© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Faunistische Studien in den Süsswasserseen der Schweiz[1]).

Von

Dr. F. A. Forel,

Professor an der Akademie zu Lausanne.

Die allgemeinen Bedingungen und die Entstehung der Formen der Thiere und Gewächse, welche gesellschaftlich in unseren Süsswasserseen des nördlichen Abhanges der Alpen leben, bieten so viel Interesse, dass ich versuchen will, die Hauptfactoren dieser Vorgänge in dem jetzigen Jubelhefte zusammenzufassen. Die Untersuchungen über diese Faunen und Floren sind bei weitem noch nicht beendigt; sie sind, so zu sagen, kaum angefangen; für manche Species bestehen die systematischen Bestimmungen noch nicht, und in manchen Seen ist die einfache Nomenclatur der Wesen noch nicht zu Stande gebracht. Bei diesen Umständen mögen die allgemeinen Betrachtungen, welche ich kurz erörtern werde, dazu wirken, einige Naturforscher in ein so reiches Gebiet einzuladen; für jeden ist noch Platz und Arbeit vorhanden, jeder wird sich leicht eine schöne Ernte von Neuigkeiten verschaffen können.

In Bezug auf die allgemeinen Bedingungen des Lebens in einem Süsswassersee, kann man denselben in drei Hauptregionen theilen, nämlich die littorale, die pelagische und die tiefe Region unterscheiden. Um diese Eintheilung zu rechtfertigen, will ich die Me-

1) Vergl. F. A. Forel, Introduction à l'étude de la faune profonde du lac Léman. Bull. soc. vaud. sc. nat. X. 217. Lausanne 1869. — Matériaux pour servir à l'étude de la faune profonde etc. I. Série 1874, II. Série 1875, III. Série 1876. Lausanne. Rouge et Dubois. — La faune profonde des lacs suisses, Discours prononcés devant la Soc. helvét. des sc. nat. I. Discours, Schaffhausen 1873. II. Discours, Chur 1874. — Notice sur l'histoire naturelle du lac Léman. Montreux 1876.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dienverhältnisse und die Faunen unseres Lemans (Genfersee) kurz auseinandersetzen [1]).

I. Die littorale Region (Uferregion) zieht sich bandartig längs der Küste hin, und erstreckt sich bis zu einer Tiefe von 10 M. bis 15 M. in den See hinaus. Die vom Medium abhängenden Bedingungen sind folgende: Schwacher Druck; heftige Bewegung des Wassers durch Wellen und Strömungen; veränderliche Temperatur von 5° bis 25° C.; Beleuchtung durch Sonnen- und Mondlicht; zahlreiche und verschiedene harte Gegenstände bieten den Thieren feste Anheftungspuncte. — Im Allgemeinen sehr grosse Variabilität der Medienumstände.

Die Flora ist eine sehr reiche und besteht aus den Waldungen der Potamogeton, Myriophyllum und Ceratophyllum, aus den Rasen der Chara und Nitella, und aus den die Steine und Pfähle deckenden Teppichen der Cladophora und Ulothrix. Es bleiben noch zu erwähnen eine reiche Anzahl von niedrigen Algen. Oscillariae, Rivulariae, Chaetophorae, Diatomaceae etc.

Die littorale Fauna ist die bis jetzt allgemein bekannte und classische Fauna der Seen, die »lacustrische« Fauna; vor 15 Jahren wusste man von keiner anderen. Ich werde die Aufzählung der Arten nicht hier unternehmen; die Reihe würde etwas zu lang sein und ist bekannt genug. Nur die allgemeinen Charactere dieser Thiere will ich erwähnen. Es sind stark gebaute Thierchen, lebhaft pigmentirt, gute und kräftige Schwimmer; entweder besitzen sie Haftorgane, um vom Wellenschlage nicht weggerissen zu werden, oder sie können in schneller Eile gegen zu heftige Bewegungen des Wassers einen sicheren Zufluchtsort finden.

