Abb. 13: Jahreszeitliches Auftreten von *Polyarthra*, *Keratella quadrata* und *Kellicottia longispina*.

Die *Trichocerca*-Arten.

Die drei in den Buchenseen vorkommenden Spezies aus dieser Gattung waren sich in ihrem Auftreten so ähnlich, daß sie gemeinsam behandelt werden können (Abb. 14). Es sind ausgesprochene Warmwasserformen, die auch im Sommer das Epilimnion bevorzugten. Der gefundene Höchstwert von 3860 Tieren unter 1 dm² wurde dabei im wesentlichen von *Trichocerca birostris* verursacht, deren Anteil an den drei Arten durchweg 60—80 % ausmachte. An zweiter Stelle folgte *Trichocerca porcellus* mit Dichtezahlen von durchschnittlich 10—30, im

Höchstfall von 100 Tieren pro Liter. Wie in den meisten Gewässern (VOIGT 1957) trat *Trichocerca capucina* nur vereinzelt auf, in der Regel mit höchstens 5–10 Tieren im Liter.

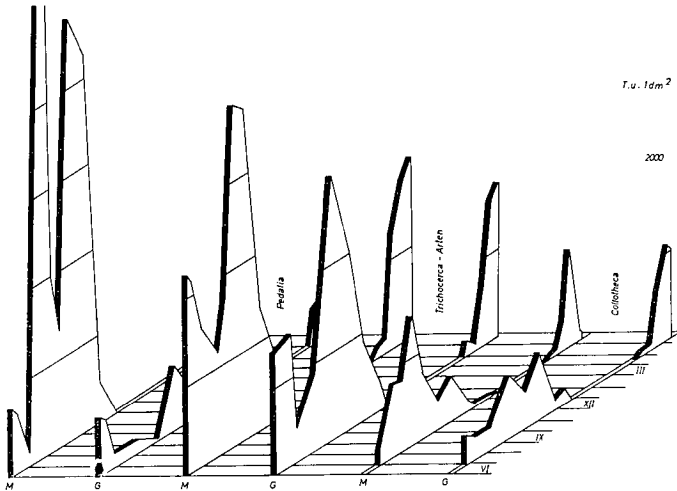


Abb. 14: Jahreszeitliches Auftreten von *Pedalia cf. mira*, der *Trichocerca*-Arten und *Colloibeca spec.*

Gastropidae

Die Anteile der beiden Arten *Ascomorpha saltans* und *Chromogaster ovalis* an der Gesamtmenge der Rotatorien war während der Beobachtungszeit in den Buchenseen so gering, daß es genügt, sie als in der warmen Jahreszeit regelmäßig vorkommende Formen aufzuführen; immerhin erreichte *Ascomorpha* Zahlen um 50 Tiere pro Liter, die sich vorwiegend im Epilimnion aufhielten.

Die Gattung *Polyarthra* stellt auch an den Spezialisten große taxonomische Probleme, da die Abgrenzung der Arten wegen der hohen Transgression oft nur auf statistischem Wege möglich ist. Es ist demnach besser, die Formen aus den Buchenseen nicht näher zu definieren; es dürfte sich vorwiegend um *Polyarthra vulgaris* handeln, doch machen es die starken Unterschiede in der Größe und Farbe, die ich beim Auszählen bemerken konnte, durchaus möglich, daß zwei Arten in den Seen leben.

Die Tiere waren das ganze Jahr über zu finden und zeigten in beiden Gewässern Maxima in der warmen Jahreszeit (Abb. 13); ein weiteres winterliches Maximum folgte auf einen Rückgang der Werte im Spätherbst. Im Frühjahr fanden sich im mittleren See die absoluten Höchstwerte mit 37 840 Tieren unter 1 dm² (3100 Tiere pro Liter).

In ihrer Tiefenverteilung zeigte die Population fast immer eine bemerkenswerte Zweischichtigkeit; der größere Teil lebte im Epilimnion, ein kleinerer versuchte im Hypolimnion ein zweites Maximum, wobei diese Tiere Sauerstoffwerte zwischen 1 und 2 mg/l aushielten. Eine Diskussion dieser Befunde ist bei der unsicheren systematischen Situation nicht sinnvoll.

Synchaeta spec.

Im Sommer 1964 waren in der Größenordnung von 2 bis 5 Tieren pro Liter Angehörige einer größeren *Synchaeta*-Art zu finden, deren Auftreten jedoch auf etwa drei Monate beschränkt war.

Ploesoma hudsoni

Diese Art zählte ich in den Pumpfängen aus, da diese Tiere bei ihrer Größe im Planktonnetz vollständig zurückgehalten werden; außerdem war ihre Zahl zu gering, um in den Schöpfproben zuverlässige Werte zu ergeben; sie werden deshalb auf der Abb. 11 in Tieren unter einem m² angegeben.

Ploesoma erwies sich als epilimnisch lebende Sommerform, die ihre größte Dichte im mittleren See erreichte (etwa 1—2 Tiere pro Liter). Sie verschwand im Oktober 1964 und erschien im Frühjahr 1965 nur sehr zögernd von Ende April an, offenbar eine Folge des späten und kalten Frühlings 1965.

Pompholyx sulcata (Abb. 12) war vor allem im Sommer 1964 in beiden Seen gut vertreten; sie erreichte sogar im großen See die absolute Höchstzahl aller gezählten Rotatorien mit 44 380 Tieren unter einem dm², wobei sie mit 3500 Tieren im Liter ein starkes Maximum in der Sprungschicht bildete. Im August und September hielt sich die Art in beiden Seen vorwiegend in 6 m Tiefe auf, wo oft praktisch die gesamte Population zu finden war. Im November verschwand sie, um im Frühjahr 1965 — sehr verspätet — Ende Mai wieder zu erscheinen.

Pedalia cf. mira

Wie die beiden zuletzt besprochenen Arten trat auch *Pedalia* (Abb. 14) im Frühjahr 1965 sehr verspätet und vereinzelt auf, während sie im Jahr zuvor besonders im mittleren See mit einem Höchstwert von 11 040 unter 1 dm² tagsüber Dichten von über 350 Tieren im Liter erreichte. Sie bewohnte zwar das ganze Epilimnion, hatte jedoch meist in der Sprungschicht ihre größte Häufigkeit. Schon im Oktober ging ihre Zahl rasch zurück, im November war sie aus dem freien Wasser verschwunden.

Filinia maior war im Gegensatz zu anderen Rotatorien 1965 stärker vertreten als 1964 und erreichte einen Höchstwert von 14 600 im mittleren und 13 160 Tieren unter 1 dm² im großen Buchensee. Die perennierende Art zeigte sich also nach Abb. 12 in der Untersuchungszeit als Frühjahrs- und Sommerform.

Die Tiefenverteilung im Sommer ähnelte jener von *Pompholyx* oder *Keratella quadrata*, da die Tiere in beiden Seen streng geschichtet die 7-m-Linie bevorzugten (maximal 520 Tiere pro Liter). Von November an verteilten sie sich nach oben hin und zeigten im April und Mai eine Anhäufung in der Sprungschicht, wenn auch in 8 m Tiefe noch meist ein zweites Maximum lag. Von Juni 1965 an war dann in beiden Seen wieder eine Einschichtung der Population ins untere Metalimnion zu erkennen.

Collotheca spec. (Abb. 14) bewohnte vom Frühjahr bis zum Spätherbst 1964 beide Buchenseen und erreichte dabei einen Höchstwert von 2860 Tieren unter 1 dm² oder 60 Tieren pro Liter. Sie war im Sommer von der Oberfläche bis zu 7 m hinab verteilt und entwickelte dabei entweder in der Sprungschicht oder an der unteren Grenze ihres Vorkommens kleinere Maxima.

2. Die Vertikalwanderung der Rotatorien

NAUWERCK (1962) beschrieb für einige Rotatorien des Erken mehr oder weniger deutliche Tageswanderungen, die meist nur in den obersten Schichten des Sees festzustellen waren. In den weitaus stabiler geschichteten Buchenseen sollte man demnach ebenfalls eine — wenn auch geringe — Vertikalwanderung erwarten dürfen.

Leider konnte ich aus zeitlichen Gründen nur eine einzige Serie dieser Art am 20. 7. 1964 im mittleren Buchensee ausführen, bei der ich von 17.40 Uhr bis 18.20 Uhr und von 21 Uhr bis 21.45 Uhr je ein Profil für die Rotatorien und für die Crustaceen entnahm. Da jedoch die übrigen Tagesserien während der Sommerstagnation unter sich außerordentlich ähnliche Resultate lieferten, dürften Veränderungen zwischen den beiden Probenserien vom 20. 7. wohl als Tageswanderungen angesehen werden.

In Abb. 15 sind für einige Rotatorien die Verteilungskurven für die Tagesserie (T) und die Nachtserie (N) aufgezeichnet; sie lassen erkennen, daß in der Tat Tageswanderungen ausgeführt werden, wenn auch nicht von der Gesamtheit der einzelnen Populationen. Es ist dabei zu bedenken, daß weitere Serien während der Nacht leider fehlen; die Wanderungen der Rotatorien sind um 21.45 Uhr sicher noch nicht beendet.

Man sieht jedoch schon aus diesen wenigen Proben, daß zumindest bei *Polyarthra*, *Keratella cochlearis*, *Pedalia* und *Trichocerca birostris* die Tendenz bestand, nachts die oberflächlichen Schichten zu besiedeln; insbesondere *Polyarthra*, deren bereits erwähnte Zweischichten-Verteilung an diesem Tag sehr deutlich war, bildete ein starkes Maximum (260 T/L) unmittelbar unter der Oberfläche des Sees. Noch dichter staute sich die Population von *Pedalia*: Bei einem oberen Tagesmaximum von 310 Tieren pro Liter in einem Meter Tiefe sammelten sich nach Einbruch der Dunkelheit 780 Tiere im Liter unter der Wasseroberfläche.

Im Gegensatz dazu verschwand das Oberflächenmaximum von *Pompholyx* während der Nacht völlig, die Population versammelte sich unterhalb von 4 m Tiefe.

Filinia und *Keratella quadrata* schließlich zeigten keinerlei vertikale Wandlungstendenzen; auf die großen Unterschiede in den Absolutzahlen von *Keratella quadrata* wurde schon hingewiesen.

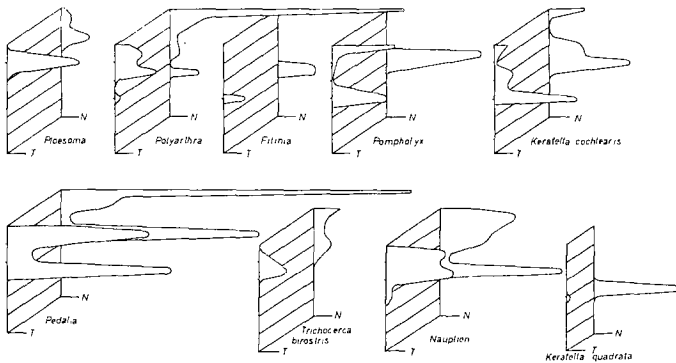


Abb. 15: Vertikalwanderung der Rotatorien.

