

Internationale Gewässerschutzkommission für den Bodensee

Bericht Nr. 20

DIE ENTWICKLUNG DES CRUSTACEENPLANKTONS IM BODENSEE

OBERSEE (1962 - 1974)

UND

RHEINSEE (1963 - 1973)

Bearbeiter: U. EINSLE

V O R W O R T

Die im vorliegenden Bericht dargestellten Untersuchungen wurden im Auftrag der Internationalen Gewässerschutzkommission für den Bodensee (IGKB) im Obersee von Dr. U. Einsle vom Institut für Seenforschung und Fischereiwesen, Abteilung V der Landesstelle für Umweltschutz, Baden Württemberg, Standort Konstanz (Max-Auerbach-Institut) und im Rheinsee von der Eidgenössischen Anstalt für Wasserversorgung, Abwasserreinigung und Gewässerschutz der Eidgenössischen Technischen Hochschule Zürich (EAWAG) durchgeführt.

Besonderer Dank gebührt den früheren Bearbeitern des Projektes, Herrn Dr. Muckle, Herrn Prof. Dr. Kiefer und Frau Dillmann-Vogel, ferner den Kollegen an der EAWAG und hier vor allem Frau B. Egli, die sich in die schwierige Systematik der Crustaceen erfolgreich eingearbeitet hat sowie schliesslich Herrn Dr. Lehn für die Unterstützung bei den Freilandarbeiten.

I N H A L T

Seite

VORWORT	2
1. EINLEITUNG	5
2. ENTWICKLUNG DES CRUSTACEEN - PLANKTONS BIS 1962	6
2.1 OBERSEE	6
2.2 UNTERSEE	8
3. UMFANG UND METHODEN DER UNTER - SUCHUNGEN	9
4. TAXONOMISCHE VORAUSSETZUNGEN	11
4.1 CLADOCEREN	12
4.2 COPEPODEN	13
5. ERGEBNISSE UND DISKUSSION	14
5.1 DIE HORIZONTALVERTEILUNG IM OBERSEE	14
5.2 VERTIKALVERTEILUNG IM OBERSEE	17
5.2.1 Cladoceren	18
5.2.2 Copepoden	19
5.3 DIE VERTIKALVERTEILUNG IM RHEINSEE	22
5.4 VERTIKALWANDERUNGEN	25
5.5 DIE JAHRESZYKLEN IM OBERSEE	26
5.5.1 Cladoceren	28
5.5.2 Copepoden	29
5.6 DIE JAHRESZYKLEN IM RHEINSEE	32
5.6.1 Cladoceren	33
5.6.2 Copepoden	34
5.7 DIE ENTWICKLUNG DER JAHRESMITTELWERTE IM OBERSEE	36
5.7.1 Gesamtzahl der Individuen	36
5.7.2 Cladoceren	36
5.7.3 Copepoden	38
5.7.4 Fünfjahresmittel Obersee	40
5.8 DIE JAHRESMITTELWERTE IM RHEINSEE	41
5.8.1 Cladoceren	42
5.8.2 Copepoden	44
5.8.3 Fünfjahresmittel im Rheinsee	45
5.9 VERGLEICH OBERSEE-RHEINSEE	47

	Seite
6. A B S C H L I E S S E N D E G G E S A M T D I S K U S S I O N	49
7. Z U S A M M E N F A S S U N G	51
8. L I T E R A T U R	53
9. A N H A N G	58
9.1 UEBERSICHTEN UEBER DIE AENDERUNGEN IM ARTENSPEKTRUM	58
9.1.1 Obersee	58
9.1.2 Untersee	59
9.2 VERZEICHNIS DER ABBILDUNGEN	60
9.3 ABBILDUNGEN 1 - 69	63

1. EINLEITUNG

Schon bei der Gründung der Internationalen Gewässerschutzkommission für den Bodensee (im folgenden als IGKB bezeichnet) waren sich die Sachverständigen darüber einig geworden, dass im Rahmen der Untersuchung der Freiwasserzone auch das Crustaceenplankton erfasst werden sollte. In einem Entwurf vom 6.10.1960 legte R. MUCKLE einen Arbeitsplan zu diesem Programm vor. Die ersten Untersuchungen wurden am 18.4.1961 (Untersee¹⁾) und am 27.4.1961 (Obersee) durchgeführt.

Die damals von MUCKLE angeregten Arbeiten führten ein Programm weiter, in dem seit April 1952 die biologischen Kriterien der Freiwasserzone bearbeitet und dokumentiert wurden. In dieser Zeit, also von 1952 bis 1961, zählte F. KIEFER die Copepoden, R. MUCKLE die Cladoceren. Von 1961 an übernahm Frau DILLMANN-VOGEL die Auszählung der Proben, bis dann von 1970 an das gesamte Crustaceenplankton für den Obersee von U. EINSLE bearbeitet wurde.

Die Problematik der routinemässigen Untersuchungen des Crustaceenplanktons besteht einmal in der bis heute höchst unbefriedigenden taxonomischen Situation; die Gattungen *Daphnia* und *Bosmina* gehören zu den "dunkelsten" Gruppen der zoologischen Systematik. Gerade die jüngsten Aenderungen im Spektrum der Arten, Unterarten und Rassen im Bodensee zeigen deutlich, dass für eine Aussage über die Entwicklung einer naturgemäss komplizierten Lebensgemeinschaft und ihre ökologische Valenz die systematischen Voraussetzungen unabdingbar sind.

Weiterhin wirkte erschwerend, dass allein vom Zeitaufwand her jedem der Bearbeiter enge Grenzen gezogen sind. Die an sich notwendige, zeitlich dichte Folge der Probenentnahmen, die möglichst noch Daten über Vertikal- und Horizontalverteilung der Tiere liefern sollen, muss in der Regel auf ein Minimalprogramm beschränkt werden.

Auch von der Methode her bestehen beträchtliche Schwierigkeiten; das von manchen Limnologen als reichlich schlicht missachtete Auszählen und die graphische Darstellung in Tieren pro Raumeinheit besitzt zweifellos nicht die Eleganz moderner biochemischer Methoden. Da derzeit jedoch noch keine entscheidende Verbesserung abzusehen ist, wäre eine routinemässig durchgeführte Ueberwachungsarbeit der ungeeignete Anlass, dieses schwierige Problem lösen zu wollen.

1) Unter Untersee wird die Gesamtheit der Teilbecken Rheinsee, Zellersee und Gnadensee verstanden.

2. ENTWICKLUNG DES CRUSTACEENPLANKTONS BIS 1962

2.1 OBERSEE

Bereits 1860 hatte F. LEYDIG [35] seine Untersuchungen an Cladoceren aus dem Bodensee veröffentlicht, etwas später berichtete A. WEISMANN über seine Studien an *Leptodora* (1874 und 1877) [46, 47]. Die erste grössere Darstellung des Crustaceenplanktons des Bodensee-Obersees stammt von B. HOFER (1896) [24]; seine Faunenliste umfasste die Arten, die dann auch anfangs der zwanziger Jahre von M. AUERBACH (1924, 1926) [2, 3] und seinen Mitarbeitern vorgefunden wurden:

Cladoceren: *Diaphanosoma brachyurum* (LIEVIN, 1848)
 Leptodora kindtii (FÖCKE, 1844)
 Daphnia longispina hyalina (LEYDIG, 1860)
 Bosmina longispina (LEYDIG, 1860)
 Bythotrephes longimanus (LEYDIG, 1860).

Copepoden: *Heterocope borealis* (FISCHER, 1851)
 Eudiaptomus gracilis (SARS, 1863)
 Cyclops abyssorum praealpinus (KIEFER, 1939)
 Mesocyclops bodanicola (KIEFER, 1929).

Es handelte sich also um eine vergleichsweise spärliche Assoziation; auch mengenmässig war das Plankton zu jener Zeit nur schwach entwickelt, die noch vorhandenen Proben zeigen sehr deutlich die Planktonarmut des damaligen Obersees.

Weitere Arbeiten aus jener Zeit stammen von F. BAYERSDOERFER (1924) [6] und R. SCHEFFELT (1925) [42].

Während AUERBACH noch eine genauere Trennung einzelner Formen bewusst unterliess (*Mesocyclops*, *Cyclops*), begann H. J. ELSTER mit monographischen Studien der wichtigsten Arten, zunächst mit *Heterocope* (1932, 1936) [17, 18]; aus dem gleichen Untersuchungsmaterial veröffentlichte er später Arbeiten über *Eudiaptomus* (1954) [19] und *Daphnia* (1970) [21].

In Fortführung der Untersuchungen M. RITZIS (1949) [41] über die Taxonomie der Untersee-Daphnien bearbeitete R. MUCKLE in den folgenden Jahren speziell diese schwierige Gruppe. Schon seit den zwanziger Jahren hatte sich F. KIEFER mit der Systematik der Copepoden des Bodensees beschäftigt (1929, 1938, 1939) [25, 26, 27]. Nach 1946 wurden diese Studien weiter vertieft und in Zusammenarbeit mit R. MUCKLE [30] auch die Ökologie dieser Tiere erfasst.

Diese wichtigen Untersuchungen gerade in den ersten Nachkriegsjahren liessen die sichere Feststellung zu, dass noch um 1950 die gleichen Arten regelmässig im Pelagial des Obersees gefunden wurden, die bereits HOFER [24] aufgeführt hatte. Zufallsfunde von Arten aus ufernahen Bereichen wurden zwar registriert, spielten jedoch zumindest damals für die Plank-

tongesellschaft keine Rolle.

In den Jahren nach 1950 zeigten sich dann allmählich erste Umschichtungen in der Gemeinschaft der Crustaceen. Im September 1954 fand KIEFER erstmals ein Weibchen von *Cyclops vicinus* im südlichen Obersee, 1956 insgesamt jedoch schon 56 adulte Tiere im Ueberlinger See. Die Zahlen dieses Neuankömmlings wuchsen rasch an, so dass 1959 bereits eine beachtliche Population im Obersee lebte.

Ebenfalls in diesem Zeitraum, nämlich im Mai 1956, entdeckte MUCKLE die ersten Weibchen von *Daphnia galeata* im Ueberlinger See. Auch diese Art bildete räsich eine stabile Population, deren Tiere zunächst noch den typischen Habitus der *Daphnia galeata* zeigten. Im Verlauf der nachfolgenden Jahre setzte dann allerdings eine gewisse Bastardisierung mit *Daphnia hyalina* ein, die sich in der zunehmenden Zahl morphologischer Mischtypen äusserte.

Die intensive systematische Bearbeitung der Sammelproben durch KIEFER und MUCKLE erbrachte daneben Hinweise auf weitere - ursprünglich planktonfremde - Crustaceen, die sich im Verlauf der beiden folgenden Jahrzehnte zu regelmässigen, wenn auch periodisch auftretenden Bewohnern des Pelagials entwickelten: *Cyclops strenuus s. str.* (FISCHER, 1851) und *Acanthocyclops robustus* (SARS, 1863). Allerdings blieben sie wie auch die bereits erwähnten Cyclopiden *Megacyclops gigas* und *Cyclops abyssorum bodanus* weitgehend Einzelfunde.

Nach den heutigen Erfahrungen ist einschränkend zu sagen, dass sich die festgestellten Jahreswerte auf die Untersuchungen im westlichen Teil des Obersees und im Ueberlinger See beziehen; mit grosser Wahrscheinlichkeit ist zu vermuten, dass diese Tiere im Ostteil des Obersees einige Jahre früher aufgetreten sein könnten. Trotzdem ist sicher, dass insgesamt diese Einwanderungen zum Anfang der fünfziger Jahre begannen.

MUCKLE fand im Rahmen dieser Untersuchungen ausserdem eine zweite *Bosmina*-Art, *Bosmina longirostris*, im Obersee. Da die genaue Bestimmung der *Bosmina*-Formen sowohl vorher als auch bei den späteren Arbeiten nicht gewährleistet war und damit eine Trennung beim Auszählen auch heute noch nicht möglich ist, kann man derzeit über die artmässige Entwicklung und Situation dieser Gruppe keine klare Aussage machen.

Eine sehr merkwürdige Erscheinung war im Erlöschen der Population von *Diaphanosoma brachyurum* zu beobachten. Nach 1954 verringerten sich die Zahlen zusehends, seit 1957 ist die Art praktisch aus dem Obersee verschwunden. Da *Diaphanosoma* allgemein auch eutrophe Gewässer bewohnt, sie sogar zu bevorzugen scheint, liegen die Gründe für das Aussterben im Obersee völlig im dunkeln.

Der Indikatorwert dieser Neuankömmlinge ist nur sehr vorsichtig zu beurteilen. Sicherlich waren auch in früheren Jahren immer wieder andere Daphnien und Copepoden in den Obersee eingeschwemmt worden oder vom Uferbereich aus in das Pelagial vorgestossen. Trotzdem gelang es ihnen offenbar nicht, sich dauernd in diesem Lebensraum festzusetzen oder sich gegen

die Konkurrenz der eingewohnten Arten zu behaupten. Es musste also in den Jahren nach 1950 eine deutliche Verbesserung der Lebensbedingungen für diese Tiere eingetreten sein, die sich nach allen unseren Kenntnissen im gestiegenen Nahrungsangebot bemerkbar machte.

Spätere Untersuchungen haben gezeigt, dass sich beispielsweise *Cyclops vicinus* in einer grossräumigen Ausbreitung über viele Seen des Alpenvorlandes befindet; da jedoch gleichzeitig ein Grossteil dieser Gewässer einer deutlichen Eutrophierung unterworfen ist, darf man das Vordringen von *Cyclops vicinus* durchaus als Parallelerscheinung zu diesen Änderungen in den Trophiezuständen sehen. Sicher ist ausserdem, dass das Erscheinen dieses Cyclopiden in einem Gewässer nicht einen bestimmten Trophie-Pegel anzeigt; es setzt jedoch ein Minimum an Lebensmöglichkeiten voraus, das im oligotrophen See offenbar nicht vorhanden ist.

In einer kürzlich abgeschlossenen Arbeit geben R. und G. MUCKLE [40] für den Zeitraum von 1952 - 1962 in tabellarischer Form einen Ueberblick über die absoluten Bestände in der Wassersäule unter einem Quadratmeter Seeoberfläche, im folgenden als Zahl der Tiere / m² bezeichnet (T/m²), die Monatsbestände in Prozenten des Jahresaufkommens sowie die prozentuale Vertikalverteilung im Profil von Null bis 60 Metern. Trotz der unterschiedlichen Art der Auswertung stellt diese Dokumentation eine wichtige Beschreibung der in vieler Hinsicht bedeutsamen Entwicklung in der Dekade dar.

2.2 UNTERSEE

Im Vergleich zum Obersee liegen über das Crustaceenplankton des Untersees verhältnismässig wenige Arbeiten vor, die sich ausserdem vorwiegend mit dem Gnadensee befassen. Eine erste umfassende Uebersicht über die Population der einzelnen Seebecken, die auch in taxonomischer Hinsicht als Grundlage der vorliegenden Erörterungen dienen kann, bringen M. AUERBACH und G. ROTTENGATTER (1960) [5].

Nach diesen Untersuchungen traten 1955 im Untersee folgende Arten regelmässig im Plankton auf (l. c. p. 601):

Cladoceren:

Diaphanosoma brachyurum
Leptodora kindtii
Daphnia hyalina
Daphnia galeata
Daphnia cucullata
Ceriodaphnia pulchella
Bosmina longispina
Bosmina kessleri
Bosmina longirostris
Bythotrephes longimanus

Copepoden:

Heterocope borealis
Eudiaptomus gracilis
Cyclops "strenuus landei"
Cyclops abyssorum praealpinus
Mesocyclops leuckarti
Mesocyclops bodanicola
Selten:
Cyclops vicinus
Cyclops bohater

In der Zeit seit 1955 hat sich die Population von *Cyclops vicinus* auch im gesamten Untersee stark entwickelt, ebenso häuften sich die - allerdings immer noch spärlichen - Funde von *Cyclops bohater*. Die schon 1955 selten gewordene *Daphnia cucullata* fehlt beim vorliegenden Material völlig.

Eine weitere Veränderung brachte das Verschwinden von *Heterocope* im Obersee mit sich, die aller Wahrscheinlichkeit nach im Untersee keine autochthone Population entwickelt hatte, sondern ausschliesslich über den Seerhein eingebracht worden war. Die Gattung *Megacyclops* ist in einer *gigas*-ähnlichen Form ebenfalls vertreten, *Cyclops abyssorum bodanus* wird gelegentlich aus dem Obersee in den Rheinsee verfrachtet. Der im Gnadensee seit längerer Zeit lebende *Diacyclops bicuspidatus* (EINSLE 1965) [8] sowie der in den letzten Jahren stark aufkommende *Acanthocyclops robustus* wurde bisher nur gelegentlich im Rheinsee gefunden; sie werden im vorliegenden Datenmaterial nur als Einzelfunde verzeichnet.

3. U M F A N G U N D M E T H O D E N D E R U N T E R S U C H U N G E N

Der aussergewöhnlich grosse Zeitaufwand für das Sammeln, Zählen und Auswerten der Planktonfänge setzt in der Regel bereits enge Grenzen für den Umfang derartiger Arbeiten. Sollen die Studien über das Verhalten der Populationen im See jedoch halbwegs befriedigende Aussagen über die Auto- und Synökologie der Planktoncrustaceen liefern, sind eine Reihe von Voraussetzungen zu fordern.

Die zeitliche Aufeinanderfolge der notwendigen Untersuchungstermine ist abhängig von der Entwicklungsgeschwindigkeit der Organismen; während man also in den Wintermonaten mit einem etwa zweiwöchigen Turnus der Probenahmen auskommt, sollte man in der warmen Jahreszeit zumindest wöchentlich, in den Monaten April und Mai eher häufiger Fänge durchführen.

Für populationsdynamische Arbeiten ist es unerlässlich, auch die Verteilungsverteilung und -wanderung im Jahresverlauf zu kennen. Gerade die neueren Arbeiten haben gezeigt, wie bedeutsam zudem das Erfassen der horizontalen Verteilungsunterschiede sein kann. Ein See in der Grösse des Obersees oder in der starken Gliederung des Untersees zeigt derart grosse Differenzierungen in der Planktonentwicklung, dass eine einzige Station keinesfalls eine für das gesamte Gewässer repräsentative Aussage liefern kann.

Aus diesen Gründen war es unumgänglich, das im Rahmen der Ueberwachungsarbeiten für die IGKB gesammelte Material durch zusätzliche Daten zu ergänzen. Diese Untersuchungen wurden vom Bearbeiter aus zunächst anderen Gesichtspunkten heraus durchgeführt und teilweise veröffentlicht. Die Studien über die Horizontalverteilung sind derzeit noch nicht publiziert. Ausserdem lieferte der Limnologische Monatsbericht der Anstalt für Bodenseeforschung eine Reihe von Daten, die ergänzend für die Jahre 1957 - 1963 herangezogen wurden [1].

Die Ueberwachungsarbeiten für die IGKB umfassten in den Jahren 1961 - 1963 die Stationen Wasserwerk Konstanz (über ca. 60 m Wassertiefe, zweimal monatlich), vor Süssenmühle (ca. 60 m Wassertiefe, einmal monatlich) sowie die Seemitte Fischbach-Uttwil (252 m, einmal monatlich). Von April 1963 wurde nur noch die Station Seemitte (Fischbach-Uttwil) bearbeitet, bis 1967 viermal, im weiteren zweimal monatlich.

Die Untersuchungsstation Berlingen liegt im Rheinsee, nahe der tiefsten Stelle des Untersees (ca. 46 m). Die Netzfänge wurden in drei Stufen (0-10 m, 10-20 m, 20-40 m) in meist vierwöchigem Abstand entnommen. Da dieses Zeitintervall für die Perioden hoher Entwicklungsgeschwindigkeiten sicherlich zu gross ist, sind die absoluten Werte der Maxima (vor allem im Frühjahr) nur bedingt vergleichbar.

Die genannten Erwägungen liessen es angeraten erscheinen, die unterschiedliche Horizontalverteilung im Obersee zumindest prinzipiell zu erfassen. Die von 1971 an befahrenen 25 Stationen (2 Arbeitstage) brachten jedoch eine derartige Fülle von Proben, dass 1972 auf 13, ab 1974 auf fünf Stationen pro Serie reduziert werden musste, die mit den von der IGKB festgelegten Entnahmestellen identisch sind. Um mit den früheren Untersuchungen vergleichen zu können, wurden für die nachfolgenden Mittelwertsberechnungen lediglich die Daten der Station Fischbach-Uttwil verwendet.

Die Darstellung der Vertikalverteilung entstammt den parallel zur Ueberwachung laufenden Serien aus den Jahren 1963/64, die an zwei Stationen im Schnitt Staad - Meersburg in zeitlich engeren Intervallen durchgeführt wurden.

Die Problematik des quantitativen Planktonfanges ist hinreichend bekannt (ELSTER 1958) [20]. Das bei den früheren Untersuchungen verwendete Nansen-Schliessnetz wurde weiterhin benutzt, wenngleich die Maschenweiten des fängigen Netzabschnittes geringfügig variierten. Das von MUCKLE gebrauchte Netz war mit einer Nylongaze von 130 μ , das neuere mit gleichem Gewebe von 105 μ Maschenweite versehen. Mit dem engermaschigen Netz wurden sicherlich nahezu alle Crustaceen erfasst, die ersten Naupliusstadien von *Mesocyclops* eventuell ausgenommen. Das Verhältnis von Netzöffnung zur filtrierenden Fläche lag bei etwa 1 : 10.

Der grösste Nachteil dieser Methode liegt in der von der Phytoplanktondichte abhängigen Verstopfung der Maschen. Dadurch entsteht vor dem Netz ein Stau, so dass nicht mehr die theoretisch errechnete Menge Wasser durchfischt wird. Eine Möglichkeit, diesen Fehler gering zu halten, ist die Zonierung der Stufenfänge in den oberen Wasserschichten auf 5-Meter-Stufen. Vergleichsfänge mit der Pumpe haben gezeigt, dass man bei hohen Phytoplanktondichten nur in der obersten Stufe (Null bis fünf Meter) nennenswerte Verstopfungseffekte feststellen kann.

Die Schliessnetzfänge waren normalerweise ausser bei den obersten Proben (0-5 und 5-10 m) in 10-Meter-Stufen eingeteilt; unterhalb von 60 m bis zum Grund liessen sich die Abstände auf je 50 m ausdehnen.

Bei der Anwendung der Wasserpumpe werden 25 - 40 Liter Wasser pro Tiefenstufe durch ein feines Netz gepumpt. Die Schichtung des Planktons macht es erforderlich, in den oberen 10 m im Abstand von einem, zwischen 10 und 20 m Wassertiefe im Abstand von zwei Metern zu pumpen. Die grosse Zahl der so gewonnenen Proben beschränkt jedoch schon vom Aufwand her die Anwendung der Methode auf gelegentliche Vergleichsfänge sowie spezielle Fragestellungen (Vertikalwanderung).

Die Erfahrung hat überdies gezeigt, dass durch engräumige Unterschiede in der Planktondichte ("Planktonwolken") derart grosse Streuungen auf engstem Raume bestehen können, dass die Fehlerbreite der Netzmethode nur einen kleineren Teil des gesamten Fehlers ausmachen dürfte.

Planktonfänge mit dem Bumpus-Clarke-Sampler sind erst ab 1975 aufgenommen worden; ein Vergleich ist derzeit noch nicht möglich.

