

Die Tiefenfauna der mitteleuropäischen Seen.¹⁾

Vortrag gehalten vor der Naturforschenden Gesellschaft in Basel
am 2. November 1910.

Von
F. Zschokke.

Vor 41 Jahren entdeckte *F. A. Forel* die ersten Spuren einer tiefenbewohnenden Fauna im Grundschlamm des Genfersees. Die nächsten Jahre brachten in rascher Folge den Nachweis, dass die Tierwelt der grossen Tiefen reich sei an Arten und Individuen und dass sie den Boden aller Randseen der Alpen bevölkere.

An die Entdeckung einer Tiefenfauna im Süsswasser knüpften sich kühne Hoffnungen der Zoologie. Die Lehre Darwins von der Speziesbildung durch Selektion hielt eben ihren Siegeslauf. An einem Wohnort von so speziellen Aussenbedingungen, wie die Tiefsee der Süsswasserbecken, musste die Artbildung, seit tierische Bevölkerung dort Einzug hielt, ihre eigenen Wege eingeschlagen haben. Schwere Wasserdruck, Lichtmangel, stets tiefe Temperatur, mechanische und thermische Ruhe, „un calme prodigieux“, wie sich *Forel* ausdrückt, Abwesenheit grüner Pflanzen, charakterisieren den tiefen Seegrund und machen ihn zu einem der eigenümlichsten Schauplätze, auf denen sich Tierleben abspielt. Dazu kommt die scharfe Begrenzung und Abgeschlossenheit jeder Seetiefe nach aussen. Die besonderen Tiefenbedingungen herrschen unverändert schon seit geraumer Zeit, seit der Seegrund nach dem Rückzug der diluvialen Gletscher bewohnbar wurde.

So lässt sich die Erwartung *Forels*, und mit ihm *Weismanns* und *v. Graffs*, verstehen. Die genannten Forscher hofften in der Tiefe jedes Sees ein isoliertes Schöpfungszentrum zu finden, das im Laufe der Generationen unter dem Drucke besonderer äusserer Bedingungen eine spezielle Formenwelt herangezüchtet hätte. Aehn-

¹⁾ Der Vortrag bildet die gedrängte Zusammenfassung einer umfangreichen, gegenwärtig in Leipzig im Druck sich befindenden Veröffentlichung.

liche Verhältnisse in den verschiedenen Seetiefen hätten an den getrennten Lokalitäten einer gleichwertigen Differenzierung der Tierwelt gerufen.

Die Beobachtung enttäuschte die auf darwinistische Denkweise sich gründenden Hoffnungen bitter. Statt neuer Formen brachte das Schleppnetz und die Metaldredge vom Seegrund nur bekannte Gestalten des Flach- und Kleinwassers zurück. Höchstens Differenzen in der Grösse, in der Färbung, in der Ausbildung der lichtempfindlichen Organe, der Augen, zeigten die Tiefenbewohner gegenüber den Verwandten und Artgenossen des Ufers und des seichten Tümpels. Und diese geringfügigen Unterschiede erwiesen sich zudem als von Individuum zu Individuum in weiten Grenzen schwankend. Von spezifischer Konstanz der Tiefenmerkmale lässt sich kaum sprechen; die profund lebenden Tiere verdienen im besten Fall den Rang von Varietäten litoraler Stammformen, nicht aber den Namen eigener Arten.

So wandten sich die Forscher, um ihre Hoffnungen betrogen, vom Studium der Biologie der Seegründe ab und die Tiefenfauna ruhte wieder jahrelang in ungestörter Vergessenheit.

Den Wandel brachte im letzten Jahrzehnt erst der glänzende Aufschwung, den die zoologische Durchforschung des Süßwassers nahm. Die Hydrobiologie steht heute in voller Blüte. Sie hat in langen und schweren Kämpfen ihre präzisen Fragen formuliert und ihre Methoden geschaffen, und bereits zeitigt das neubestellte Gebiet in mancherlei Richtung die ersten, vielversprechenden Früchte. Der Einsicht vom hoffnungsvollen Aufblühen der biologischen Seenkunde vermag sich nur Unkenntnis oder Leichtfertigkeit zu verschliessen. Zu den vornehmsten Hilfsmitteln hydrobiologischer Forschung gehören eine gewissenhafte Faunistik und, damit verbunden, ein vor keinen Schwierigkeiten Halt machender Ausbau der Systematik. Es gilt den tierischen Bestand der verschiedenen Lokalitäten genau festzustellen und die einzelnen Tierformen durch morphologische Vergleichung auf ihren systematischen Wert eingehend zu prüfen. Was auf diesem Gebiet im Lauf der letzten Jahre durch intensive Arbeit erreicht wurde, ist bewundernswert. Wir besitzen heute einen bis in viele Einzelheiten gehenden Einblick in das systematische Gebäude der Wurzelfüsser, der Wassermilben, mancher Gruppen niederer Krebse und Würmer; die Formen erfuhren Umschreibung und scharfe Definition, Kollektivbegriffe und Sammelnamen wurden aufgelöst und vom Messer des Systematikers zerschnitten. Die vielgeschmähte Faunistik aber hat uns in manchen Fällen eine genügende Uebersicht über das Vorkommen und die Verbreitung der systematisch klarer umrissenen Arten vermittelt.

Dabei darf allerdings nicht vergessen werden, dass faunistische und systematische Studien nur den Weg zum Ziel tiergeographischen Wissens darstellen, und so in letzter Linie zur Kenntnis der Geschichte und des Schicksals der Fauna in verfloßenen Zeiten führen.

Die Anwendung der neuen, oder doch neu geschärften Instrumente der Faunistik und der Systematik auf das Studium der Tiefentierwelt der Seen Mitteleuropas schien Erfolg zu verheissen. Es handelte sich jetzt nicht mehr darum, in der Tiefe der Süßwasserbecken eine neue Welt zu entdecken, sondern ausgehend von faunistischer und systematischer Basis, Antwort auf die Fragen zu erhalten, seit wann die Bevölkerung der Seetiefen Einzug in die profunde Region gehalten habe, und woher sie gekommen sei. Verbreitung und Vorkommen der Tiefenbewohner, sowie ihre verwandtschaftlichen Beziehungen sollten Aufschluss geben über zeitlichen und örtlichen Ursprung der profunden Fauna. Und diesmal scheint mir die zoologische Tiefenforschung im Süßwasser nicht ohne Resultat geblieben zu sein.

Die wirklich tiefen Seen Mitteleuropas fallen alle in das Gebiet der diluvialen Vergletscherung. Sie verdanken ihre Existenz zum grossen Teil der aushobelnden Wirkung des Eises und der aufstauenden Tätigkeit der Moränen, oder ihre Stelle war wenigstens zur letzten Gletscherzeit von gewaltigen Eismassen bedeckt. Erst nach dem endgültigen Rückzug der Eisströme konnte tierisches Leben von den frei werdenden Becken Besitz ergreifen. Wenn auch die Annahme Recht behalten sollte, dass einige der Seemulden schon präglacial bestanden, so kann doch nicht an eine Weiterexistenz von Tieren während des letzten grossen Gletschervorstosses in den Becken gedacht werden. Die tiefen mitteleuropäischen Seen erhielten ihre Bevölkerung erst, als das Eis wich. Damit trägt die Seenfauna, und unter ihr besonders die Bewohnerschaft der Tiefen, den Stempel einer relativ jungen, erst postglacial sich zusammenfindenden Tiergesellschaft.