Wie die äusseren Bedingungen von einer Küste zur andern, von einer Bucht, von einer Landspitze zur andern sehr verschieden sind, so kann man die littorale Fauna in so viele Unterabtheilungen trennen, und die Gruppen der Thiere theilen, welche auf einem steinigen oder sandigen, oder schlammigen Boden, auf nacktem oder bewachsenem Grunde, über den verschiedenen Gewächsarten, in gut geschützten Buchten oder um stark umbrandete Landvorsprünge an der Mündung eines Flusses oder einer Cloake u. s. w. in Gesellschaft leben.

II. Die pelagische Region umfasst die Hauptmasse des Wassers des Sees, vom Rande der littoralen Region bis zur Mitte des Sees, von der Oberfläche bis zur unmittelbar dicht auf dem Grunde liegen-

1) In den folgenden Betrachtungen will ich die Fische vollständig bei Seite lassen; sie sind hauptsächlich beweglich und gehen in ihren täglichen und jährlichen Wanderungen durch die drei Regionen hindurch, in welchen die Wirbellosen cantonirt sind.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

den Schicht. Die Medienumstände dieser Region sind mässig veränderlich: Druck gleich Null an der Oberfläche, mit der Tiefe zunehmend; heftige Bewegung der Wellen an der Oberfläche, vollkommene Ruhe von ein Paar Metern Tiefe an; Temperatur und Beleuchtung nehmen mit der Tiefe schnell ab. Es fehlen die harten Gegenstände, auf welchen die Thiere sich festsetzen, oder gegen welche sie durch Wellenschläge geworfen und dadurch zerschmettert werden könnten.

Die pelagische Flora ist äusserst einfach und besteht in zwei fast mikroskopischen Algen, Pleurococcus angulosus und Anabaena circinalis; diese kleinen Flocken entwickeln sich aber millionen- und milliardenfach.

Die pelagische Fauna ist arm an Formen, an Individuenzahl dagegen ausserordentlich reich. Im Leman kenne ich nur folgende Entomostraken: Leptodora hyalina, Bythotrephes longimanus, Daphnia hyalina, D. mucronata, Bosmina longispina, Sida crystallina, Cyclops brevicaudatus, Diaptomus castor; dann ein Infusorium, Vorticella convallaria, das festsitzend und in grosser Zahl auf den Flocken der Anabaena circinalis lebt[1]).

Die pelagische Fauna der Entomostraken zeigt folgende Charactere: es sind gute Schwimmer, obgleich ihre Bewegung keine rasche ist; ihre Schutzmittel liegen in ihrer vollkommenen Durchsichtigkeit und ihren nächtlichen Gewohnheiten, welche sie immer in dunkele Orte treiben; wenn sie gefärbt sind, so besteht diese Verzierung in kleinen aber stark pigmentirten Puncten. Endlich führen sie deutlich tägliche Wanderungen aus; während der Nacht leben sie dicht an der Oberfläche des Wassers, wenn dieselbe nicht zu stark vom Wellenschlage bewegt ist; während des Tages dagegen steigen sie in eine Tiefe von 10, 20, 50 Metern hinunter und verweilen dort[2]).

III. Die tiefe Region ist der eigentliche Boden des Sees, und die unmittelbar auf ihm liegende Wasserschicht von den äussersten Grenzen der littoralen Region an, d. h. von einer Tiefe von ca. 15 M. bis zur grössten Tiefe des Sees (334 M.).

Die Medienverhältnisse sind wie folgt zu beschreiben: Starker Druck, welcher mit je zehn Meter um eine Atmosphäre gesteigert wird.

1) Auf Pleurococcus angulosus dagegen habe ich niemals eine einzige Vorticelle gesehen.