Man kann also bei aller Vorsicht, die man der recht unvollständigen Wanderungsserie entgegenbringen muß, doch sagen, daß zumindest in den oberen beiden Metern deutliche Wanderungen bei den Rotatorien festzustellen waren.

E Die Crustaceen

Im Mittelpunkt der Arbeiten standen die Crustaceen, insbesondere die Copepoden, über deren Verhalten im Bodensee und Mindelsee ein umfangreiches Material vorliegt. Nachdem sich der meromiktische Charakter der Buchenseen herausgestellt hatte, erschien es besonders verlockend, die aus normal zirkulierenden Gewässern bereits bekannten Fortpflanzungszyklen der Copepoden in diesem Seetyp zu studieren. In einer später erscheinenden Arbeit wird gezeigt werden, daß gerade die Vollzirkulationen beispielsweise für die Dauer der Diapausen der Cyclopiden von großer Bedeutung sind.

In den Buchenseen leben die gleichen Arten wie etwa im Mindelsee; es handelt sich um eine Assoziation, die nach v. KLEIN (Schleinsee) und eigenen Befunden (Illmen- und Rutschweilersee, Böhlinger See) für die kleineren Seen in der Umgebung des Bodensees charakteristisch ist; auch der Gnadensee gehörte in diese Reihe, bevor in den Jahren nach 1950 *Cyclops vicinus* sowohl in den Bodensee-Untersee als auch in den Obersee einwanderte.

Die Planktoncrustaceen der Buchenseen gehören folgenden Arten an:

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

Eine Reihe von Litoralformen, die gelegentlich im Plankton auftraten, werden im Anhang aufgeführt.

I. Cladoceren

Jede ökologische Untersuchung über die pelagisch lebenden Cladoceren wird dadurch erschwert, daß die Systematik einiger Gattungen zumindest in der Dimension der Spezies weitgehend ungeklärt ist. Ich habe mich bei der Bezeichnung der Formen an HERBST (1962) gehalten, um vor allem für *Bosmina* und *Ceriodaphnia* eine allgemein gültige Bestimmung zu erreichen.

1. *Diaphanosoma brachyurum*

Diaphanosoma gilt als Sommer- und Herbstform, die z. B. im Obersee von Mai bis November auftrat (AUERBACH 1924 und 1926, KIEFER & MUCKLE 1959), ebenso im Mindelsee (EINSLE 1964c). Der in Abb. 16 dargestellte Zyklus aus den Buchenseen ist zwar durch den späten Beginn der Untersuchungen 1964 nicht zusammenhängend, doch entspricht die Zeit des Auftretens ziemlich genau den zitierten Angaben; Mitte November verschwand die Population aus dem freien

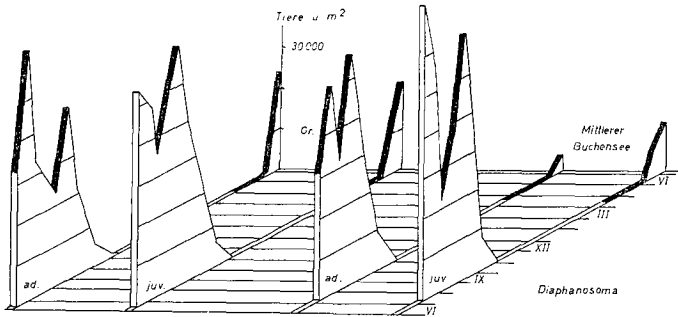


Abb. 16: Jahreszeitliches Auftreten von *Diaphanosoma*.

Wasser, um im April 1965 wieder zu erscheinen, allerdings zunächst ganz vereinzelt; nennenswerte Zahlen erreichte die Population erst im Juni, was wohl auf das extrem kühle Wetter im April und Mai 1965 zurückzuführen ist.

Die Abbildung zeigt auch, daß sich die Absolutzahlen der Jung- und Alttiere etwa entsprachen; lediglich zu Beginn der Untersuchungen konnte man noch eine Zunahme der Adulten bei gleichzeitiger Abnahme der jungen Tiere beobachten. Der zu erwartende Vorsprung der Jungen am Beginn der Entwicklung war in geringem Maße im mittleren See festzustellen.

Diaphanosoma folgte in ihrer Tiefenverteilung etwa der Sprungschicht und dem metalimnischen Sauerstoffmaximum. Besonders die erwachsenen Tiere mieden die obersten Schichten, während sie im Hypolimnion eher durch die starken Temperaturdifferenzen eingegrenzt wurden; die Sauerstoffgehalte an der unteren Verteilungsgrenze schwankten nämlich zwischen einem und 12 mg/l, während die niedrigste Temperatur, bei der sie unterhalb der Sprungschicht zu finden waren, bei 7° lag. In den meisten Fällen lag das Tiefenmaximum der Jungtiere 1—2 m über dem der Erwachsenen, also am unteren Ende des Epilimnions.

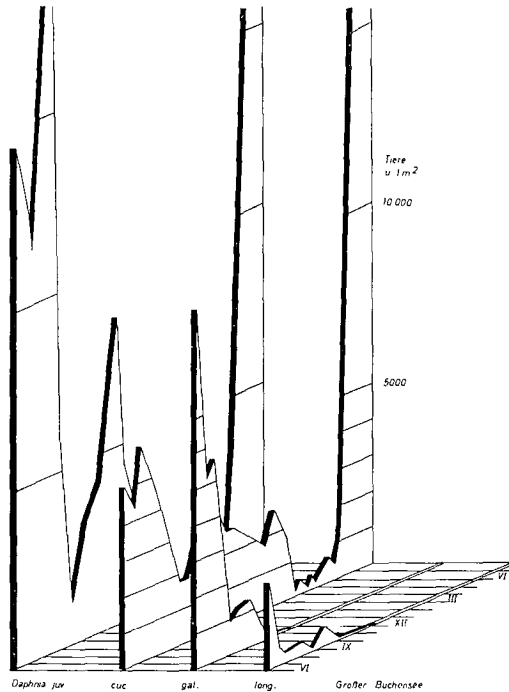
2. Die Gattung *Daphnia*

Im allgemeinen bereitet diese Gattung die größten systematischen Schwierigkeiten, insbesondere dann, wenn verschiedene Arten oder Typen im gleichen Gewässer auftreten. Im Mindelsee gibt es beispielsweise Tiere, die einige Merkmale von *Daphnia galeata* und *cucullata* auf sich vereinen und deshalb kaum noch mit Sicherheit der einen oder anderen Art zugeordnet werden können.

Um so größer war die Überraschung, als sich die Buchensee-Daphnien ohne jeden Zweifel auf die drei genannten Formen verteilen ließen. Es soll hier nicht über die begründeten Zweifel diskutiert werden, ob die *Daphnia longispina* der *hyalina*-Gruppe und *Daphnia galeata* als zwei Arten zu betrachten sind; die klaren Differenzen zwischen den beiden Formen in den Buchenseen machen es andererseits sicher, daß es sich um zwei systematisch verschiedene Einheiten handelt, deren Abstand voneinander wahrscheinlich nicht viel kleiner ist als der zu *Daphnia cucullata*, die ihrerseits durchaus als eigene Art angesehen wird.

In der Abb. 17 ist lediglich das Auftreten der Daphnien im großen Buchensee eingetragen; die Kurven aus dem mittleren See waren so ähnlich, daß eine eigene Darstellung überflüssig erschien.

Eigenartigerweise trat 1965 in beiden Seen nur noch *Daphnia cucullata* auf, obwohl besonders *Daphnia galeata* 1964 durchaus beachtliche Werte erreicht

Abb. 17: Jahreszeitliches Auftreten von *Daphnia*.

hatte. Die weitere Entwicklung der *Daphnia*-Populationen in den Seen wird durch qualitative Fänge verfolgt werden, so daß eine Erörterung noch zurückgestellt wird.

Bemerkenswert ist auch der Jahrgang von *Daphnia cucullata*: Der sommerliche Rückgang der Absolutzahlen nach dem Frühjahrsmaximum ist z. B. auch von der *Daphnia longispina*-Population des Bodensees bekannt (KIEFER & MUCKLE 1959) und zeigte sich im Buchensee besonders deutlich an der Zahl der Jungtiere. Ein zweites Maximum beider Altersklassen lag im Spätherbst und hielt sich bis in den Februar hinein; erst dann zeigte sich die winterliche Depression, die in den meisten anderen Gewässern schon etwa im Dezember eintritt (AUERBACH & ROTTENGATTER 1960, KIEFER & MUCKLE 1959). Der Beginn des Frühjahrsmaximums wurde 1965 ebenfalls verzögert, es erreichte dann aber eine enorme Höhe: In der letzten ausgeführten Serie zählte ich 154 000 Adulte und 123 000 Jungtiere unter einem Quadratmeter (150 Daphnien pro Liter). *Daphnia galeata* und *longispina* gingen während des Sommers 1964 in ihrer Zahl stark zurück und verschwanden anfangs Dezember.

Die Tiefenverteilung war sehr konstant, da besonders die Adulten mit außerordentlicher Regelmäßigkeit eng zoniert im unteren Teil der Sprungschicht standen. Die jungen Daphnien waren über einen größeren vertikalen Bereich verteilt, das Maximum fiel jedoch meist mit dem der Erwachsenen zusammen.

Vergleicht man die Temperaturen und Sauerstoffwerte der am dichtesten besiedelten Tiefen im Verlauf eines Jahres, so erhält man trotz der in den Buchenseen hohen Gradienten relativ enge Bereiche: Die Temperaturen lagen bis zur

Ausbildung einer inversen Schichtung zwischen etwa 7,5 und 11°, die Sauerstoffgehalte zwischen 4 und 10 mg/l, wobei man sich immer vergegenwärtigen muß, daß diese Unterschiede in den Buchenseen oft auf knapp einen Meter vertikalen Abstandes entfallen. Die unterste Verteilungsgrenze reichte während der direkten Schichtung bis zu Sauerstoffgehalten von weniger als einem Milligramm pro Liter. Mit dem Eintritt der inversen Schichtung rückten die Daphnien noch tiefer, offenbar bestrebt, so weit wie möglich in das wärmere Tiefenwasser einzudringen; die Maxima lagen dann in Schichten unter 4 mg/l, die unterste Grenze oft bei nur 0,5 mg O₂/l. Während der Frühjahrsentwicklung 1965 lebten die Daphnien aller Altersklassen wieder in den oberen Wasserschichten; beispielsweise lag das bereits erwähnte Dichtemaximum von 150 Tieren im Liter in 4 m Tiefe (9,8°, 11 mg O₂/l), die untere Grenze in 5 m bei etwa 7° und 5 mg O₂/l.