Nach ihren Beziehungen zur Vereisung scheiden sich die mitteleuropäischen Seen leicht in drei Gruppen. Die einen, für zoologische Betrachtungen wichtigsten Becken liegen in dem einst von den alpinen Gletschern beherrschten Bezirk. Es sind die Alpenrandseen *Rüttimeyers* im weitesten Sinn. Sie begleiten den Nord- und Südfuss des mächtigen Gebirgs von Savoyen bis nach Niederösterreich und von Oberitalien bis nach Kärnthen und Steiermark. Aus dem Bereich der Alpen- und Voralpentäler ziehen sich manche hinaus in das Vorland. Andere gehören ganz der Ebene an, oder schmiegten sich an den Südrand des Juras. Die Stätte aller aber bedeckte einst das Eis der diluvialen Alpengletscher. Zu dieser Seengruppe mögen

auch die wenigen wirklich zu beträchtlicher Tiefe abfallenden Hochgebirgsseen der Alpen zählen. Ich nenne etwa die bekannten Seebecken des Oberengadins und den Lünersee am Südhang der Scesa-plana.

Einen zweiten Bezirk nehmen die Seen des relativ schmalen Landstreifens ein, den auch zur Zeit der stärksten Vereisung die Gletscherströme der Alpen und die Eismassen des Nordens nicht erreichten. Es handelt sich um kleine Becken von nur mässiger Tiefe. Auch ihnen eignet glaciale Vergangenheit. Sie liegen in zentraleuropäischen Mittelgebirgen, die lokale Gletscher trugen. Zu dieser Kategorie stehender Gewässer gehört der Lac de Joux im Waadtländer Jura, auf dessen Gebiet die von den Jurakämmen zurückgestauten Eismassen des ehemaligen Rhonegletschers nicht übergriffen. Auch die Seen des Böhmerwalds und die allerdings seichten Teiche des Riesengebirgs zählen zu den Gewässern aus kleineren, von der nordischen und alpinen Vergletscherung losgelösten Vereisungszentren.

Zu der dritten Seengruppe leiten die zahlreichen und zum Teil sehr tiefen Wasserbecken des schottischen Hochlands, die Lochs, über. Auch sie gehen in ihrer Mehrzahl auf glacialen Ursprung zurück. Ihr zuerst selbständiger Gletscherbezirk verschmolz später wenigstens teilweise mit den grossen, vom Norden her anrückenden Eismassen Fennoskandiens.

Endlich liegen eine Reihe mitteleuropäischer Seen am Südrand jenes gewaltigen Bezirks, den einst das Eis des Nordens bedeckte. Diese dritte Gewässergruppe setzt sich zusammen aus den Wasserbecken Norddeutschlands und Dänemarks bis an die Küsten des Baltischen Meers. Auf dem Grund dieser Seen, das werden die weiteren Betrachtungen lehren, liegt die scharf gezogene tiergeographische Nordgrenze einer mitteleuropäischen Tiefenfauna des Süsswassers. Zu den profunden Organismen der Alpenrandseen und der schottischen Berggewässer gesellen sich am Rand der Ostsee fremdartige Tiergestalten. Sie entstammen dem nördlichen Eismeer und sprechen von der wechselreichen Hebungs- und Senkungsgeschichte des Baltischen Meers und seiner Vorläufer in postglacialer Zeit.

Die Tiefentierwelt der subalpinen Seen, der Wasserbecken der deutschen Mittelgebirge und der schottischen Lochs trägt in allen wesentlichen Zügen denselben faunistischen Charakter. Auf dem Grund aller dieser über ein weites, einst vergletschertes Gebiet ausgestreuten Gewässer finden sich zwei sehr verschiedene Faunenelemente in enger Vermengung zusammen. Das eine sind anpassungsfähige Weltbürger, die vor keinen extremen Lebensbedingungen

zurückschrecken und besonders in weiten Grenzen sich bewegende Temperaturschwankungen ohne Schaden zu ertragen verstehen. Ihre Eurythermie öffnete diesen widerstandsfähigen Organismen nicht selten den Weg über den ganzen Erdball. Manche ihrer Arten bewohnen die Arktis, wie die Tropen; sie steigen in das kalte Schmelzwasser der höchsten Gebirge und bewohnen den warmen Teich der Ebene. Viele suchen sogar ubiquistisch Gewässer der verschiedensten physikalischen und chemischen Beschaffenheit auf. In der Tiefsee finden diese Eurythermen von Ufer, Tümpel und Sumpf eine an Arten und Individuen reiche Vertretung, die mannigfaltig aus den verschiedensten Tierstämmen zusammenfließt. Doch vermögen natürlich diese Kosmopoliten und Ubiquisten der profunden Fauna keinen eigenartigen Stempel aufzuprägen, kein besonderes Kolorit zu geben.

Ganz anders die zweite Gruppe der Seebodenbewohner. Sie sind die eigentlichen und echten Tiefentiere und stempeln die Tierwelt der lichtlosen und kalten Wassergründe zu einer selbständigen Züge tragenden Gesellschaft. Die neuere Faunistik und Systematik erst liess die wahre Bedeutung dieser Organismen für die Beantwortung der Frage nach der Herkunft der Tiefenfauna richtig erkennen.

In die zweite Gruppe der Tiefenbewohner reihen sich ausschliesslich stenotherme Kältetiere ein, denen auch relativ geringfügige Temperaturerhöhungen verhängnisvoll werden. Dem warmen Ufersaum, dem sich erhaltenden Flachwasser der Ebene, dem Tümpel und Teich fehlen diese Geschöpfe ganz, oder sie treten an solchen weiten Temperaturschwankungen ausgesetzten Lokalitäten nur selten und oft nur in atypischer Gestalt auf.

Desto wichtiger erscheint die Tatsache, dass die stenothermen Kältetiere der Tiefsee zugleich weit auseinander liegende Oertlichkeiten heterogener Beschaffenheit beleben, vorausgesetzt, dass sich am Wohnort *eine* Bedingung erfülle, der konstant tiefe Stand der Temperatur. So steht den echt profunden Tieren eine Heimat offen in den stets kalten Quellen und Brunnen des Flachlands, in kühlen und schattigen Bächen und Weihern der Mittelgebirge, im Schmelzwassertümpel und Gletschersee der Hochalpen, im Kaltwasser unterirdischer Rinnsale. Manche der Kälte suchenden Bewohner des Seegrunds bewohnen einen weit entlegenen zweiten Wohnbezirk im hohen arktischen Norden.

Als Beispiele dieser so auffallende Verbreitung im Kaltwasser zeigenden Tiere mögen aus der Menge nur wenige orientierende Fälle hervorgehoben werden. Sie erläutern zugleich, aus wie verschiedenen systematischen Bestandteilen sich die Kaltwasserfauna zusammenfügt.

In den grossen Tiefen der subalpinen Seen lebt eine bedeutende Zahl typischer Rhizopoden-Arten. Bereits am Ufergürtel finden die meisten von ihnen keine günstigen Lebensbedingungen mehr. Einige bewohnen das Litoral in kümmerlichen Exemplaren. Im warmen Kleinwasser der Ebene vollends gelang es dem Entdecker dieser interessanten Tiergesellschaft, *Penard*, trotz aller angewandten Mühe nicht, die Spuren der lakustrischen Wurzelfüsser nachzuweisen.

Dagegen lehren faunistische Untersuchungen, dass die so charakteristischen Rhizopoden der Seetiefe zum Teil hochgelegene Schmelzwassertümpel in Graubünden, flache Seen an den Gletscher-rändern des mächtigen Ruitormassivs in den gräjischen Alpen, kühle Waldquellen der Vogesen und Sphagnumweiher im Bereich altglacialer Hochmoore von Jura und Schwarzwald beziehen. Ihre Spur kehrt in Schottland und hochnordisch an der Eismeerküste Lapplands wieder.