Die Proben wurden auf die übliche Art ausgezählt (EINSLE 1964) [7]; falls man in einer Teilprobe (1/50, 1/10) zumindest 15 - 20 Tiere jeder Kategorie zur Multiplikation voraussetzt, hält sich der Zählfehler bei etwa 10 %. Da die einzelnen Copepodidstadien getrennt gezählt wurden, ergaben sich je nach Jahreszeit etwa 50 bis 70 Zählgruppen.

Sämtliche Obersee-Proben sind im Institut Konstanz-Staad archiviert. Die Auszählung der Untersee-Proben wurde von der EAWAG übernommen. Hierbei wurden die Copepodide sämtlicher Cyclopiden in eine einzige Zählgruppe zusammengefasst.

4. TAXONOMISCHE VORAUSSETZUNGEN

Der Aussagewert einer vorwiegend deskriptiven Bearbeitung einer Tiergesellschaft hängt entscheidend von der Qualität der taxonomischen Voraussetzungen ab. Nur aufgrund einer präzisen Definition der einzelnen Arten ist es möglich, die Zusammenhänge zwischen der Assoziation und den äusseren Bedingungen im See zu diskutieren. Gerade die Gattung *Cyclops* hat gezeigt, dass pauschale Formulierungen ("*Cyclops spec.*") kaum einen Wert besitzen, dass andererseits genaue Bestimmungen der Arten eine Fülle von Informationen über die Änderungen der Aussenbedingungen liefern können.

Leider lässt sich diese Forderung nicht in allen Fällen einhalten; speziell bei den Cladoceren (*Daphnia* und *Bosmina*) bestehen noch derart grosse Lücken im Verständnis der systematischen Situation, dass Folgerungen auf Zusammenhänge zwischen Artenbestand und Eutrophierungsvorgänge nur sehr vage angestellt werden können. In der Zusammenschau mit den übrigen biologischen Parametern liefern jedoch auch Einsichten in diese Fluktuationen durchaus wertvolle Erkenntnisse.

4.1 CLADOCEREN

Wie bereits angedeutet wurde, stellen die beiden Gattungen *Daphnia* und *Bosmina* derzeit nahezu unlösbare Probleme. Beide Gruppen unterliegen besonders stark den Aenderungen im Lebensraum, beide Gattungen zeigen in sich eine hohe genetische Labilität, die sich sowohl im Erscheinen neuer Phänotypen als auch in einer erheblichen Neigung zur Bastardisierung äußert. Die Eigenheit der Heterogonie erleichtert zusätzlich die Ueberlebensebenenmöglichkeiten und Durchsetzbarkeit für vom Typus abweichende Formen, so dass in fast jedem Jahr "neue" Daphnien im See erscheinen.

Daphnia

Die Entwicklung der *Daphnia*-Population des Obersees ist ein sprechendes Beispiel für diese Situation. Wie bereits erwähnt, trat Mitte der fünfziger Jahre erstmals eine noch typische *Daphnia galeata* im Obersee auf. Sie unterschied sich deutlich durch ihr Rostrum sowie die Neigung zur Helmbildung von der ursprünglich vorhandenen *Daphnia hyalina*. In den folgenden Jahren entwickelte sich nun eine *Daphnia*-Form, die deutlich intermediäre Züge verschieden starker Ausprägung aufwies: Die Tiere zeigten ein Rostrum vom *hyalinus*-Typ, entwickelten jedoch in der warmen Jahreszeit Helme, die ihrerseits wiederum vom echten *galeata*-Typ abwichen. Es ist deshalb in vielen Fällen ausserordentlich schwer, diese Uebergangsformen einer der beiden *Daphnia*-*"Arten"* zuzuordnen.

Die Tendenz zur Manifestation bisher aus dem Obersee bekannter *Daphnia*-Phänotypen hat sich gerade in den vergangenen Jahren eindeutig verstärkt. Besonders im Ostteil des Obersees treten mehr und mehr Tiere auf, die zwar noch an *galeata*-ähnliche Formen erinnern, jedoch mit keiner der derzeit aus mitteleuropäischen Gewässern beschriebenen Daphnien identifiziert werden können. Es handelt sich dabei mit Sicherheit um eine eigenständige Entwicklung, da ein breites Band von Variationen von der *galeata-hyalina*-Bastard-Form zu diesen sehr kleinen Tieren verläuft. Ebenso ist zu vermuten, dass die fortschreitende Eutrophierung des Sees die Konkurrenzsituation für die einzelnen Formen verändert (spezifisches, sich änderndes Nahrungsangebot).

In der gleichen Zeit hat sich zudem *Daphnia cucullata* im östlichen Obersee derart vermehrt, dass von einer autochthonen Population gesprochen werden kann. Die Tiere treten während der wärmeren Jahreszeit bevorzugt in den oberen Wasserschichten auf; die Zyklomorphose der Obersee-*cucullata* ist relativ schwach ausgebildet, doch sind die Tiere am typischen, abgerundeten Rostrum eindeutig zu erkennen.

Als echter Neufund ist das Erscheinen der bis vor wenigen Jahren nur aus Nordamerika bekannten *Daphnia parvula* zu sehen; die Art scheint sich jedoch allgemein auszubreiten, ein direkter Zusammenhang mit der Eutrophierung ist nicht zu erkennen.

Wie im Obersee scheint auch im Untersee ein Band von Mischtypen bzw. Bastarden die beiden ausgeprägten *hyalina*- und *galeata*-Formen zu verbinden. Bei der von RITZI (1949) [41] als gehelmte Form von *Daphnia hyalina*

bezeichneten Daphnie dürfte es sich nach seinen Abbildungen um einen *galeata*-Typ handeln, während AUERBACH und ROTTENGATTER (1960) [5] eine weitere, nicht mit *galeata* identische *longispina*-Form vermuten.

Bosmina

Die völlig unbefriedigende Situation der *Bosmina*-Systematik lässt leider keine sicheren Angaben über die Entwicklung der Gruppe im Bodensee zu. Die von LEYDIG 1860 [35] nach Tieren aus dem Bodensee beschriebene *Bosmina* (*Eubosmina*) *longispina* wurde offenbar in den Jahren nach 1955 immer seltener (KIEFER 1960) [29], dafür trat verstärkt *Bosmina longirostris* in Erscheinung (KIEFER und MUCKLE 1959) [30]. Nach diesen Autoren fand sich ausserdem eine *Bosmina* (*Eubosmina*) *mixta kessleri*, die übrigens von FLOESSNER (1972) [22] wieder als *Bosmina coregoni ssp. kessleri* bezeichnet wird. Eine Klärung dieser taxonomischen Grundlagen wäre dringend erforderlich; erst dann sind Erörterungen über die festgestellten Umschichtungen im Artenbestand des Bodensees möglich.

Uebrige Cladoceren

Die inzwischen verschwundene *Diaphanosoma brachyurum*, die beiden Raubcladoceren *Leptodora kindtii* und *Bythotrephes longimanus* sowie *Ceriodaphnia quadrangula* im Untersee stellen von der Taxonomie her keine Probleme.

4.2 COPEPODEN

Die systematische Stellung der beiden Arten *Hetercope borealis* (inzwischen aus dem Bodensee verschwunden) sowie *Eudiaptomus gracilis* ist gesichert.

Cyclops

In einer Revision der bislang als schwierig bekannten Gattung (EINSLE 1975) [15] wurden speziell die im Bodensee lebenden *Cyclops*-Arten bearbeitet. Die Definitionen für die fünf *Cyclops*-Formen sind festgelegt, wenngleich noch Fragen offen sind, die allerdings für die vorliegende Diskussion keine Bedeutung besitzen.

Es handelt sich um folgende Arten bzw. Unterarten:

Cyclops abyssorum praealpinus
Cyclops abyssorum bodanus
Cyclops vicinus
Cyclops bohater
Cyclops strenuus s. str.

Mesocyclops

Eigene Untersuchungen über *Mesocyclops* (EINSLE 1968) [12] führten zu der Schlussfolgerung, in der von KIEFER (1929) [25] beschriebenen Art *Mesocyclops bodanicola* lediglich einen Oekotypus oligotropher Gewässer zu sehen.

Die weitere Entwicklung der *Mesocyclops*-Population des Obersees verlief indessen derart überraschend, dass die zunächst beobachtete Tendenz zu echten *leuckarti*-Typen in den letzten Jahren wieder rückläufig wurde; da gleichzeitig eine starke Abnahme der Population zu beobachten war, ist zu vermuten, dass sich offenbar verschlechternde Lebensbedingungen auch im Habitus der Tiere manifestieren. Zur Lösung dieser Frage sind dringend neue morphometrische Untersuchungen angezeigt; vorläufig sollte weiterhin an der Definition *Mesocyclops leuckarti* festgehalten werden.

5. E R G E B N I S S E U N D D I S K U S S I O N

5.1 DIE HORIZONTALVERTEILUNG IM OBERSEE

Während HOFER [24] und AUERBACH [3] die horizontale Verteilung des Crustaceenplanktons im Obersee noch als einigermaßen gleichförmig ansahen, beschrieb ELSTER (1936) [18] regionale Differenzierungen in der Entwicklung von *Heterocope*, später auch Verteilungsunterschiede bei *Daphnia* (1970) [21]. Eigene Arbeiten (EINSLE 1969) [13] wiesen bereits darauf hin, dass nicht allein windinduzierte Wasserverfrachtungen oder der Verlauf der Rheinströmung im Obersee als Ursache für festgestellte Unterschiede in der Entwicklung und Bestandsdichte des Crustaceenplanktons gelten können. Ganz offensichtlich spielen auch klimatische Gegebenheiten der einzelnen Seeteile eine erhebliche Rolle.

Die Untersuchungen der Jahre 1972 und 1973 umfassten ein Netz von 13 Stationen, deren Lage aus Abbildung 1 zu ersehen ist. Sicherlich ist die Dichte dieses Untersuchungsprogrammes zu unbefriedigend, der zeitliche Aufwand setzte jedoch auch in diesem Falle engere Grenzen. Die gefundenen Werte wurden in der graphischen Darstellung auf die horizontale Verteilung interpoliert.

21.03.1973: (Abb. 2)

Bei den Absetzvolumina lagen die grössten Dichten von über $4,5 \text{ cm}^3/\text{m}^2$ auf den Stationen II - IV, die Minima im westlichen Teil des Obersees. Die Daphnien wie auch *Bosmina* waren auf den östlichen Teil des Sees konzentriert, die Höchstwerte fanden sich in der Station II (vor Lindau). Im Ueberlinger See fehlte *Daphnia galeata* völlig, auch die jungen Daphnien und *Bosmina* waren nur sehr spärlich vertreten. *Eudiaptomus* wies die grössten Dichten in der Mitte des Schnittes Langenargen-Rorschach auf, *Mesocyclops* am Nordufer zwischen Meersburg und Friedrichshafen. Der Uebergang von den aufsteigenden vierten Copepodiden zum Adultenstadium bei *Cyclops vicinus* zeigte den zeitlichen Vorsprung des östlichen Seeteiles, wie er sich auch bei allen nachfolgenden Untersuchungen immer wieder bestätigte.

02.04.1973: (Abb. 3)

Die Rohvolumina wiesen ein deutliches Maximum von über $7 \text{ cm}^3/\text{m}^2$ in der Rorschacher Bucht auf, während vor Meersburg und Friedrichshafen weniger

als $1,5 \text{ cm}^3/\text{m}^2$ gefunden wurden. Entsprechend verhielt sich die Verteilung von *Daphnia hyalina*, während *Daphnia galeata*, die jungen Daphnien sowie *Bosmina* ihre Höchstwerte in der Bregenzer Bucht erreichten. Bei den Copepoden folgte *Eu diaptomus* noch einigermaßen der Verteilung des Rohvolumens - das Maximum vor Lindau ausgenommen - *Mesocyclops*, *Cyclops abyssorum praealpinus* sowie die erwachsenen Tiere von *Cyclops vicinus* zeigten deutliche Schwerpunkte im Ostteil sowie im Ueberlinger See. Im Gegensatz zu den Adulten waren die Copepodide von *Cyclops vicinus* in der Rorschacher Bucht konzentriert, die Verteilung der beiden Altersklassen war also eindeutig voneinander unterschieden. Auch bei *Cyclops abyssorum bodanus* lag das Schwergewicht des Vorkommens in der Bregenzer Bucht.

15.05.1975: (Abb. 4)

In dieser Serie machte sich die verdünnende Wirkung des Hochwassers führenden Alpenrheins sehr deutlich bemerkbar. Bei fast allen Gruppen lagen die Minima in Station I, wobei die Bregenzer Bucht ihre hydrographische Eigenheit bewies: Die erwachsenen Daphnien und *Cyclops vicinus* erreichten ihre Höchstwerte gerade in diesem Seeteil, die übrigen Cyclopiden waren hier relativ spärlich vertreten. Bemerkenswert war auch die Konzentration der meisten Arten im östlichen Ueberlinger See, eine Erscheinung, die sich auch in den übrigen Untersuchungsjahren immer wieder vorfand.

07.06.1973: (Abb. 5)

Die Schwerpunkte der Bestandsdichten lagen bei dieser Serie im südlichen Teil des Schnittes Langenargen-Rorschach; der Ueberlinger See sowie das Nordufer zwischen Meersburg und Langenargen waren sehr viel spärlicher besiedelt. Auch in diesem Falle dürfte das einströmende Wasser des Alpenrheins zu einer Verdünnung des Planktons im Mündungsbereich beigetragen haben, wobei auch die Bregenzer Bucht davon erfasst wurde. Da zu dieser Jahreszeit die meisten Crustaceen die oberflächlichen Schichten bevorzugen, ist der Zusammenhang mit der Verfrachtung durch Rheinströmung und Windeinfluss (am 06.06.73 herrschte starker Nordost-Wind) gerade in diesem Beispiel sehr deutlich.

10.07.1973: (Abb. 6)

Das Verteilungsbild der Absetzvolumina unterscheidet sich in diesem Fall recht deutlich von den Aspekten der einzelnen Gruppen. *Daphnia hyalina* wies ihr Maximum vor Langenargen auf, *Daphnia galeata* im Ueberlinger See. Die jungen Daphnien waren am Nordufer vor Friedrichshafen, vor Lindau und im mittleren Teil des Ueberlinger Sees konzentriert, die Bosminen hingegen in der Seemitte. *Leptodora* nahm zahlenmäßig in westlicher Richtung stark ab, ebenso *Eudiaptomus* und *Mesocyclops*. *Cyclops abyssorum praealpinus* zeigte andererseits sein Maximum vor Meersburg, während *Cyclops vicinus* und *Acanthocyclops* in der Bregenzer Bucht sehr stark vertreten waren.

09.08.1973: (Abb. 7)

Die höchsten Absetzvolumina fanden sich vor Rorschach; die beiden *Daphnia*-Gruppen waren deutlich entgegengesetzt verteilt; *Daphnia hyalina* zeigte

den Schwerpunkt des Vorkommens in der Mitte des Schnittes Langenargen-Arbon, *Daphnia galeata* hingegen vor Lindau und Rorschach. Die Männchen waren ebenfalls vor Lindau, jedoch auch im Ueberlinger See stärker vertreten. *Eudiaptomus* war einigermaßen gleichmässig verteilt, *Mesocyclops* in der Bregenzer Bucht, *Cyclops abyssorum praealpinus* im Bereich vor Meersburg konzentriert. *Cyclops vicinus* fand sich im Ostteil des Obersees, fehlte jedoch in der südlichen Seehälfte. *Acanthocyclops robustus* bewies seine Bevorzugung der Bregenzer Bucht und des östlichen Nordufers.

06.09.1973: (Abb. 8)

Die Absetzvolumina zeigten in der Seemitte die höchsten Werte, ebenso *Daphnia galeata*; die *Daphnia*-Männchen und Juvenes wiesen daneben erhöhte Zahlen in der Bregenzer Bucht auf. Der Schwerpunkt der *Bosmina*-Population lag vor Lindau, doch war auch das übrige Nordufer dichter besiedelt. *Eudiaptomus* konzentrierte sich in der Seemitte des Schnittes Langenargen-Rorschach, etwas abgeschwächt auch im Ueberlinger See in der Höhe von Dingelsdorf. Während *Mesocyclops* relativ gleichmässig auftrat, zeigte *Cyclops abyssorum praealpinus* ein starkes Vorkommen vor Süssenmühle. *Cyclops vicinus* und *Acanthocyclops* waren wiederum im östlichen Seeteil und am Nordufer gehäuft anzutreffen. Interessant war die Verteilung der Weibchen von *Megacyclops gigas*, die sich in der Zeit aus den übersommerten fünften Copepodiden entwickeln: Wie bei *Cyclops vicinus* und *Acanthocyclops* beginnt dieses Vorkommen im östlichen Seeteil und am Nordufer.

09.10.1973: (Abb. 9)

Die Rohvolumina waren sehr unterschiedlich verteilt: Einem Maximum vor Langenargen lag ein deutliches Minimum vor Romanshorn gegenüber. Ein ähnliches Bild bot *Daphnia hyalina*, während *Daphnia galeata*, die *Daphnia*-Männchen sowie *Bosmina* in der Bregenzer Bucht gehäuft angetroffen wurden. *Mesocyclops* und *Eudiaptomus* zeigten Schwerpunkte vor Friedrichshafen (letzterer auch vor Rorschach), während *Cyclops abyssorum praealpinus* in etwa gleichmässig verteilt war. *Cyclops vicinus* und *Acanthocyclops* entsprachen dem bereits gewohnten Bild, im westlichen Ueberlinger See waren die Copepodide von *Cyclops vicinus* zusätzlich stärker vertreten.

08.11.1973: (Abb. 10)

Die grössten Absetzvolumina lagen in der Seemitte: *Daphnia hyalina* war etwa gleichmässig, *Daphnia galeata* in der Seemitte spärlicher, konzentriert in der Bregenzer Bucht anzutreffen. Die *Daphnia*-Männchen bevorzugten hingegen die Seemitte, die jungen Daphnien sowie *Bosmina* die Bregenzer Bucht. *Eudiaptomus* zeigte Schwerpunkte vor der Rheilmündung, Langenargen und Rorschach, *Mesocyclops* am Nordufer des mittleren Obersees, *Cyclops vicinus* lebte vorwiegend im Ostteil des Sees, etwas schwächer vertreten auch im Ueberlinger See, fehlte jedoch nahezu im mittleren Bereich.

Zusammenfassung und Diskussion:

Die wenigen Beispiele aus einem reichhaltigen Material dreier Untersuchungsjahre zeigen mit aller Deutlichkeit, dass eine einzige Station niemals

völlig repräsentativ für den gesamten Obersee sein kann. Sie gibt zwar eine hinreichende Uebersicht über die Entwicklung der meisten Crustaceen, für einige bestimmte Arten (etwa *Daphnia galeata*, *Cyclops vicinus*, *Acanthocyclops*) ist die dieser Zusammenstellung zugrunde liegende Datensammlung jedoch nicht befriedigend. Es ist dabei auffallend, dass die "eingesessenen" Formen weitaus weniger den lokalen Besonderheiten, sondern offensichtlich mehr den hydrographischen Situationen (windbedingte Wasserverfrachtungen) ausgesetzt sind. Die seit den fünfziger Jahren neu aufgetretenen Arten zeigen hingegen eine klare Bevorzugung der Bregenzer Bucht sowie des Nordufers bis in die Höhe von Langenargen-Friedrichshafen. Dies äussert sich nicht nur in den absoluten Bestandsdichten, sondern ebenso im zeitlichen Entwicklungsvorsprung (LEHN 1971) [33] in diesen Seebereichen. Hier scheinen in der Tat klimatische Differenzierungen - etwa in der Sonnenscheindauer - sowie denkbare Einflüsse des Alpenrheines auf die thermische Schichtung oder auch Turbulenz vorzuliegen. Ob zusätzlich horizontale Unterschiede im Trophiegrad im Obersee zu erwägen sind, ist derzeit nicht zu beweisen. In der Kombination der genannten örtlichen Gegebenheiten mit der allgemein fortschreitenden Eutrophierung können jedoch gerade die Bregenzer Bucht und das östliche Nordufer für die Entfaltung der neu aufgetretenen Arten speziell geeigneter sein als etwa der zentrale Teil des Obersees; es ist bezeichnend, dass sich auch der Ueberlinger See mehr und mehr den Aspekten - soweit sie das Plankton betreffen - des Ostteils des Sees nähert.

5.2 VERTIKALVERTEILUNG IM OBERSEE

Das Wissen um die vertikale Verteilung der Biomasse ist zur Lösung von Fragen aus der angewandten Limnologie von grosser Bedeutung. In der Beziehung zur Abflussmenge im Seerhein werden beispielsweise jahreszeitlich sehr verschieden grosse Mengen der Populationen aus dem Obersee abgeschwemmt, was für die Abschätzung der Folgen von Regulierungsmassnahmen von grosser Bedeutung ist. Ebenso interessiert zeigt sich die Fischerei, da die planktonfressenden Fischarten der Einschichtung ihrer jeweiligen Nahrungstiere folgen.

Die Crustaceen zeigen in ihrer vertikalen Verteilung ein artspezifisches Verhalten, das zwar in erster Linie den Schichtungs- und Zirkulationsverhältnissen unterliegt, innerhalb dieses Rahmens jedoch charakteristische Eigenheiten aufweist. Hierbei gibt es auch deutliche Unterschiede zwischen den Copepodidstadien. Es würde an dieser Stelle jedoch zu weit führen, diese Details darzustellen; ebenso wenig wurden die selteneren Formen (*Cyclops abyssorum bodanus*, *Megacyclops*, *Acanthocyclops*) berücksichtigt. Die beiden verschwundenen Arten *Diaphanosoma brachyurum* und *Heterocope borealis* spielen hier ohnehin keine Rolle mehr.

Die nachfolgenden Bemerkungen können sich deshalb auf die wichtigsten Merkmale beschränken, soweit sie für die vorliegende Fragestellung von Interesse sind.

Den gezeigten Beispielen liegt eine Serie zugrunde, die aus zunächst anderer Fragestellung 1963 - 1964 im Schnitt Staad-Meersburg mit je einer Station am Nord- und Südufer, jeweils über 100 m Tiefe ausgeführt wurde. Die Stufenfänge waren in die Zonen 0-5 m, 5-10 m, 10-15 m, 15-20 m, 20-30 m, 30-40 m, 40-50 m, 50-100 m aufgeteilt, gelegentlich wurde auch die 20-30 m-Stufe halbiert. Die dargestellten Werte zeigen jeweils das Mittel zwischen Nord- und Südstation.

Die graphischen Darstellungen veranschaulichen lediglich die Verteilung während der Tagesstunden, die sog. Tagestiefe. Auf die tägliche Vertikalwanderung wird später eingegangen werden.

5.2.1 Cladoceren

Daphnia (Abb. 11)

Als bevorzugten Lebensraum der Daphnien kann man verallgemeinernd die oberen zwanzig Meter des Wasserkörpers bezeichnen. Die vertikale Verteilung folgt in etwa dem Verlauf der thermischen Schichtung; die Population erscheint also im Frühjahr eng zoniert in den obersten Metern des Sees, zum Herbst hin besiedelt sie auch die grösseren Tiefen bis zum Metalimnion. Schon im Februar, also zum Zeitpunkt der am tiefsten greifenden Zirkulation, lässt sich eine deutliche Schichtung erkennen, die Tiere bevorzugen wieder die obersten zehn bis fünfzehn Meter.