2) Daphnia mucronata macht eine Ausnahme; sie ist ziemlich lebhaft gefärbt und ist während des Tages an der Oberfläche zu finden. Ich will jetzt nicht näher darauf eingehen, ob diese Art schon den pelagischen Bedingungen angepasst ist.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Vollkommene Ruhe. Sehr niedrige und beständige Temperatur; von 100 M. an unveränderliche Temperatur von 5,9° ± 0,5° C. Sehr schwache Beleuchtung, gleich Null; die chemische Wirkung der Sonne auf das Chlorsilber hört mit einer Tiefe von 45 M. im Sommer, von 100 M. im Winter auf. Es fehlen vollständig die harten Gegenstände, auf welche die Thiere sich ansetzen könnten; der Schlamm ist höchst dünn und weich.

Die Tiefenflora ist sehr schwach entwickelt: von 20 M. an findet man keine grünen Algen mehr; bis zu einer Tiefe von 100 M. kenne ich Oscillaria subfusca, O. versatilis und Pleurococcus roseopersinicus, dann eine ziemlich zahlreiche Reihe von Diatomaceen (21 Arten), welche in einer noch grösseren Tiefe anzutreffen sind. Diese pflanzlichen Organismen werden in einem dicken Ueberzug von kleinen Palmellaceen vergraben, welche eine besondere Schicht bilden, den sog. organischen Filz.

Die Tiefenfauna ist ziemlich reich an Species und an Individuenzahl; die meisten Typen der Süsswasser-Thiere haben dort ihre Vertreter (mit Ausnahme der Najaden und der Spongien). Ich werde die Species erwähnen, welche ich im Genfersee gefunden habe.

Arthropoda. Larven von Chironomus und Tanypus. Lemania (Campognatha) Foreli, H. Lebert. L. Schnetzleri, H. L. Arctiscon ... Halacarus ... Niphargus puteanus, var. Forelii, Al. Humbert. Asellus Sieboldii, Ph. de Rougemont. Lynceus lamellatus, L. macrourus, L. striatus, Candona reptans, Acanthopus ... H. Vernet. Cypris ... Cyclops ... Canthocamptus staphylinus.

Mollusca. Limnaeus stagnalis, L. abyssicola, A. Brot. L. Foreli, S. Clessin. Valvata obtusa, Pisidium Foreli, S. Cl., P. profundum, S. Cl.

Vermes Lumbriculus ... Tubifex ... Clitellio ... Stylaria ... Chaetogaster ... Piscicola geometra, Dorylaimus stagnalis, Trilobus gracilis, Mermis aquatilis, Ligula ... Dendrocoelum lacteum, D. fuscum, Microstomum lineare, Prostomum ... Schysostomum productum, Prorhynchus stagnalis, Mesostomum Ehrenbergii, M. lingua, M. Morgiense, G. du Plessis. Planaria (Vortex) Lemani, G. du P.

Bryozoa Fredericella ...

Rotatoria Floscularia ... Bracchion ...

Coelenterata. Hydra rubra.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Protozoa. Epistylis ... Vorticella ... Acineta ... Rhizopoda ... Amoeboidea ...

Die Thiere, welche diese Tiefenfauna bilden, sind klein, schwach, schwimmen langsam, können kaum über den Boden emporschwimmen; die meisten sind im Schlamme selbst begraben. Wegen Mangel an harten Gegenständen sind sie nie befestigt; der vollkommenen Ruhe des Wassers wegen brauchen sie es auch nicht zu sein.

Die äusseren Bedingungen sind in jedem Theile der tiefen Region des Sees dieselben; in Folge dessen ist diese Tiefen-Fauna überall gleich.

Diese drei beschriebenen Faunen im Leman sind auch in andern Seen zu finden; die vergleichenden Forschungen sind aber meistens noch nicht weit genug vorgeschritten, um heute etwas anders als ganz allgemeine Sätze geben zu können. Ich werde trotzdem versuchen den Ursprung dieser Faunen zu erörtern.