Im Frühjahr 1964 war es außerdem möglich, die vertikale Verteilung der drei *Daphnia*-Formen zu studieren. Es ergab sich eine Aufeinanderfolge der Tiefenmaxima in der Weise, daß zuoberst *Daphnia cucullata* lebte, dann in einem mehr oder weniger großen Abstand *Daphnia galeata* und schließlich *Daphnia longispina* folgten. Der Abstand zwischen den Maxima von *Daphnia cucullata* und *longispina* konnte dabei im Extremfall 2 m betragen, bei der engen Schichtung in den Buchenseen ein bemerkenswerter Unterschied.

Im Gegensatz zum Bodensee und Mindelsee, in denen regelmäßig im Frühjahr und Herbst Männchen auftreten, die unter Umständen einen Anteil von 5 bis 10 % der *Daphnia*-Population erlangen können, fand ich in den Buchenseen praktisch keine Männchen (eines am 29. 10. 1964, ein zweites am 27. 11. 1964). Es besteht zumindest die Vermutung, daß diese Tatsache in den stabilen Umweltverhältnissen begründet sein könnte, die durch den meromiktischen Charakter der Seen bedingt sind. Ein weiteres Indiz dafür ist vielleicht auch in der außergewöhnlich spät einsetzenden winterlichen Depression der Population zu sehen.

3. *Ceriodaphnia quadrangula*

Wie die meisten der pelagisch lebenden Cladoceren harrt auch die Gattung *Ceriodaphnia* einer vergleichenden morphologischen Analyse, um über das Ausmaß der Lokalvariation und damit der systematischen Einheiten einen Überblick zu bekommen. In Anlehnung an HERBST (1962) ist die Population der Buchenseen als *Ceriodaphnia quadrangula* zu bezeichnen.

Das jahreszeitliche Auftreten ist aus der Abb. 18 zu ersehen. Trotz des schwachen sommerlichen Minimums scheint eine Monozyklie vorzuliegen, wie sie auch HAUER-EICHARDT (1954) für die Schwarzwaldseen angibt. Der gefundene Höchstwert betrug 627 000 Tiere unter 1 m² oder 210 Tiere pro Liter.

Die Tiefenverteilung entsprach weitgehend jener von *Diaphanosoma*, d. h. die Erwachsenen bevorzugten die Sprungschicht, während die Jungtiere meist über das Epilimnion verteilt waren.

4. *Eubosmina longispina*

Auch bei *Bosmina* fehlt zur Zeit eine befriedigende Systematik; nach LIEDER (1957) unterscheidet man zwei Untergattungen, die wohl eher im Sinne von Rassenkreisen zu verstehen sind, innerhalb derer eine weitergehende Aufgliederung äußerst schwierig ist. Die Gruppe *Eubosmina longispina* ist in vielgestaltigen Rassen in den meisten Voralpenseen vertreten, so auch im Bodensee (KIEFER & MUCKLE) und im Mindelsee.

Nach KIEFER & MUCKLE, HAUER-EICHARDT und eigenen, noch unveröffentlichten Befunden zeigt *Eubosmina* in den meisten Seen eine erhebliche Unregelmäßigkeit in ihrem Auftreten, die soweit geht, daß praktisch zu allen Jahreszeiten Maxima vorkommen können. Es ist deshalb müßig, die Kurven aus den Buchenseen (Abb. 19) zu diskutieren; es sei lediglich ein Höchstwert aus dem Frühjahr 1965 erwähnt, als die Population im mittleren Buchensee 1,2 Millionen (480 Tiere pro Liter), im großen Buchensee 1,4 Millionen Tiere unter 1 m² bei maximal 780 Individuen pro Liter erreichte.

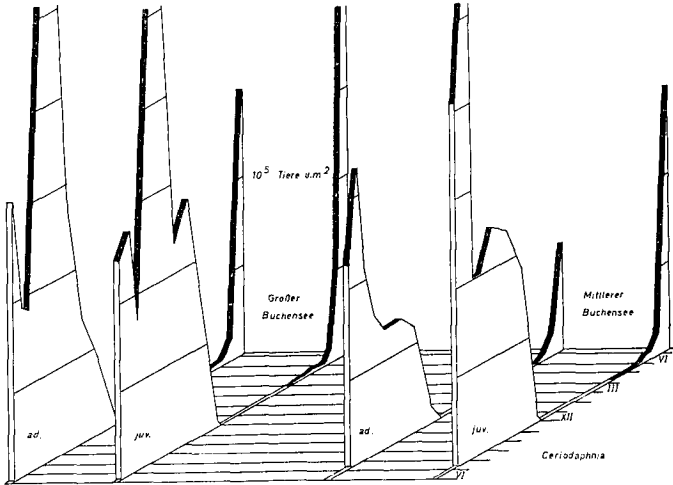


Abb. 18: Jahreszeitliches Auftreten von *Ceriodaphnia*.

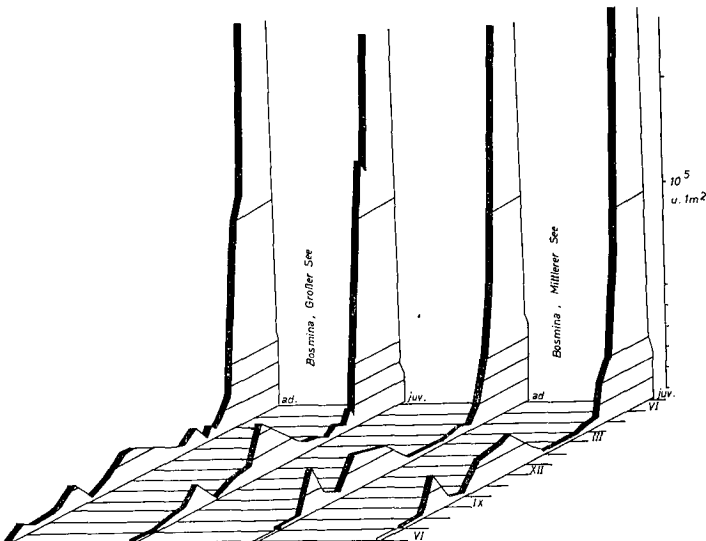


Abb. 19: Jahreszeitliches Auftreten von *Eubosmina*.

Mehr als *Ceriodaphnia* und *Diaphanosoma* fand sich *Eubosmina* im Epilimnion, doch bevorzugten die erwachsenen Tiere hier wie dort das Metalimnion.

5. *Leptodora kindtii*

Die Art erreichte in beiden Seen keine hohen Zahlen; im großen See fanden sich von Juni 1964 bis Anfang August maximal 1160 Tiere unter 1 m², im mittleren See sogar nur einige junge Tiere. Von August 1964 bis zum Juni 1965 war die Population aus dem freien Wasser verschwunden.

II. Copepoden

1. *Eudiaptomus gracilis*

Durch die Arbeiten von ELSTER (1954), EICHHORN (1957), ECKSTEIN (1963) und NAUWERCK (1963) wurde für die Analyse des jahreszeitlichen Auftretens einiger Diaptomiden ein Weg aufgezeigt, der unter der Bezeichnung „Populationsdynamik“ zu einer Bestimmung der tatsächlichen Produktion einer Population führen will. Die genannten Autoren gingen dabei von der grundlegenden Formel aus, daß die im See vorgefundenen Bestände als Überrest eines zu errechnenden „Sollwertes“ abzüglich eines Verlustes unbekannter Höhe verstanden werden müssen. Aus den beiden bekannten Größen läßt sich dann die dritte, nämlich das Ausmaß der Verluste, ableiten.

Abgesehen davon, daß für diesen relativ kleinen, wenn auch für die Limnologie wichtigen Abschnitt aus der Biologie einer Population der Begriff „Populationsdynamik“ zu sehr eingengt erscheint, enthält die Methode einige höchst bedenkenswerte Schwierigkeiten:

a) Die Annahme, daß die Entwicklungsgeschwindigkeit ausschließlich von der Temperatur abhängt, ist beispielsweise für die Cyclopiden nicht zutreffend, da bei diesen Tieren auch die Photoperiodik eine große Rolle spielt (EINSLER 1964b). Für die Diaptomiden müßte dieser Faktor zumindest exakt geprüft werden.

b) Die Freilandwerte sind je nach der Größe des Gewässers mit einem verschiedenen hohen Fehler behaftet, der sich vor allem aus der sehr unterschiedlichen Horizontalverteilung der Tiere im See und aus der Tatsache ergibt, daß ein normales Schließnetz je nach dem Phytoplanktongehalt des Wassers mehr oder weniger stark verstopft. Pumpfänge liefern bessere Werte, sind praktisch jedoch nur in flacheren Seen durchzuführen. Der Weg ELSTER's (1954), die Netzfänge im Bodensee-Obersee durch gelegentliche Pumpfänge zu ersetzen, scheint mir nach meinen Erfahrungen nicht gangbar zu sein, da die Dichte des Phytoplanktons ebenfalls starken horizontalen Unterschieden unterworfen ist (LEHN 1963). Eine Interpolation eines einmal gefundenen „Netzfaktors“ über längere Zeit bringt also in Wirklichkeit einen neuerlichen Fehler in das Zahlenmaterial.

c) Die verschiedene Tiefenverteilung der einzelnen Stadien sowie die täglichen Vertikalwanderungen ergeben große Unsicherheiten in der Berechnung der Entwicklungsgeschwindigkeit der Tiere im See.

Man muß demnach den absoluten, oft sehr akribisch durchgeführten Berechnungen mit einer gewissen Vorsicht begegnen; vergleicht man jedoch einige der prinzipiellen Ergebnisse aus den erwähnten Arbeiten, so zeigen sich einige wichtige Gemeinsamkeiten:

Die Populationen von *Eudiaptomus gracilis* und *graciloides* entwickeln pro Jahr zwischen 5 und 7 Generationen, wobei die Lebensdauer der Adulten zwi-

schen wenigen Wochen und mehreren Monaten schwanken kann. Die Produktivität der einzelnen Generationen ist sehr verschieden; neben der Eizahl pro Baillen unterliegt auch der Prozentsatz der eiertragenden Weibchen einer jährlichen Fluktuation, zu der sicherlich neben der Temperatur auch die Ernährungsbedingungen beitragen; ebenso ist das Ausmaß der Verluste großen Schwankungen unterworfen.

Im folgenden soll nun der Versuch unternommen werden, für die Populationen der Buchenseen diese Faktoren zu bestimmen; das vorhandene Material eignet sich hierzu recht gut, da die in situ gewonnenen Werte bei der geringen Größe der Seen als hinreichend repräsentativ angesehen werden dürfen; außerdem gibt es in den Buchenseen keine Verluste durch Abfluß.