Besondere Verhältnisse herrschen in den Frühjahrsmonaten, während derer allgemein die absoluten Jahresmaxima erreicht werden. Am Anfang dieser Produktionsperiode hat die thermische Schichtung eine gewisse Stabilität erreicht, die ein flaches Epilimnion von wenigen Metern Stärke zulässt. Die *Daphnia*-Population ist in dieser Zeit praktisch völlig in dieser obersten Schicht versammelt, wobei u.U. gewaltige Dichten (hundert und mehr Tiere im Liter) auftreten. Mit dem Tiefergreifen der Sprungschicht wird auch die vertikale Ausdehnung der Population vergrössert, insbesondere bei den jungen Daphnien.

Sehr auffällig ist das nachfolgende Absinken der Population im Juni, das auf nachlassende Vitalität zurückgeht, die ihrerseits zumindest teilweise durch einen plötzlich auftretenden Nahrungsmangel bedingt sein dürfte. Es ist eine bekannte Tatsache, dass sich gerade in den letzten Jahren die Sichttiefen im Juni und Juli im Vergleich zu früheren Jahren ständig erhöhten (LEHN, 1968) [31], während in den übrigen Monaten ein deutlicher Rückgang zu verzeichnen war. Eigene Untersuchungen am Mindelsee haben diesen Zusammenhang weiter untermauert (EINSLE, in Vorbereitung), so dass bei diesen Sichttiefenmaxima zweifellos vom bereits bekannten "*Daphnia*-Klarwasserstadium" gesprochen werden kann. Die grossen Mengen von Daphnien haben also zu einer weitgehenden Vernichtung des Phytoplankton-Bestandes geführt, was einerseits die Sichttiefe im Bodensee auf 12 bis 14 Meter ansteigen liess, andererseits der *Daphnia*-Population die Nahrungsgrundlage entzog.

Hinzu kommt mit Sicherheit die allgemein zu beobachtende Erscheinung, dass jede Crustaceen-Population am Ende ihres Adultenlebens in immer tiefere Wasserschichten absinkt. Die Tiere sind - ebenso wie in Hungersituationen - nicht mehr imstande, das gewichtsmässig bedingte Absinken durch ständige Schwimmbewegungen zu kompensieren. Besonders deutlich ist dies bei den *Daphnia*-Männchen zu erkennen, die am Ende ihres Vorkommens oft starke Anhäufungen unterhalb des Metalimnions zeigen.

Bei diesen Erwägungen blieb unberücksichtigt, dass sich die verschiedenen Arten bzw. Artengruppen auch in ihrer vertikalen Einschichtung unterscheiden. *Daphnia cucullata* und die gesamte "galeata"-Gruppe stehen deutlich höher als *Daphnia hyalina*, die zeitweise sogar bevorzugt im Metalimnion auftreten kann.

Bosmina (Abb. 12)

Einen im Prinzip ähnlichen jahreszeitlichen Verlauf der vertikalen Einschichtung zeigt auch die Gattung *Bosmina*, die wie die nachfolgenden Cladoceren nicht nach Altersklassen aufgeschlüsselt dargestellt wurde. Da bei *Bosmina* die Jahresmaxima weitaus unregelmässiger als bei *Daphnia* auftreten, können die quantitativen Schwerpunkte auch zu anderen Jahreszeiten erscheinen. Die Gründe für das Absinken eines Teiles der Population im Juni sowie die vertikale Ausdehnung des Vorkommens im Herbst und Winter wurden bereits bei *Daphnia* diskutiert.

Bythotrephes (Abb. 12)

Die räuberisch lebende Art erreicht ihr zahlenmässiges Jahresmaximum in den Monaten Juli bis September; im dargestellten Jahr 1964 lag es im Juni mit knapp 3.000 Tieren pro m² (Monatsmittel). Wie bei allen Cladoceren erscheint der Schwerpunkt der Produktion zunächst in den epilimnischen Wasserzonen, doch findet man im Verlauf des Sommers die eiertragenden Weibchen bis zum Metalimnion verteilt, wobei auch hier die sogenannte Tagestiefe verstanden wird (s. Abschnitt 5.4).

Leptodora (Abb. 12)

Etwas später als *Bythotrephes* erreicht die ebenfalls carnivore *Leptodora* ihr Jahresmaximum; auch in dieser Periode liegen die grössten Bestandsdichten in der oberen Wasserschicht von etwa 20 m Mächtigkeit. Das bereits diskutierte Absinken der Tiere während oder nach der Produktionsspitze verschiebt sich dadurch um die entsprechende Zeitspanne.

5.2.2 Copepoden

Eudiaptomus (Abb. 13)

Die Jahresmaxima dieser Art liegen zeitlich sehr unterschiedlich; zwar weisen KIEFER und MUCKLE (1959) [30] auf die Existenz zweier Höchstwerte

im Mai und November hin (im Fünfjahresmittel), doch streuen die Maxima der einzelnen Jahre in der hier zu besprechenden Untersuchungszeit ausserordentlich stark. Demzufolge können die in Abbildung 13 dargestellten Verteilungsmuster durchaus modifiziert erscheinen (FLSTER 1954) [19]

Während des Sommers ist die zahlenmässig meist schwache Population im Metalimnion angehäuft, die obersten Wasserschichten werden weitgehend gemieden. Dies gilt vor allem für die älteren Copepodide, während die ersten und zweiten Copepodidstadien auch tagsüber in dieser Zone verweilen. Das im September entstehende Dichtemaximum an Copepodiden liegt zwischen 20 und 30 Metern und folgt zunächst der absinkenden Thermokline; ab Januar sind die Tiere kurzfristig über grössere Tiefen verteilt, konzentrieren sich jedoch sehr bald wieder in den oberen Wasserschichten.

Auch die Höchstwerte der Adulten finden sich in dieser Zone, wobei die Männchen deutlicher höher stehen als die Weibchen. Eine gewisse Ausdehnung der Population bis in Tiefen um 50 m während der Monate Februar bis April dürfte wiederum mit dem Absinken der älteren Tiere erklärt werden, die ihre Fortpflanzungstätigkeit beendet haben und deren Vitalität allmählich erlischt.

Das nur schwache Vorkommen im Frühjahr lässt sich bei *Eudiaptomus* eindeutig auf die starken Verluste zurückführen, die der Population durch die Cyclopiden zugefügt werden. Die restlichen Tiere bevorzugen in dieser Zeit ebenfalls das Epilimnion, wobei allerdings die aktuelle Tiefenverteilung eher die Schichtung der räuberisch lebenden *Cyclops*-Arten, vor allem von *Cyclops vicinus*, widerspiegelt.

Mesocyclops (Abb. 14)

Die räumliche Verteilung von *Mesocyclops* ist geprägt durch das Schema des jahreszeitlichen Auftretens: Die Population überwintert vorwiegend im fünften Copepodidstadium. Mit dem Einsetzen der ersten thermischen Schichtung häuten sich diese Stadien zu erwachsenen Tieren, die dann die erste Frühjahrsgeneration darstellen. Nach einigen weiteren Generationen verschwinden die Erwachsenen allmählich in den Herbstmonaten. Die Population besteht dann wieder ausschliesslich aus Copepodiden, wobei der Prozentanteil des letzten Stadiums ständig zunimmt (EINSLE 1968) [12] .

Während des Winters sind die Copepodide nahezu gleichmässig über die gesamte Wassersäule verteilt; im zentralen Teil des Obersee sind sie auch noch unterhalb von 100 m zu finden, allerdings nur in verschwindend kleinen Anteilen. Inwieweit die Population der Copepodide abstirbt oder als Beute gezehrt wird, ist derzeit quantitativ nicht zu beurteilen. Auf jeden Fall erreicht nur ein geringer Teil das Erwachsenenstadium, wobei in der Untersuchungsperiode deutlich zu erkennen ist, dass dieser Anteil in den vergangenen Jahren stark abgenommen hat. In dieser kritischen Zeitspanne liegt offenbar die Ursache für das überraschende Zurückgehen der *Mesocyclops*-Population.

Die Adulten und die im Sommer auftretenden Copepodide leben durchweg im Epilimnion; wie bei *Eudiaptomus* besiedeln die jüngsten Copepodidstadien auch die obersten Meter. Erst mit dem Einsetzen der Entwicklungshemmung im September verteilen sich die Tiere mit der tiefergreifenden Zirkulation allmählich nach unten.

Cyclops abyssorum praealpinus (Abb. 15)

Ausgeprägter als die übrigen Cyclopiden bevorzugt *Cyclops abyssorum praealpinus* die kühleren Wasserschichten - zumindest tagsüber. Die Population des Bodensee-Obersees lebt im Sommer in Tiefen zwischen etwa 20 und 40 Metern; die oberen 10 Meter werden dabei oft völlig gemieden. Früher als die Copepodide finden sich im Herbst wieder die Adulten auch in Oberflächennähe, wobei hier wie bei *Eudiaptomus* die Männchen überwiegen. Diese Schichtung geht allmählich über in die winterliche Verteilung; das Tiefergreifen im April fällt zusammen mit einem Generationswechsel - es erscheint hier die an ihrer Körpergrösse kenntliche, zahlenmässig schwache Frühjahrsgeneration - so dass die für andere Crustaceen gegebene Erklärung für dieses Verhalten auch bei *Cyclops abyssorum praealpinus* zutreffen dürfte. Das Absinken der Copepodide im Juni geht auf die fünften Copepodide zurück, die sich anfangs des Sommers in grösseren Tiefen aufhalten; diese Eigenart dürfte die schwache Andeutung einer sommerlichen Diapause der meisten *Cyclops*-Arten darstellen (EINSLE, 1964) [7]. Die übrigen Stadien sowie die Adulten schichten sich dann wieder - wie erwähnt - in mittlere Seetiefen ein.

Cyclops vicinus (Abb. 16)

Dieser im Obersee seit Mitte der fünfziger Jahre auftretende Cyclopide zeigt die Verhaltensweise einer Kleingewässerform mit stark ausgeprägter sommerlicher Diapause. Die Population liegt den Sommer über im vierten Copepodidstadium am Seeboden; im Herbst werden die Ruhestadien reaktiviert (EINSLE, 1967) [10] und beginnen mit dem Wiederaufstieg in den freien Wasserraum. Bereits im Dezember erscheint die erste Wintergeneration, die sich ständig vergrössert, um im Mai ihre Höchstwerte zu erreichen. Diese Frühjahrsgeneration besteht einmal aus älteren Tieren, die unmittelbar den stagnierenden Copepodiden des vorangegangenen Sommers entstammen, zum andern aus den Nachkommen der ersten Wintergeneration. Dies dürfte auch der Grund für das teilweise Absinken der Adulten-Population im April sein. Nach dem starken Maximum im Mai verschwinden die Tiere anfangs Juni nahezu völlig aus dem Pelagial; die Copepodide entwickeln sich bis zum vierten Stadium und suchen wiederum den Seeboden auf. Die Deutung der Vertikalverteilung ist dadurch sehr einfach: Die aufsteigenden vierten Copepodide versammeln sich ab November in den oberen 30 bis 40 m, die ersten Adulten in den oberen 20 m. Die weiterhin reaktivierten vierten Copepodide sowie die Nachkommen der Wintergeneration besiedeln - nach Alter etwas abgestuft - den Wasserraum bis in Tiefen von etwa 50 m, doch liegt bereits zu dieser Zeit der Schwerpunkt der Population in Oberflächennähe. Im Mai schliesslich sind nahezu alle Tiere in den obersten 15 m versammelt. In dieser Zeit wird die Tageslänge als auslösender Faktor für die Diapause wirksam, die Population

verschwindet innerhalb von ein bis zwei Wochen aus dem freien Wasser.

Während der Konzentration der Tiere in der Oberflächenschicht im Mai erreicht *Cyclops vicinus* ausserordentlich hohe Bestandsdichten (weit über hundert Tiere im Liter). Durch seine räuberische Lebensweise bestimmt dieser Cyclopide in diesem Zeitraum weitgehend die Zusammensetzung der Crustaceen-Gemeinschaft. Die Bestände der übrigen Crustaceen werden zeitweise derart dezimiert, dass die spezifische Vertikalverteilung der einzelnen Arten zu einer starken Selektion führen muss.

Die übrigen Cyclopiden

Die beiden Arten *Cyclops abyssorum bodanus* und *Megacyclops gigas* sind vorzugsweise Bewohner des Hypolimnions: ein grosser Teil ihres Lebens spielt sich sogar am Seeboden ab, so dass eine quantitative Erfassung der Population nicht möglich ist. Lediglich im Frühjahr erscheint auch *Cyclops abyssorum bodanus* in den oberen Wasserschichten: dabei läuft offenbar ein Fortpflanzungszyklus ab, dessen Bedeutung für die Gesamtpopulation nicht abgeschätzt werden kann.

Megacyclops gigas übersommert im fünften Copepodidstadium am Seeboden; im Herbst erscheinen neben diesen Copepodiden zunächst die Männchen, ab November auch eiertragende Weibchen im Pelagial. Die ersten und zweiten Copepodidstadien werden im Frühjahr noch gelegentlich in den Netzfängen angetroffen, die Population zieht sich jedoch rasch ins Profundal und zum Seeboden zurück.

Cyclops strenuus tritt im Frühjahr nach wie vor vereinzelt auf; die adulten und jüngeren Copepodide bevorzugen dabei die oberen Wasserschichten.

5.3 DIE VERTIKALVERTEILUNG IM RHEINSEE

Für die Darstellung der vertikalen Schichtung der wichtigsten Crustaceen wurden lediglich die Jahre 1966 - 1973 verwertet, da besonders in den Daten von 1964 einige Lücken vorhanden sind. Erschwerend wirkt sich weiterhin die Tatsache aus, dass mit nur drei Tiefenstufen ein etwas weites Raster entsteht, das erhebliche Interpolationen bedingt. Bei Gruppen mit relativ geringen Dichtezahlen erschien eine graphische Darstellung wenig sinnvoll, da sich hier die statistische Fehlergrenze bereits bemerkbar macht. Innerhalb der Cyclopiden waren wiederum die taxonomischen Schwierigkeiten bei der Trennung von *Cyclops abyssorum* und *strenuus* zu bedenken, so dass lediglich die Gesamtzahlen der Copepodide sowie der erwachsenen Tiere von *Cyclops vicinus* und *Mesocyclops* abgebildet wurden.

Cladoceren

Grundsätzlich zeigen sich ähnliche Verteilungsmuster, wie sie bereits bei der Besprechung des Obersee-Materials herausgearbeitet wurden; die Cladoceren bevorzugen insgesamt gesehen die oberen 10 m, wo sie ihre

grössten Dichten erreichen. Eine Ausnahme von dieser Regel bildet allenfalls *Bosmina*, die gelegentlich auch grössere Tiefen besiedelt.

Diaphanosoma

Wie im Obersee scheint auch die Population im Untersee - zumindest im Rheinsee - erloschen zu sein. AUERBACH und ROTTENGATTER fanden 1955 die Cladocere in allen Seeteilen vor, eigene Untersuchungen (unveröffentlicht) erwiesen 1964 eine starke Population im Gnadensee. Im vorliegenden Material ist *Diaphanosoma* praktisch nicht mehr enthalten.

Leptodora

Trotz der geringen Absolutwerte in den vorhandenen Daten lässt sich die bevorzugt epilimnische Lebensweise von *Leptodora* deutlich erkennen; in einigen wenigen Fällen liegen die Tagesmaxima in der Schicht von 10 - 20 m, darunter finden sich meist nur vereinzelte Tiere.

Daphnia

Die in einer Gruppe zusammengefassten adulten Daphnien (Abbildung 17) bevorzugen wie die jungen Tiere (Abbildung 18) deutlich die oberen zehn Meter. Mit der Zunahme der Absolutwerte wurden auch die tieferen Schichten stärker besiedelt; das im Obersee festgestellte Absinken der adulten Tiere am Ende der Fortpflanzungsperiode ist bei der geringeren Tiefe des Rheinsees nicht in gleicher Weise zu beobachten.

Ceriodaphnia

Die im Untersuchungsmaterial meist nur sporadisch auftretende Art erreichte lediglich in den Jahren 1967 (ca. 8.000 T/m²) und 1968 (2.200 T/m²) nennenswerte Bestände, die - soweit die geringen Zahlen eine Aussage zulassen - in den Schichten mittlerer Tiefe, teilweise auch in der 20 - 40 m Zone, ihre Schwerpunkte aufwiesen.

Bosmina (Abb. 19)

Weitaus stärker als die übrigen Cladoceren ist die Population von *Bosmina* (ad. und juv.) in der Vertikalen verteilt. Da die Maxima der Bestände jahreszeitlich sehr verschieden auftreten können, ist die Schichtung vor allem auch an die Temperaturverhältnisse gebunden. Trotzdem lebte ein Grossteil der Population z.B. im Herbst 1967 in den oberen 20 m, während in der gleichen Jahreszeit 1973 nahezu die gesamte Wassersäule sehr stark besiedelt war.

Bythotrephes

Die im Obersee epi- bis metalimnisch lebende Art kommt ebenfalls nur gelegentlich in den Zählungen vor, wird jedoch weiterhin vom Obersee her in den Rheinsee verfrachtet.

Copepoden

Eudiaptomus gracilis (Abb. 20)

Aehnliche Unregelmässigkeiten wie das jahreszeitliche Auftreten zeigt auch die vertikale Verteilung der Population. Da die Bestandsmaxima in nahezu allen Jahreszeiten erscheinen können, hängt die jeweilige Tiefenverteilung von der aktuellen Temperaturschichtung ab. Die im Sommer auftretenden Höchstwerte konzentrierten sich auf die oberen 10 m oder wie im Jahre 1972 auf die Schicht zwischen 10 und 20 m, während die Herbstmaxima gelegentlich zu einer breiten Streuung (1967!) über die gesamte Tiefe führen.

Mesocyclops (Abb. 21)

Die bereits im Obersee festgestellte epilimnische Lebensweise der adulten Tiere zeigt sich auch im Untersee-Material. Die absoluten Werte weisen allerdings nur selten grosse Gradienten in der Tiefenschichtung auf, so dass die tiefer liegenden Populationsschwerpunkte der Jahre 1969 und 1970 auf Zufälligkeiten in der Einteilung der Klassenbreite zurückzuführen sind.

Cyclops vicinus (Abb. 22)

Auch dieser Cyclopide, dessen Jahreszyklus bereits ausführlich besprochen wurde, erreicht seine höchsten Dichtewerte in der oberen Hälfte des Wasserkörpers an der Untersuchungsstelle. Wie im Obersee sinken die Tiere am Ende ihrer Fortpflanzungsperiode im Mai in tiefere Schichten ab, während des Sommers treten nur vereinzelt einige Adulte in Erscheinung. Die Herbst-Winter-Generation konzentriert sich wiederum sehr bald in den oberen Zonen, von wo sie zur starken Frühjahrsentfaltung überleitet.

Cyclops abyssorum und *Cyclops strenuus*

Auf die Problematik der Unterscheidung der beiden Arten wurde bereits hingewiesen. Die Absolutwerte sind ausserdem zu klein, um sichere Aussagen über die Tiefenverteilung machen zu können.

Cyclops juv. (Abb. 23)

Diese Gruppe stellt ein Gemisch von juvenilen Cyclopiden unterschiedlichen Verhaltens dar; eine genauere Besprechung der Einzelheiten ist daher unmöglich. Immerhin ist zu erkennen, dass sich die grossen Mengen der Copepodide (höchster Wert 1972: 73 T/Liter) ebenfalls vorwiegend in den oberen 20 m aufhalten.

5.4 VERTIKALWANDERUNGEN

Die bisherigen Erörterungen betrafen die Schichtung der Crustaceen während des Tages (Tagestiefe). Bekanntlich führen die meisten Arten jedoch eine mehr oder weniger ausgeprägte Vertikalwanderung aus, die sie während der Nacht in höhere Wasserschichten aufsteigen lässt. Die Gründe und Mechanismen für diese Wanderungen sind erst teilweise bekannt (SCHROEDER 1959) [43], (SIEBECK 1960)[45] die Untersuchungsmethodik ist ausserordentlich aufwendig und zeitraubend.

Eigene Arbeiten sollten mit vergleichsweise groben Fangmethoden (Schliessnetz, Pumpe) zumindest einen Ueberblick über die zu erwartenden Amplituden der Wanderungen bei den einzelnen Arten im Obersee erbringen (EINSLE 1969) [14]. Die Ergebnisse können hier nur angedeutet werden, sie dürften jedoch ausreichen, die bei der Tagesverteilung geschilderten Regelmässigkeiten auf die Situation während der Nacht zu ergänzen.

Bei epilimnisch lebenden Arten sind die Wanderungen ohnehin auf relativ kurze Wegstrecken, allenfalls einige Meter, beschränkt. Besonders im Frühjahr, wenn nahezu alle Crustaceen in den oberen 10 m leben, lässt sich durch Pumpfänge (Abstand 1 m) für alle diese Formen nachweisen, dass die tagsüber nahezu unbesiedelte Oberflächenschicht (bis zu einem Meter) bereits in der Dämmerung aufgesucht wird; hier können wenige Zentimeter unter der Oberfläche erhebliche Konzentrationen entstehen, die sich teilweise gegen Mitternacht auflösen.

Im Sommer und Herbst lassen sich vom zeitlichen Aufwand her die Vertikalwanderungen wegen der grösseren Tiefenverteilung nur noch durch Schliessnetzfüge (in 5 m-Stufen bis 40 m, darunter 10 m-Stufen) nachweisen. Die genannten Ergebnisse betreffen naturgemäss nur die Verschiebungen der Dichtemaxima; sie sagen nichts über die absolute Leistung der Einzeltiere.

Cladoceren

Die Daphnien sammeln sich im Sommer während der Nacht deutlich in der oberen Zone (0 bis 5 m) an; die tagsüber bewohnten Schichten, meist zwischen 10 und 15 Metern, werden dabei nicht völlig verlassen. Offenbar führt lediglich ein Teil der Population diese Bewegungen aus, so dass sich der Schwerpunkt der Tiefenverteilung um etwa 10 m nach oben verlagert. Bei den jungen Daphnien dürfte die vertikale Wegstrecke noch etwas geringer sein, doch zeigen auch sie während der Nacht starke Konzentrationen in der Oberflächenschicht.

Die Bosmien waren im Untersuchungsmaterial zu spärlich vertreten, um sichere Daten zu liefern; anderweitiges Material über die Wanderungen der Obersee-Population liegt nicht vor.

Trotz geringer Dichtezahlen zeigten auch *Bythotrephes* und *Leptodora* deutliche Wanderungen in der Grössenordnung von etwa 10 m vertikaler Wegstrecke, wobei in den oberen Metern nachts erhebliche Bestandsdichten ermittelt wurden.

Copepoden

Von seinem jahreszeitlichen Vorkommen und seiner Tagesverteilung her schliesst sich zunächst *Cyclops vicinus* an die Verhältnisse bei den Daphnien an. Schon vor Einbruch der Dämmerung schwimmen die Tiere an die Oberfläche, um Mitternacht beginnt bereits wieder das Absinken. Die Amplitude beträgt hier allerdings nur wenige Meter; Untersuchungen über die tiefer gestreute Winterpopulation liegen nicht vor.

Auch *Mesocyclops* zeigte deutliche Vertikalwanderungen während der Frühjahrs- und Sommermonate. Allerdings ist gerade in diesem Fall die Netzmethode weitaus zu grob, doch weisen auch diese Ergebnisse auf eine Verschiebung der Maxima von der Schicht zwischen 5 und 10 m zur Oberfläche hin (August 1963). Eine genauere Pumpserie vom Oktober 1963 erwies eine bemerkenswerte Wanderung, bei der sich der Schwerpunkt der Population von etwa 20 m auf oberhalb von 10 m um Mitternacht verlagerte. Die Adulten waren nachts sogar vollzählig oberhalb von 5 m konzentriert.