Eine Wassermilbe, *Lebertia rufipes*, charakterisiert durch regelmässiges und massenhaftes Auftreten die tiefen Abstürze des Vierwaldstättersees. Aus dem Warmwasser des mitteleuropäischen Flachlands ist das Tier fast unbekannt; im Hochgebirge aber bevölkert es alle die kleinen, kalten Seen und eisigen Brunnen, die in so grosser Zahl durch das ganze Alpensystem ausgestreut sind. In jüngster Zeit fand sich die Hydracarine in einer stets kalten Sickerquelle in Basels nächster Umgebung bei Michelfelden und in einem Bach in Westfalen wieder. Eine andere Milbe, *Hygrobates albinus*, lernten wir als wichtigen Bestandteil der Tiefenfauna des Vierwaldstättersees kennen. Das Tier scheint in Zentraleuropa nur die Seetiefen aufzusuchen. Im arktischen Skandinavien aber bevölkert es weitverbreitet Bach und Teich.

Gewisse Krustaceen hochalpiner Moosquellen lokalisieren sich ausserdem in der profunden Region des Nenenburgersees. Die Asseln und Flohkrebse der Höhlen gehören mit grosser Regelmässigkeit der Tiefenfauna der Alpenrandseen an.

Zur Orientierung über das Auftreten echt profunder Tiere ausserhalb der Tiefsee mögen im Rahmen eines allgemein gehaltenen Vortrags die wenigen aufgezählten Fälle genügen. Weitere Beispiele würden den Eindruck verstärken, dass uns die zersplitterten und weit auseinander gerissenen Trümmer einer Kaltwassertierwelt umgeben. Diese Faunenreste, deren Nachweis vor allem die Arbeiten der Basler Zoologischen Anstalt erbracht haben, fristen ihr Dasein in abgelegenen Verstecken und in isolierten Refugien. Sie ersteigen die Gebirge, flüchten sich unter die Erde, ziehen sich in die kalten Quellen zurück und sinken hinab in die stets niedrig temperierte Tiefsee. So erscheint schon jetzt ein Teil der profunden Tierwelt

in neuem und hellerem Lichte, als ein Bruchstück einer grösseren, heute allerdings in Splitter zerrissenen faunistischen Einheit.

Die verschiedenen Kolonien der stenothermen Kaltwassertiere umflutet und trennt voneinander die eurytherme, gegen Wärmeveränderungen unempfindliche und daher zum guten Teil kosmopolitische Tiergesellschaft von Teich, Sumpf, Seeufer und Bach.

Hin und wieder treten einzelne Formen von Kaltwassertieren auch im wärmeren Kleinwasser der Ebene auf. Doch gehören solche Vorkommnisse zu den Seltenheiten. Das Verbreitungs- und Häufigkeitszentrum der „Stenothermen“ liegt immer im Kaltwasser.

Zwei Elemente, so lehrten die vorangehenden Ausführungen, treffen sich auf den Seegründen des Alpenrands, der deutschen Mittelgebirge und der schottischen Bergseen: anpassungsfähige eurytherme Weltbürger und streng an tiefe Temperaturen gebundene Geschöpfe. Es ergibt sich das paradox scheinende Resultat, dass in der subalpinen Tiefsee, wie auch in den kleinen Gewässern der Hochalpen, zwei in bezug auf Temperaturbedürfnisse den grössten Extremen angehörende Faunenelemente sich mischen. Den einen erlaubt ihre thermische Schmiegsamkeit den Aufenthalt auf dem Seegrund, den anderen ihr starres Festhalten an Wohnorten von bleibend tiefer Temperatur.

Wenn nun auch die profunde Fauna auf weite Strecken, von den Alpen bis nach Schottland, dasselbe prinzipielle Gepräge trägt, so ändert doch von See zu See und in ein und demselben Gewässer von Ort zu Ort ihr Reichtum und ihre Zusammensetzung, sowie die Art der Mischung ihrer beiden Hauptkomponenten in recht weiten Grenzen. Faunistische Differenzen sprechen sich aus zwischen den Seen der Westschweiz, besonders dem Genfersee, und dem Vierwaldstättersee. Tiere, die den Grund des einen Beckens in Menge bevölkern, gehören in dem anderen zu den Seltenheiten oder fehlen ganz. Die Seen des Berner Oberlands scheinen sich auszuzeichnen durch weites Vordringen der banalen Uferfauna in die Tiefe: Armut an Tiefentieren charakterisiert den Walensee, wenig reich belebt ist auch der Boden der gewöhnlich durch Moränen aufgestauten Seen des Mittellands, der Becken von Sempach, Hallwil und Baldegg etwa.

Die Unterschiede in der Qualität und Quantität der profunden Tierwelt von Gewässer zu Gewässer erklären sich, wenigstens zum grösseren Teil, aus dem verschiedenen Reichtum und der von Ort zu Ort wechselnden Gestaltung der Uferfauna. Die Tiefenfaunen der einzelnen Seen weisen unter sich keine grösseren Divergenzen auf, als die Ufertierwelt derselben Gewässer. In der litoralen Tiergesellschaft werden wir die Quelle für die Bevölkerung des tiefen

Abgrunds kennen lernen. Je nachdem diese Quelle reich oder nur tropfenweise fließt und je nach ihrem faunistischen Gehalt, entfaltet sich auch die Tiefenwelt nach Zahl von Individuen und Arten reicher oder weniger reich.

Der quantitative und qualitative Charakter der Uferfauna selbst hängt aber wieder von der Beschaffenheit des Litorals ab. Steil abstürzende Felsufer werden der Entwicklung tierischen Lebens viel weniger günstig sein, als ein flacher sandig-schlammiger Strand mit üppigem Wuchs von Wasserpflanzen. So spiegelt der Bestand der profunden Fauna in letzter Linie den Charakter des benachbarten Ufers wieder.

Doch nicht nur die heutige Ufertierwelt findet ihr Spiegelbild in der Fauna der Tiefe. Seit dem Rückzug der diluvialen Gletscher schickte das Ufer seine Sendlinge hinab auf den dunklen Grund. Manche dieser frühen Ankömmlinge konnten sich, wie gezeigt werden soll, auf dem Seegrund bis heute unverändert halten. So spricht die Tiefenfauna nicht allein von der Gegenwart, sondern auch von der Vergangenheit. Sie berichtet von der Geschichte der Ufertierwelt und damit der Uferbeschaffenheit, seit dem Moment, als nach dem Eisfreiwerden der Seen die ersten tierischen Ansiedler sich im litoralen Gürtel niederliessen.

Die ausgeführten Betrachtungen gelten vorläufig für die nordalpinen Randseen. Genügende Tiefenforschungen fehlen noch für die Wasserbecken der Ostalpen und besonders für die Seen Oberitaliens.

Es wird von grösstem Interesse sein, die entwickelten Gesichtspunkte auf die insubrischen Seebecken, die der mächtige Alpenwall vom Norden scheidet, anzuwenden. An den Nachweis stenothermer Kältetiere im Luganer- und Langensee, im Lago di Como und di Garda, knüpft sich ohne weiteres die Frage an, wie diese Geschöpfe postglacial die Seen des südlichen Alpenfusses erreichten, ob sie von Norden kommend das Hochgebirge übersteigen mussten, oder ob sie ursprünglich alpin, vor den Gletschern nach Süden wichen, um später von der Poebene aus in die oberitalienischen Seen einzuwandern. Der Schlüssel zu manchem faunistischen Rätsel liegt in der Tiefe der insubrischen Becken.