Bei der Bearbeitung der Proben wurden die verschiedenen Nauplien nicht getrennt, da eine sichere Unterscheidung zwischen Cyclopiden und Diaptomiden unter dem Präpariermikroskop nicht mit der nötigen Schnelligkeit möglich war; doch ist durch das getrennte Auszählen der einzelnen Copepodidstadien die Dauer der Naupliusphase am Auftreten der ersten Copepodide eindeutig zu erkennen.

a) Das jahreszeitliche Auftreten in den Buchenseen

In Abb. 20 sind für beide Populationen die Kurven der Absolutzahlen eingetragen, die sich im Prinzip weitgehend gleichen. Die Erwachsenen erreichten im Sommer und Winter ihre Höchstwerte, während die Copepodide in der kalten Jahreszeit ein Minimum aufwiesen. Für einer weitergehende Analyse ist diese Darstellung jedoch nicht geeignet; man muß zu diesem Zweck die Copepodide, nach Stadien aufgeschlüsselt, in ihrer Beziehung zu den Adulten betrachten.

In der Abb. 21 wurden für die Population des großen Sees zunächst nur die Kurven der ersten und fünften Copepodide, zu den Zahlenwerten für die Erwachsenen noch der prozentuale Anteil der eiertragenden Weibchen an der Summe aller Weibchen eingezeichnet.

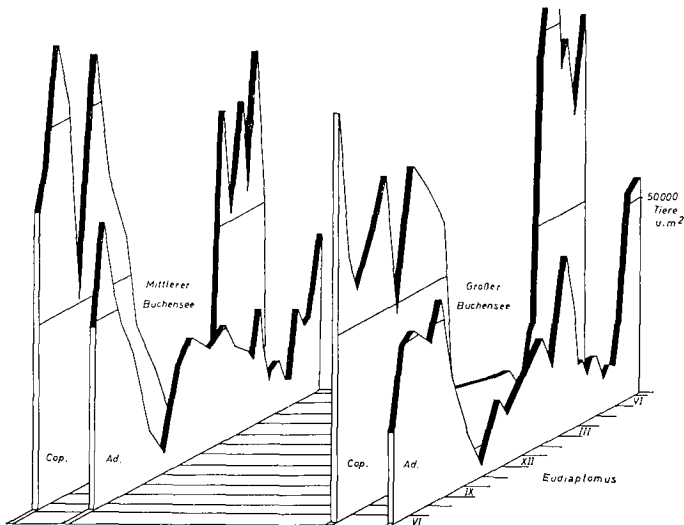
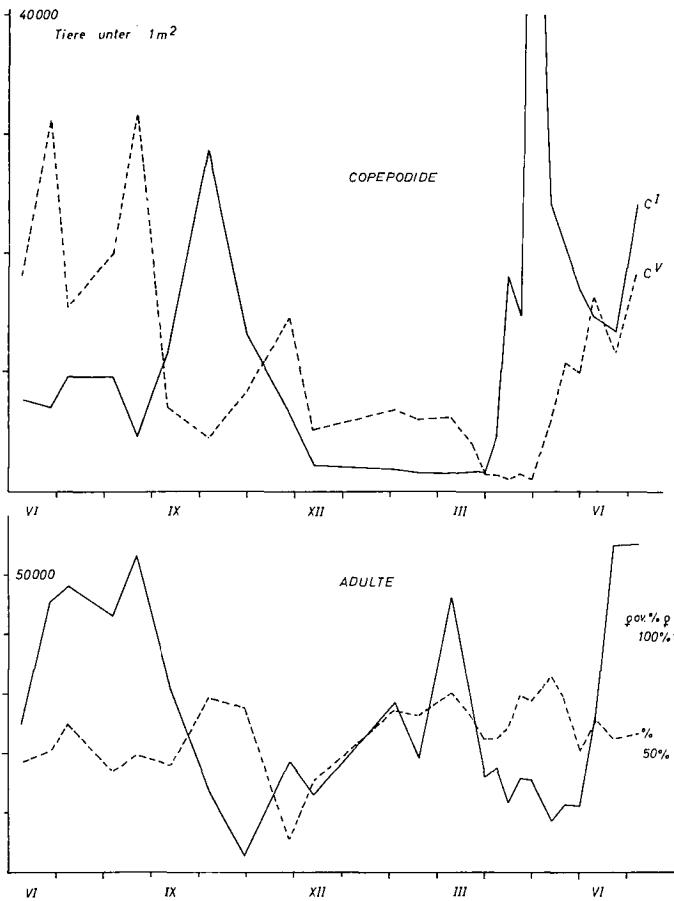


Abb. 20: Jahreszeitliches Auftreten von *Eudiaptomus*.

Abb. 21: *Eudiaptomus* im großen Buchensee.

Es ist nahezu sicher, daß ein Maximum der ersten Copepodide im Juli durch einen zu großen Abstand zwischen den Serien nicht getroffen wurde; dementsprechend wäre wohl das nachfolgende Maximum der fünften Copepodide zu erklären, nicht jedoch der neuerliche Anstieg der C_I-Werte im September, also zu einer Zeit, in der die Absolutzahlen der Erwachsenen rasch auf das Jahresminimum abfielen, wenn auch der Anteil der eiertragenden Weibchen noch sehr hoch war (73 %). Nach etwa zwei Monaten folgte diesem Höchstwert der ersten ein kleinerer der fünften Copepodide, der zum winterlichen Adultenmaximum überleitete. Während sich die Zahl der eiertragenden Weibchen ständig erhöhte, blieb der Bestand an ersten Copepodiden noch niedrig; erst anfangs April schnellte ihre Zahl in die Höhe und erreichte mit 56 100 Tieren unter 1 m² ein absolutes Maximum. Schon nach etwa vier Wochen erreichten diese Copepodide das Erwachsenenstadium, ihre Nachkommen ließen schließlich Ende Juli die Kurve der ersten Copepodide wieder ansteigen.

b) Die Temporalvariation

Nach den eigenen Erfahrungen mit verschiedenen Cyclopiden aus dem Schwarzwald, dem Bodensee, Mindelsee und Litzelsee sowie den Feststellungen ECKSTEIN's an den Diaptomiden des Schluchsees ist die Temporalvariation der Copepoden ein gutes Kriterium dafür, das Auftreten neuer Generationen von Erwachsenen zu erkennen. Allgemein gilt dabei die Regel, daß die Wintertiere größer sind als jene, die ihre Entwicklung in der warmen Jahreszeit durchlaufen (COKER 1933, RZOSKA 1927, KOZMINSKI 1936, HERBST 1951, ECKSTEIN 1963, EINSLE 1963, 1964a und c).

Es wurden jeweils 40 Weibchen in seitlicher Aufsicht gemessen und die erhaltenen Werte auf Fünferzahlen aufgerundet.

Die Abb. 22 zeigt nun, daß alle drei Körpermaße nahezu gleichsinnig einem sommerlichen Tiefstwert zustrebten, während des Winters nahezu unverändert blieben und im Frühsommer ein jähes Maximum erreichten; schon nach kurzer Zeit sanken die Zahlen wieder ab und leiteten zum nächsten Sommerminimum über.

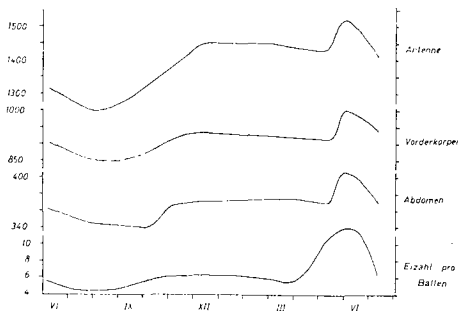


Abb. 22: Temporalvariation von *Eudiaptomus* im mittleren Buchensee.

Zeichnet man nun die Körperlänge in die Darstellung des jahreszeitlichen Auftretens mit ein, so erhält man einen wichtigen Hinweis auf die im Untersuchungs-jahr wirklich aufgetretene Generationenfolge (Abb. 23):

Das Abfallen der Durchschnittsgröße der Weibchen bis zum September zeigt an, daß in dieser Zeit mindestens zwei Generationen aufeinander folgten, da die einmal erwachsenen Tiere selbstverständlich nicht mehr kleiner wurden. Der Anstieg der Adultenzahlen im November bedeutete das Aufkommen einer neuen, etwas größeren Generation; die noch vorhandenen kleineren Sommertiere starben im Laufe des November aus, so daß sich bis zur Mitte des folgenden Mai eine Wintergeneration fand, deren Höchstwert im großen See erst im März, im mittleren See bereits im Dezember erreicht wurde.

In der zweiten Maihälfte erhöhte sich nun die mittlere Körpergröße sprunghaft um etwa 10 %, um schon nach wenigen Tagen wieder abzusinken. Die dazugehörigen Mengenangaben wiesen für das Größenmaximum nur einen kleinen Gipfel auf, der damit als eine ganze Generation gedeutet werden muß. Die von Ende Juni an erscheinenden Erwachsenen gehörten bereits der bedeutend kleineren Sommergeneration an, die rasch an Zahl zunahm und die Durchschnittsgröße nach unten drückte.

Es handelte sich also nach den obigen Erörterungen um mindestens zwei Sommergenerationen, eine Winter- und um die kurzlebige Frühjahrs- generation. Die

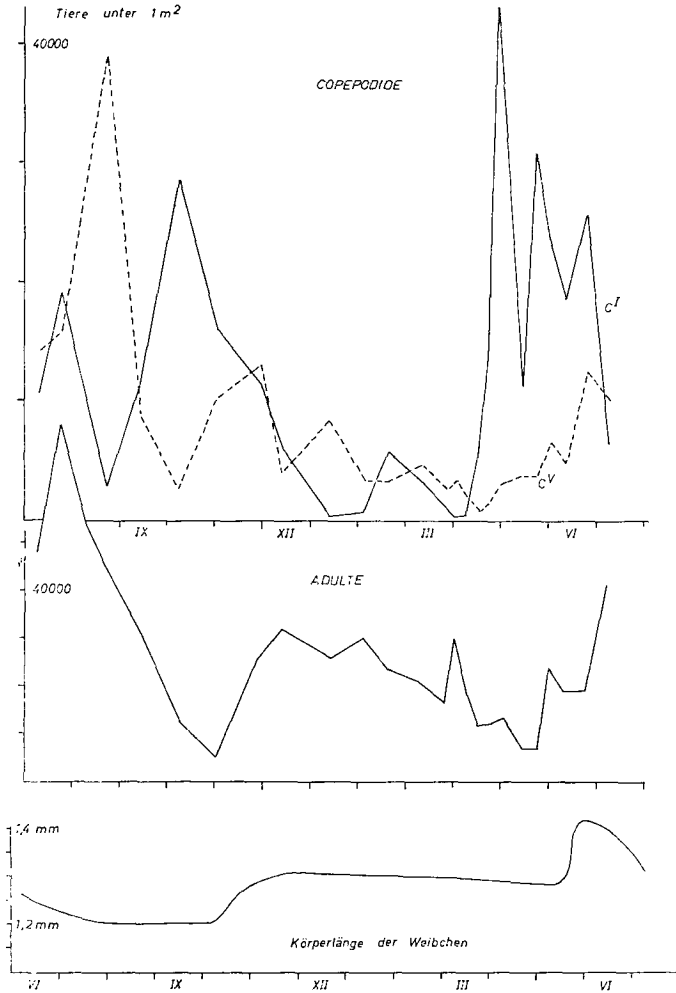


Abb. 23: *Eudiaptomus* im mittleren Buchensee.