Ausgeprägte Migrationen waren auch bei *Eudiaptomus* nachzuweisen: im Juli 1963 waren die Copepodide tagsüber eng geschichtet zwischen 15 und 25 m anzutreffen, in der Nacht lag das Maximum zwischen 0 und 5 m; ebenso war die Situation bei den Adulten. Sämtliche folgenden Serien boten das gleiche Bild, so dass für *Eudiaptomus* während der Sommermonate eine Wanderungsamplitude von etwa 15 bis 20 m angenommen werden kann.

Besonders eindrucksvoll verliefen die Vertikalwanderungen bei *Cyclops abyssorum praealpinus*, der im Sommer regelmässig aus seiner Tagestiefe zwischen 30 und 40 m nachts in die Schichten zwischen 10 und 20 m aufstieg, die von ihm tagsüber völlig unbewohnt waren. Wie die Pumpfänge zeigten, können dabei in ein bis zwei Metern Tiefe sogar Anhäufungen von Copepodidstadien entstehen.

Die hier besprochenen Crustaceen des Obersee zeigen also durchweg eine mehr oder weniger starke, von der artspezifischen Tagestiefe abhängige Vertikalwanderung. Die Amplitude ist bei den auch tagsüber epilimnisch lebenden Arten naturgemäss gering und beträgt allenfalls einige Meter. Die im Sommer metalimnisch lebenden Diaptomiden, besonders aber der noch tiefer stehende *Cyclops abyssorum praealpinus*, weisen vertikale Verlagerungen der Populationsschwerpunkte von etwa 15 bis 20 m bei *Eudiaptomus* und 20 bis 30 m bei *Cyclops abyssorum praealpinus* auf. Dadurch werden die Verteilungsbilder, die im vorigen Kapitel für die Tagestiefen dargestellt wurden, erheblich modifiziert und auch kompliziert.

5.5 DIE JAHRESZYKLEN IM OBERSEE

Neben quantitativen und qualitativen Änderungen in der Zusammensetzung der Crustaceen-Gemeinschaft interessieren auch die möglichen Auswirkungen der sich ändernden Biozönose auf das Verhalten, besonders im jahreszeitlichen Auftreten der einzelnen Formen. Die Umschichtungen in den Relationen der Arten zueinander schaffen unter Umständen neue Verhältnisse

in der Räuber-Beute-Beziehung und damit in der Konkurrenzsituation. Gerade wenn versucht werden soll, die festgestellten Änderungen im Hinblick auf die Eutrophierung des Sees zu interpretieren, sind diese Erkenntnisse von ausschlaggebender Bedeutung, um Fehldeutungen zu vermeiden.

Als eindrucksvolles Beispiel für diese Zusammenhänge soll das Verschwinden der *Heterocope*-Population dargestellt werden (Abbildung 24). Nach den Untersuchungen von ELSTER (1932) [17], (1936) [18] sowie KIEFER und MUCKLE (1959) [30] trat *Heterocope* im Bodensee streng monozyklisch auf: Die adulten Weibchen produzieren im Sommer und Herbst ausschliesslich Dauereier, die einzeln abgelegt zum Seeboden sinken und dort überwintern, während die Erwachsenen allmählich absterben. Im Februar und März des folgenden Jahres schlüpfen aus den Eiern die dunkelgefärbten Nauplien, die ins Pelagial aufsteigen. Sie entwickeln sich im April und Mai zu Copepodiden, die ersten Adulten erscheinen im Juni und Juli. Von diesem Zeitpunkt an besteht die Population nur aus reifen Tieren.

In der Abbildung 24 sind nach Daten des Limnologischen Monatsberichtes der Anstalt für Bodenseeforschung [1] die Jahreskurven (Monatsmittelwerte) der Jahre 1958 bis 1963 zusammengestellt. Zunächst sind erhebliche Schwankungen der Bestände zu erkennen: Dem sehr schwachen Jahrgang 1958 folgten 1959 und 1960 ausserordentlich hohe Werte mit einem Maximum von nahezu 10.000 T/m². Bereits 1961 war die Population auf einen Bruchteil dieser Zahlen abgesunken, erholte sich 1962 nochmals kurzfristig, um dann 1963 völlig zu verschwinden.

Die Gründe für dieses rasche Erlöschen einer zuvor starken Population liegen in der eigenartigen Konkurrenzsituation zwischen *Heterocope* und *Cyclops vicinus* (EINSLE 1967) [11]: Die Maxima der adulten Tiere von *Cyclops vicinus* fallen genau in die Zeitspanne, in der die Nauplien von *Heterocope* sich zu den jungen Copepodidstadien entwickeln. Allein durch ihre Grösse und dunkle Farbe dürften sie selektive Nachteile besessen haben, die sie stärker als andere Nauplien und erste Copepodide zur Beute von *Cyclops vicinus* werden lassen. Andererseits liegt die Population des Cyclopiden während des Sommers in Diapause am Seeboden, ist also der Zehrung durch die ebenfalls räuberisch lebenden Adulten von *Heterocope* entzogen.

Die Vermutung, dass der hypolimnische Sauerstoffmangel die Eier von *Heterocope* letal schädigen könnte, scheint für den fraglichen Zeitraum (1961 - 1963) noch nicht zuzutreffen; ausserdem lagen die Eier wohl über das ganze Seeareal verteilt, also auch in Gebieten, wo zu jener Zeit sicherlich ausreichend Sauerstoff vorhanden war.

Diese drastischen Beispiele einer Faunenänderung werfen natürlich auch die Frage nach den Ursachen für das Verschwinden von *Diaphanosoma* auf. Da diese Population bereits 1957 erlosch, kann die Einwirkung von *Cyclops vicinus* wohl kaum als Ursache gelten; im Mindelsee beispielsweise kommen nach der Einwanderung von *Cyclops vicinus* um 1964 beide Arten nebeneinander vor, ohne dass bisher eine Depression der *Diaphanosoma*-Population zu verzeichnen war.

Zu den nachfolgenden Besprechungen sind aus graphischen Gründen lediglich die Jahre 1962 bis 1973 gezeichnet worden. Es handelt sich wieder um Monatsmittelwerte aus den eingangs genannten Stationen. Leider sind aus unbekannten Gründen die Daten für November und Dezember 1969 verloren gegangen, so dass an dieser Stelle der Kurvenverlauf unterbrochen ist.

5.5.1 Cladoceren

Leptodora (Abb. 25)

Die in Form von Dauereiern überwinternde Art erscheint in der Regel im April oder Mai im Pelagial: nach MUCKLE (1972) [38] wies die Kurve in den Jahren 1957 - 1961 jeweils zwei Maxima auf, 1961 sogar deren drei.

1962 waren nach einer zögernden Entwicklung noch zwei Gipfel der Kurve zu erkennen, im August und Oktober. Im folgenden Jahr war dieser Kurvenverlauf nur noch undeutlich ausgeprägt, von 1964 an zeigen die Monatsmittelwerte nur noch ein einziges Maximum, das sich in den verschiedenen Jahren auf die Monate Juli bis September verteilt.

Daphnia ad. (Abb. 26)

Die taxonomischen Probleme, die durch die Einwanderung von *Daphnia galeata* sowie die nachfolgende Bastardisierung mit *Daphnia hyalina* entstanden, wurden bereits kurz gestreift. In den dargestellten Kurven sind beide Formen enthalten, was besonders für die Jahre nach 1970 einige Schwierigkeiten bieten kann; die offensichtliche Tendenz zur Zweigipfligkeit der Kurve dürfte auf die wechselnden Anteile der beiden Formen zurückgehen.

Die Uebersicht über die Jahresgänge lässt bereits die allmähliche Zunahme der Gesamtbestände erkennen. Zwischen 1962 und 1967 - das Jahr 1966 ausgenommen - war der Kurvenverlauf relativ ruhig mit einem Maximum in den Sommermonaten und einer schwachen Herbst-Winterpopulation; während der eigentlichen Wintermonate ist *Daphnia* nur in geringen Zahlen vertreten, die jedoch ausreichen, die nachfolgende Frühjahrsgeneration aufzubauen. Die quantitative Bedeutung der aus Dauereiern stammenden Tiere ist nach wie vor unbekannt, sicherlich jedoch äusserst gering.

Von 1968 an beginnt eine deutliche Tendenz zur Ausbildung zweier Höchstwerte, wobei sich insbesondere das Frühjahrsmaximum immer stärker ausprägt. In einer gesonderten Bearbeitung wird derzeit untersucht, auf welche *Daphnia*-Formen diese Entwicklung zurückgeht; es sei hier lediglich darauf hingewiesen, dass die derzeit schwer definierbaren kleineren *galeata*-Typen verstärkt im August und September auftreten. Hier scheinen sich neue Assoziationen anzukündigen, eine genauere Aussage ist erst nach Abschluss der laufenden Untersuchungen möglich.

Daphnia juv. (Abb. 27)

erreicht naturgemäss weitaus höhere Bestandsdichten als die adulten Tiere. Hier waren die Herbstmaxima bereits seit 1962 sehr viel stärker ausgeprägt als jene der Adulten, die Zahlen um die Jahreswenden sogar höher als im Zeitraum 1968 - 1973. Die Frühjahrsmaxima wiesen selbst im Monatsmittel ausserordentlich hohe Absolutzahlen auf: Juli 1965: 290.000 T/m², Juni 1966: 530.000, Juni 1970: 490.000, Juni 1973: 520.000. Die Relationen zu den erwachsenen Daphnien erweisen auch sehr eindrucksvoll die hohen Verlustraten der Populationen in den Frühjahrsmonaten.

Bosmina (Abb. 28)

Die bereits erwähnten Unregelmässigkeiten in der Lage der jährlichen Höchstwerte zeigen sich auch in der Darstellung der Untersuchungsperiode 1962 - 1973; die Maxima können praktisch in alle Jahreszeiten fallen. Auch für diese Gruppe gelten die Vorbehalte, die bei *Daphnia* erwähnt wurden: Ohne genauere taxonomische Grundlage ist es ausserordentlich schwierig, die Kurven sicher zu deuten. Aus diesem Grund wurde auch darauf verzichtet, die adulten von den jungen Bosminen zu trennen.

Im Verhältnis zu *Daphnia* liegen die Absolutzahlen der *Bosmina*-Population deutlich niedriger. In einigen Jahren wurden maximal knapp 20.000 T/m² erreicht (1962, 1966, 1967), lediglich die Jahre 1965 (mit 105.000 T/m²) und 1973 (mit 209.000 T/m²) brachten sehr hohe Monatsmittelwerte.

Bythotrephes (Abb. 29)

Wie *Leptodora* überwintert diese Cladocere in Form von Dauereiern; die Juvenes schlüpfen meist schon im April, gelegentlich sogar schon im März. Die letzten Tiere verschwinden im Dezember oder Januar aus dem Pelagial. Den zwei- bis dreigipfligen Kurven der meisten Jahre stehen das gleichmässige Vorkommen der Jahre 1965, 1967, 1969 mit nur einem einzigen Höchstwert gegenüber; bei den relativ geringen Bestandsdichten dürften hier jedoch die Zufälligkeiten der Fangtermine eine erhebliche Rolle spielen.

5.5.2 Copepoden

Eudiaptomus (Abb. 30)

Auf die Schwierigkeiten, eine gewisse Gesetzmässigkeit in den Bestandskurven dieses Diaptomiden zu sehen, wurde bereits hingewiesen. Die einzelnen Maxima treten in den verschiedenen Jahren sehr gestreut auf; gemeinsam ist den Zyklen allenfalls ein mehr oder weniger stark ausgeprägtes Minimum in den Sommermonaten, das auch am Mindelsee (EINSLE, in Vorbereitung) nachgewiesen wurde. Wie die Arbeiten ELSTERS (1954) [19] erbrachten auch diese Untersuchungen die Erkenntnis, dass die Bestände von *Eudiaptomus* weniger durch die Produktion als vielmehr durch die Höhe der Verluste reguliert werden.

Die Jahre 1962 - 1968 brachten, von den herbstlichen und winterlichen Maxima 1967 und 1963 abgesehen, verhältnismässig gleichmässige Populationsdichten, deren Schwankungen sich im üblichen Rahmen hielten. Von 1969 an wurden dann die Amplituden der Maximal- und Minimalwerte immer grösser, der Höchstwert des Jahres 1970 mit 280.000 T/m² wurde bis 1975 nicht mehr erreicht.

Mesocyclops (Abb. 31, 32)

Aus dem Schema des jahreszeitlichen Auftretens, das vorstehend ausführlicher erläutert wurde, ist eine Deutung der Bestandskurven ohne Schwierigkeiten möglich. Die Copepodide erreichten ihr stärkstes Vorkommen im Herbst und Winter; zu dieser Zeit überdauert die Population vorwiegend im fünften Copepodidstadium, die erwachsenen Tiere sind aus dem See verschwunden. Im Sommer sind kleine Zwischenmaxima zu erwarten, die auf die Produktion der ersten Adultengeneration zurückgehen.

Dieses skizzenhafte Schema ist in der Untersuchungszeit lediglich in den Jahren 1964 und 1965 verwirklicht worden. In den übrigen Jahreszyklen sind die sommerlichen Bestände an Copepodiden sehr schwach, bis etwa ab August/September die Entwicklung im fünften Copepodidstadium stagniert, also nicht mehr zum erwachsenen Tier führt. Da vor April 1962 die Adulten und Copepodide noch nicht getrennt wurden, stellte der Dezember 1963 den Höchstwert dieser Darstellung mit 439.000 T/m². Daneben gab es Jahre mit vergleichsweise geringen Copepodid-Zahlen im Winter (1966/67, 1971/72).

In unmittelbarer Beziehung zu den Kurven der Copepodide stehen die meist zweigipfligen Zyklen der reifen Tiere. Die Adulten - vorab die Männchen - erscheinen Ende März oder anfangs April. Sie bilden ein erstes Maximum im Mai, dem ein zweites im Sommer folgt. Mit Ausnahme von 1967 und 1970 lässt sich diese Regelmässigkeit durch alle Jahre hindurch verfolgen, bis dann von 1971 an offenbar Störungen auftreten. 1971 entwickelte sich eine sehr schwache Frühjahrsgeneration, 1973 fand sich ähnliches bei der Herbstgeneration, während im Sommer 1972 über zwei Monate hinweg nur sehr wenige Adulte im See lebten.

Man kann also annehmen, dass bis 1970 nur wenige Aenderungen im Jahresrhythmus von *Mesocyclops* vorlagen, dass sich aber in der Folgezeit die Lebensbedingungen der Population verschlechterten.

Cyclops abyssorum praealpinus (Abb. 33)

Der Jahreszyklus dieser Art im Bodensee wurde besonders eingehend untersucht (EINSLE 1964) [7] : Auf eine meist nicht sehr starke Wintergeneration folgt eine zahlenmässig ebenfalls schwache, kurzlebige Frühjahrs- und anschliessend eine starke Sommer-Herbst-Generation, die in der Regel das Jahresmaximum bringt.

Die graphische Darstellung des Auftretens der erwachsenen Tiere - die Copepodide der Gattung *Cyclops* wurden vor 1970 bei der Auszählung zusammengefasst - zeigt mit wenigen Ausnahmen das Schema auch in der Untersuchungszeit verwirklicht. Lediglich die Jahre 1962 und 1971 weichen

durch ihre geringen Bestandsdichten von diesem prinzipiellen Verlauf ab.

Grundsätzlich ist festzuhalten, dass sich das Prinzip des Auftretens dieses Cyclopiden in den Jahren 1962 - 1973 nicht wesentlich geändert hat.

Cyclops vicinus (Abb. 34)

Ebenfalls recht übersichtlich ist der Lebenszyklus dieser *Cyclops*art. Wie bereits geschildert, übersommert *Cyclops vicinus* als vierter Copepodid am Seeboden; ein Teil dieser Copepodide bildet eine verschieden starke Herbst-Winter-Generation, deren Nachkommen zusammen mit den weiterhin ins Pelagial aufsteigenden vierten Stadien die dominierende Frühjahrsgeneration aufbauen.

Von 1956 bis 1962 hatte sich *Cyclops vicinus* aus einer zunächst kleinen Population zu einem beachtlichen Faktor in der Biozönose entwickelt. Die Darstellung in Monatsmittelwerten verwischt die tatsächlich erreichten Maxima, die oft - allerdings nur kurzfristig - sehr hohe Werte aufweisen. Insbesondere die Copepodide überschreiten oft die Millionengrenze (Tiere pro m²).

Abgesehen von der ständigen Zunahme der Absolutwerte wurde am artspezifischen Rhythmus durch alle Jahre hindurch festgehalten. Unterschiede bestehen allenfalls im Umfang der Wintergeneration (1966/67, 1970/71).

Cyclops juv. (Abb. 35)

In dieser Gruppe sind die Copepodide der Gattung *Cyclops* zusammengefasst, im wesentlichen also *Cyclops abyssorum praealpinus* und *Cyclops vicinus*; die beiden anderen *Cyclops*-Arten spielen hier praktisch keine Rolle.

Cyclops abyssorum praealpinus weist normalerweise in den Monaten Mai und Juni seine Höchstwerte auf (EINSLE, 1964 [7], die zeitlich mit der Maximalentwicklung von *Cyclops vicinus* zusammenfallen. Zusätzlich bringt *Cyclops abyssorum praealpinus* ein zweites Maximum im Herbst hervor, das jedoch gegenüber dem mächtigen Frühjahrsgipfel eine untergeordnete Bedeutung besitzt; bezeichnenderweise tritt es in der graphischen Darstellung auch nur ein einziges Mal, nämlich 1967, in Erscheinung, wobei die genaue Artzugehörigkeit natürlich nicht gesichert ist.

Im übrigen zeigen die Kurven einen durchaus ähnlichen Verlauf mit geringfügigen zeitlichen Verschiebungen. Die Absolutwerte liegen sehr hoch; das Maximum 1964 brachte 1,07 Millionen, das von 1970 1,38 Millionen Tiere pro m².

Uebrige Cyclopiden

Der Jahresverlauf des Auftretens von *Cyclops abyssorum bodanus* ist sehr schwierig zu ermitteln, da vor allem die ersten drei Copepodidstadien der

beiden *abyssorum*-Formen beim Zählen nur sehr schwer voneinander zu trennen sind. Eigene Arbeiten in der Bregenzer Bucht, wo dieser Cyclopide grössere Bestände als im übrigen Obersee aufweist, deuteten auf ein verstärktes Auftreten der Adulten während der Sommermonate hin (EINSLE 1975) [15] .

Allem Anschein nach tritt *Cyclops abyssorum bodanus* in den letzten Jahren stärker in Erscheinung, doch fehlen aus der vorhergegangenen Zeit alle Vergleichsmöglichkeiten.

Der Zyklus von *Megacyclops gigas* wurde bereits erläutert; auch in diesem Falle ist ein Vergleich der Entwicklung im Obersee schwierig, da sich mögliche quantitative Veränderungen sicherlich im Benthos abgespielt haben.

Ueber *Acanthocyclops robustus* wurde kürzlich eine Arbeit veröffentlicht, aus der die Entwicklung der Population im Ostteil des Sees hervorgeht (EINSLE, 1977) [16] .

Bei einigen Arten haben sich demnach Veränderungen im Ablauf der Jahreszyklen eingestellt, die einmal auf die höheren Bestandszahlen, zum anderen auf das Erscheinen neuer Mitglieder der Crustaceen-Planktongemeinschaft und damit auf Verschiebungen der synökologischen Beziehungen zurückgehen.

Bei *Leptodora* entwickelte sich die Jahreskurve zu einem gleichmässigeren Verlauf mit einem einzigen Jahreshöchstwert, bei *Daphnia* geht die Tendenz umgekehrt zu einer ausgeprägt zweigipfligen Kurve. Seit 1969 erhöhten sich bei *Eudiaptomus* die Amplituden der Maxima und Minima recht deutlich. Das Auftreten von *Mesocyclops* ist seit 1971 offenbar erheblich gestört, die Unregelmässigkeiten in den Zyklen laufen einer starken Verringerung der Bestände parallel. Das Schema des jahreszeitlichen Auftretens bei der Gattung *Cyclops* hat sich prinzipiell nicht verändert.

5.6 DIE JAHRESZYKLEN IM RHEINSEE

In den folgenden Darstellungen sind die Jahreskurven der gesamten Untersuchungsperiode (1963 - 1973) aufgetragen. Wie bereits erwähnt wurde, weist besonders das Jahre 1964 erhebliche Lücken auf, die in einigen Fällen extrapoliert werden konnten, während bei anderen Formen die Unsicherheiten zu gross waren.

Das relativ grosse Zeitintervall von vier Wochen zwischen den Entnahmen macht sich vor allem in den absoluten Höhen der Maxima bemerkbar; bei *Cyclops vicinus* etwa ist deutlich zu erkennen, wie einige der Frühjahrsmaxima "gekappt" sind. Die Bewertung der Absolutzahlen lässt sich deshalb etwas besser bei den Jahresmittelwerten anstellen.

5.6.1 Cladoceren

Wie bereits festgestellt wurde, sind die Populationen von *Diaphanosoma*, *Daphnia cucullata* und *Ceriodaphnia* im Rheinsee erloschen.

Die bei der Auszählung vorgenommene Trennung in die beiden *Daphnia*-Arten *hyalina* und *galeata* wurde für die Auswertung übernommen, wodurch allerdings die taxonomischen Probleme keineswegs als gelöst erscheinen sollen. Dagegen wird die Gattung *Bosmina* unter Einschluss der jungen Tiere als Einheit behandelt.

Leptodora (Abb. 36)

Die Art erscheint auch im Rheinsee in der Regel im Mai, gelegentlich schon im April (1968) oder erst im Juni/Juli im Pelagial. Die früher meist zweigipflige Kurve änderte sich im Obersee zu einer Verteilungskurve mit einem einzigen Maximum; das zu unsichere Material lässt diese Entwicklung allenfalls erahnen, doch dürften sich die Verhältnisse im Obersee insgesamt - auch für die anderen Arten - im Rheinsee bemerkbar machen.

Daphnia hyalina (Abb. 37)

Die Kurven des jahreszeitlichen Auftretens lassen zunächst wenig Regelmässigkeiten erkennen. Zwar erscheint meist ein erster Höchstwert im Frühjahr oder Frühsommer, der weitere Verlauf ist jedoch sehr vielgestaltig; in einigen Jahren findet man im Sommer nur sehr kleine Bestände, andere Jahre (etwa 1970, 1971) weisen in dieser Zeit Maxima auf. Das Ansteigen der Populationsdichten im Spätherbst in den Jahren 1966, 1967, 1969, 1971, 1973 steht sehr geringen Zahlen in den Jahren 1965, 1968, 1970, 1972 gegenüber.

Eine prinzipielle Änderung des jahreszeitlichen Vorkommens ist nicht zu erkennen. Leider ist ein Vergleich zu den Obersee-Werten nicht möglich, da dort zeitweise die beiden Arten *hyalina* und *galeata* bei der Auswertung nicht getrennt wurden.

Daphnia galeata (Abb. 38)

Bei dieser Art fallen zunächst die starken Unterschiede in der Häufigkeit des Auftretens in den verschiedenen Jahren auf. Angesichts der oben genannten Vorbehalte sollten diese Schwankungen jedoch nicht überbewertet werden, da möglicherweise in manchen Jahren die tatsächlichen Höchstwerte nicht erfasst worden waren.