In das allgemeine faunistische Schema, das für die Tiefe der subalpinen Seen gilt, reihen sich leicht auch die Wasserbecken der deutschen Mittelgebirge und die schottischen Lochs ein. Ueberall kehrt auf dem Seegrund eine tierische Grundmasse eurythermer Kosmopoliten des Flachwassers wieder, überall sprengen sich aber auch in dieses faunistische Substrat die mehr oder weniger deutlichen

Spuren einer kälteliebenden Fauna ein. Dabei fehlt es wieder nicht an lokalen Unterschieden im Bestand der Tiefenwelt. Hierher zählt etwa die unerwartet üppige Blüte, die der Stamm der Bryozoen im Lac de Joux des Waadtländer Juras entfaltet, oder die Tierarmut des tiefen und grossen Loch Ness in Schottland, den *Murray* und *Pullar* in so ausgezeichnete Weise untersuchten. Wieder erklärt sich in dem letztgenannten Fall die Dürftigkeit der Tiefenfauna durch den Ufercharakter des von tierarmen Torfmooren umsäumten Sees.

Auch die eigentlichen Hochalpenseen, die Becken des Oberengadins und der Lünensee im Rhätikon, passen in den faunistischen Rahmen der Randseen. Ihre Tiefentierwelt besteht aus Kosmopoliten und aus Bewohnern des Kaltwassers. Immerhin scheinen manche Bestandteile beider thermischer Tiergruppen als Ebenenbewohner am Fuss der Gebirgsmauer Halt zu machen und die hochgelegenen Seen nicht zu erreichen. Künftige Studien werden kaum alle faunistischen Lücken zwischen der Tiefsee der Ebene und des Alpenkamms zu schliessen vermögen.

Wichtig erscheint die Beobachtung, dass die Kaltwassertiere, welche am Alpenfuss, im Mittelgebirge und im Flachland die grossen Tiefen aufsuchten und dem Ufer fast vollständig fremd wurden, in den Hochalpen den seichten Litoralsaum und den von Schmelzwasser gebildeten Tümpel bewohnen. Im flachen Gebirgssee, in den die Eiswand des Gletschers abtropft, in der stets kalten Moosquelle und im Brunnen der Alpen sammeln wir mühelos die Milben, Wurzelfüsser und niederen Krebse, welche der Schlammeschöpfer und das Schleppnetz sonst aus den Abgründen von hunderten von Metern Tiefe der Seen des Alpenvorlands heben. In dieser Beobachtung liegt ein neuer Beweis dafür, wie sehr die Temperatur auf die Verteilung der stenotherm die Kälte aufsuchenden Tiere ihren Einfluss ausübt. Im Flachland wichen die Stenothermen zurück in die kalten Tiefen, im Hochgebirge dagegen konnten sie sich auch im kühlen Seicht- und Kleinwasser halten. Viele Gewässer der Hochalpen sind faunistisch in dem Zustand der subalpinen Seen während der unmittelbaren Postglacialzeit stehen geblieben. Die Tiefenfauna belebt in diesen Hochgebirgsgewässern auch das Ufer, oder besser, sie ist einstweilen in ihnen nicht entstanden, nicht vom Litoral abgetrennt worden. Es fehlte dazu der treibende Faktor, die am Ufergürtel der Ebene und der Voralpen seit dem Rückzug der Gletscher eingetretene Temperatursteigerung. Sie zwang stenotherme Kältetiere zum Abstieg auf den tiefen Grund und schuf so eine profunde Fauna mit typischen Zügen. Das Ufer verarmte und der Seegrund bereicherte sich um charakteristische Tierarten.

Eine faunistische Mittelstellung zwischen Hochalpenseen und subalpinen Becken nehmen einzelne Wasseransammlungen von mässiger Höhenlage ein. In ihnen reicht die Tierwelt der Tiefe weit gegen das Ufer hinan, ohne dasselbe indessen ganz zu erreichen. Diese Gewässer stehen auf halbem Weg zur Ausbildung einer Tiefenfauna.

Die Seen Dänemarks und Norddeutschlands liegen schon im Bereich der ehemaligen nordischen Vereisung. Trotzdem die tiefsten dieser Becken wenig mehr als 40 m abfallen, beherbergt ihr Grund doch die Bestandteile einer echten profunden Tierwelt. Dafür zeugen vor allem die Untersuchungen von *Samter* und *Weltner* am Madüsee in Pommern und die Beobachtungen *Wesenberg-Lunds* an dänischen Gewässern, besonders am Fursee. Eurytherme Kosmopoliten und stenotherme Kaltwassertiere des subalpinen Seeegrunds finden sich auch in den Becken am Rand der Ostsee zusammen. Doch fügt sich zu ihnen ein weiteres, fremdes Element, das mit aller Deutlichkeit neue, historische Einflüsse auf die Entstehung der Tiefenfauna ankündigt und durch seine An- und Abwesenheit die Errichtung einer tiergeographischen Grenze gestattet.

Die sich frisch einstellenden Tiefenbewohner des Süsswassers sind Krebse von marinem Habitus, deren verwandtschaftliche Beziehungen nach dem nördlichen Eismeer hinweisen. Sie zählen zu verschiedenen systematischen Gruppen und gehören besonders zu den Gattungen *Mysis*, *Pontoporeia* und *Pallasiella*. In überzeugender Weise ist von berufensten Forschern die Ansicht verfochten worden, dass die Meertiere des hohen Nordens Zutritt zum Gebiet der heutigen Ostsee erhielten, solange dieselbe als Yoldiamer mit dem nördlichen Eismeer in weiter offener Verbindung stand. In einer folgenden Zeit wurde das Yoldiamer durch Hebung zum isolierten, sich aussüssenden Ancylussee. In ihm fand die allmähliche Umbildung der marinen Organismen zu Süsswassertieren statt. Als ein neuer Meereinbruch aus dem Ancylussee das Litorinameer schuf, zog sich die Süsswasserfauna, und mit ihr die Nachkommen der einst marinen Eismeercrebse, vor dem steigenden Salzgehalt in die Flussmündungen und die später vom Meer sich abtrennenden Buchten zurück. Heute leben die früheren Bewohner der arktischen Meere als Relikte im Süsswasser der Seen im Umkreis des Baltischen Meers. *Mysis*, *Pontoporeia* und *Pallasiella* zeugen für den Einfluss, den die durch Niveauschwankungen bedingten postglacialen Veränderungen der Ostsee auf die Gestaltung der Fauna im Süsswasser gewannen.

Noch weit nach Norden, bis nach Finnland und Skandinavien und westlich bis nach Irland, soweit in Seen Tiefenfänge ausge-

führt wurden, lassen sich in der profunden Fauna die zwei Elemente erkennen, die uns am Alpenrand begegneten: anpassungsfähige Weltbürger und an engbegrenzte Temperaturen gebundene Kältetiere. Mit dem Vormarsch nach Norden aber tritt in der Tiefe des Süßwassers immer herrschender, immer reicher an Arten und Individuen der dritte Faunenbestandteil auf, die sekundär an das Leben im Binnensee adaptierten Nachkommen von Organismen des nördlichen Eismeers.