Frage nach der Zahl der Sommergenerationen ist schwer zu beantworten; nach den Angaben über die Entwicklungsgeschwindigkeiten bei ELSTER, ECKSTEIN und NAUWERCK dürfte die Larvalentwicklung bei einer Mitteltemperatur von 20° etwa 24 Tage beanspruchen, so daß in den vier Monaten höchstens mit etwa drei bis vier Generationen gerechnet werden kann.

Wenn auch im vorliegenden Fall (im Gegensatz zu den Befunden von ELSTER [1954, S. 587] sowie von KIEFER & MUCKLE [1959, S. 32]) eine gewisse Zuordnung der Copepodid- und Adultenkurven möglich ist, so scheinen doch die Absolutzahlen nicht immer jenen des vorhergehenden Altersstadiums zu entsprechen. Um über das Wechselspiel zwischen Vermehrung und Verlusten einen kleinen Einblick zu bekommen, wurde für die Population des mittleren Buchensees in Anlehnung an ELSTER (1954) eine populationsdynamische Analyse versucht.

c) Populationsdynamik

Wie schon erwähnt, ist durch die starke Schichtung gerade in den Buchenseen und die intensiven Vertikalwanderungen das Rechnen mit Mitteltemperaturen zur Ermittlung der Entwicklungsgeschwindigkeit im Freien nur mit großen Vorbehalten möglich. Bei der Serie am 20. 7. 1964 betrug beispielsweise die Temperatur in der Tagestiefe der Erwachsenen $11,4^{\circ}$, während die Tiere nach Einbruch der Dunkelheit ein Maximum in 1 m Tiefe bei einer Temperatur von $26,7^{\circ}$ bildeten.

Es schien mir deshalb unmöglich, nach dem Verfahren ELSTER's einen Erneuerungskoeffizienten für die einzelnen Stadien in situ zu errechnen. Vielmehr versuchte ich, anhand der Tabelle über die Entwicklungsgeschwindigkeiten der einzelnen Stadien nach ECKSTEIN die Zeit zu ermitteln, die bei den gemessenen Temperaturen zwischen der Eiablage und der Häutung zum ersten Copepodiden verstreicht. Da genaue Zahlen über die Eimengen und die ersten Copepodide vorlagen, konnte daraus die Kurve des „Sollwertes“ für die C^1 errechnet werden. Aus der Differenz zu der tatsächlich gefundenen C^1 -Kurve müßten sich dann die Verluste zwischen der Eiablage und dem ersten Copepodidstadium abschätzen lassen.

Im einzelnen wurde so verfahren, daß für die eiertragenden Weibchen und die ersten Copepodide die (jeweils verschiedene) Tagestiefe festgestellt wurde; unter Berücksichtigung der Vertikalwanderung wurde dann die Mitteltemperatur zwischen der Oberfläche und der betreffenden Tagestiefe ermittelt unter der berechtigten Annahme, daß die Vertikaleinschichtung der Nauplien etwa jener der ersten Copepodide entspräche. Aus diesen Mittelwerten ließ sich schließlich eine Durchschnittstemperatur für die Zeit zwischen zwei Untersuchungen erhalten.

Weiterhin wurde angenommen, daß sich die Zahl der Eier, die am Untersuchungstag gefunden wurden, aus allen möglichen Entwicklungsphasen zusammensetzt, daß sich jedoch die Mehrzahl der Eier in einem mittleren Stadium ihrer Entwicklung befänden. Demzufolge wurde für die Dauer der Eientwicklung im Freien die Hälfte des von ECKSTEIN experimentell gefundenen Wertes eingesetzt.

Es war fernerhin zu berücksichtigen, daß sich die errechnete Entwicklungsdauer der Nauplien verschiebt, wenn sie in einen Zeitabschnitt mit veränderter Temperatur hineingeraten. Auch hierzu wurde eine Korrektur eingeführt, indem für jeden Zeitabschnitt die Zahl der Tage ermittelt wurde, um die sich die Entwicklung der Nauplien aus vorhergehenden Zeitintervallen beschleunigen oder verzögern mußte.

Die Zahl der Eier ließ sich leicht aus den ohnehin getrennt ausgezählten Werten für die eiertragenden Weibchen und der mittleren Eizahl pro Ballen bestimmen, die zu verschiedenen Zeitpunkten festgestellt wurde. Diese Eizahl pro Ballen ist nach ELSTER ein Hinweis auf die Ernährungsbedingungen der einzelnen Generationen und schwankte in der Untersuchungszeit zwischen 4,4 und 12,0 in Anlehnung an die jeweiligen Körpermaße der Tiere (Abb. 22).

In der Abb. 24 ist nun gestrichelt der „Sollwert“ und in ausgezogener Linie die tatsächlich gefundene Menge an ersten Copepodiden aufgetragen.

Es ist klar zu erkennen, daß im Sommer eine sehr starke Verlustrate unter den Nauplien herrschte, die bis zum 15fachen der verbliebenen Menge an ersten Copepodiden reichte. Zum Herbst hin nahmen die Verluste ab, so daß das herbstliche Maximum der ersten Copepodide nicht etwa auf ein vorhergehendes Eier-

maximum, sondern ausschließlich auf die verminderte Zehrung zurückzuführen ist. Von Oktober bis Dezember waren praktisch keine Verluste zu bemerken, bis dann von Januar ab die wirkliche Zahl wieder stark hinter die errechnete zurückfiel. Sehr deutlich, durch die Intervalle zwischen den Untersuchungen jedoch nur größenordnungsmäßig richtig, ist der Stau-effekt während des Winters zu erkennen, der sich in einer gewaltigen Entwicklungswelle im April entlud. Bei wieder sehr hohen Verlusten resultierte daraus das erste C¹-Maximum im April, das sich auf andere Weise nicht deuten ließe. Mit der bei den höheren Temperaturen stark beschleunigten Umsatzgeschwindigkeit sank die Verlustrate noch einmal kurzfristig auf Null, um dann allmählich wieder anzusteigen.

Die geschilderten Verhältnisse entsprechen weitgehend der Feststellung GRIM's (1950), „... daß der Besiedlungshöhepunkt in einem See nicht etwa die Folge gesteigerter Vermehrung ist, sondern die Folge extrem erniedrigter Verluste“ (S. 158).

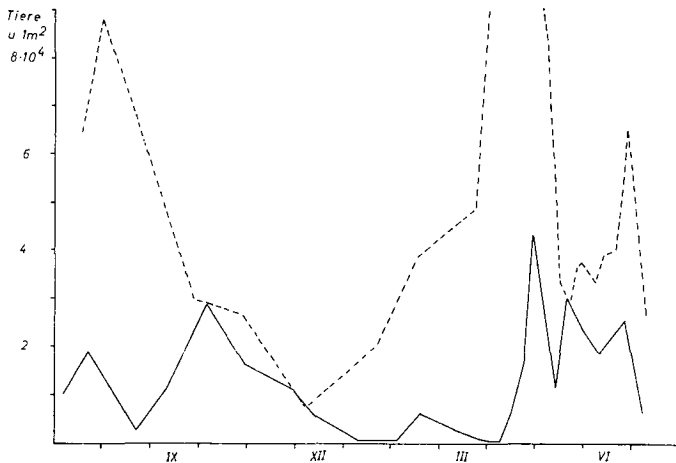


Abb. 24: „Sollkurve“ und tatsächliche Kurve der ersten Copepodide von *Eudiaptomus* im mittleren See.

2. *Mesocyclops leuckarti*

Das jahreszeitliche Auftreten von *Mesocyclops* ist allgemein gekennzeichnet durch eine winterliche Entwicklungsstagnation, die sich in sehr verschiedener Weise äußern kann: Während im Bodensee-Obersee die winterliche Population zu etwa 98 % aus fünften Copepodiden besteht und dauernd im Pelagial verbleibt, verschwindet in anderen Gewässern *Mesocyclops* im Winter völlig aus dem freien Wasser, um auf dem Seeboden in eine echte Diapause zu verfallen; dabei handelt es sich sowohl um vierte als auch um fünfte Copepodidstadien (FRYER & SMYLY 1954, ELGMORK 1958, 1964). Eine ausführliche Arbeit über die Biologie von *Mesocyclops* ist in Vorbereitung, so daß diese wenigen Hinweise genügen sollen.

In den Buchenseen ließ sich durch das getrennte Auszählen der Copepodidstadien die Folge der Generationen hinreichend analysieren (Abb. 25); es handelte sich um eine Trizykli mit einer relativ kurzen winterlichen Stagnation im

vierten und fünften Copepodidstadium, wobei das vierte zahlenmäßig weit überwiegt (Abb. 26). Durch die ungünstige zeitliche Begrenzung der Untersuchungen ist es vorzuziehen, zunächst die Entwicklung im Frühjahr 1965 zu betrachten, die allerdings durch das sehr kalte Wetter stark verzögert sein dürfte.

Im großen Buchensee fanden sich von Mitte Dezember bis Ende Januar weder Copepodide noch Adulte von *Mesocyclops* im freien Wasser. Anfangs Februar erschienen zunächst die vierten, bald auch einige fünfte Copepodide. Aus der Abb. 21 ist zu ersehen, daß mit dem Anstieg der C^V die Zahl der vierten Copepodide entsprechend absank, daß also die Mehrzahl der fünften von den überwinterten vierten Copepodiden abstammte. Ende März traten dann die ersten Erwachsenen auf, die sich übrigens in größerer Zahl in den Stocknetzproben fanden, die ich regelmäßig an den steilen Uferwänden entnahm; die Menge der zu dieser Zeit im Plankton gefundenen Adulten ist also sicher zu klein. Eine erste Welle von ersten Copepodiden erschien anfangs Mai, Ende Mai war das vierte Copepodidstadium und zu Beginn des Juni dann die Geschlechtsreife erreicht.