Das Schema der Zyklen erscheint hier deutlich regelmässiger als bei *Daphnia hyalina*: In nahezu allen Jahren liegt ein Maximum in den Frühjahrs- bis Frühsommermonaten, die sehr schwachen Jahrgänge 1970 und 1971 ausgenommen. Ein zweiter Höchstwert im August/September zeigte sich 1965 und 1969. Während der Wintermonate ist die Populationsdichte wie bei allen Daphnien sehr gering.

Bosmina (Abb. 39)

Wie schon aus der Besprechung des Obersee-Materials hervorging, lassen sich bei *Bosmina* keine jahreszeitlich fixierten, regelmässig vorkommenden Entwicklungsschwerpunkte feststellen. Die einzelnen Maxima können in den verschiedenen Jahren praktisch zu jeder Jahreszeit erscheinen; ebenso unterschiedlich sind die Absolutzahlen der Bestandsdichten, die gelegentlich ausserordentlich hohe Werte erreichen.

Ceriodaphnia

Die insgesamt spärlichen Nachweise verteilen sich auf die Monate Oktober bis Januar; lediglich einige wenige Tiere fanden sich schon ab August oder als Einzelbeobachtung im Juli. Dieses jahreszeitliche Vorkommen entspricht den Ergebnissen aus dem Gnadensee und dem Mindelsee (EINSLE, in Vorbereitung).

Bythotrephes

Die im vorliegenden Material enthaltenen Zahlen sind zu gering, um einen halbwegs gesicherten Kurvenverlauf zu garantieren. Da die Population des Rheinsees wohl vorwiegend auf die aus dem Obersee ausgeschwemmten Tiere zurückgehen dürfte, begrenzt sich das Auftreten dieser Cladocere ebenfalls auf die Monate April bis Dezember.

5.6.2 Copepoden

Die Zyklen der einzelnen Arten wurden bereits beim Obersee ausführlich geschildert, so dass an dieser Stelle einige wenige Hinweise genügen dürften.

Eudiaptomus gracilis (Abb. 40)

In der zeichnerischen Darstellung wurden die adulten und jungen Tiere zusammengefasst, wie dies auch beim Obersee-Material geschah.

Die Unregelmässigkeiten im Verlauf der einzelnen Jahreskurven von *Eudiaptomus* zeigen sich auch in den vorliegenden Daten der Rheinsee-Population. Die Höchstwerte der Bestände können sowohl im Frühjahr (1965, 1966, 1973) als auch im Herbst (1963, 1964, 1967) auftreten. Während der eigentlichen Sommermonate erreicht die Population keine sehr hohen Bestandsdichten. Die im Obersee-Material festgestellte allmähliche Zunahme der Amplituden zwischen Maxima und Minima lässt sich im Rheinsee nicht sicher nachweisen.

Mesocyclops leuckarti (Abb. 41)

Die in der Regel mit einer Frühjahrs- und mehreren Sommergenerationen adulter Tiere vorkommende Art zeigt im Verlauf der untersuchten Jahre sehr unterschiedliche Bestände; wohl blieb das Schema der zweigipfligen

Kurve in etwa erhalten, doch ergaben sich besonders in der Höhe der Frühjahrsgeneration stärkere Verschiedenheiten. Hierzu ist zu bemerken, dass der hohe Gipfel anfangs Juni 1965 auf eine einzige Serie zurückgeht, die den für *Mesocyclops* erstaunlichen Wert von 11.400 T/m^2 erbrachte; da diese Zahl um etwa das Zehnfache über den sonstigen Ergebnissen liegt, ist ein Berechnungsfehler nicht auszuschliessen.

Grundsätzlich blieb jedoch das Schema des jahreszeitlichen Auftretens weitgehend erhalten.

Cyclops abyssorum und *Cyclops strenuus*

Wie schon wiederholt erwähnt wurde, dürften bei der Auszählung - zumindest während der ersten Jahre - erhebliche Unsicherheiten bei der Trennung dieser beiden Arten aufgetreten sein. Die verschiedenen Jahreskurven lassen sich deshalb nur mit Vorsicht interpretieren, auf eine graphische Darstellung wurde aus diesen Gründen verzichtet.

Cyclops vicinus (Abb. 42)

Gerade für diesen Cyclopiden, der im Frühjahr in relativ kurzer Zeit seine Bestands- und Reproduktionsmaxima durchläuft, dürfte der vierwöchige Abstand zwischen den Probenentnahmen zu gross sein, um die wirklich vorhandenen Höchstwerte erfassen zu können.

Im übrigen bestätigen die Ergebnisse recht deutlich die aus dem Obersee bekannten Prinzipien des Auftretens mit der starken Frühjahrs- und meist schwächer ausgebildeten Herbst/Winter-Generation der Adulten. Häufiger als im Obersee findet man im Rheinsee eine - wenn auch meist sehr geringe - Sommerpopulation, die etwa 1965 durchaus bemerkenswerte Bestände erreichte.

Die Jahreszyklen der wichtigsten Planktoncrustaceen im Rheinsee hängen in ihrem Verlauf offenbar weitgehend von den Ereignissen im Obersee ab. Die dort festgestellten Veränderungen in der Zusammensetzung der Assoziationen wirkten sich gerade in diesem Teil des Untersees sehr stark aus. Ob daneben autochthone Entwicklungen bei den Populationen eine grössere Rolle spielen, ist zumindest quantitativ schwer zu belegen, da die zeitliche Folge der Untersuchungsstationen für eine genauere Erfassung der Bestandsschwankungen nicht ausreicht.

Abgesehen von den qualitativen Veränderungen - dem Verschwinden von *Heterocope*, *Diaphanosoma* und *Daphnia cucullata*, dem Rückgang von *Ceriodaphnia*, der starken Zunahme von *Cyclops vicinus* - sind in den dargestellten Kurven des jahreszeitlichen Auftretens keine nennenswerten Änderungen zu erkennen.

5.7 DIE ENTWICKLUNG DER JAHRESMITTELWERTE IM OBERSEE

Der wohl interessanteste Gesichtspunkt dieser gesamten Bearbeitung ist der Vergleich der Jahresmittelwerte im Zeitraum von 1962 bis 1974. In diesen 13 Jahren haben sich die Veränderungen im Crustaceenplankton, die Mitte der fünfziger Jahre mit dem Verschwinden von *Diaphanosoma* und dem Auftreten von *Cyclops vicinus* und *Daphnia galeata* einsetzten, weiterentwickelt und zu neuen Assoziationen geführt. Parallel hierzu lief eine Umschichtung der Bestandsdichten: Einige Cyclopiden haben in dieser Zeit stark ab-, die Cladoceren hingegen zugenommen. Diese allgemein bekannten Beobachtungen sollen im folgenden quantitativ belegt werden.

5.7.1 Gesamtzahl der Individuen (Abb. 43)

Die Summenkurve der Cladoceren und Copepoden (ohne Nauplien) stellt die Netto-Bilanz dieser Entwicklungen dar. Recht eigenartig erscheinen dabei die starken Schwankungen über Intervalle von zwei bis vier Jahren hinweg, die für die beiden Gruppen in etwa synchron, wenn auch mit Unterschieden im Ausmass der Amplituden verlaufen. Die erreichten Höchstwerte der Copepoden (1963, 1966, 1970, 1973) erhöhten sich dabei insgesamt nur unwesentlich, während die Maxima bei den Cladoceren fortlaufend anstiegen.

Besser kommen die Umschichtungen im Crustaceenplankton in der Kurve des prozentualen Anteils der Cladoceren an der Gesamtmenge (S) zur Geltung: Zu Beginn der Untersuchungen (1962, 1963) lag er noch unter 20 %, in den Jahren nach 1972 bereits über 30 %.

5.7.2 Cladoceren

Leptodora (Abb. 44)

Die Jahresmittelwerte dieser periodisch (Frühjahr bis Herbst) auftretenden "Raubcladocere" sind insgesamt relativ bescheiden, doch spielt *Leptodora* mit Sicherheit eine erhebliche Rolle in der Gemeinschaft der Crustaceen. Die Zunahme der Bestände bei den übrigen Cladoceren schuf auch für diese Spezies eine verbesserte Ernährungsbasis; andererseits wäre es denkbar, dass die sich ständig verschlechternde Sauerstoff-Situation in Bodennähe zu einer Schädigung der dort liegenden Dauereier führen könnte. Allem Anschein nach hatte jedoch dieser Faktor bisher noch keine hemmende Wirkung auf die Entwicklung der Population. Die Kurve zeigt im groben Verlauf eine stetige Zunahme der Bestandsdichten. Von einem Mittel um 400 T/m^2 anfangs der sechziger Jahre liegen neuerdings die Werte etwa um 800 T/m^2 , die Populationsstärke hat sich also innerhalb von 10 Jahren verdoppelt.

Daphnia (Abb. 45)

Eine ähnliche Entwicklung nahm die Kurve der erwachsenen Daphnien; die Zunahme der Bestände ist hier sogar deutlicher als bei allen übrigen Crustaceen ausgeprägt und führt von einem Stand von etwa 10.000 T/m² in den Jahren 1962/63 zu einer Populationsdichte von 40.000 bis 50.000 T/m² im Zeitraum 1973/74.

Eigenartigerweise zeigt sich der Anstieg der Adultenzahlen nicht bei der Kurve der jungen Daphnien. Um so stärker sind hier die rhythmischen Schwankungen ausgeprägt; die Amplituden zwischen den Höchst- und Niedrigstwerten sind dabei ausserordentlich hoch. Insgesamt jedoch pendelt die Populationsstärke um etwa 50.000 bis 60.000 T/m².

Die Zunahme der Adulten liegt demnach weniger in einer Erhöhung der Produktion begründet als vielmehr in einem Rückgang der Verlustrate. Besonders in den Jahren 1971 und 1972 lagen die Zahlen der beiden Altersklassen nahezu auf gleicher Höhe, wobei natürlich zu berücksichtigen ist, dass die "Umsatzgeschwindigkeit" der jungen Daphnien weitaus höher ist als die der Adulten.

Bosmina (Abb. 46)

Abgesehen von der taxonomisch schwierigen Situation - die qualitativen Umschichtungen in der *Bosmina*-Population bedürfen dringend einer Klärung - zeigt die Gesamtpopulation der Adulten ebenfalls einen Anstieg in den Bestandsdichten. Das jahreszeitlich unregelmässige Auftreten von *Bosmina* zeigt sich auch im Verlauf der Kurve der Jahresmittelwerte, die erhebliche Amplituden sowie einen von den übrigen Cladoceren verschiedenen Rhythmus aufweist. Die ohnehin nicht sehr grossen Absolutzahlen der Adulten erreichten 1973 einen Höchstwert von 11.600 T/m², im folgenden Jahr jedoch nur noch 3.600 T/m². Insgesamt gesehen hat sich jedoch der Bestand an erwachsenen Bosminen in etwa verdoppelt.

Einen sehr ähnlichen Verlauf zeigt auch die Kurve der jungen Bosminen; die Absolutwerte liegen etwa beim Doppelten der Adultenzahlen, der Anstieg der Bestandsdichte ist eindeutig zu erkennen.

Bythotrephes (Abb. 44)

Der Lebenszyklus dieser Art ähnelt stark jenem von *Leptodora*; auch in diesem Fall ist also mit einer Gefährdung der am Seeboden liegenden Dauereier zu rechnen.

Insgesamt hat sich die Population von *Bythotrephes* vermehrt, wenngleich die eindeutige Tendenz wie bei *Leptodora* und *Daphnia* hier nicht in Erscheinung tritt. Deutlich ist die erhöhte Populationsdichte zwischen 1966 und 1971 zu erkennen; nach einem erneuten Maximum 1973 lagen die Bestände 1974 bei etwa 700 T/m², während sie sich anfangs der sechziger Jahre noch zwischen 500 und 600 T/m² bewegten.

Auch diese carnivor lebende Cladocere spielt in der Synökologie der Crustaceen eine bedeutsame Rolle. Wie bei *Leptodora* dürften die erhöh-

ten Bestandsdichten der Beutetiere zur Steigerung der Absolutwerte beitragen, doch ist *Bythotrephes* seinerseits bekanntermassen weitaus stärker der Zehrung durch pelagisch lebende Fische ausgesetzt als die glasklar durchsichtige, schwer zu erbeutende *Leptodora*.

5.7.3 Copepoden

Eudiaptomus (Abb. 47)

Die Diskussion der Jahreszyklen machte bereits deutlich, dass gerade bei *Eudiaptomus* die Bestandsdichte vorwiegend durch die Höhe der Verluste reguliert wird; die Maxima treten dadurch im Jahresverlauf unterschiedlich verteilt auf, während das Minimum mit einiger Regelmässigkeit in die Sommermonate fällt.

Die Kurve der Jahresmittelwerte weist - wie bei den ebenfalls filtrierenden Daphnien - auf einen stetigen Anstieg der Bestandsdichten hin, der nach 1973 jedoch wieder etwas verflachte. Von etwa 50.000 T/m² hatte sich die Population zunächst bis auf das Doppelte der Bestandszahlen erhöht, sie scheint sich jedoch in den letzten Jahren auf ein neues Gleichgewicht einzustellen.

Mesocyclops (Abb. 47)

Ein bislang schwer zu erklärendes Phänomen ist der rapide Rückgang der *Mesocyclops*-Population. Wie in einer früheren Publikation (EINSLE 1967) [12] dargestellt wurde, hatte sich der Habitus der Tiere zunächst vom *bodanicola*-Typ zur *leuckarti*-Form hin verändert; die Tiere wurden deutlich grösser, die morphologischen Merkmale bestätigten diese Entwicklung. Da *Mesocyclops leuckarti* bekanntermassen auch eutrophe Gewässer bewohnt, schien diese Tendenz durchaus naheliegend zu sein. In den letzten Jahren traten jedoch wiederum verstärkt die charakteristischen *bodanicola*-Typen in Erscheinung, so dass die seinerzeit geäusserte Vermutung, dass es sich bei *Mesocyclops bodanicola* um einen Oekotypen oligotropher Gewässer handelte, angezweifelt werden musste. Da jedoch gleichzeitig die Absolutzahlen absanken, ist die Möglichkeit zu diskutieren, dass sich verschlechternde Milieubedingungen gleichermassen auf die Bestände wie auch auf die Ernährungssituation der Tiere auswirken.

Die hohen Populationsdichten von etwa 150.000 T/m² in den Jahren 1963 und 1964 sanken in der Folgezeit beständig ab, von Zwischenmaxima um 1968/69 und 1973 abgesehen. Es wurde bereits darauf hingewiesen, dass offenbar in der Ausbildung der ersten Adultengeneration eine kritische Phase liegt. Die Verluste sind in dieser Zeit derart hoch, dass nur relativ wenige Tiere zum Aufbau der nachfolgenden Population übrig bleiben. Sicherlich spielt auch hier *Cyclops vicinus* eine entscheidende Rolle, doch sind zweifellos auch andere Faktoren beteiligt, die auf die Existenzmöglichkeiten der Population einwirken.

Die Gründe für den zahlenmässigen Rückgang sowie die morphologischen Veränderungen in Richtung auf den *bodanicola*-Typ sind demnach recht viel-

schichtig; sie dürften sowohl in der Verschlechterung der Aussenbedingungen als auch in der veränderten Konkurrenzsituation der Crustaceen-Gemeinschaft zu suchen sein.

Cyclops abyssorum praealpinus (Abb. 48)

Die als Bewohner der meisten Seen im Voralpenland weit verbreitete Art *Cyclops abyssorum* hat sich im Bodensee in zwei Oekotypen aufgespalten (EINSLE 1964) [7] , den pelagisch lebenden *Cyclops abyssorum praealpinus* sowie die Profundalform *Cyclops abyssorum bodanus*. Im Verlauf der Eutrophierung des Obersees hat sich bei den *praealpinus*-Typen (sicherlich bedingt durch die veränderte Ernährungslage) das Ausmass der jahreszeitlichen Variation (besonders der Körpergrösse) merklich erhöht, andererseits stieg die Zahl der gefundenen *bodanus*-Tiere erheblich an. In manchen Fällen ist eine Trennung der beiden Oekotypen kaum noch möglich, da die grossen *praealpinus*-Varianten bereits in die Streubreite von *Cyclops abyssorum bodanus* hineinreichen.

Wie die übrigen Crustaceen ist auch *Cyclops abyssorum praealpinus* im Bodensee seit Mitte der fünfziger Jahre der Konkurrenz zu *Cyclops vicinus* ausgesetzt. Da auch *Cyclops abyssorum* im Frühjahr ein erstes Fortpflanzungsmaximum aufweist, war für diesen Zeitraum mit einer Schädigung der *praealpinus*-Population zu rechnen. Andererseits sorgt sicherlich die stark ausgeprägte Produktionsperiode im Spätsommer und Herbst für einen guten Ausgleich dieser kritischen Phase.

Die Kurve der Jahresmittelwerte pendelt denn auch um Bestandsdichten zwischen 10.000 und 20.000 adulter Tiere pro m². Die Folgen der Milieuveränderungen scheinen sich demnach am ehesten in einer Zunahme der mittleren Körpergrösse und in der damit verbundenen Aenderung einiger morphometrischer Merkmale zu äussern.

Cyclops vicinus (Abb. 48)

Die um 1954 in den Obersee eingewanderte Art erhöhte ihre Populationsstärke von Jahr zu Jahr, bis sie zu Beginn dieser Untersuchungen eine mittlere Frequenz von ca. 5.000 adulten Tieren pro m² erreicht hatte. Die Zahlen von *Cyclops vicinus* werden im Jahresmittel besonders stark nivelliert, da die erwachsenen Tiere nur für wenige Monate im Pelagial auftreten.

Die Darstellung zeigt wiederum die offensichtlichen periodischen Schwankungen, die im drei- bis vier-Jahresrhythmus zu Maxima und Minima führen. Wie bei den übrigen Crustaceen sind die Gründe hierfür derzeit nicht durchschaubar, eine weitere Prüfung der Zusammenhänge ist eingeleitet.

Wiederholt wurde auf die bedeutsame Rolle von *Cyclops vicinus* als höchst effizienter Räuber in der Crustaceen-Biozönose hingewiesen. Gerade im Frühjahr, also zur Zeit des Adultenmaximums, kann man bei vielen Tieren noch die Reste der gefangenen Beute zwischen den Mundgliedmassen erkennen; es handelt sich dabei vorwiegend um Nauplien und Copepodide, nur gelegentlich findet man erbeutete Cladoceren. Bei den hohen Populationsdich-

ten in dieser Zeit dürfte *Cyclops vicinus* zum wichtigsten bestandsregulierenden Faktor des Crustaceen-Planktons werden. Wie LILLELUND (1967) [36] nachwies, kann der Cyclopide auch bei Jungfischen erhebliche Schäden anrichten.

5.7.4 Fünfjahresmittel Obersee

Eine besonders aufschlussreiche Gegenüberstellung erbringen die Mittelwerte der beiden Fünfjahres-Perioden aus dem vorliegenden Material. Sie zeigen mit aller Deutlichkeit die längerfristigen Veränderungen, die in den Darstellungen der einzelnen Jahreszyklen weniger deutlich zum Ausdruck kommen. Für den Obersee wurden die Pentaden 1964 - 1968 und 1969 - 1973 gemittelt, jeweils aus der Station Seemitte (Fischbach-Uttwil).

Leptodora (Abb. 49)

Die bereits im Abschnitt 5.7.2 festgestellte Verdoppelung des Bestandes im Obersee spiegelt sich auch eindeutig in den beiden Pentaden-Kurven wider. Der Verlauf der Jahreskurve hat sich dabei kaum verändert, die Zeitspanne des jahreszeitlichen Auftretens und der Maximalentfaltung der periodisch auftretenden Art bleiben weitgehend gleich.

Daphnia (Abb. 50)

Die wohl auffälligste Zunahme einer Gruppe von Planktonkrebsen, die der adulten Daphnien, kommt besonders klar im Vergleich der längerfristigen Mittelwerte zutage. Die beiden Pentaden-Kurven berühren sich allenfalls im Januar, während in allen übrigen Monaten der Anstieg der Absolutzahlen in der zweiten Hälfte der Untersuchungsperiode deutlich zum Ausdruck kommt. Besonders stark ist die Zunahme im Frühsommer ausgeprägt; nach einer Annäherung im August trennen sich die Kurven wieder, die zweite Pentade übertrifft die erste um etwa das Doppelte.

Weniger stark ausgeprägt zeigt sich diese Entwicklung bei den Jungtieren, die in den letzten Jahren vor allem im Juni und im Herbst höhere Absolutwerte als vor 1969 aufweisen. Der relative Rückgang der adulten und jungen Tiere im Juli und August dürfte mit einiger Sicherheit auf das bereits zitierte "*Daphnia*-Klarwasser-Stadium" zurückgehen.

Bosmina (Abb. 51)

Während bei den meisten Crustaceen auch bei veränderten Absolutzahlen der prinzipielle Verlauf der Pentaden-Kurven erhalten blieb, scheint sich bei der *Bosmina*-Population eine tief greifende Aenderung vollzogen zu haben. Das Jahresmaximum verschob sich in der zweiten Periode vom August auf den Juni, das Auftreten im Spätherbst verstärkt sich zusehends.

Diese Entwicklung kann zwar mit den meist unregelmässigen Jahreszyklen dieser Cladocere zusammenhängen, sie könnte jedoch auch auf einen Wandel in der artlichen Zusammensetzung der *Bosmina*-Population zurückgehen.

Bythotrephes (Abb. 49)

Bis auf eine deutliche Zunahme des Fünfjahrsmittels im Juli der zweiten Pentade bleiben beide Kurven im generellen Verlauf nahezu gleich. Auch bei den Jahreskurven dieser Art war im Gegensatz zu den übrigen Cladoceren keine eindeutige Tendenz zu einer Erhöhung des Bestandes zu erkennen.

Eudiaptomus (Abb. 52)

Mit geringen Ausnahmen (August und Oktober) liegt die Kurve der zweiten Pentade etwas höher als die der ersten. In der Rhythmik des Jahresverlaufes scheinen jedoch kaum nennenswerte Änderungen aufgetreten zu sein.

Mesocyclops (Abb. 52)

Genau umgekehrt erscheint die Situation dieses offenbar stark gefährdeten Cyclopiden: Im Verlauf nahezu gleich liegt jedoch das zweite Mittel deutlich unter dem ersten; auffallend und für eine später mögliche Erklärung wichtig ist vor allem der weitgehende Wegfall der Sommergeneration.

Cyclops vicinus (Abb. 53)

Die ständig fortschreitende Zunahme dieses Cyclopiden äussert sich natürlich gerade auch im Vergleich der beiden Pentaden-Kurven, während *Cyclops abyssorum praealpinus* (Abbildung 53) als nahezu einziger der Crustaceen nur unwesentliche Veränderungen in seinem Auftreten zeigt.

5.8 DIE JAHRESMITTELWERTE IM RHEINSEE

Wie beim Obersee kommt auch für den Rheinsee der Entwicklung der Jahresmittel eine besondere Bedeutung zu, da in diesen Darstellungen am ehesten die längerfristigen Tendenzen zu erkennen sind.

Einschränkend ist wiederum zu sagen, dass die Zahl der Untersuchungstage, in der Regel 12 pro Jahr, für eine halbwegs sichere Aussage zu gering ist. Die bereits erwähnte Möglichkeit, dass bei dem vierwöchigen Turnus die tatsächlich aufgetretenen Maxima nicht erfasst wurden, macht sich naturgemäß auch in den Jahresmitteln bemerkbar. Andererseits ist durch diese Mittelwertbildung ein gewisser Ausgleich der situationsbedingten Zufälligkeiten zu erwarten, so dass zumindest die Grössenordnungen den wirklichen Verhältnissen nahekommen dürften.