Kehren wir nach diesem arktischen Exkurs an den Alpenfuss zurück. Wie der Bestand der Tiefenfauna von See zu See in nicht unbeträchtlichem Ausschlag wechselt, so verändert sich auch der Charakter der profunden Tierwelt in demselben Becken von Ort zu Ort. Beschaffenheit des Untergrunds, des Substrats auf und in dem die profunde Tierwelt lebt, und Gestaltung des Ufers, wo die Quelle für die Tiefenbevölkerung fließt, heissen vor allem die den lokalen Charakter der profunden Tiergesellschaft bestimmenden Faktoren. Nur wenige Tierarten von den zahlreichen Tiefenformen des Vierwaldstättersees verbreiten sich gleichmässig über den ganzen Grund des vielgestaltigen Beckens. Wo sich auf dem tiefen Seeboden dicke Schichten vermodernder Pflanzenreste anhäufen, im Vierwaldstättersee vor Stansstaad oder Meggen, entwickelt sich ein wimmelndes Leben von Detritusfressern, von Würmern, Wurzelfüssern und Insektenlarven, und ihnen folgen die räuberischen Milben und Krebse. Ein Fang enthebt der Tiefe tausende von tierischen Organismen. Spärlicher wird die Tiefenfauna auf grobem Sandgrund, arm da, wo Bäche und Flüsse ungefüges Geschiebe in den See schütten. Doch bringen die Zuflüsse der Seetiefe auch manchen unfreiwilligen Zuwanderer. Vor der Mündung der Reuss, im weiten Deltabereich von Muota und Engelbergeraa beherbergt die Tiefe des Vierwaldstättersees regelmässig Insektenlarven und Würmer fluviatilen Ursprungs. Manche dieser Verirrtten scheinen sich auf dem Grund durch Generationen fortzupflanzen und endlich definitives Bürgerrecht zu erwerben.

Wo Sümpfe den See begleiten, wie bei Luzern, strömt auch die Sumpff fauna in breiter Masse in die Tiefenregion hinab. Die Steilufer des Bürgenstocks, des Lopperbergs und die Felswände des Urnersees, an denen eine litorale Fauna kaum gedeiht, bedingen auch eine stark ausgeprägte Tierarmut in der Tiefe. So beherrscht die Uferbeschaffenheit in weitgehendem Masse die örtliche Tierverteilung in den Seetiefen.

Daneben scheinen aber noch andere Einflüsse, vielleicht mehr historischer Art, für die lokale Faunengruppierung auf dem Seegrund Geltung zu besitzen. Als bestes Beispiel mag auch hier

der Vierwaldstättersee dienen. Seine einzelnen Teile weichen biologisch so weit voneinander ab, wie sonst nur vollständig getrennte Seen von verschiedenem Typus. Das gilt für das Plankton, die freischwebende Organismenwelt der einzelnen Becken des reich gegliederten Sees, und das behält seine Gültigkeit für die Mollusken, die Schnecken und Muscheln des Ufergürtels.

Die Tiefenwelt des Vierwaldstättersees scheidet sich nach ihrem Bestand ebenfalls in mehrere von Ufer- und Bodenbeschaffenheit unabhängige Bezirke, deren ziemlich scharf gezogene Grenzen nicht durch die oberflächlich sichtbare Gliederung des Gewässers, sondern durch unterseeische Linien gegeben werden.

Vor dem Alpnacherbecken macht die profunde Fauna Halt. Der relativ seichte Seeabschnitt, in den die Sarner Aa und die Wildbäche der Schlieren ihre Geschiebemengen und Lasten von feinstem Gesteinsdetritus werfen, beherbergt auf seinem nahrungsarmen Grund kaum geringfügige Spuren echter Tiefentiere. Auch von den eurythermen Kosmopoliten bewohnen nur wenige Arten, die anpassungsfähigsten, den Boden des unwirtlichen Gewässers. So stellt sich der Alpnachersee durch negative Eigenschaften seiner Tiefenbevölkerung in scharfen Gegensatz zum eigentlichen Vierwaldstättersee. Das wirkt umso auffallender, als wenige hundert Meter von der Seeenge bei der Acherbrücke entfernt, in unmittelbarer Nachbarschaft des Alpnachersees, sich das denkbar reichste profunde Leben entfaltet. Die mittleren Tiefen von 80 bis 100 Meter vor Stansstaad liefern ein buntes Gewimmel ungezählter Tiefentiere aus beiden thermischen Hauptgruppen, die zur grundbewohnenden Organismenwelt zusammentreten.

Noch überraschender mag die Beobachtung erscheinen, dass von Luzern ausgehend und Flüelen zuschreitend die Tiefenfauna an Arten verarmt und zwar nicht allmählich, sondern in bestimmten Etappen, ruckweise gewissermassen. Der Befund war so unerwartet, dass auf seine Prüfung mit allen für den Tiefenfang geeigneten Methoden grosse Sorgfalt verwendet wurde. Immer zeitigte die erneute Untersuchung das alte Resultat. Vor den Moränenwällen, die an verschiedenen Stellen sublakustrisch den See durchqueren, bleibt ein Teil der Tiefenarten auf dem ostwärts gerichteten Marsch stehen. Andere, im allgemeinen beweglichere Tierformen, übersteigen zwar die unterseeischen Schuttdämme, doch nimmt jenseits der Moränen ihre Individuenzahl rasch ab. Es überschreiten nur die Vorposten das der Wanderung der Art sich entgegenstellende Hindernis.

An zwei Orten macht sich im Vierwaldstättersee der Stillstand der Tiefenfauna auf dem Zuge nach Osten besonders deutlich bemerkbar. Einmal an dem Moränenwall, der nördlich der Seeenge

der Nasen als mächtiger Halbkreis mit gegen Vitznau gerichteter Konvexität den See unter dem Wasserspiegel durchquert, und sodann vor dem gewaltigen Schuttwall, der sich sublakustrisch von der Kapelle am Kindlismord nach dem Hof Schwibogen erstreckt und dadurch den Gersauersee in zwei sekundäre Becken zerlegt. Beide Dämme stellen vom See bedeckte Rückzugsmoränen der letzten Phase der diluvialen Gletscherzeit dar.

Von rund 150 profunden Tierarten des Vierwaldstättersees kommen etwa 130 in den untern Seeteilen, westlich der Nasenenge vor. Von ihnen überschreiten, nach dem heutigen Stand der Faunistik, mehr als 70 die Stirnmoräne bei den Nasen ostwärts nicht. Einige zwanzig weitere Arten erreichen die Ostgrenze ihrer Verbreitung an der Moräne beim Kindlismord. Manche Arten, die westlich der untergetauchten Trümmerwälle fast in keinem Tiefenfang fehlten, liessen sich östlich von diesen Barrieren trotz aller Mühe und Sorgfalt nicht mehr nachweisen. Dabei ergab sich das weitere eigentümliche Verhältnis, dass nicht die eurythermen Kosmopoliten vor den Moränen stehen bleiben, sondern vor allem die stenothermen echten Tiefenbewohner. Ihre Zahl nimmt nach Osten gehend rasch ab. Es gilt der fast paradox klingende Satz, dass in einem der tiefsten Seeteile, im Abgrund des Urnerbeckens, typische Tiefentiere an Zahl von Arten und Individuen am seltensten auftreten.

Natürlich ist nicht daran zu denken, dass die unterseeischen Moränenwälle der Ausbreitung der Fauna auf dem Seegrund unüberwindliche Schranken setzen. Ihre Einsattlungen liegen tief genug unter dem Wasserspiegel, um auch streng an tiefe Temperaturen gebundenen Tieren bequeme Pässe von einem Seebecken in das benachbarte zu bieten. Auch sind seit der Aufschüttung der Dämme Jahrtausende verflossen. Trotzdem gewinnt man den Eindruck, als ob die Tierwelt noch nicht Zeit gefunden hätte, mit allen ihren Bestandteilen den Seegrund gleichmässig zu besiedeln. Es ist dabei zu bedenken, dass den Tiefentieren nur der Weg langsamer aktiver Ausbreitung, nicht aber das Mittel des schnell sich vollziehenden passiven Transports durch Wind und Vogel offen steht.

Den rückweichenden Eismassen folgte die Fauna. Der lange Stillstand im Rückzug des Eises, der die Aufschüttung der Moränen bei den Nasen und am Kindlismord erlaubte, bedeutete für die Tierwelt einen ebenso langen Halt im Vormarsch nach Osten. Noch heute prägen sich gewissermassen die Ruhepausen vor der Gletscherstirn während der Wanderung durch faunistische Grenzlinien aus, die Moränen markieren.