Zuerst habe ich etwas Allgemeines zu betonen, was gemeinsam für die sämmtlichen thierischen Faunen unserer subalpinen [1]) Länder ist. Die grosse Eiskruste, welche während der Eisperiode unser schweizer Hochland von einem analog dem jetzigen grönländischen Eismeere überzogen hatte, vernichtete am Ende der Tertiärperiode alles Leben, hatte die ganze Flora, die sämmtlichen festsitzenden Thiere zu Grunde gerichtet, die beweglichen Thiere in andere mildere Climate vertrieben. Was unsere lacustrischen Faunen betrifft, so waren sie vollständig ausgestorben; die Seen selbst waren nicht mehr vorhanden.

Die jetzigen lacustrischen Faunen sind also von eingewanderten Thieren entstanden. Diese Einwanderung hat durch zwei Hauptwege stattgefunden:

1. Von Ort zu Ort, allmälig, den Flüssen folgend, nach und nach die naheliegenden Gewässer immer weiter bevölkernd. Dies werde ich als normale oder active Einwanderung bezeichnen.

2. Durch Uebertragen mittelst anderer Thiere, und besonders auf wandernden Vögeln und Fischen. Ohne von den eigentlichen äusseren und inneren Parasiten zu sprechen, so tragen die Fische die Organismen mit sich (Larven von Najaden z. B.), welche sich an ihre Schuppen zufällig oder normal ansetzen; die Wasservögel, auf der Oberfläche des

1) Mit diesem Worte bezeichne ich den Theil des europäischen Hochlandes, welcher von dem grossen alpinen Gletscher während der Eisperiode bedeckt war. Von eigentlichen alpinen Faunen will ich hier nicht sprechen; letztere können selbst auf irgend einem hohen Felsen der allgemeinen Vernichtung, welche die Thiere der schweizer Ebene zu Grunde gerichtet hat, entgangen sein.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Sees schwimmend, sammeln an ihren Federn und Beinen die Eier und speciell die Dauereier, welche sie von einem See zum andern übertragen. Dies werde ich als zufällige oder passive Einwanderung bezeichnen[1]).

Diese zwei Arten der Einwanderung haben dahin gewirkt, dass unsere, sonst nach der Eisperiode leeren und todstillen Gewässer reichlich bevölkert wurden, und jetzt wie überall eine ansehnliche Reihe von thierischen und pflanzlichen Organismen darbieten. Dieses Factum aber der Einwanderung hat unseren Faunen einen allgemeinen und ganz eigenthümlichen, nicht gleich erkennbaren, aber theoretisch und historisch nachweisbaren Character gegeben; und dies lässt sich in drei Sätzen ausdrücken:

1. Unsere jetzigen schweizerischen oder subalpinen Faunen und Floren stammen nicht von den einheimischen tertiären Organismen, sondern von den Thieren und Pflanzen der quaternären Periode, welche während der Eiszeit in den benachbarten Ländern gelebt haben.

2. Die Differenzirung, welche diese tertiären Organismen in quaternäre umwandelt hat, hat also nicht in unserem Lande, sondern weit von uns stattgefunden.

3. Die Differenzirung, welche seit ihrer Einwanderung in unsere Lande und durch unsere localen Verhältnisse entstanden, ist nicht in einer sehr weit zurückliegenden Zeit zu suchen; sie ist verhältnissmässig eine moderne.

Ist diese Ursprungsgeschichte die gleiche für unsere drei lacustrischen Faunen?