Für das vorliegende Material wurden die Mittelwerte einmal nach der am Bodensee bislang üblichen Zeiteinheit "Seejahr" berechnet, also von April bis März des nachfolgenden Jahres. Dieses allenfalls für die Verhältnisse am Obersee zutreffende Verfahren hat für den Untersee den Nachteil, dass die Frühjahrsproduktion in vielen Jahren bereits im März einsetzt, also in den "Seewinter" fallen würde. Schliesslich erschwert diese Art der Darstellung den Vergleich mit anderen Gewässern, für die in der Literatur

allgemein der Zyklus des Kalenderjahres zugrunde gelegt wird.

Um den Vergleich mit den Obersee-Daten zu ermöglichen, wurden zusätzlich die Werte auf Kalenderjahre umgerechnet. Die Kurven ändern sich dadurch teilweise in den absoluten Zahlen, der prinzipielle Verlauf bleibt jedoch mehr oder weniger erhalten.

Einige Schwierigkeiten ergaben sich auch in Fällen, in denen so extrem hohe Werte auftraten, dass sie aller Wahrscheinlichkeit nach auf Berechnungsfehler zurückgehen dürften. So wurden bei *Cyclops vicinus* die Zahlen von April 1972 verworfen, die zu einem unverhältnismässig hohen Jahresmittel geführt hätten. Sehr problematisch erscheinen auch die Mittelwerte von 1964, die lediglich aus 7 Einzelwerten bestehen. In einigen Darstellungen ist deshalb der Beginn der Kurve nur gestrichelt eingezeichnet.

5.8.1 Cladoceren

Nach den bisherigen Ausführungen war es nicht möglich, für *Diaphanosoma* (praktisch verschwunden) und *Ceriodaphnia* (nur noch sporadisch vorkommend) sichere Mittelwerte zu bilden. Ebenso problematisch erschien die Berechnung der Zahlen für die *Daphnia*-Männchen, die erst ab 1972 regelmässig in den Listen erscheinen.

Leptodora (Abb. 54)

Der ausnehmend hohe Wert von 446 Tieren pro m^2 für 1963/64 geht in erster Linie auf die Zahl vom Juli 1963 (4.200 T/ m^2) zurück, das zweite Maximum (330 T/ m^2) 1968/69 setzt sich dagegen aus mehreren Einzelwerten von jeweils etwa 1.000 T/ m^2 zusammen.

Der Verlauf der Kurve lässt keinerlei Tendenz erkennen, wie sie etwa beim Obersee sichtbar wurde. Die Schwankungen von Jahr zu Jahr sind sehr gross, die Bestandsdichte hat sich nach dieser Darstellung insgesamt jedoch wenig verändert.

Daphnia hyalina (Abb. 55)

Ausgehend von relativ geringen Werten von 1963 und 1964 erschien 1965 ein aussergewöhnlich hohes Maximum von 26.000 T/ m^2 , das in den folgenden Jahren allmählich auf 9.000 T/ m^2 absank. Von 1969 an stiegen die Zahlen wieder auf einen Wert von 20.000 T/ m^2 an, der über 3 Jahre hinweg erhalten blieb.

Eine merkliche Veränderung der Bestandszahlen, abgesehen von den üblichen Schwankungen von Jahr zu Jahr, ist bei *Daphnia hyalina* nicht festzustellen.

Daphnia galeata (Abb. 55)

Wie bereits erwähnt, ist unter dieser Bezeichnung eine Sammelgruppe verschiedener *Daphnia*-Typen zu verstehen, deren taxonomische Stellung und damit verbunden biologische Eigenschaften nicht näher bekannt sind.

Die Absolutzahlen liegen deutlich unter jenen von *Daphnia hyalina*; erst 1972 war ein starker Anstieg zu verzeichnen. Die weitere Entwicklung wird zeigen müssen, ob hiermit eine allgemeine Zunahme der Bestandsdichten eingeleitet wurde, was angesichts der steigenden Zahlen im Obersee durchaus zu erwarten ist.

Daphnia juv. (Abb. 55)

Deutlicher als die adulten Tiere zeigen die jungen Daphnien eine Zunahme im Jahr 1972, die sich zwar 1973 etwas abschwächte, doch immerhin noch bei rund 55.000 T/m² lag (Mittelwert Kalenderjahr). Die Amplituden der Schwankungen verliefen bis 1971 im Rheinsee bisher etwas gedämpfter als im Obersee, abgesehen vom unsicheren Wert für 1963/1964.

Bosmina (Abb. 56)

Die Gruppe der *Bosmina*-Formen, die zumindest aus zwei verschiedenen Arten besteht, zeichnet sich durch höchst unregelmässige Jahreszyklen aus, die zu nahezu jeder Jahreszeit Höchstwerte aufweisen können. Aus diesem Grunde verlaufen die Kurven der Mittelwerte für "Seejahre" und Kalenderjahre sehr verschieden, da hier besonders die winterlichen Bestandsdichten von Bedeutung werden.

Einem starken Auftreten zwischen 1965 und 1968 mit 20.000 bis 30.000 T/m² folgt ein Rückgang auf durchschnittlich etwa 10.000 T/m² in der Zeit zwischen 1969 und 1972; von hier an steigen die Zahlen wieder bis zu einem Maximum von etwa 30.000 T/m² im Seejahr 1972/73 an. Auch hier liegt die Vermutung nahe, dass mit diesem Zeitpunkt eine Entwicklung zu höheren Beständen begann, wie sie sich auch im Obersee abzeichnet.

Wie bei *Daphnia* zeigt sich diese Tendenz verstärkt bei den Jungtieren. Den starken Amplituden zwischen 1964 und 1965 folgte ein Zwischenminimum bis etwa 1971, von wo an die Zahlen rapide anstiegen.

Bythotrephes (Abb. 54)

Die Jahresmittelwerte dieser periodisch auftretenden Cladocere zeigen zwar erhebliche Schwankungen in den einzelnen Jahren, lassen jedoch keine sicher nachweisbare Tendenz zur Abnahme oder einen Rückgang erkennen; trotzdem kann der Eindruck entstehen, dass sich in den Jahren nach 1970 eine gewisse Verringerung der Bestände andeutet. Auch in diesem Fall werden erst die Untersuchungen der kommenden Jahre weitergehende Aussagen erlauben.

5.8.2 Copepoden

Aus den schon genannten Gründen muss sich die Diskussion über die Entwicklungen der Copepoden-Population auf die Arten *Eudiaptomus gracilis*, *Mesocyclops leuckarti*, *Cyclops abyssorum praealpinus* und *Cyclops vicinus*, daneben auf die Summe der Copepodide der Cyclopiden beschränken.

Eudiaptomus

Die Kurve der Jahresmittelwerte der erwachsenen Tiere (Abbildung 57) zeigt eine Periode relativ hoher Bestände zwischen 1964 und 1967, der eine Zeitspanne mittlerer Dichtezahlen ($7.000 - 8.000 \text{ T/m}^2$) bis etwa 1970/71 folgte. Danach stiegen die Werte stetig an und lagen im Seejahr 1972/73 wiederum wie 1965/66 bei etwa 15.000 T/m^2 .

Wie bei einigen Cladoceren zeigen allenfalls die jungen Diaptomiden (Copepodide, Abbildung 24) die Andeutung einer überdurchschnittlichen Zunahme in den Jahren 1971 - 1973. Der Höchstwert von etwa 25.000 T/m^2 (1972/73) geht zwar anschliessend (Kalenderjahr 1973) wieder geringfügig zurück, doch scheint hier eine dem Obersee vergleichbare, möglicherweise auch von dort verursachte Entwicklung zu höheren Bestandsdichten einzusetzen.

Die bestehenden Ähnlichkeiten zwischen *Eudiaptomus* und *Daphnia* gehen wohl auf die gleichartige Lebensweise der beiden filtrierenden, rein herbivor lebenden Crustaceen zurück. Sie werden in etwa gleichermassen von den sich ändernden Ernährungsbedingungen (Phytoplankton) betroffen, wenngleich nicht erwiesen ist, ob die verschiedenen Algengruppen beiden Gattungen in gleicher Weise zugute kommen.

Mesocyclops ad. (Abb. 58)

Der beim Obersee-Material festgestellte Rückgang der *Mesocyclops*-Population scheint sich auch im Rheinsee zu vollziehen. Nach den Jahren 1964 - 1966, die relativ hohe Bestände (bis zu 15.000 T/m^2) erbrachten, fielen die Zahlen rasch ab und pendelten bis etwa 1970/71 um die Grössenordnung von ca. 3.000 T/m^2 , um in den folgenden Jahren erneut abzusinken.

Ob diese Entwicklung allein auf die rasch abnehmende Obersee-Population zurückzuführen ist, kann erst dann entschieden werden, wenn auch die anderen Teile des Untersees in diese Untersuchungen mit einbezogen werden.

Cyclops abyssorum praealpinus (Abb. 59)

Trotz der erwähnten Unsicherheiten bei der Trennung von *Cyclops abyssorum praealpinus* und *Cyclops strenuus* sollte die Kurve der Jahresmittel zumindest den wahrscheinlichen Verlauf der Bestände der adulten *praealpinus*-Tiere darstellen. Sie zeigt ein stärkeres Auftreten zwischen 1965 und 1969 sowie einen zögernden Wiederanstieg ab 1972.

Cyclops strenuus

Auf die graphische Darstellung dieser Daten wird verzichtet, da die Werte besonders der ersten Untersuchungsjahre sicher zu niedrig sind. Die Population weist nach den vorliegenden Daten seit 1968/69 durchschnittliche Werte von etwa 1.500 bis 2.000 T/m² im Jahresmittel auf.

Da vom Obersee her höchstens vereinzelt Tiere über den Seerhein eingeschwennt werden können, stellt *Cyclops strenuus* im Rheinsee mit Sicherheit eine autochthone Population dar. Das Vorkommen dieses Cyclopiden beweist eindeutig die Möglichkeit eigenständiger Entwicklung im Rheinsee, ein Hinweis also, der bei den übrigen Crustaceen nicht zu erbringen war.

Cyclops vicinus (Abb. 59)

Der im April 1972 gefundene extreme Höchstwert von 412.000 T/m² erschien so ausgefallen, dass er nicht in das Jahresmittel aufgenommen wurde, umso mehr, als sich dadurch gerade dieser Mittelwert in einer Grössenordnung von 57.000 T/m² befunden hätte, was nach dem ganzen Verlauf der Kurve fast undenkbar erscheint. Angesichts der sehr kurzfristigen Maxima dieses Cyclopiden ist eine derartige Zahl zwar durchaus möglich, doch scheint eine gewisse Vorsicht gerade in diesem Falle sehr angebracht.

Nach einem in etwa gleichmässigen Pendeln um Bestandsdichten von ungefähr 8.000 T/m² erhöhten sich nach 1970 die Zahlen zunächst auf rund 10.000 T/m², um von 1972 an erheblich kräftiger anzusteigen. Das Mittel der Kalenderjahre zeigte jedoch 1973 einen neuerlichen Rückgang, so dass auch hier nur mit Vorsicht von einem möglich erscheinenden Trend gesprochen werden kann.

Copepodide (Abb. 58)

Diese Sammelgruppe enthält die Copepodide sämtlicher Cyclopiden (Gattungen *Cyclops* und *Mesocyclops*), von Arten also, deren Bestandsdichten sich sehr unterschiedlich entwickelten. Auch in dieser Darstellung ist die starke Zunahme der Cyclopiden in den letzten Jahren zu erkennen: Nachdem die Werte vorher zwischen etwa 60.000 und 120.000 T/m² schwankten, setzte etwa ab 1972 ein rapider Anstieg bis auf über 200.000 T/m² ein; allerdings fielen die Zahlen 1973 (Kalenderjahr) wieder auf 130.000 T/m² zurück, die weitere Entwicklung bleibt also abzuwarten.

5.8.3 Fünfjahresmittel im Rheinsee

Wie schon zu erwarten war, sind die im Obersee bei den meisten Arten deutlich erkennbaren Bestandszunahmen im Material aus dem Rheinsee weniger stark ausgeprägt. Die Entwicklung im Obersee macht sich zwar in diesem Teil des Untersees bemerkbar, doch weisen auch die Kurven der Pentaden-Mittel auf eine durchaus eigenständige Lebensgemeinschaft der Plankton-Crustaceen im Rheinsee hin.

Leptodora (Abb. 60)

Im Gegensatz zu den übrigen Cladoceren lässt gerade *Leptodora* eine merkliche Zunahme der Bestände innerhalb der beiden Zeitabschnitte erkennen. Einschränkend ist jedoch zu bemerken, dass die niedrigen Absolutzahlen eine gewisse Unsicherheit in den Kurvenverlauf bringen, da sich hier die methodische Fehlergrenze bereits sehr stark bemerkbar macht. Es ist jedoch zu ersehen, dass sich das jahreszeitliche Auftreten mehr und mehr dem Rhythmus der Obersee-Population anpasst; das Frühjahrsmaximum trat in den Hintergrund, die sommerliche Spitze erscheint einen Monat früher.

Daphnia (Abb. 61)

Im Gegensatz zum Obersee blieben die Maxima in der gleichen Grössenordnung; einer merkbaren Erhöhung der Werte im Frühjahr (April und Mai) folgte ein Rückgang der Höchstwerte im Juni. Als neuere Entwicklung stellt sich das September-Maximum dar, das im Obersee, wenn auch deutlich schwächer, ebenfalls zu beobachten ist. Hier dürften die Veränderungen in der artlichen Zusammensetzung der Population eine wesentliche Rolle gespielt haben.

Bosmina (Abb. 62)

Die immer wieder festzustellenden Unregelmässigkeiten der einzelnen Jahreszyklen von *Bosmina* sowie der gleichfalls bestehende Verdacht auf Verschiebungen im Artenspektrum lassen nur eine vorsichtige Deutung der Darstellungen zu; die Maximalwerte bleiben in etwa konstant, die übrigen Unterschiede können durch die genannten Faktoren zu erklären sein.

Bythotrephes (Abb. 60)

Die Art, die im Obersee deutlich zunahm, wies im Rheinsee in der zweiten Pentade kleinere Bestände auf als vorher. Auch in diesem Falle dürften die geringen Zahlen pro Quadratmeter eine Rolle spielen, ein Trend zum allmählichen Rückgang der Population ist jedoch nicht zu erhärten.

Eudiaptomus (Abb. 63)

Auch bei diesem Copepoden gibt es keine nennenswerten Unterschiede zwischen den beiden Fünfjahresmitteln, die Werte für 1969 - 1973 liegen sogar zeitweise unter den früheren Daten, lediglich im Winter tritt *Eudiaptomus* neuerdings etwas häufiger auf als vorher.

Mesocyclops ad. (Abb. 63)

Der im Obersee festgestellte Rückgang der *Mesocyclops*-Bestände äussert sich auch im Rheinsee. Die Höhe des Maximums der zweiten Pentade liegt bei etwa einem Drittel des Höchstwertes von 1964/1968, zudem noch zeitlich vorgezogen. Da hier nur die adulten Tiere dargestellt sind, ist diese Grafik nicht mit dem Jahresverlauf aus dem Obersee (Abbildung 31) zu vergleichen.

Cyclops abyssorum praealpinus (Abb. 64)

Dass bei der Auszählung dieses Cyclopiden zunächst einige Schwierigkeiten auftraten, wurde bereits erwähnt; möglicherweise wurden zu Beginn der Arbeiten diese Tiere teilweise mit *Cyclops strenuus* verwechselt. Trotzdem zeigt die Darstellung den nahezu gleichsinnigen Kurvenverlauf während der beiden Zeitspannen; das Zwischenminimum im Juli ist aus den Obersee-Daten nicht bekannt; es kann möglicherweise mit der zu dieser Zeit sehr bodennahen Einschichtung der Population erklärt werden.

Cyclops vicinus (Abb. 64)

Er erscheint zunächst etwas erstaunlich, dass sich die starke Zunahme dieses Cyclopiden im Obersee nicht stärker auf die Rheinsee-Population auswirkte. Bei der Diskussion der einzelnen Jahreszyklen wurde jedoch deutlich, dass gerade bei dieser verhältnismässig kurzfristig auftretenden Zählgruppe der vierwöchige Turnus der Untersuchungsfahrten zu gross ist und zu Fehlschlüssen führen kann. In der Tat erscheint die Kurve der zweiten Pentade "gekappt", bei der Zahl von insgesamt fünf bis sechs Serien im Mai während der fünf Jahre ist es durchaus denkbar, dass das eigentliche Maximum meist nicht getroffen worden war.

5.9 VERGLEICH OBERSEE-RHEINSEE

Anhand der folgenden Darstellungen soll der Versuch unternommen werden, die Ergebnisse beider Untersuchungsreihen unmittelbar miteinander zu vergleichen. Zu diesem Zweck wurden die Daten aus dem Rheinsee in Mittelwerte nach dem Kalenderjahr umgerechnet, da die "Seejahre" zu anderen Absolutwerten führen können. Trotz aller Vorbehalte, auf die immer wieder hingewiesen wurde, dürfte die Vergleichbarkeit der beiden Serien, zumindest in den jeweiligen Grössenordnungen, hinreichend gewährt sein.

Leptodora (Abb. 65)

Deutlich häufiger als im Rheinsee ist *Leptodora* im Obersee vertreten. Die Werte liegen hier meist um das Doppelte höher, der Abstand beider Kurven scheint sich in den zweiten fünf Jahren eher noch zu vergrössern. Die im Obersee-Material deutlich sichtbare ansteigende Tendenz ist im Rheinsee nicht zu erkennen; sie dürfte sich jedoch nach 1973 ebenfalls durchgesetzt haben, da die Zunahme im Obersee mit Sicherheit auch die Rheinsee-Population beeinflusst.

Daphnia (Abb. 66)

Abgesehen vom unsicheren Wert für 1964 aus dem Rheinsee entsprechen sich beide Kurven in ihrem grundsätzlichen Verlauf weitgehend, wobei der Anstieg der Bestandsdichten im Obersee in den Jahren nach 1971 etwas hinter der Zunahme im Rheinsee zurückbleibt.

Wie schon ausgeführt wurde, lassen die sehr starken Schwankungen der Bestände an jungen Daphnien im Obersee-Material keine eindeutige Entwick-

lungstendenz erkennen; nicht zu übersehen ist dagegen der Anstieg der Bestandsdichte im Rheinsee nach 1971.

Bosmina (Abb. 67)

Wie bei den juvenilen Daphnien zeigt sich auch in der Darstellung der adulten Bosminen der zeitliche Vorsprung des Rheinsees bei der Zunahme der Bestände in den Jahren 1972 und 1973. Wie bereits erwähnt, fielen die Obersee-Zahlen 1974 wieder stark ab (auf etwa 3.000 T/m²), was sich in der Kurve der Rheinsee-Population bereits 1973 andeutete.

Deutlicher als die erwachsenen Bosminen zeigen die jungen Tiere einen erheblichen Anstieg der Werte nach 1972. Insgesamt gesehen verlief die Entwicklung in beiden Seeteilen einigermaßen ähnlich, wenngleich die Schwankungen der Absolutzahlen im Rheinsee stärker ausgeprägt waren.

Bythotrephes (Abb. 65)

Die sehr geringen Werte aus dem Rheinsee lassen vermuten, dass sich diese Population im wesentlichen aus Tieren zusammensetzt, die aus dem Obersee ausgeschwemmt werden. Die Absolutzahlen sind ausserdem so gering, dass sich die methodisch bedingte Fehlergrenze bereits sehr stark bemerkbar macht. Eine gegenseitige Abhängigkeit der Kurven lässt sich deshalb nicht erkennen.

Eudiaptomus (Abb. 68)

Die im Obersee festgestellte Zunahme der Zahlen in den vergangenen Jahren lässt sich auch im Rheinsee nachweisen. Wie bei einigen Cladoceren beginnt der Anstieg der Werte bereits von 1971 an deutlich zu werden, während die starke Entwicklung im Obersee ein Jahr später einsetzt.

Mesocyclops ad. (Abb. 68)

Nahezu gleichsinnig fallen die Jahresmittelwerte - über die derzeit unerklärliche Ursache dieses Rückgangs wurde bereits diskutiert - in beiden Seeteilen ab. Die zahlenmässigen Unterschiede treten angesichts der allgemein niedrigen Absolutwerte in den Hintergrund; beide Populationen lagen 1973 bei 3.000 - 4.000 Adulten pro m².

Cyclops vicinus ad. (Abb. 69)

Das hohe Jahresmittel von 1973 im Rheinsee wurde bereits relativiert, da es weitgehend von einem extrem hohen Einzelwert getragen wird. Die Entwicklungsgänge im Ober- und Rheinsee entsprechen sich unter dieser Einschränkung recht gut.

Copepodide (Abb. 69)

Die aus den Jugendstadien mehrerer Arten zusammengesetzte Zählgruppe ist in Einzelheiten kaum zu analysieren; die Gruppen des Ober- und Rheinsees haben sich in ihren Beständen nach 1971 einigermaßen angeglichen.

6. A B S C H L I E S S E N D E G E S A M T D I S K U S S I O N

Vor dem Hintergrund der im Berichtszeitraum offensichtlich noch fortschreitenden Eutrophierung des Obersees wurde versucht, die Veränderungen im Crustaceenplankton gerade unter diesem Gesichtspunkt zu analysieren.

Um 1954 begannen allmählich die ersten Veränderungen im Crustaceenplankton merkbar zu werden. Auf ähnliche Entwicklungen im Phytoplankton hatte bereits GRIM (1955) [23] hingewiesen. Diese Verschiebungen im Algenbestand bleiben natürlich nicht ohne Einfluss auf die herbivor lebenden Planktonkrebse, auf deren zahlenmässige Zunahme sekundär auch die carnivoren Arten reagierten. Die Einwanderung neuer Crustaceenarten in die Lebensgemeinschaft war zwar sicherlich ein Zeichen für die Eutrophierung des Obersees, lässt sich jedoch im Einzelfall nicht einem bestimmten Trophiegrad zuordnen. Es ist immerhin ein Beweis für die geänderten Lebensbedingungen im See, die es den verschiedenen Arten erst ermöglichten, sich in der Konkurrenz zu den vorhandenen Crustaceen durchzusetzen und stabile Populationen aufzubauen.

Die weitere Entwicklung im Pelagial war dann in erster Linie eine Frage der synökologischen Beziehungen der einzelnen Arten zueinander. Sehr rasch wurde die Population von *Heterocope* durch *Cyclops vicinus* vernichtet, da die Zyklen der beiden Arten - insbesondere durch die sommerliche Diapause von *Cyclops vicinus* - völlig einseitig die Chancen von *Heterocope* verminderten. Bereits vorher erlosch die Population von *Diaphanosoma*, ohne dass derzeit konkrete Ursachen für diesen Vorgang auszumachen wären.

Erhebliche Veränderungen traten in den Beständen der Gattungen *Daphnia* und *Bosmina* auf. Leider steht die Taxonomie gerade dieser Cladoceren derzeit auf einer derart unsicheren Basis, dass die qualitativen Umschichtungen im Augenblick nicht befriedigend beschrieben werden können. Immerhin ist zumindest für die Gattung *Daphnia* festzustellen, dass neben der ursprünglich vorhandenen, für die grösseren Voralpenseen typischen *Daphnia hyalina* ein breites Band von Hybriden zu *Daphnia galeata* auftritt. Diese schwer zu definierenden Zwischen- und Uebergangsformen trugen wesentlich zum Anstieg der Absolutzahlen bei; seit etwa 1973 finden sich zusätzlich völlig neue *Daphnia*-Typen besonders im Ostteil des Sees, die sich allmählich über den gesamten Obersee verbreiten und mit Sicherheit in der weiteren Entwicklung des Planktons eine erhebliche Rolle spielen dürften.