Es mag zukünftigen Untersuchungen vorbehalten bleiben, die Bedeutung des Bodenreliefs für die profunde Tierverteilung rich-

tig zu erkennen. Einstweilen sei nur der Hinweis darauf erlaubt, dass die angedeuteten Verhältnisse vielleicht historischer Erklärung sich zugänglich erweisen.

In vertikaler Richtung steigen sowohl die Kosmopoliten des Ufers, wie die stenothermen Kaltwasserbewohner hinab bis auf die tiefsten Seeegründe. Das zeigen die Erfahrungen am Lemán sowohl, wie diejenigen am Vierwaldstättersee, die Beobachtungen am Lac d'Annecy, wie die wenigen im Bodensee ausgeführten Tiefenfänge. Die auf dem Vierwaldstätterseematerial aufgebaute Statistik lehrt aber noch weiter, dass mit dem Abstieg in die grossen Tiefen die Arten der eurythermen Weltbürger relativ immer seltener werden, während die Zahl der Kältetiere gleichzeitig zunimmt.

Wie weit die Tiefenfauna in ihren typischen Elementen sich bis zum Ufer erhebt, lässt sich allgemein nicht beantworten. Einige ihrer Arten erreichen sicher den Litoralsaum, andere scheinen die Tiefe nicht zu verlassen. In hochgelegenen Seen rückt, wie gezeigt wurde, die profunde Fauna nach oben. Lokale Verhältnisse der Temperatur und der Beschaffenheit des Untergrunds scheinen von Ort zu Ort die obere Marke der profunden Tierwelt zu verschieben. Eine allgemein gültige faunistische Grenze zwischen Litoral und Tiefe lässt sich nicht ziehen. Es mag bei der floristischen Unterscheidung der beiden Regionen bleiben, die *Forel* nach der Gegenwart und Abwesenheit der grünen Pflanzen gab.

Forel hat als erster die Frage nach der Herkunft der Tiefenfauna der subalpinen Seen allgemein und in heute noch gültiger Weise beantwortet. Die Tiefsee bildet einen von der Aussenwelt abgeschnittenen Wohnplatz. Nur eine Strasse führt zu ihr, der Weg vom Ufer aus. Unter sich stehen die Tiefenregionen der einzelnen Seen in keiner Beziehung, ein gegenseitiger Austausch profunder Tiere scheint ausgeschlossen.

Die Uferzone jedes Sees wird so zur Quelle der Tiefenfauna desselben Beckens. Am Litoral findet sich eine Tiergesellschaft, die, wenigstens zum Teil, durch den Aufenthalt im Schlamm und Sand sich für das Leben auf dem mobilen und plastischen Tiefenboden vorbereitet. Aktive Tiefenwanderung, passives Hinabgleiten mit den Strömungen, mit rutschender Erde, Untersinken mit Pflanzenteilen von der Seefläche aus, Import durch zufließende Ströme und Bäche entführen Ufertiere ihrem Wohnsitz und bringen sie zur dunkeln Tiefe.

Alle Beobachtungen zeugen für die Richtigkeit der *Forel*'schen Annahme vom litoralen Ursprung der profunden Fauna und von der Art des Transports auf den Seegrund.

Auch gegen die Hypothese, dass zwei bekannte und weitverbreitete Tiefentiere, die blinde Assel, *Asellus cavaticus*, und der ebenfalls augenlose Flohkrebs, *Niphargus puteanus*, aus den unterirdischen Gewässern, ihrem regelmässigen Wohnsitz, in die Seetiefen gelangt seien, lässt sich kein Einwand erheben. Wissen wir doch durch die neuere Systematik, dass die Asseln und Flohkrebse beider Medien, von Höhle und Tiefsee, durchaus identisch sind.

Eine andere Ansicht *Forels* dagegen dürfte kaum Geltung behalten. Der Waadtländer Forscher betrachtet die Tierwelt der Tiefe als eine Kümmerfauna, zusammengesetzt aus schwachen, hinfalligen, dem Untergang verfallenen Tieren. Nur steter Nachschub von oben, vom Ufer her, soll imstande sein, die Lücken der in der Tiefe einen aussichtslosen Kampf führenden Fauna immer wieder auszufüllen. Höchstens durch einige Generationen sollen die Tiefenbewohner sich fortpflanzen vermögen. Dann stirbt der Stamm aus.

Es sei zugegeben, dass in der Tiefsee, wie an irgend einem anderen Wohnort, dem Ufer etwa oder der Höhle, einzelne Arten in seltenen und verkümmerten Exemplaren auftreten. Diese Formen leben dort an der äussersten Grenze der für ihre Existenz noch möglichen Bedingungen. Sie gedeihen an anderen Orten, unter ihnen besser zusagenden Verhältnissen, normal.

Doch geht es nicht an, die Tiefentierwelt deshalb als Kümmerfauna zu betiteln, so wenig als die Tiergesellschaften des Ufers oder der Höhle, in denen ebenfalls Kümmerformen vorkommen.

Zugegeben sei auch, dass gewisse Arten sich auf dem Seegrund nur durch fortwährenden Nachschub von oben dauernd zu halten vermögen. Ein Beispiel soll dies zeigen.

In der Tiefe der Oberengadiner Seen, speziell des Silsersees, lebt in grossen Mengen eine durch bescheidene Dimensionen ausgezeichnete Kümmervarietät der Alpenplanarie. Sie fehlt auf dem Grund der subalpinen Becken und findet dort Ersatz in einer ganz ähnlich reduzierten Form eines nahe verwandten Strudelwurms, *Dendrocoelum lacteum*. Das letztgenannte Tier ist eurytherm und bewohnt unter anderem häufig und weitverbreitet die Seeufer des Alpenfusses. *Planaria alpina* dagegen trägt den Charakter eines typischen Kältetiers; ihr Hauptverbreitungsgebiet liegt heute in den Bächen und auch im flachen stehenden Wasser der Hochalpen. Doch dürfen wir, gestützt auf faunistische und biologische Befunde, mit voller Sicherheit annehmen, dass die Planarie in der unmittelbaren Postglacialzeit auch im damals noch tief temperierten Wasser des Alpenvorlands, das sie heute nur noch in einzelnen auseinander gerissenen Kolonien bevölkert, weite Verbreitung genoss. Damals stieg die Alpenplanarie wohl auch vom Ufersaum der sub-

alpinen Seen in die Tiefe, wie heute ihr eurythermer Stellvertreter *Dendrocoelum lacteum*. Als sich aber das Ufer erwärmte, starb die kälteliebende *Planaria alpina* in seinem Bereich aus, und auch ihre Tiefenkolonie erlosch, da der stete Nachschub neuen Bluts von oben her ausblieb.

Im Silsersee bestehen die alten glacialen Verhältnisse weiter, der alpine Strudelwurm bevölkert das Ufer und schiebt fortwährend Sendboten zur Tiefe, die dort zur Zwerggrasse verkümmern.

Im übrigen aber lässt das üppige Gedeihen der Tiefenfauna den Gedanken nicht aufkommen, dass sie eine Gesellschaft verkümmelter und aussterbender Tiere darstelle, deren Weiterexistenz nur durch fortwährende Erneuerung und Nachschub von oben gesichert werde. Manche Arten bevölkern den Seegrund in ungeheuren Mengen. Auf weite Strecken hin bedecken die Moostierchen als dichte unterseeische Wiesen den Boden. Aus wenigen Litern Tiefenschlamm lassen sich tausende von Pisidien und hunderte von Borstenwürmern herauslesen. Mückenlarven und Wassermilben, blinde Krebse und Strudelwürmer treten auch in den tiefsten Seeabstürzen oft in wimmelnder Menge auf. Immer wieder bietet sich das Bild rege pulsierenden Lebens. An Individuenfülle kommt die dunkle Tiefsee dem sonnenbestrahlten Ufer gleich, oft überbietet das Tiefseeleben dasjenige des Litorals an Reichtum.