Was die littorale Fauna betrifft, so haben wahrscheinlich die zwei Einwanderungsprocesse neben einander gewirkt. Erstens, durch die active Einwanderung von Fluss zu Fluss, von Teich und Moor zu Teich und Moor, sind die Wasserthiere bis in unsere Schweizer Seen angelangt, und haben dort die Anpassung an das lacustrische Leben erlitten; die Fluss- und Moororganismen haben sich in lacustrische Formen umgewandelt. Zweitens, durch passive Einwanderung, durch das zufällige Uebertragen auf Vögel und Fische, sind die schon in andern Seen an das lacustrische Habitat adaptirten Thiere in unsere Seen gebracht worden; diese letzte Klasse von eingewanderten Thieren hat also nur die Anpassung an die speciellen climatischen Verhältnisse unserer subalpinen Seen zu überleben gehabt. Mit diesen zwei ver-

1) Da es sich hier nur um das Bevölkern der obenliegenden Gewässer handelt, so haben wir nicht mit dem Transport durch das fliessende Wasser oder durch schwimmende Hölzer zu rechnen; dieselben wirken nämlich nur stromabwärts.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

schiedenen Ursprüngen werden die gleichzeitig kosmopolitischen und speciellen, gemeinsamen und localen Charactere der littoralen Fauna leicht erklärt.

Die pelagische Fauna hat einen anderen Character. Die Formen sind sich in allen europäischen Gewässern gleich; sie variiren sehr wenig von einem See zum andern. Wenn wir darauf Acht geben, dass diese kleinen Entomostraken, obgleich ausgezeichnete Schwimmer, nicht dazu gebauet sind, um gegen Strom und Fluss kämpfen zu können, so werden wir leicht zu dem Schlusse kommen, dass die pelagische Bevölkerung der Seen, durch passive Einwanderung, durch Uebertragung mittelst Wandervögeln von einem See zum andern übertragen worden ist. Die Adaptation an das pelagische Leben hat also nicht nothwendig in unseren Seen und seit der Eisperiode stattgefunden; wir sind berechtigt, diese Anpassung in irgend anderen Seen von vielleicht sehr entfernten Gegenden, in irgend eine frühere geologische Periode zu versetzen. Wir haben daher mehr Zeit und mehr Raum um die Differenzirung zu erklären, und wir sind nicht gezwungen, die unmittelbare Abstammung von solchen abnormen Formen wie Leptodora und Bythotrephes in unseren Gewässern zu suchen [1]).

1) Ich glaube wie folgt die Hauptfactoren der Differenzirung der pelagischen Fauna erklären zu können. Erstens werde ich mit Weismann (Das Thierleben im Bodensee. 18. Lindau 1877) annehmen, dass die täglichen Wanderungen der pelagischen Entomostraken daher kommen, dass sie Crepuscular- oder Dämmerungsthiere sind; sie scheuen das zu glänzende Sonnen- und Mondlicht, sie kommen an die Oberfläche nur während der schönen, ruhigen, mondlosen Nächte, und während des Tages verweilen sie an der Grenze zwischen Licht und Dunkelheit in den tiefen Schichten des Wassers. Durch diese täglichen Wanderungen entgehen sie einem zu glänzenden Lichte, das ihren Opticus ermüden könnte, dann entkommen sie leichter den Zähnen der Fische, endlich finden sie in den verschiedenen Schichten genügende Nahrung, die in einer einzigen Schicht vielleicht zu spärlich wäre. Zweitens haben diese täglichen Wanderungen die eigentliche Bildung der pelagischen Fauna durch folgende Vorgänge verursacht. Die Dämmerungsentomostraken, jede Nacht an die Oberfläche kommend, treten also jede Nacht in die schwache oberflächliche Strömung, welche der Nachtwind (Landbrise) in Bewegung setzt; jede Nacht in der That weht der Wind seewärts und die Gegenstände, welche an der Oberfläche des Wassers schwimmen, werden jede Nacht etwas weiter nach der Mitte des Sees getrieben. Während des Tages dagegen gehen unsere Crepuscularthierchen in die Tiefe; sie entgehen also der Wirkung des Tageswindes (Seebrise), welcher landwärts zieht; während des Tages werden sie also nicht landwärts getrieben, und die seewärts zurückgelegte Strecke bleibt gewonnen. Diese Thierchen werden also mehr und mehr in die pelagische Region getrieben, verbannt, relegirt, und durch die Wirkung der Differenzirung werden sie nach und nach diese durchsichtigen, immer schwimmenden pelagischen Thiere, welche wir beschrieben haben. Diese einander folgenden Vorgänge geben