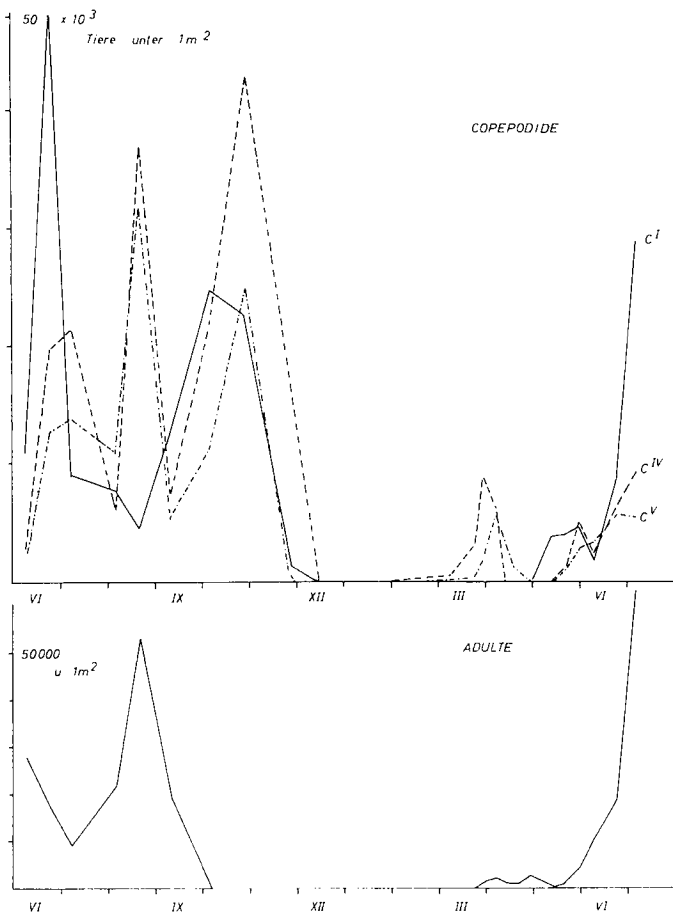


Abb. 25: *Mesocyclops* im großen Buchensee.

Durch die nun höheren Temperaturen verlief die Entwicklung der völlig epilimnisch lebenden Copepodide sehr rasch, so daß die Adulten- und die C^I-Kurven fast gleichsinnig anstiegen.

Die sommerliche Entwicklung muß nun wieder für das Jahr 1964 betrachtet werden. Der Juni-Gipfel der ersten Copepodide dürfte wohl jenem des folgenden Jahres entsprechen, die nachfolgenden Maxima der vierten und fünften Copepodide stellten die Verbindung her zum Höchstwert der Adulten im August. Durch die sinkenden Temperaturen zogen sich die nachfolgenden Altersklassen zeitlich auseinander, der Schwerpunkt in der prozentualen Verteilung schob sich auf das vierte Copepodidstadium (Abb. 26). Die Copepodide verschwanden erst Mitte Dezember aus dem freien Wasser, die Adulten waren schon seit Anfang Oktober nur noch gelegentlich in Stocknetzproben zu finden.

Es handelt sich also bei diesem Jahreszyklus offensichtlich um drei Generationsfolgen, wobei dahingestellt bleiben muß, ob die Entwicklung soweit synchron verlief, daß in einer Generationsfolge tatsächlich nur eine Welle von Adulten enthalten war; es ist durchaus denkbar, daß wenigstens im Sommer einige Entwicklungsschübe zusammen die Ausbildung eines Maximums hervorgerufen hatten.

Im mittleren Buchensee verlief die Entwicklung im Frühjahr 1965 ganz analog jener im großen Buchensee, so daß auf eine eigene Darstellung verzichtet werden kann.

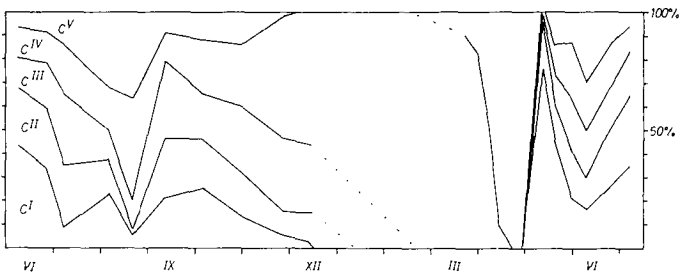


Abb. 26: Prozentuale Verteilung der Copepodidstadien von *Mesocyclops* im großen

Tab. 2: *Mesocyclops*, Mittlerer Buchensee.

		9. 6. 64	6. 8. 64	28. 4. 65	6. 7. 65
Vorderkörper	Länge	550 μ	510 μ	580 μ	570 μ
"	Breite	285	265	280	280
Abdomen		250	235	270	270
Furka	Länge	72	68	81	74
"	Breite	22	21	23	23
"	Länge : Breite	3,3	3,2	3,5	3,2
Furkalendborste	1	195	190	230	195
"	2	425	420	485	425
"	3	300	290	320	300
"	4	85	85	100	85
ser. 1 $\%$	long. corp.	24,4 $\%$	25,5 $\%$	27,1 $\%$	23,2 $\%$
ser. 2 $\%$	" "	53,2	56,3	57,0	50,6
ser. 3 $\%$	" "	37,5	39,0	37,6	35,8
ser. 4 $\%$	" "	10,6	11,4	11,8	10,1
Fizahl / Ballen		7,2	4,6	—	9,5

Temporalvariation von *Mesocyclops*:

An der Mindelseepopulation von *Mesocyclops* (EINSLE 1964c) ließ sich eine sehr augenfällige Temporalvariation nachweisen, die von großen Frühjahrstieren zu kleineren Herbsttieren führte. Es lag nahe, auch am mittleren Buchensee die einzelnen Adultenmaxima morphometrisch miteinander zu vergleichen. Für vier Zeitpunkte wurden jeweils 40 Weibchen vermessen, die Ergebnisse sind in Tab. 2 eingetragen.

Allgemein ist zu erkennen, daß in den einzelnen Jahreszyklen zwar die nachfolgende Generation jeweils kleiner ist als die vorhergehende, doch sind die Unterschiede in diesem Fall nicht sehr bedeutend; bemerkenswerter ist die Variation in den Indizes der Furkalendborsten.

3. *Cyclops strenuus*

Über die systematischen Probleme beim Vergleich verschiedener Lokalformen von *Cyclops strenuus* im Bodenseegebiet wurde bereits an anderer Stelle berichtet (EINSLE 1964a); es ergab sich dabei, daß von den „landei“-Typen des Mindelsees eine lückenlose Reihe zu den *strenuus strenuus*-Formen etwa des Mühlhaldenweiher zu verfolgen ist. Trotz z. T. erheblicher morphologischer Unterschiede wurde durch den Vergleich der Chromatin-Diminution und durch Kreuzungsversuche gezeigt, daß die fraglichen Lokalformen genetisch weitgehend identisch sind.

Für die Buchensee-Populationen ergab sich eine typische Diminution vom *strenuus*-Typ sowie eine außergewöhnlich große Ähnlichkeit in den wichtigsten Körpermaßen und Indizes mit der Population des Mindelsees.

Für das jahreszeitliche Auftreten der eigentlichen *strenuus*-Gruppe ist eine mehr oder weniger vollständige Diapause im Sommer und Herbst charakteristisch (ELGMORK 1959), ein Verhalten, das auch die Mindelsee-Population zeigte. Eine Diapause läßt sich in diesen Fällen am sichersten dadurch nachweisen, daß man die prozentuale Verteilung der Copepodidstadien im Jahresverlauf festhält (Abb. 27); für die Population der Buchenseen ergab sich nun das überraschende Ergebnis, daß hier die Tiere — wenigstens im Untersuchungsjaar — keinerlei Entwicklungsstagnation erkennen ließen. Zu allen Jahreszeiten waren alle Stadien zu finden, der Anteil der ersten und zweiten Copepodide war besonders in den Wintermonaten sogar erstaunlich hoch.

Auch die Kurven der Absolutzahlen (Abb. 28) wiesen zwar auf ein rhythmisches, doch im Grunde kontinuierliches Auftreten hin. Insbesondere im großen See war es geradezu schwierig, in der Kurve der Copepodide die von anderen Populationen bekannten Entwicklungsmaxima zu finden; auch die Adulten erreichten neben dem üblichen Frühjahrshöchstwert ausgerechnet im Sommer ein beachtliches Maximum.

Betrachtet man hierzu die Größenmessungen, die nach der Vorschrift KOZMINSKI's (an manchmal zu kleinem Material) durchgeführt wurden (Tab. 3), so erkennt man eine schwache Abnahme der Körpermaße im Sommer, ein leichtes Ansteigen zum Winter hin und einen kräftigen Sprung nach oben, der die anfangs März erscheinende Frühjahrsgeneration anzeigt. Es ist demnach ziemlich sicher, daß im Sommer 1964 eine fortlaufende Vermehrungstätigkeit bei relativ kurzer Lebensdauer herrschte, ein bei einer *Cyclops*-Population bislang noch nicht beobachtetes Verhalten.

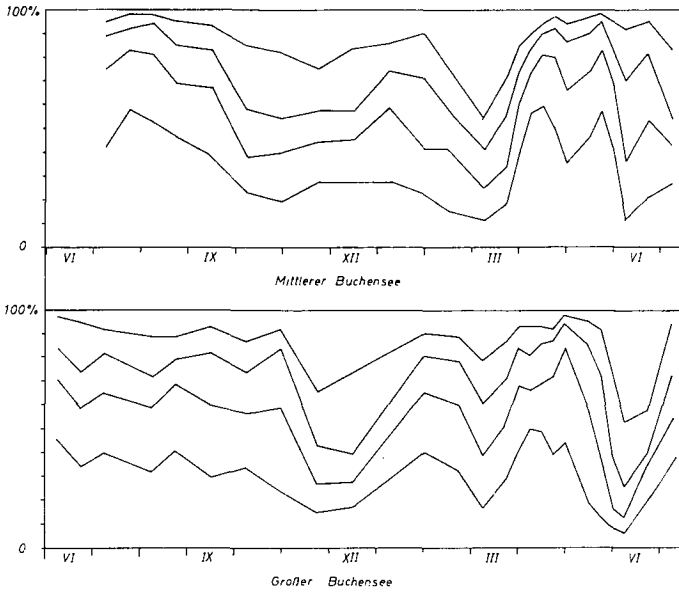


Abb. 27: Prozentuale Verteilung der Copepodidstadien von *Cyclops strenuus*.

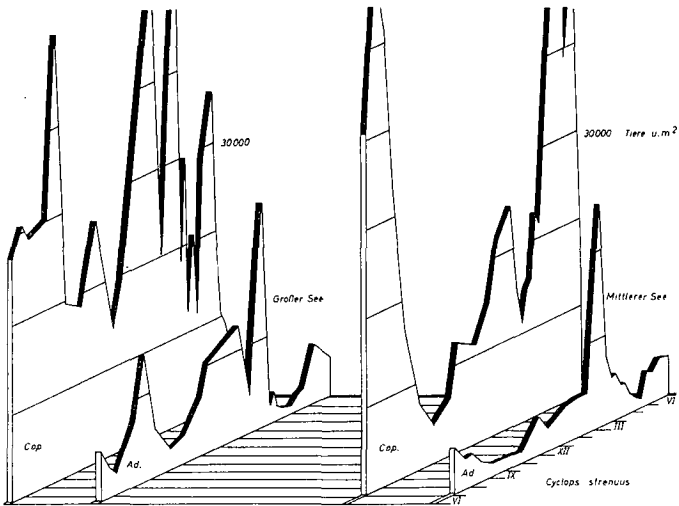


Abb. 28: Jahreszeitliches Auftreten von *Cyclops strenuus*.