Dazu fügt sich, dass manche Tiefentiere grösser, stattlicher werden, als ihre nächsten Verwandten und Artgenossen des Ufers. Das betrifft vor allem Wurzelfüsser, manche Krebse und Würmer.

Endlich übersteigt die Fortpflanzung an Ausgiebigkeit in der Tiefsee nicht selten die für den Litoralsaum bekannten Verhältnisse. Die Geschlechtsorgane wachsen, die Zahl der Eier nimmt zu und die Dauer der Geschlechtstätigkeit, die sich bei den Verwandten des Flachwassers nur auf Wochen oder Monate erstreckt, dehnt sich auf dem Seegrund über den ganzen Jahreslauf.

Alles lässt *Fovels* Ausspruch von einer kümmerfauna der Tiefe ungerechtfertigt erscheinen.

Es reiht sich eine weitere entscheidende Beobachtung an, die die Theorie vom notwendigen Tiernachschub nach der Tiefe vollends erschüttert. In der profunden Region leben und gedeihen vortrefflich zahlreiche Tiere, die dem Flachwasser und dem Ufersaum heute ganz oder fast ganz fehlen. Es sind die stenothermen, Kälte suchenden Organismen. Ihr Bestand kann vom Ufer her nicht erneuert werden; er muss sich seit der Einwanderung in die Tiefe, die, wie gezeigt werden soll, gerade für diese Geschöpfe weit zurückliegt, durch ungezählte Generationen profund erhalten haben.

Forel kannte nur eine kleinere Zahl von Tiefentieren, die am Ufer nicht vorkommen oder die dort selten sind. Er steht ihnen ratlos gegenüber und verzichtet darauf, ihre Gegenwart auf dem Seegrund zu erklären.

Seither hat sich die Zahl der bekannten stenothermen Tiefenbewohner beträchtlich vermehrt. Diese Organismen gehören den verschiedensten systematischen Einheiten an. Die neuere Faunistik und Systematik gibt uns die Mittel an die Hand, die Anwesenheit von am Ufer fehlenden Kältetieren in der profunden Region zu deuten und die Zeit ihrer Einwanderung auf den Seegrund zu bestimmen.

Auch die stenothermen Tiere müssen der Flachwasserfauna entstammen; ein anderer faunistischer Weg in die Tiefsee, als der vom Ufer ausgehende, stand nie offen. Aus der heutigen Uferbevölkerung können die Stenothermen nicht hervorgegangen sein, also ist ihre Quelle in der Vergangenheit zu suchen, in einer Litoralfauna, die der heutigen vorausging. Auf der anderen Seite bildete sich die Uferfauna und aus ihr die Tierwelt der Tiefe erst, nachdem sich die diluvialen Gletscher definitiv aus dem Gebiet der subalpinen Seen zurückgezogen hatten. Der Eintritt der Kältetiere in die Tiefenwelt liegt somit zeitlich zwischen dem Schluss der Glacialperiode und der Jetztzeit. Von selbst drängt sich der Gedanke auf, dass die stenothermen Tiefenbewohner Ueberreste einer einst im kalten Schmelzwasser der Gletscher- und Nachgletscherzeit weitverbreiteten Tierwelt seien. Die postglaciale Temperatursteigerung verwies diese Kältetiere aus dem sich erwärmenden Flachwasser der Ebene und aus dem Ufergürtel. Sie schränkte ihre Verbreitung auf kleine Bezirke von stets niedriger Temperatur ein und verbannte die einst herrschenden Organismen in die Refugien der Tiefsee, der Höhle, der kalten Quellen und der Gebirgsgewässer.

Die Auffassung der stenothermen Tiefentiere als Trümmer einer Schmelzwasserfauna findet biologische, systematische und faunistisch-geographische Stützen. Biologisch spricht für den glacialen Ursprung dieser Tiere ihre Vorliebe für das kalte Wasser, systematisch und faunistisch-geographisch das Auftreten derselben Organismen an weit entlegenen Lokalitäten von heterogener Beschaffenheit, die nur das eine Merkmal der tiefen Temperatur gemeinsam haben. Zu diesen Zufluchtsorten zählen die Gewässer des hohen Nordens, und in Mitteleuropa die tiefen Seeegründe, die unterirdischen Wasseradern, Tümpel glacialer Moore, Gebirgsgewässer und eisige Quellen. In diesen Schlupfwinkeln lebt die Eiszeitfauna weiter.

So erscheint die Entstehung der mitteleuropäischen Tiefsee-fauna als ein historischer Prozess, der mit dem Rückzug der dilu-

vialen Gletscher einsetzt und unter dem Druck eines klimatologischen Ereignisses, der postglacialen Temperatursteigerung, sein typisches Gepräge erhält.

Auf dem eisfreien Streifen Zentraleuropas fand sich während der maximalen Vergletscherung eine aus verschiedenen Elementen gemischte Tierwelt des Festlandes und des Wassers zusammen. Sie bestand aus Tieren, die vor den Eisströmen des Nordens nach Süden wichen, aus Arten, die vor den Gletschern von den Gebirgen, besonders den Alpen, in die Ebene stiegen und aus resistenten präglacialen Bewohnern des Flachlands, denen ihre Eurythermie erlaubte, auch während der Gletscherzeit in Mitteleuropa auszuhalten. Diese Mischfauna erweiterte postglacial ihren Wohnbezirk, indem sie den gegen die Arktis und in die Gebirge zurückweichenden Gletschern folgte. Sie ward auch zur ersten Quelle der neu entstehenden Tiefentierwelt. Zuerst besetzte sie die eisfrei werdenden Seeufer; allmählich sanken ihre Bestandteile aktiv oder passiv auch auf den tiefen Grund und erwarben sich dort, wenigstens teilweise, bleibendes Bürgerrecht.

Die sich einstellende Temperatursteigerung liess die nordischen und alpinen Kältetiere am Ufergürtel aussterben oder selten werden und verbannte sie vollends in die Refugien glacialer Organismen, das Gebirge, die Quelle, die Höhle und vor allem in die Tiefsee. Dagegen stellten sich am Litoral während der Nachgletscherzeit bis heute neue Zuwanderer von verschiedenen Seiten ein, zum grossen Teil eurytherme Kosmopoliten, die wieder ihre Sendboten in die Tiefenregion schicken. Der Prozess der Bildung einer profunden Fauna wickelt sich heute immer noch weiter ab.

So stellt die heutige Tiefenfauna das Spiegelbild der Tierwelt des Ufers und ihrer Geschichte seit dem Gletscherrückgang dar.

Es fällt nicht leicht, die Mischfauna der Tiefe auf ihre einzelnen, ursprünglichen Komponenten zu analysieren, zu entscheiden, welche heutigen Bewohner der profunden Region präglacial dem Norden, welche den Alpen, welche endlich dem Flachland Mitteleuropas angehörten.

Vielleicht müssen diejenigen Formen, welche am Schluss der Gletscherzeit das Hochgebirge nicht erstiegen, wohl aber nach Norden zurückwichen, als auch ursprünglich nordische Tiere angesehen werden. Präglacial alpin sind vielleicht die Tiefentiere, welche heute auf dem Grund der Seen des nördlichen und südlichen Alpenfusses zugleich Zuflucht gefunden haben. Sie wären vor den Gletschern in das nördliche und südliche Vorland hinabgestiegen und hätten postglacial die Tiefe sowohl der nördlichen Randseen, als der insubrischen Becken erreicht.