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Tiefenfauna hat entschieden einen ganz anderen Ursprung: sie hat sich an Ort und Stelle, durch Anpassung an die Medienverhältnisse der tiefen Region aus Individuen der littoralen und vielleicht der pelagischen Fauna differenzirt. An ein passives Uebertragen durch andere Thiere ist hier gar nicht zu denken; es ist in der That keine directe Verbindung zwischen der tiefen Region von zwei verschiedenen Seen. Die Anpassung hat also unter relativ sehr einfachen Bedingungen, in jedem See für sich, und ohne Mischung mit andern von anderen Seen stammenden Individuen, in einem ganz bestimmten und nicht bedeutend grossen Maximalzeitraume, nach der Eisperiode, stattgefunden.

Die Vorgänge dieser Anpassung können wir in folgenden Sätzen zusammenfassen: Erstens, die Tiefenfaunen werden in den verschiedenen Seen sehr ähnlichen Medienverhältnissen unterworfen; die allgemeinen Charactere dieser Faunen sind in Folge dessen in allen Seen mehr oder weniger dieselben. Zweitens, die Anpassung hat in jedem See getrennt und für sich stattgefunden; die Einzelnheiten der Formen sind demnach für jeden See speciell. Diesem Gedanken will ich einen andern Ausdruck geben: Die Thiere der Tiefenfaunen der verschiedenen Seen und zu derselben Gattung gehörend, gehören also in dieser Gattung ein und derselben Untergattung an, müssen aber für jeden See als besondere Species oder Varietät beschrieben werden.

Und in der That, das ist der Fall. Einige Dredge-Versuche in dem Neuchateler-, Züricher-, Walensee, lac de Joux, Boden-, Zeller- und Starnbergersee haben mir dieselbe Fauna gezeigt mit denselben allgemeinen Characteren, welche ich in der Tiefenfauna des Leman gefunden hatte. Aber das weitere Studium der einzelnen Formen hat Verschiedenheiten nachgewiesen, welche so weit gehen, dass z. B. Clessin schon acht verschiedene Species von Pisidien aus diesen wenigen Seen beschreiben konnte.

Wenn ich mich nicht irre, so kann man in diesem Variiren der Formen der Tiefenfaunen, unter solchen ganz speciellen Umständen, recht viel interessantes und vielleicht auch wichtiges für die allgemeine Zoologie finden.

Um am Ende dieser Arbeit das kurz zusammenzufassen, was wir oben auseinandergesetzt haben, so halte ich für wahr:

uns eine befriedigende Erklärung der Entstehung der pelagischen Fauna. Weismann's Theorie und die meinige ergänzen sich gegenseitig, und, meiner Meinung nach, stehen sie sich nicht so gegenüber, wie Weismann es glaubt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

1. Dass unsere sämmtlichen lacustrischen Faunen des subalpinen Landes von eingewanderten Thieren seit der Eisperiode abstammen.

2. Dass die verschiedenen Faunen auf verschiedene Weise entstanden sind, und nämlich:

a) Die littorale Fauna gleichzeitig durch active und durch passive Einwanderung aus anderen Seen anderer Länder.

b) Die pelagische Fauna durch passive Einwanderung der schon differenzirten pelagischen Thiere.

c). Die Tiefenfauna durch Differenzirung der schon an das Habitat in unseren Seen angepassten littoralen Fauna.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1878

Band/Volume: 30_Supp

Autor(en)/Author(s): Forel August [Auguste] Henry

Artikel/Article: Faunistische Studien in den Süsswasserseen der Schweiz 383-391