Sehr eindrucksvoll erscheint auch die quantitative Entwicklung der *Daphnia*-Population. Im Zeitraum der vorliegenden Untersuchungen, also von 1962 bis 1974, hat sich die Zahl der adulten Daphnien, bezogen auf den Jahresmittelwert, etwa verfünffacht. Eine der Folgen dieser Zunahme äusserte sich im Jahresgang der Sichttiefen: Durch die Vernichtung eines Grossteils des lichtabsorbierenden Phytoplanktons stiegen die Sichttiefenwerte in den Wochen des *Daphnia*-Maximums (Ende Juni, anfangs Juli) deutlich an, der See erscheint zu dieser Zeit aussergewöhnlich klar.

Im jahreszeitlichen Auftreten der Gattung *Daphnia* ist eine Tendenz zu einem zweigipfligen Zyklus nicht zu übersehen. Die Maxima im Herbst, die früher kaum zu beobachten waren, verstärken sich zusehends, ebenso die Frühjahrshöchstwerte. Auch in diesem Fall ist eine gründliche taxonomische Analyse nötig, bevor weitergehende Schlussfolgerungen aus diesen Tatsachen abgeleitet werden können.

Noch unübersichtlicher ist die Situation bei der Gattung *Bosmina* (*Eubosmina*), die ebenfalls erheblichen Umschichtungen in der Zusammensetzung der Phänotypen unterworfen war. Im Ostteil des Sees steigt der Anteil von *Eubosmina longispina*, während die *coregoni*-Typen sowie *Eubosmina longirostris* ebenfalls unterschiedlich verteilt sind. Die Absolutwerte der Population haben sich etwa verdoppelt; es ist jedoch ausserordentlich schwierig, die unregelmässigen Zyklen und Jahresmittelwerte zu deuten.

Die beiden grossen Cladoceren *Leptodora* und *Bythotrephes*, die sich in ihren Lebenszyklen recht ähnlich verhalten, steigerten ebenfalls ihre Bestandsdichten. Während bei *Bythotrephes* nach einer Periode deutlicher Zunahme wieder Grössenordnungen wie anfangs der sechziger Jahre festgestellt werden, befindet sich *Leptodora* in einer Phase konstant ansteigender Zahlen. Offenbar wurden beide Populationen, die in Form von Dauereiern überwintern, durch die sich verschlechternde Sauerstoffsituation am Seeboden bislang noch nicht ernstlich gefährdet.

Bei den Copepoden verlief die Entwicklung der vergangenen Jahre recht unterschiedlich. Die Arten *Eudiaptomus gracilis* und *Cyclops vicinus* nahmen deutlich zu; *Cyclops abyssorum praealpinus* hat sich auf eine mittlere Bestandsdichte eingestellt; die Population von *Mesocyclops* schliesslich nimmt ständig ab, der Bestand scheint derzeit ernstlich bedroht zu sein.

Bei *Eudiaptomus* fallen die Maxima der Jahresmittelwerte - allerdings um ein Jahr verschoben - mit den Minima von *Cyclops vicinus* zusammen. Beide Arten wiesen 1963 einen ersten Höchstwert der Bestände auf. Dem nachfolgenden Rückgang der *vicinus*-Population bis 1965 entsprach eine ständige Zunahme von *Eudiaptomus*, die 1967 nach einem Maximum von *Cyclops vicinus* im vorhergehenden Jahr zunächst abgebremst wurde. Nach dem Absinken der *vicinus*-Werte im Jahre 1968 erholte sich die *Eudiaptomus*-Population wieder, zwei Jahre später bildete sie ihr bisher stärkstes Maximum von über 107.000 T/m² im Jahresmittel aus. Gleichzeitig stiegen die Absolutzahlen von *Cyclops vicinus* wieder kräftig an, *Eudiaptomus* fiel auf ein Zwischenminimum von 52.600 T/m² zurück. Den niederen Bestandswerten von *Cyclops vicinus* im Jahre 1973 entsprach ein prompter Anstieg der *Eudiaptomus*-Population, deren folgender Rückgang mit dem neuerlichen Anwachsen der *vicinus*-Zahlen zusammenfiel.

Die wechselweisen Beziehungen zwischen beiden Arten scheinen demnach auf der Hand zu liegen; sie werden durch die Beobachtung bestätigt, dass gerade die Copepodide von *Eudiaptomus* besonders häufig als Beute der älteren Copepodidstadien und der Adulten von *Cyclops vicinus* gefunden werden.

Auch in der Korrelation der *Cyclops vicinus*- zu den *Mesocyclops*-Kurven kommen diese Abhängigkeiten zum Vorschein. Noch um 1963/1964 konnte *Mesocyclops* trotz eines Maximums von *Cyclops vicinus* erhebliche Populationsdichten nachweisen. Bereits der nächste Höchstwert des räuberisch lebenden *Cyclops vicinus* in der Zeit von 1966/1967 führte zu einem Einbruch in der *Mesocyclops*-Population, die sich nach einem kurzfristigen Rückgang von *Cyclops vicinus* wieder etwas erholte. Das überaus starke *vicinus*-Maximum im Jahre 1971 erbrachte ein massives Abfallen der *Mesocyclops*-Werte, ebenso wirkte sich die neuerliche Zunahme von *Cyclops vicinus* 1974 aus.

Selbst *Cyclops abyssorum praealpinus* dürfte durch die Entwicklung der *Cyclops vicinus*-Population betroffen sein. Wie bereits erläutert wurde, ist *Cyclops abyssorum praealpinus* besonders im Frühjahr der Zehrung durch *Cyclops vicinus* ausgesetzt, wenn beide Cyclopiden die gleichen Wasserschichten (also die oberen zehn Meter) bewohnen. Das starke Auftreten von *Cyclops vicinus* 1971 fällt mit dem Minimum von *Cyclops abyssorum praealpinus* zusammen, so dass auch in diesem Fall eine direkte Beziehung bestehen dürfte.

7. ZUSAMMENFASSUNG

Der Aspekt der Crustaceenplanktons im Obersee hat sich in den Jahren 1962 - 1974 tiefgreifend verändert. Die erkennbare Tendenz geht vermehrt zu einer Assoziation, die den Lebensgemeinschaften eines eutrophen Sees nahekammt. Dabei sind deutliche Unterschiede im Bodensee-Obersee festzustellen; die Ursache für diese Erscheinung dürfte weniger in der unterschiedlich ausgeprägten Trophiesituation - hierfür liegen keine Beweise vor -, als vielmehr in den klimatischen und hydrographischen Eigenheiten der einzelnen Seeteile liegen. Insgesamt gesehen bietet heute das Pelagial des Obersees gegenüber der früheren Situation neuen Arten und Oekotypen weitaus grössere Möglichkeiten, sich in der Konkurrenz zu den bisher vorhandenen Crustaceen durchzusetzen.

Die Ursache für diese Entwicklung liegt sicher primär in der Umstellung der Phytoplankton-Assoziation, deren Veränderungen zunächst die filtrierenden, in der Folge auch die carnivor lebenden Tiere betreffen. Für einige Arten haben sich dadurch die Lebensbedingungen offensichtlich verbessert, andere Spezies wurden durch die im Berichtszeitraum deutlich fortschreitende Eutrophierung zurückgedrängt.

Diese Verschiebungen innerhalb der Crustaceen-Gemeinschaft sind ohne Zweifel als Indiz für die Zunahme des Trophiegrades des Obersees zu deuten. Dass sich diese Entwicklung gerade in den Jahren nach 1970 drastisch verstärkt hat, hängt mit der im Vergleich zu den chemischen Parametern verzögerten Reaktion eines so komplizierten Beziehungsgefüges, wie es die Planktongesellschaft als Ganzes darstellt, zusammen. Auch bei Stabilisierung der Nährstoffzufuhr dürfte sich dieser Prozess in den kommenden Jah-

ren fortsetzen. Die Vorgänge im östlichen Teil des Obersees, speziell in der Bregenzer Bucht, dürften allmählich auf die übrigen Seeteile übergreifen und zu neuen Plankton-Assoziationen führen, wie sie sich heute schon abzeichnen. Die Auswirkungen der Sanierungsmassnahmen werden sich gerade im Bereich des Crustaceenplanktons nur stark verzögert bemerkbar machen.

Etwas differenzierter ist die Situation im Rheinsee zu sehen. Die Kurven der Jahresmittelwerte der noch vorhandenen Cladoceren-Arten lassen hier bis etwa 1970 keine klare Entwicklungstendenzen erkennen. Die zahlenmässigen Unterschiede zwischen den einzelnen Jahresläufen liegen im Rahmen der normalen Populationsschwankungen, wie sie in jedem Jahr zu beobachten sind. Erst ab 1971 scheint sich ein Trend zu höheren Beständen anzubahnen, der wohl weitgehend auf die Situation im Obersee zurückgehen dürfte.

Die Kurven der Jahresmittelwerte der Copepoden entsprechen ebenfalls, soweit dies sicher auszumachen ist, der allgemeinen Entwicklung im Obersee.

Der ausschliesslich von Phytoplankton lebende *Eudiaptomus gracilis* nahm in den Jahren nach 1971 deutlich zu, ebenso *Cyclops vicinus*. Ein Rückgang der Bestände ist bei *Mesocyclops* festzustellen, während Aussagen über die Populationen von *Cyclops abyssorum praealpinus* und *Cyclops strenuus* nicht mit Sicherheit möglich sind. Insgesamt zeigt sich auch bei den Copepoden die merkliche Steigerung der Populationsstärken in den Jahren nach 1971.

Für den gesamten Bodensee kann jedoch gesagt werden, dass das vor Jahrzehnten vorhandene biologische Gleichgewicht durch eine Periode höchst instabiler Zustände abgelöst wurde. Generell ist zu bemerken, dass die von den Anliegerstaaten getroffenen Massnahmen erst im Berichtszeitraum angelaufen sind.

8. L I T E R A T U R

- [1] ANSTALT FUER BODENSEEFORSCHUNG DER STADT KONSTANZ
Limnologischer Monatsbericht - Ueberlinger See (Bodensee).
Als Manuskript veröffentlicht, Jahrgang 1-6.
- [2] AUERBACH, M., MAERKER, W. und SCHMALZ, J. 1924:
Hydrographisch-biologische Bodensee-Untersuchungen. I. Ergebnisse
der Jahre 1920-1922. - Arch. Hydrobiol. Suppl. III, 597-738.
- [3] AUERBACH, M., MAERKER, W. und SCHMALZ, J. 1926:
Hydrographisch-biologische Bodensee-Untersuchungen. II. -
Verh. Naturwiss. Ver. Karlsruhe 30, 1-128.
- [4] AUERBACH, M. und ROTTENGATTER, G. 1960:
Untersuchungen über den Wasseraustausch der einzelnen Becken
des Untersees (Bodensee) Teil I. Hydrographie. - Schweiz. Z.
Hydrol. 22, 45-83.
- [5] AUERBACH, M. und ROTTENGATTER, G. 1960:
Untersuchungen über den Wasseraustausch der einzelnen Becken des
Untersees (Bodensee) Teil II. Biologie. - Schweiz. Z. Hydrol.
22, 598-610.
- [6] BAYERSDOERFER, F. 1924:
Beiträge zur Frage der Horizontalverteilung der Zooplanktons
im Bodensee. - Int. Revue ges. Hydrobiol. 12, 60-89.
- [7] EINSLE, U. 1964:
Die Gattung *Cyclops* s.str. im Bodensee.
Arch. Hydrobiol. 60, 133-199.
- [8] EINSLE, U. 1965:
Oekologische Studien an einer pelagisch lebenden Population von
Diacyclops bicuspidatus (Crust. Cop.). - Gewässer und Abwässer
H. 39/40, 102-117.
- [9] EINSLE, U. 1966:
Einige Beobachtungen und Hypothesen zur Taxonomie der Gattung
Daphnia.
Schr. Ver. Gesch. Bodensee und Umgeb., 84, 1-17.
- [10] EINSLE, U. 1967:
Die äusseren Bedingungen der Diapause planktisch lebender
Cyclops-Arten.
Arch. Hydrobiol. 63, 387-403.

- [11] EINSLE, U., 1967:
Ueber einige Auswirkungen der Eutrophierung des Bodensee-
Obersee auf seine planktisch lebenden Copepoden-Population.
- Schweiz. Z. Hydrobiol. 29, 305-310.
- [12] EINSLE, U., 1968:
Die Gattung *Mesocyclops* im Bodensee.
Arch. Hydrobiol. 64, 131-169.
- [13] EINSLE, U., 1969:
Zur Frage der horizontalen Verteilung des Crustaceenplanktons
im Bodensee-Obersee.
Das Gas- und Wasserfach 110 (4, 108-111).
- [14] EINSLE, U., 1969:
Untersuchungen zur Vertikalwanderung planktischer Crustaceen
im Bodensee-Obersee.
Schr. Ver. Gesch. Bodensee u. Umgeb. 87, 177-187.
- [15] EINSLE, U., 1975:
Revision der Gattung *Cyclops* s.str., speziell der *abyssorum*-
Gruppe. -
Mem.Ist. Ital. Idrobiol. 32, 57-219.
- [16] EINSLE, U., 1977:
Untersuchungen zum Auftreten von *Acanthocyclops robustus*
(Crust.Cop.) im Bodensee-Obersee.
Arch. Hydrobiol. 79, 382-396.
- [17] ELSTER, H.-J., 1932:
Monographische Studien an *Heterocope weismanni*.
I.Postembryonalentwicklung und Morphologie.
Int. Revue ges. Hydrobiol. 27, 1-101, 177-233.
- [18] ELSTER, H.-J., 1936:
Einige biologische Beobachtungen an *Heterocope borealis*
FISCHER (= *weismanni* IMHOF),
Int. Revue ges. Hydrobiol. 33, 357-433.
- [19] ELSTER, H.-J., 1954:
Ueber die Populationsdynamik von *Eudiaptomus gracilis* SARS und
Heterocope borealis FISCHER im Bodensee-Obersee. -
Arch. Hydrobiol. Suppl. 20, 546-614.
- [20] ELSTER, H.-J., 1958:
Zum Problem der quantitativen Methoden in der Planktonforschung.
Verh. internat. Ver. Limnol. 13, 961-973.

- [21] ELSTER, H.-J. und SCHWOERBEL, I., 1970:
Beiträge zur Biologie und Populationsdynamik der Daphnien
im Bodensee. - Arch. Hydrobiol. Suppl. 38, 18-72.
- [22] FLOESSNER, D., 1972:
Kiemens- und Blattfüßer, Branchipoda, Fischläuse, Branchiura.
- Die Tierwelt Deutschlands 60. Teil.
VEB Gustav Fischer Verlag Jena, 1-501.
- [23] GRIM, J., 1955:
Die chemischen und planktologischen Veränderungen des Bodensee-Obersees in den letzten 30 Jahren.
Arch. Hydrobiol. Suppl. 22, 310-322.
- [24] HOFER, B., 1896:
Die Verteilung der Tierwelt im Bodensee.
Schr. Ver. Gesch. Bodensee u. Umgeb. 28, 1-64.
- [25] KIEFER, F., 1929:
Zur Kenntnis einiger Artengruppen der Süßwasser-Cyclopiden.
Zeitschr. wiss. Zool. 133, 1-56.
- [26] KIEFER, F., 1938:
Beiträge zur Copepodenkunde (XIX) 56. Zwei *Mesocyclops*-Arten
im Bodensee. - Zool. Anz. 124, 150-153.
- [27] KIEFER, F., 1939:
Zur Kenntnis des *Cyclops "strenuus"* aus dem Bodensee.
Arch. Hydrobiol. 36, 94-117.
- [28] KIEFER, F., 1954:
Zur Kenntnis der freilebenden Ruderfusskrebse des Bodensees.
I. Das Genus *Cyclops* O.F. MUELLER.
Beitrag naturk. Forsch. SW-Deutschl. 13, 86-92.
- [29] KIEFER, F., 1960:
Neuere Ergebnisse aus Untersuchungen im Pelagial des Bodensees.
Die Umschau, H. 3, 1960, 65-68.
- [30] KIEFER, F. und MUCKLE, R., 1959:
Beobachtungen am Crustaceenplankton des Ueberlinger Sees
(Bodensee) 1952-1957.
1. Auftreten der Arten im Jahresverlauf.
Beitrag naturk. Forsch. SW-Deutschl. 18, 5-41.
- [31] LEHN, H., 1968:
Sichttiefen im Ueberlinger See (Bodensee) 1953-1962.
Schweiz. Z. Hydrol. 30, 67-74.

- [32] LEHN, H., 1969:
Die Veränderungen des Phytoplanktonbestandes im Bodensee.
I. Fluktuationen von *Tabellaria-fenestrata* 1890 - 1967.
Int. Revue ges. Hydrobiol. 54, 367-411.
- [33] LEHN, H., 1971:
Die Schwebealgen im Frühjahr und das geplante Bodensee-Regulierwehr.
Schr. Ver. Gesch. Bodensee Umgeb. 89, 105-115.
- [34] LEHN, H., 1975:
Entwicklung des Bodensee-Pelagials seit 1920.
Das Gas- und Wasserfach 116, H. 4, 170-175.
- [35] LEYDIG, F., 1860:
Naturgeschichte der Daphnien (Crustacea Cladocera).
- Tübingen, IV, S. 252. Lauppsche Buchhandlung.
- [36] LILLELUND, K., 1967:
Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss carnivorer Cyclopiden auf die Sterblichkeit der Fischbrut.
Z.Fisch-Hilfswiss. F 15, 29-43.
- [37] MUCKLE, R., 1963:
Eine 10-jährige limnologische Untersuchungsserie in der Freiwasser-Region des Ueberlinger Sees (Bodensee).
Das Gas- und Wasserfach 104, 862-866.
- [38] MUCKLE, R., 1972:
Beobachtungen am Crustaceenplankton des Ueberlinger Sees (Bodensee) 1952-1962. II. Das jahreszeitliche Auftreten der Arten 1957-1962 und Tiefenverteilung.
Beitr. naturk. Forsch. SW-Deutschl. 31, 103-131.
- [39] MUCKLE, R. und DILLMANN-VOGEL, H.:
Die bisexuelle Fortpflanzung in der *Daphnia-longispina*-Gruppe des Bodensee-Obersee. -
Beitr. naturk. Forsch. SW-Deutschl. (im Druck).
- [40] MUCKLE, R. und MUCKLE-ROTTENGATTER, G., 1976:
Einige Tabellen und Bemerkungen zur Soziologie des Crustaceenplanktons im Ueberlinger See (Bodensee). -
Arch. Hydrobiol. 78, 415-455.
- [41] RITZI, M., 1940:
Daphnia longispina und *Daphnia cucullata* (Phyllopoda) im Gnadensee (Bodensee-Untersee). Beitr. naturk. Forsch. SW-Deutschl. 5, 62-71.

- [42] SCHEFFELT, R., 1925:
Das Plankton des Bodensees mit Berücksichtigung der übrigen
süddeutschen Seen.
Mikrokosmos 18. Jg., H. 5, 97-101.
- [43] SCHROEDER, R., 1959:
Die Vertikalwanderungen des Crustaceenplanktons der Seen des
südlichen Schwarzwaldes.
Arch. Hydrobiol. Suppl. 25, 1-43.
- [44] SCHROEDER, R., 1975:
Strömungsverhältnisse im Bodensee-Untersee und Wasseraus-
tausch zwischen den einzelnen Seebecken.
Bericht Nr. 15 der IGKB.
- [45] SIEBECK, O., 1960:
Untersuchungen über die Vertikalwanderung planktischer
Crustaceen unter besonderer Berücksichtigung der Strah-
lungsverhältnisse. - Int. Revue ges. Hydrobiol. 45, 381-454.
- [46] WEISMANN, A., 1874:
Ueber Bau und Lebenserscheinungen von *Leptodora hyalina*.
Zeitschr. wiss. Zool. 24, (3), 1-70.
- [47] WEISMANN, A., 1877:
Das Tierleben im Bodensee.
Schr. Ver. Gesch. Bodensee u. Umgeb. 7, 1-31.

9. A N H A N G

9.1 UEBERSICHTEN UEBER DIE AENDERUNGEN IM ARTENSPEKTRUM

9.1.1 Obersee

Ständig vorhanden:

Leptodora kindtii

Daphnia hyalina

Bosmina longispina

Bythotrephes longimanus

Eudiaptomus gracilis

Mesocyclops leuckarti

Cyclops abyssorum praealpinus

Cyclops abyssorum bodanus

Megacyclops gigas.

Population erloschen:

Diaphanosoma brachyurum

seit 1957

Heterocope borealis

seit 1963

Neu erschienen:

Daphnia galeata

seit 1956

Daphnia parvula

seit 1974

Bosmina longirostris

?

Cyclops vicinus

seit 1954

Stark zugenommen:

(Vor allem im Ostteil des Obersees)

Daphnia-Mischtypen

Daphnia cucullata

Acanthodiaptomus denticornis

Acanthocyclops robustus

Diacyclops bicuspidatus

9.1.2 Untersee (Bezogen auf AUERBACH & ROTTENGATTER 1960)

Noch ständig vorhanden:

Leptodora kindtii

Daphnia hyalina

Daphnia galeata

Gattung *Bosmina* unsicher!