Tab. 3: *Cyclops strenuus*, Mittlerer Buchensee.

	9. 6. 64	6. 8. 64	29. 10. 64	11. 12. 64	24. 3. 65	6. 7. 65
Gesamtlänge	1330 μ	1265 μ	1300 μ	1330 μ	1465 μ	1315 μ
Furka Länge	139	130	135	136	150	135
„ Breite	28	27	28	28	30	28
Furkalendborste 1	165	150	165	170	185	165
„ 2	375	375	380	385	415	375
„ 3	320	305	315	320	350	300
„ 4	120	110	125	125	130	120
Eizahl / Ballen	10,5	10,3	13,7	11,8	17,3	10,3
n	22	30	14	37	50	39

Es liegt auf der Hand, diese Eigentümlichkeiten durch experimentelle Kontrollen zu deuten; diese Versuche sind angelaufen und sollen vor allem die Frage klären, ob die Buchensee-Population tatsächlich die Fähigkeit verloren hat, die Photoperiodik als Auslöser für die Diapause zu verwerten, oder ob lediglich die sehr konstanten Umweltverhältnisse in den meromiktischen Seen den Eintritt der Entwicklungsstagnation verhinderten. In beiden Fällen würde die Population einen wertvollen Beitrag zur Erforschung des gesamten Fragenkreises liefern. In der Vertikalverteilung nahmen die *Cyclops*-Copepodide und -Adulten in den Buchenseen die tiefsten Horizonte ein, wobei sie Sauerstoffwerte unter 1 mg/l ertragen konnten. Selbst bei 0,3 mg/l waren noch Cyclopiden zu finden, wobei erstaunlicherweise besonders die ersten Copepodide überwiegen.

4. *Cyclops bohater*

Ebenso ungewöhnlich wie bei *Cyclops strenuus* ist das jahreszeitliche Auftreten von *Cyclops bohater* in den Buchenseen. Die Art kommt in Süddeutschland zwar verbreitet, doch meist nur in geringer Zahl vor. Außer den eigenen Feststellungen (EINSLE 1964a und c) fehlen nähere Angaben über die jährliche Entwicklung der in der weiteren Umgebung bekannt gewordenen Populationen (v. KLEIN 1938, KIEFER & EINSLE 1962). Im Untersee und Mindelsee ist *Cyclops bohater* monozyklisch mit einer sommerlichen Diapause im fünften Copepodidstadium. Die Adulten erscheinen im November, die ersten Copepodide etwa im März; sie erreichen nach höchstens zwei Monaten das fünfte Stadium und verschwinden aus dem freien Wasser.

Davon völlig verschieden und nicht leicht zu deuten ist der Entwicklungsgang in den Buchenseen (Abb. 29). Erwachsene Tiere traten 1964/65 in so geringer Zahl auf, daß sie kaum die relativ großen Mengen von Copepodiden produzieren konnten. Man muß also mit der Möglichkeit rechnen, daß ein großer Teil der Adulten und älteren Copepodide am Seeboden oberhalb der Sauerstoffgrenze lebte, wie dies auch bei *Mesocyclops* der Fall war. Es bleibt daher festzustellen, daß mit Ausnahme der Monate Oktober bis Dezember immer Copepodide aller Stadien gefunden wurden, wenn auch die drei jüngsten Copepodidstadien zahlenmäßig weit überwiegen.

Man kann deshalb nur vermuten, daß in den Buchenseen der oben aus andern Gewässern geschilderte Zyklus sozusagen in die Breite gezogen war, daß also die Adultenphase zumindest von Dezember bis April dauerte. Der dadurch entstehende längere Zeitraum, in welchem Nauplien produziert wurden, bedingte eine sich kontinuierlich erneuernde Anzahl von ersten Copepodiden, deren zuletzt erscheinenden praktisch den Anschluß der alten an die neue Generation her-

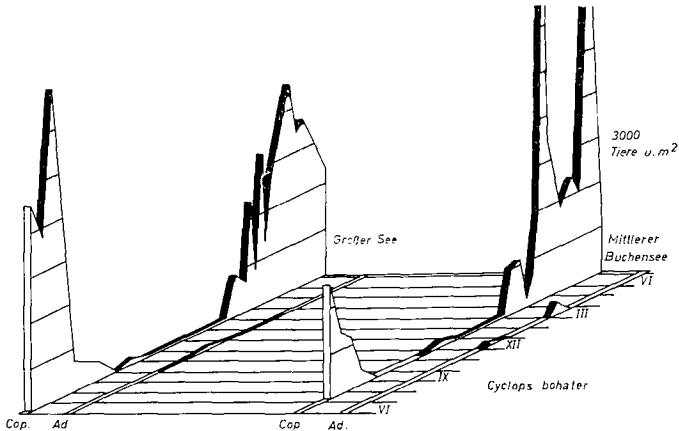


Abb. 29: Jahreszeitliches Auftreten von *Cyclops bohater*.

stellten. Die sommerliche Temperaturerhöhung hatte auf die Population kaum Einfluß genommen, da die Tiere — zusammen mit *Cyclops strenuus* — die tiefsten Schichten der beiden Seen bewohnten und dabei ebenfalls Sauerstoffwerte unter 1 mg/l ertrugen; die Temperatur in der Wohnschicht der *bohater*-Population schwankte dabei im Verlauf des Jahres nur um 2—3°.

5. Die Nauplien

Wie bereits erwähnt, wurden die Nauplien bei der Auszählung in den Rotatorienproben nicht nach Arten getrennt; es ist dadurch überflüssig, die Kurven ihres Auftretens näher zu diskutieren. Es sei lediglich auf das Maximum im großen Buchensee hingewiesen (6. 8. 1964), das die beachtliche Höhe von 2,6 Millionen Nauplien unter 1 m² aufwies. Bei dieser Gelegenheit war auch in der vertikalen Verteilung eine außergewöhnliche Situation zu beobachten, da 88 % der gesamten Nauplien in 7 m Tiefe zusammengedrängt waren, wo sie bei 1,7 mg O₂/l eine Dichte von 2340 Individuen pro Liter erreichten.

Im übrigen war allgemein festzustellen, daß die Nauplien von *Mesocyclops* im Epilimnion lebten, jene von *Eudiaptomus* in etwa der Tiefenverteilung ihrer ersten Copepodide folgten, während sich die *Cyclops*-Nauplien meist unterhalb der Sprungschicht aufhielten und hierbei Sauerstoffgehalte zwischen 1 und 2 mg/l tolerierten.

III. Die Vertikalwanderung der Crustaceen

Ohne näher auf die physiologischen Grundlagen der Vertikalwanderung einzugehen, soll in diesem Zusammenhang eine Schilderung der wenigen Befunde aus dem mittleren See genügen (Abb. 30).

Auf die Vorbehalte gegenüber der einzigen Wanderungsserie vom 20. 7. 1964 wurde bereits hingewiesen; wie bei den Rotatorien ist auch für die Crustaceen nicht zu erwarten, daß die Wanderungen schon gegen 22 Uhr ihre größten Amplituden erreicht hatten. Trotzdem sind die Ergebnisse angesichts der starken Schichtung von Interesse, da in diesem Fall die relativ seltene Situation eintrat, daß die Tiere bei der Aufwärtswanderung ein negatives O₂-Gefälle überwinden mußten; die tiefer stehenden Arten wie die erwachsenen Daphnien und Eudia-

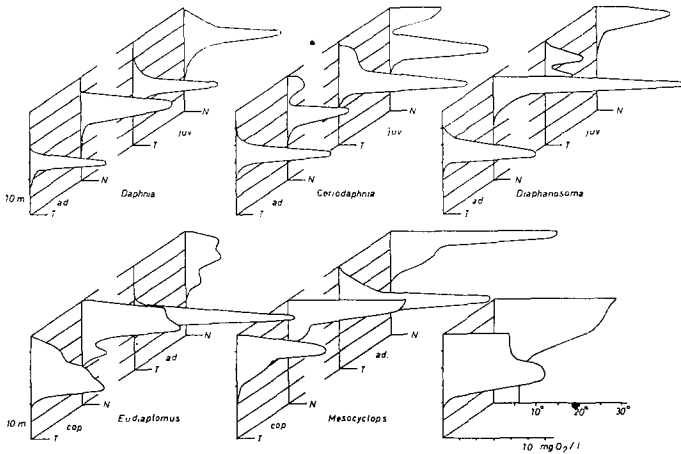


Abb. 30: Vertikalwanderung der Crustaceen.

ptomiden mußten sogar das ganze metalimnische Sauerstoffmaximum durchschwimmen. Schließlich waren im heißen Sommer 1964 die Temperaturunterschiede zwischen der jeweiligen Tagestiefe und der Oberfläche um Teil außerordentlich hoch; beispielsweise lag das Tiefenmaximum von *Eudaptomus* tagsüber in 6 m Tiefe bei $11,4^{\circ}$, während in der Nacht ein Großteil der Population in einer Temperatur zwischen 25 und 28° lebte. Die Tiere hatten demnach innerhalb von drei Stunden eine Temperaturdifferenz von etwa 17° überwunden.

Die übrigen Crustaceen, die beiden *Cyclops*-Arten ausgenommen, zeigten ebenfalls bemerkenswerte Wanderungen, deren Ausmaß bei den verschiedenen Altersklassen unterschiedlich war. Die größeren Amplituden der Adulten dürften wohl mit der größeren Leistungsfähigkeit dieser Tiere zusammenhängen.

IV. Liste der übrigen gefundenen Crustaceen

Während der Untersuchungszeit sammelte ich nach Möglichkeit sowohl im vorderen See als auch in den kleineren Tümpeln und Wasseransammlungen, die im nassen Sommer 1965 an vielen Stellen innerhalb des Gebietes der Buchenseen auftraten. Auch die Uferböschungen der beiden westlichen Seen lieferten einige interessante Arten, von denen besonders *Cryptocyclops bicolor* zu erwähnen ist, der gelegentlich auch im Plankton erschien; ebenfalls aus dem Plankton des großen Buchensees stammt der Fund von *Leydigia quadrangularis*.

Der bisher im Bodenseegebiet nicht gefundene *Simocephalus serrulatus* sowie *Moina rectirostris* bewohnten kleine Tümpel, die sich in den ansonsten bewirtschafteten Sumpfwiesen zwischen dem vorderen und mittleren See gebildet hatten.