Alle diese ungelösten Fragen harren der Prüfung an einem reicheren faunistischen Beobachtungsmaterial. Besonders die noch ausstehende gründliche Tiefendurchsuchung der oberitalienischen Seen verspricht Einblicke in die Zusammensetzung der profunden Fauna aus ihren ursprünglichen Elementen.

Ebenso schwer fällt es, heute einen weiteren Bestandteil der Tiefenfauna nach seiner Herkunft zu deuten. Es sind Tiere, die im Süßwasser isoliert dastehen, und deren nächste Verwandte im Meer, und zwar besonders an den nördlichen Küsten Europas, leben. Sie zählen zu der Gruppe der stenothermen Kaltwasserorganismen und gehören besonders zu zwei weit auseinander liegenden systematischen Einheiten, zu den Cytheriden, einer Familie der Muschelkrebse, und zu den allöocölen Turbellarien. Die beiden Gruppen von marinem Habitus besitzen in der Tiefe unserer Seen, und seltener im mitteleuropäischen Flachwasser, eine Reihe typischer Vertreter.

Wie wir uns die postglaciale Einwanderung dieser Meertiere in die Tiefsee des subalpinen Süßwassers zu denken haben, lässt sich nach dem heutigen Stand von Faunistik und Systematik nicht entscheiden. Am ehesten möchte ich der Ansicht zuneigen, die Vorfahren der Cytheriden und Allöocölen hätten sich, wie manche Bewohner des nördlichen Eismees, in dem der heutigen Ostsee vorausgehenden Ancyclussee an das Süßwasser angepasst. Diesen See nennt ein so erfahrener und vorsichtiger Kenner der limnophilen Fauna wie *Wesenberg-Lund*, das gewaltige Anpassungs- und Dispersionszentrum, das für die postglaciale Besiedlung des mitteleuropäischen Süßwassers die grösste Bedeutung gewann.

Als später der Ancyclussee zum salzigen Litorinameer sich wandelte, zogen, wie die relikten Krebse der dänischen und norddeutschen Wasserbecken, so vielleicht auch die Cytheriden und allöocölen Strudelwürmer durch das reiche Schmelzwassersystem der Nachgletscherzeit landeinwärts. Sie erreichten nach langer aktiver oder kürzerer passiver Wanderung den Fuss des mitteleuropäischen Hochgebirgs und seine Seetiefen. An der Alpenmauer erst machte die vom baltischen Meere ausgehende Wanderung Halt. Dasselbe Ereignis, das den Seen Dänemarks und Norddeutschlands fremdartige Bewohner von marinem Anstrich brachte, warf seine faunistischen Wellen vielleicht bis in die Tiefen der subalpinen Wasserbecken.

Der Tiefsee fehlen gewisse am Litoral blühend vertretene Tiergruppen ganz. Es kommen, um nur wenig zu nennen, auf dem tiefen Grund keine Enten- und Malermuscheln, keine Najaden vor, es leben dort keine ausgewachsenen Wasserinsekten, es fehlen

fast ganz die Egel und Spongillen des Ufers, der Flusskrebs bleibt vom Grunde ausgeschlossen.

Die Tiefe mit ihren spezialisierten Lebensbedingungen hält unter der Litoralfauna scharfe Auslese. Sie weist manche Form und Gruppe ganz zurück, sie lässt andere Arten nur in spärlichen Exemplaren und in kurzer Generationenfolge weiter vegetieren, so dass nur steter Nachschub vom Ufer die profunde Kolonie dauernd halten kann. Zahlreiche andere Litoralarten dagegen gedeihen auf dem Seegrund vortrefflich. Ihre Gesamtheit bildet die definitiv eingebürgerte Tiefenfauna.

Die profunde Zone wirkt auf die Ankömmlinge vom Ufer faunistisch auslesend, aber nicht, oder nur in bescheidenem Masse, morphologisch umgestaltend.

Einige allgemeine, in Worten oft schwer auszudrückende Veränderungen der Tiefentiere gegenüber ihren uferbewohnenden Stammformen lassen sich allerdings nicht leugnen. Doch bleiben diese Umwandlungen von systematisch nur geringer Bedeutung.

Sie beziehen sich etwa auf die Grösse. Einige Arten verkümmern in der Tiefe, sie werden kleiner, andere nehmen dagegen an Körperumfang zu. Die bunten Farben des Ufers verblassen, die Augen werden rudimentär, ihr Pigment verliert die dunkle Färbung. Luftatmende Organe, wie die Lungen der Tiefenschnecken passen sich der Wasseratmung an. Die Molluskenschalen werden schwach und zerbrechlich. Am Ufer festsitzende Tiere, wie die Bäumchen der Bryozoen, stecken profund lose im zarten Tiefenschlamm. Alle morphologischen Umgestaltungen aber erweisen sich als wenig konstant. Ihr Umfang schwankt nicht selten von Individuum zu Individuum in recht weiten Grenzen. Den Tiefenformen gebührt höchstens die Bezeichnung von oft noch flüssigen Varietäten, nicht aber von festgelegten Arten.

Auch biologisch bleibt die Tiefe auf ihre Bewohnerschaft nicht ganz ohne Einfluss. Einige Arten scheinen in der Tiefe ihre Fortpflanzungstätigkeit im Vergleich zu den Verwandten des Ufers zu steigern. Die Geschlechtsorgane schwellen an, und die Vermehrungszeit dehnt sich über das ganze Jahr. So verhalten sich konvergierend die Tiefenvarietäten der Alpenplanarie und von *Dendrocoelum lacteum*. Auch die blinde Assel der Seetiefen vermehrt sich, im Gegensatz zur Assel des Flachwassers, während des ganzen Jahrs. Umgekehrt scheint der in der Tiefe häufig und in stattlicher Grösse auftretende *Cyclops viridis* seine Fortpflanzung auf eine kurze Epoche des Spätsommers einzuschränken.

Allgemeine Schlüsse sind auch hier noch nicht erlaubt; denn die Biologie der Tiefentiere bildet heute ein fast unbestelltes Feld.

Die zoologische Tiefenforschung im Süsswasser hat eine kurze aber lehrreiche Geschichte hinter sich. Vor vier Jahrzehnten wies *Forel* als erster den Weg nach den biologisch unbekanntem See-Gründen des Alpenrands. Das bleibt das grosse und für immer unbestreitbare Verdienst des Waadtländer Forschers. Der geöffnete Pfad aber führte nicht weiter; es fehlten die Werkzeuge, um ihn gangbar zu machen.

Und heute, da die verbesserte Faunistik und Systematik endlich einen genügenden Ueberblick über das von *Forel* entdeckte Land erlaubt, gestaltet sich die Aussicht ganz anders, als die ersten Erforscher es erwarteten. Die Hoffnungen, in der Tiefe einen Einblick in das Schaffen der den Tierkörper formenden Kraft zu gewinnen, sind enttäuscht worden, dafür aber haben sich Blicke in die Vergangenheit der Fauna geöffnet.

Die Tiefe der mitteleuropäischen Gewässer erwies sich nicht als Schöpfungszentrum neuer Formen, wohl aber erzählt ihre Bewohnerschaft durch Zusammensetzung, Verbreitung und Lebensweise von den Schicksalen, welche die Süsswassertierwelt seit dem Rückzug der diluvialen Gletscher trafen und von dem Einfluss, den klimatologische und geologische Ereignisse auf die Fauna ausübten.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Basel](#)

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: [22_1911](#)

Autor(en)/Author(s): Zschokke Friedrich

Artikel/Article: [Die Tiefenfauna der mitteleuropäischen Seen 3-23](#)