Im übrigen würde es zu weit führen, für jede der Arten ökologische Angaben zu machen, da hierfür ein einziges, überdies klimatisch außergewöhnliches Jahr nicht ausreicht.

1. Cladocera:

Sida crystallina (O. F. MÜLLER)

Scapholeberis mucronata O. F. MÜLLER

Simocephalus exspinosus var. *congener* SCHOEDLER

Simocephalus vetulus O. F. MÜLLER
Simocephalus serrulatus KOCH
Macrothrix laticornis JURINE
Ceriodaphnia quadrangula O. F. MÜLLER
Ceriodaphnia laticaudata P. E. MÜLLER
Ceriodaphnia reticulata G. O. SARS
Moina rectirostris LEYDIG
Lathonura rectirostris O. F. MÜLLER
Camptocercus rectirostris SCHOEDLER
Acroperus harpae BAIRD
Alona guttata G. O. SARS
Alona rectangula G. O. SARS
Alona affinis LEYDIG
Alona costata G. O. SARS
Leydigia quadrangularis
Graptoleberis testudinaria FISCHER
Alonella excisa FISCHER
Peracantha truncata O. F. MÜLLER
Pleuroxus laevis G. O. SARS
Chydorus sphaericus O. F. MÜLLER

2. Copepoda:

Macrocyclus albidus (JURINE 1820)
Macrocyclus fuscus (JURINE 1820)
Eucyclus serrulatus (FISCHER 1851)
Eucyclus macrurus (G. O. SARS 1863)
Ectocyclus phaleratus (KOCH 1838)
Megacyclus viridis (JURINE 1820)
Diacyclus bicuspidatus (CLAUS 1857)
Diacyclus bisetosus (REHBERG 1880)
Diacyclus languidus (G. O. SARS 1863)
Microcyclus varicans (G. O. SARS 1863)
Cryptocyclus bicolor (G. O. SARS 1863)
Canthocamptus staphylinus (JURINE 1820)
Bryocamptus minutus (CLAUS 1863)
Bryocamptus vejdotskyi (MRAZEK 1893)
Attheyella crassa (G. O. SARS 1862)
Elaphoidella gracilis (G. O. SARS 1862).

F. Zusammenfassung

1. Die Arbeiten an den Buchenseen erstreckten sich von Juni 1964 bis zum Juli 1965 und umfaßten 52 Untersuchungsserien an den beiden westlichen Seen.

2. Sowohl die Wassertemperaturen als auch die Sauerstoffschichtung erwiesen den meromiktischen Charakter des mittleren Sees in der Untersuchungszeit, während beim großen See im Herbst 1964 die tiefsten Wasserschichten wenigstens teilweise erneuert wurden. Die Schichtungen waren im allgemeinen äußerst stabil bei sehr hohen Temperatur- und Sauerstoffgradienten.

3. Im Metalimnion beider Seen entwickelte sich im Frühsommer eine Zone hoher Übersättigung an Sauerstoff, die im großen Buchensee am 9. 6. 1964 den

gefundenen Höchstwert von 186 % erreichte; das Maximum entstand durch fehlende Austauschmöglichkeit bei wahrscheinlich hoher und vertikal eng zonierter Assimilationstätigkeit des Phytoplanktons.

4. Das jahreszeitliche Auftreten der Rotatorien wurde lediglich als Vergleichsmöglichkeit für weitere Arbeiten festgehalten; auch hier fanden sich sehr enge Zonierungen mit teilweise hohen Dichtewerten (mehrere tausend Tiere im Liter). Eine Tag-Nacht-Serie zeigte auch eine deutliche Vertikalwanderung einiger Rotatorienarten.

5. Bei den Cladoceren bewies die Gattung *Daphnia* sehr bemerkenswerte Eigenheiten, vor allem die nahezu fehlende Transgression zwischen den drei Formen *longispina*, *galeata* und *cucullata*. Auch im zeitlichen Ablauf ihrer Jahreszyklen unterschieden sich die Buchensee-Daphnien von anderen Populationen des Bodenseegebietes.

6. Für *Eudiaptomus gracilis* im mittleren Buchensee wurde der Versuch unternommen, im Sinne ELSTER's (1954) eine populationsdynamische Analyse durchzuführen. Mit einigen Änderungen der bisherigen, für einige Punkte kritisierten Methode gelang es, die Verluste der Naupliusphase größenordnungsmäßig abzuschätzen. Zusammen mit einer exakten, nach Stadien getrennten Auszählung der Copepodide und der morphometrisch festgestellten Temporalvariation war es möglich, die Folge und Dauer der einzelnen Generationen weitgehend zu ermitteln. Es ergaben sich eine langlebige Winter-, eine nur kurz auftretende Frühlings- und drei bis vier rasch aufeinanderfolgende Sommergenerationen.

7. *Mesocyclops leuckarti* verhielt sich in seinem Auftreten ähnlich wie die Populationen in Mindel- und Untersee, doch lag in teilweisem Gegensatz zu diesen anderen Populationen der Schwerpunkt der winterlichen Ruhepause statt auf dem fünften auf dem vierten Copepodidstadium; die Temporalvariation war gering.

8. Auch die Population von *Cyclops strenuus* zeigte in den Buchenseen ein merkwürdiges Verhalten, da 1964 die sommerliche Diapause völlig unterblieb. Ob diese Erscheinung mit dem meromiktischen Charakter der Seen zusammenhängt, werden gegenwärtig laufende Arbeiten erweisen.

9. Die Vertikalwanderung konnte nur unzulänglich untersucht werden, ließ sich jedoch bei den meisten Crustaceen sicher nachweisen.

Schrifttum:

- AUERBACH, M., MAERKER, W. & SCHMALZ, J.: Hydrographisch-biologische Bodenseeuntersuchungen I. — Arch. Hydrobiol., Suppl., 3, S. 597—738, 1924.
- AUERBACH, M., MAERKER, W. & SCHMALZ, J.: Hydrographisch-biologische Bodenseeuntersuchungen II. — Verh. naturwiss. Ver. Karlsruhe, 30, S. 1—128, 1926.
- AUERBACH, M. & ROTTENGATTER, G.: Untersuchungen über den Wasseraustausch der einzelnen Becken des Untersees (Bodensee). — Schweiz. Z. Hydrol., 22, S. 598 bis 640, 1960.
- COKER, R. E.: Influence of temperature on size of freshwater copepods (*Cyclops*). — Int. Rev., 29, S. 406—436, 1933.
- ECKSTEIN, H.: Untersuchungen über den Einfluß des Rheinwassers auf die Limnologie des Schluchsees. — Arch. Hydrobiol., Suppl., 28, S. 47—182, 1963.
- EICHHORN, R.: Zur Populationsdynamik der calanoiden Copepoden in Titisee und Feldsee. — Arch. Hydrobiol., Suppl., 24, S. 186—246, 1957.

- EINSLE, U.: Untersuchungen über die Variabilität von *Cyclops furcifer* Claus. — *Crustaceana*, 5, S. 193—204, 1963.
- Die Gattung *Cyclops* s. str. im Bodensee. — *Arch. Hydrobiol.*, 60, S. 133—199, 1964 (1964a).
- Larvalentwicklung von Cyclopiden und Photoperiodik. — *Naturwiss.*, S. 345, 1964 (1964b).
- Das Crustaceenplankton des Mindelsees. — *Beitr. naturk. Forsch. SW-Deutschl.*, 23, S. 53—70, 1964 (1964c).
- ELGMORK, K.: On the phenology of *Mesocyclops oithonoides* (G. O. Sars). — *Verh. internat. Ver. Limnol.*, 13, S. 778—784, 1958.
- Seasonal occurrence of *Cyclops strenuus strenuus*. — *Fol. Limn. Scand.*, 11, S. 1 bis 196, 1959.
- Dynamics of zooplankton communities in some small inundated ponds. — *Fol. Limn. Scand.*, 12, S. 1—83, 1964.
- ELSTER, H. J.: Über die Populationsdynamik von *Eudiaptomus gracilis* Sars und *Heterocope borealis* Fischer im Bodensee-Obersee. — *Arch. Hydrobiol., Suppl.*, 20, S. 546—614, 1954.
- Ein Beitrag zur Produktionsbiologie des Zooplanktons. — *Verh. internat. Ver. Limnol.*, 12, S. 404—411, 1955.
- FRYER, G. & SMYLY, W. J. P.: Some remarks on the resting stages of some freshwater cyclopoid and harpacticoid copepods. — *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 7, S. 65—73, 1954.
- GRIM, J.: Versuche zur Ermittlung der Produktionskoeffizienten einiger Planktophyten in einem flachen See. — *Biol. Zbl.*, 69, S. 147—174, 1950.
- HAUER-EICHARDT, H.: Das Zooplankton in den Seen des südlichen Schwarzwaldes. — *Arch. Hydrobiol., Suppl.*, 20, S. 305—354, 1954.
- HERBST, H. V.: Ökologische Untersuchungen über die Crustaceenfauna südschleswigscher Kleingewässer mit besonderer Berücksichtigung der Copepoden. — *Arch. Hydrobiol.*, 45, S. 413—542, 1951.
- Blattfußkrebse (Phyllopoden). — S. 1—130, Stuttgart 1962.
- KIEFER, F. & EINSLE, U.: Über das Vorkommen verschiedener Arten der Gattung *Cyclops* s. str. in schweizerischen Seen. — *Schweiz. Z. Hydrol.*, 24, S. 44—48, 1962.
- KIEFER, F. & MUCKLE, R.: Beobachtungen am Crustaceenplankton des Überlinger Sees (Bodensee) 1952—1957. I. Das Auftreten der Arten im Jahresverlauf. — *Beitr. naturk. Forsch. SW-Deutschland*, 18, S. 5—41, 1959.
- v. KLEIN, H.: Limnologische Untersuchungen über das Crustaceenplankton des Schleinses und zweier Kleinseen. — *Int. Rev.*, 37, S. 176—233, 1938.
- KOZMINSKI, Z.: Morphologische und ökologische Untersuchungen an Cyclopiden der *strenuus*-Gruppe. — *Int. Rev.*, 33, S. 61—240, 1936.
- LEHN, H.: Einige Frühjahrbefunde über die Isothermen-Phytoplankton-Relation im Bodensee. — *Arch. Hydrobiol.*, 59, S. 1—25, 1963.
- NAUWERCK, A.: Die Beziehungen zwischen Zooplankton und Phytoplankton im See Erken. — *Symb. Bot. Upsal.*, 17, S. 1—163, 1963.
- RZOSKA, J.: Einige Beobachtungen über temporale Größenvariation bei Copepoden und einige andere Fragen ihrer Biologie. — *Int. Rev.*, 17, S. 98—114, 1927.
- VOIGT, M.: Die Rädertiere Mitteleuropas. Bd. I—II. — Berlin-Nikolassee 1957.

(Am 31. 1. 1966 bei der Schriftleitung eingegangen.)