Bythotrephes

Eudiaptomus gracilis

Cyclops abyssorum praealpinus

Cyclops strenuus

Mesocyclops leuckarti (+*bodanicola*)

Population praktisch erloschen:

Diaphanosoma brachyurum

Daphnia cucullata

Ceriodaphnia pulchella

Heterocope borealis

Neu im Pelagial:

Acanthocyclops robustus

Diacyclops bicuspidatus

Stark zugenommen:

Cyclops vicinus

Cyclops bohater

9.2 VERZEICHNIS DER ABBILDUNGEN

- 1 : Lage der Stationen 1973
Horizontalverteilung Obersee 1973
- 2 : 21. 3.73
3 : 2. 4.73
4 : 15. 5.73
5 : 7. 6.73
6 : 10. 7.73
7 : 9. 8.73
8 : 6. 9.73
9 : 9.10.73
10 : 8.11.73
- Vertikalverteilung Obersee
- 11 : *Daphnia*
12 : *Bosmina*, *Bythotrephes*, *Leptodora*
13 : *Eudiaptomus*
14 : *Mesocyclops*
15 : *Cyclops a. praealpinus*
16 : *Cyclops vicinus*
- Vertikalverteilung Rheinsee
- 17 : *Daphnia ad.*
18 : *Daphnia juv.*
19 : *Bosmina*
20 : *Eudiaptomus*
21 : *Mesocyclops*
22 : *Cyclops vicinus*
23 : *Cyclopiden juv.*
24 : *Heterocope*
- Jahreszyklen Obersee
- 25 : *Leptodora*
26 : *Daphnia ad.*
27 : *Daphnia juv.*
28 : *Bosmina*
29 : *Bythotrephes*
30 : *Eudiaptomus*
31 : *Mesocyclops ad.*
32 : *Mesocyclops juv.*
33 : *Cyclops a.praealpinus*
34 : *Cyclops vicinus*
35 : *Cyclops juv.*
- Jahreszyklen Rheinsee
- 36 : *Leptodora*
37 : *Daphnia hyalina*
38 : *Daphnia galeata*
39 : *Bosmina*
40 : *Eudiaptomus*
41 : *Mesocyclops*
42 : *Cyclops vicinus*

Jahresmittelwert Obersee

- 43 : Gesamtzahl Copopoden, Cladoceren
- 44 : Leptodora, Bythotrephes
- 45 : Daphnia ad. und juv.
- 46 : Bosmina ad. und juv.
- 47 : Eudiaptomus, Mesocyclops
- 48 : Cyclops a.praealpinus und vicinus

Fünfjahresmittelwerte Obersee

- 49 : Leptodora, Bythotrephes
- 50 : Daphnia
- 51 : Bosmina
- 52 : Eudiaptomus, Mesocyclops
- 53 : Cyclops a.praealpinus und vicinus

Jahresmittelwerte Rheinsee

- 54 : Leptodora, Bythotrephes
- 55 : Daphnia
- 56 : Bosmina
- 57 : Eudiaptomus
- 58 : Mesocyclops, Copepodide
- 59 : Cyclops a.praealpinus und vicinus

Fünfjahresmittelwerte Rheinsee

- 60 : Leptodora
- 61 : Daphnia
- 62 : Bosmina und Copepodide
- 63 : Eudiaptomus, Mesocyclops
- 64 : Cyclops a.praealpinus und vicinus

Vergleich Obersee - Rheinsee

- 65 : Leptodora - Bythotrephes
- 66 : Daphnia
- 67 : Bosmina
- 68 : Eudiaptomus, Mesocyclops
- 69 : Cyclops vicinus, Copepodide

9.3 ABBILDUNGEN 1 - 69

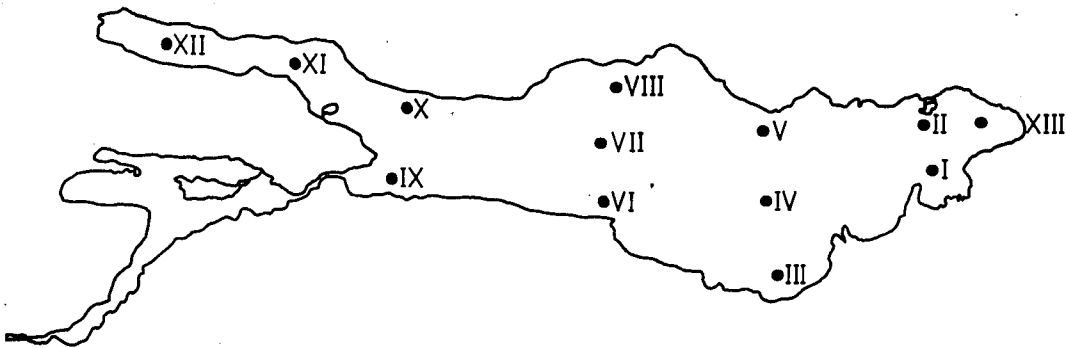
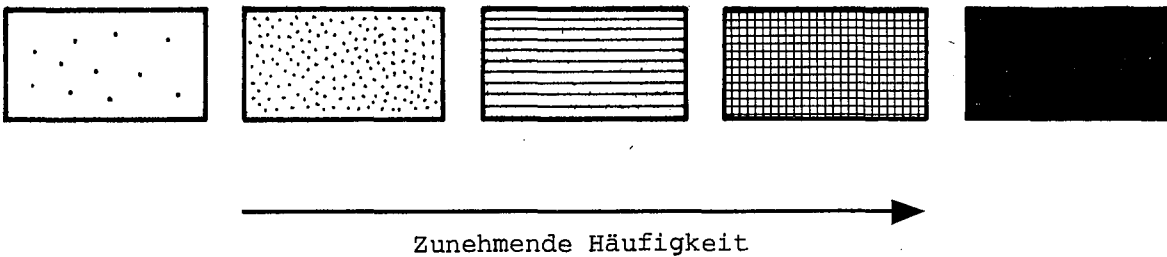


Abb. I: Lage der Stationen 1973.

LEGENDE ZU DEN ABBILDUNGEN 2 - 10

Die Ergebnisse über die Untersuchungen der Horizontalverteilung des Crustaceenplanktons im Obersee sind bisher noch nicht publiziert worden. Da diese Arbeiten ausserhalb des Programmes für die IGKB durchgeführt wurden, möchte ich mich hier auf die Darstellung von fünf Häufigkeitsklassen beschränken. Die Absolutwerte sind natürlich für die einzelnen Arten völlig unterschiedlich, die entsprechenden Signatures in den Zeichnungen stellen also nicht etwa gleiche Bestandesdichten dar.



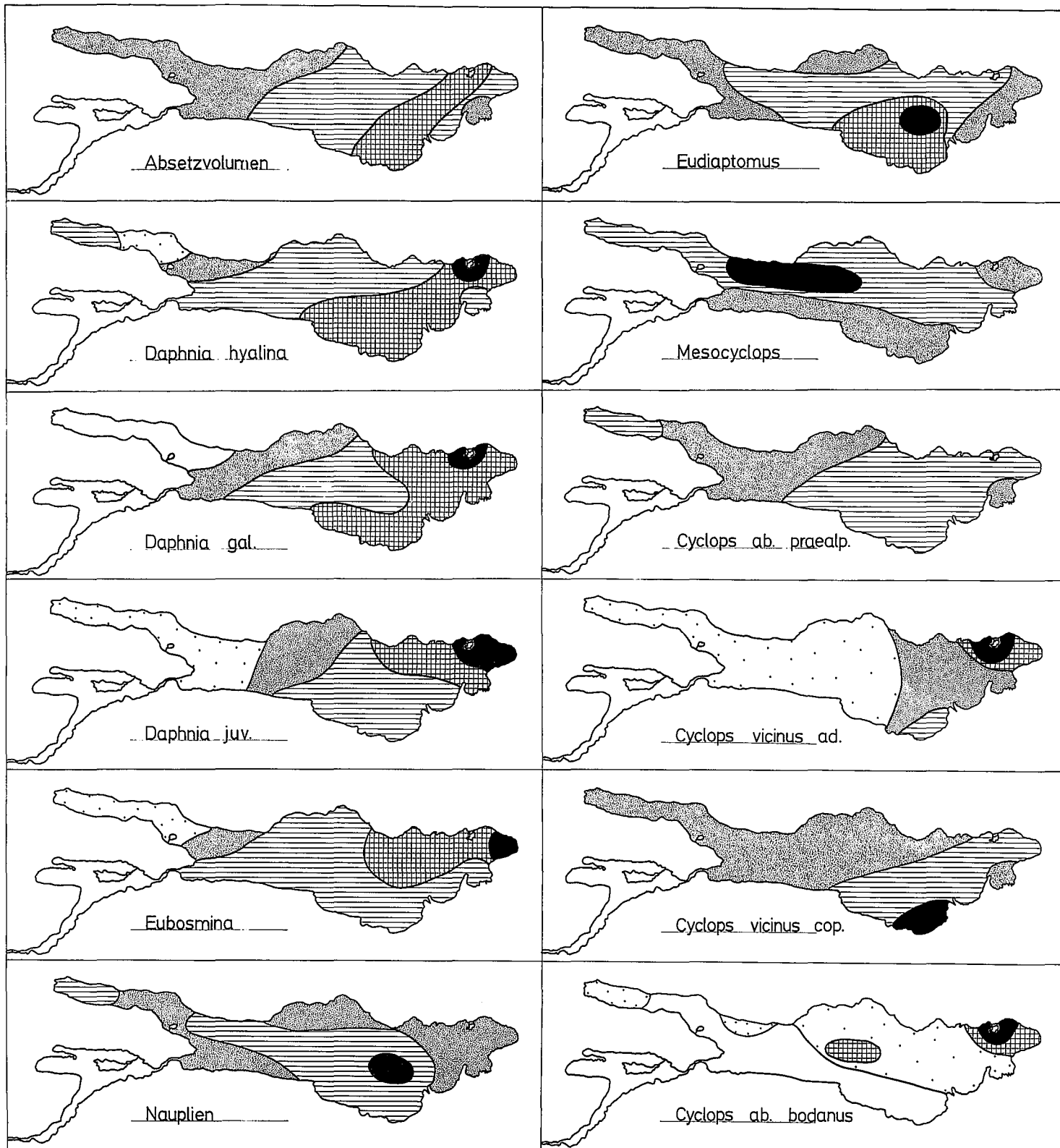


Abb. 2: Horizontalverteilung Obersee 21. 3. 73

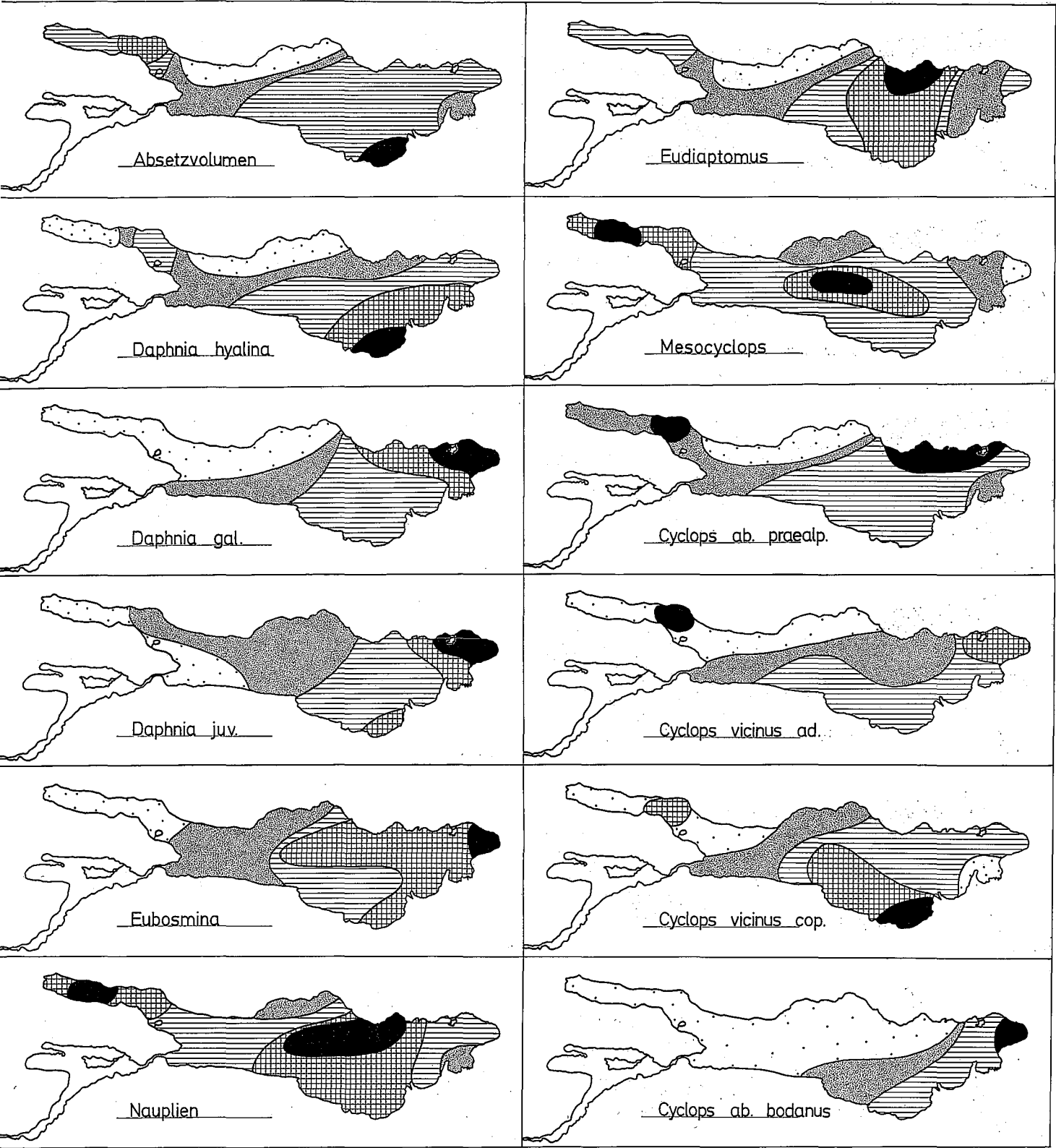


Abb. 3: Horizontalverteilung Obersee 2. 4. 73

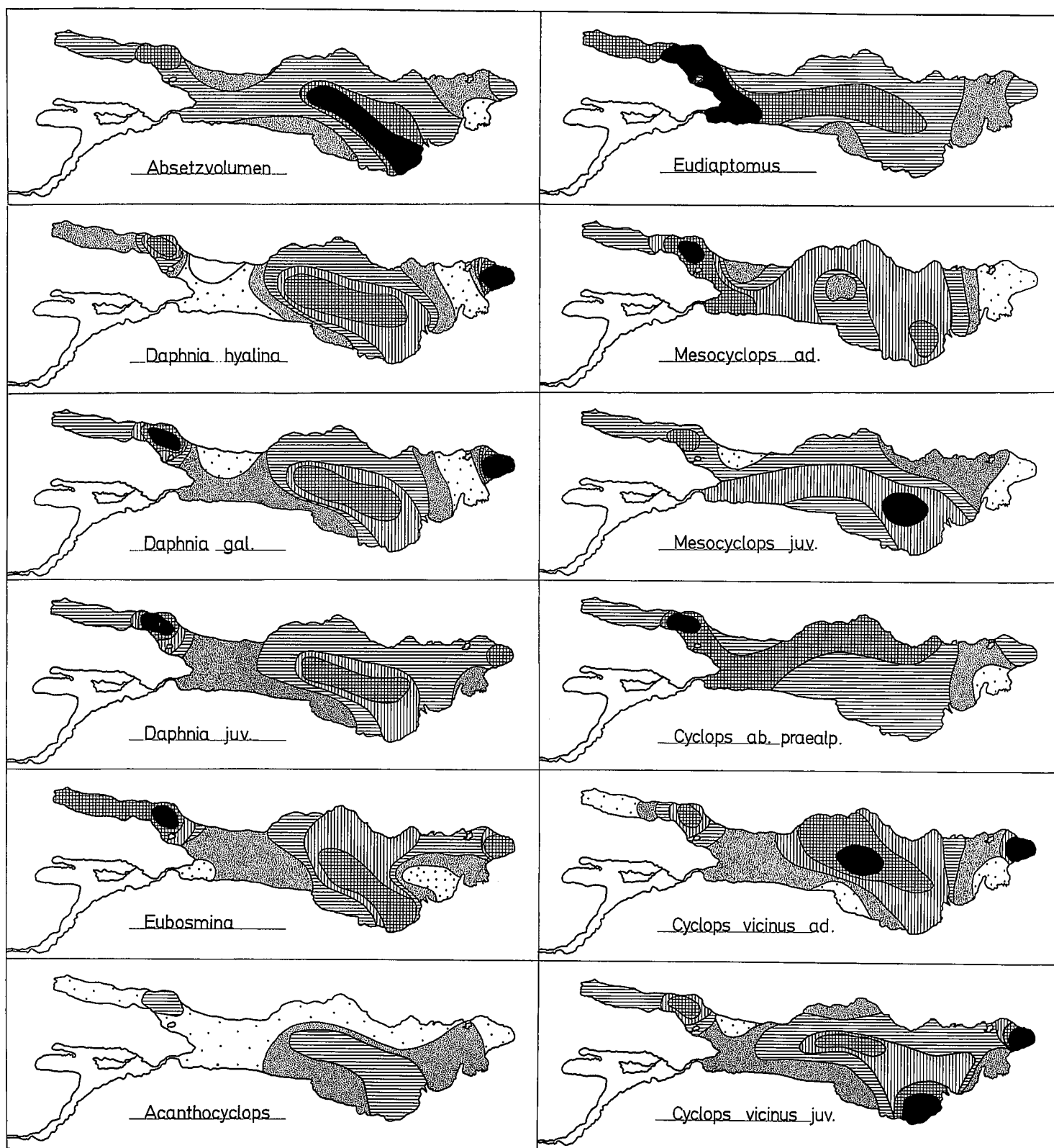


Abb. 4: Horizontalverteilung Obersee 15. 5. 73

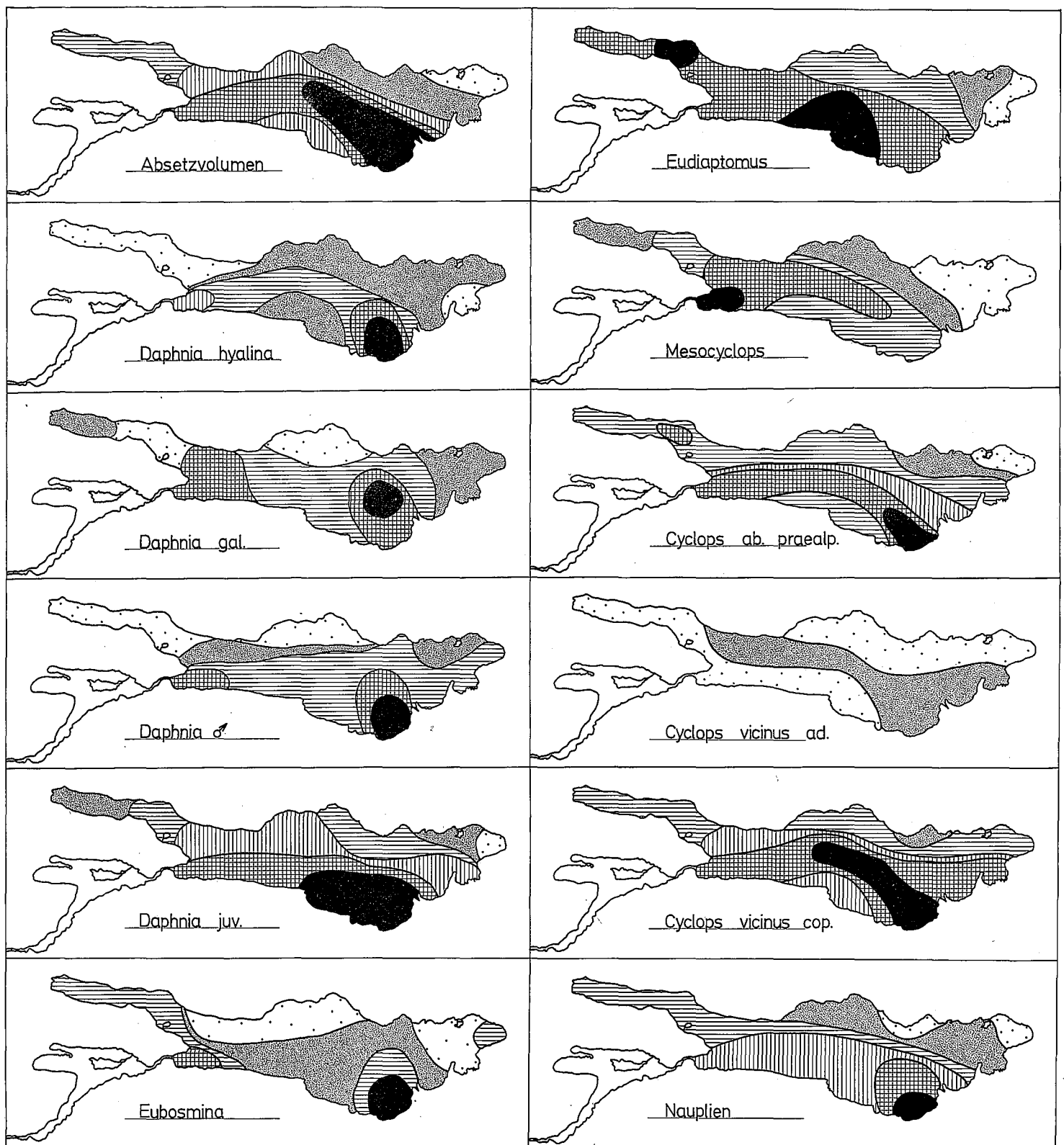


Abb. 5: Horizontalverteilung Obersee 7. 6. 73

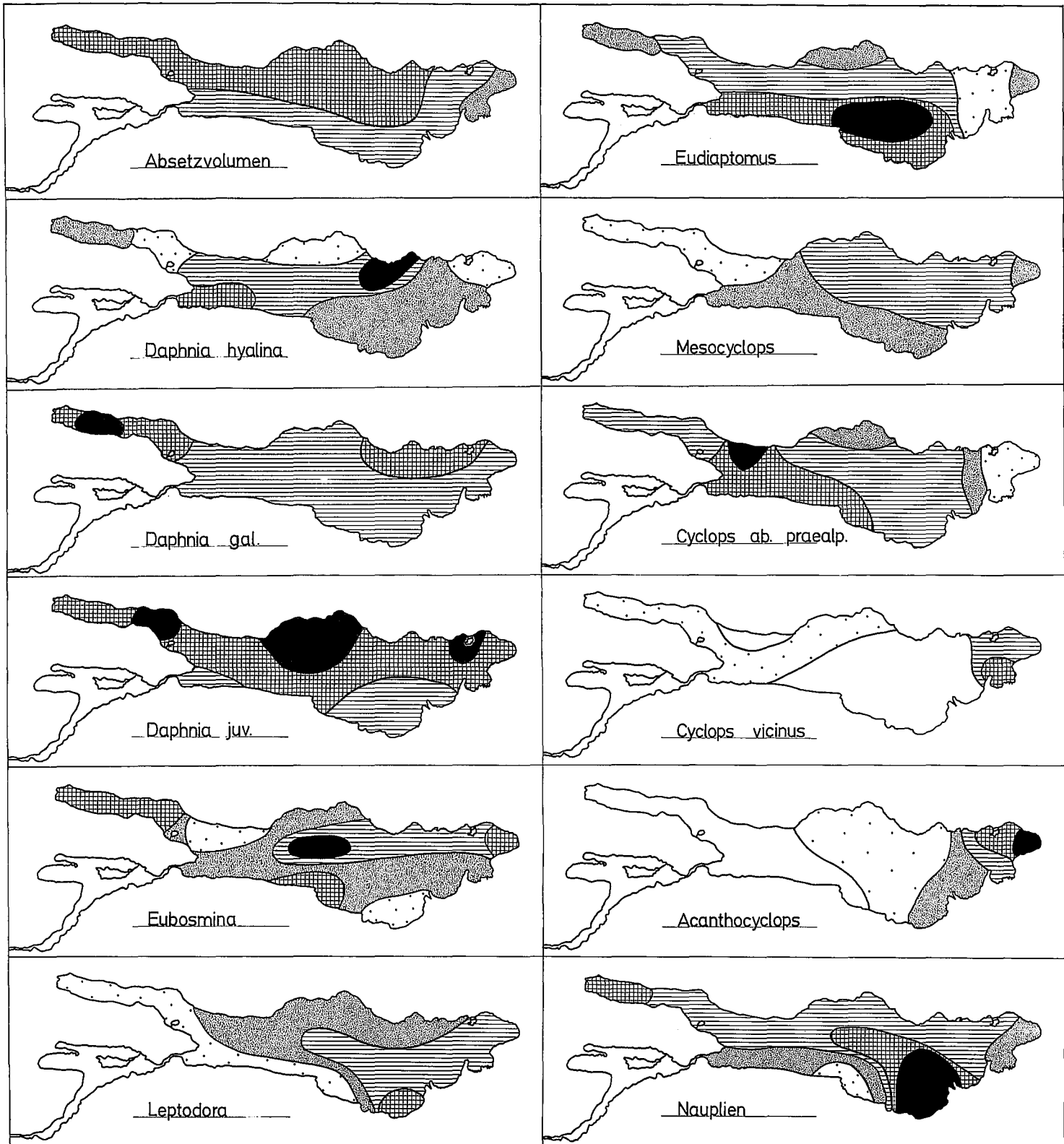


Abb. 6: Horizontalverteilung Obersee 10.7.73

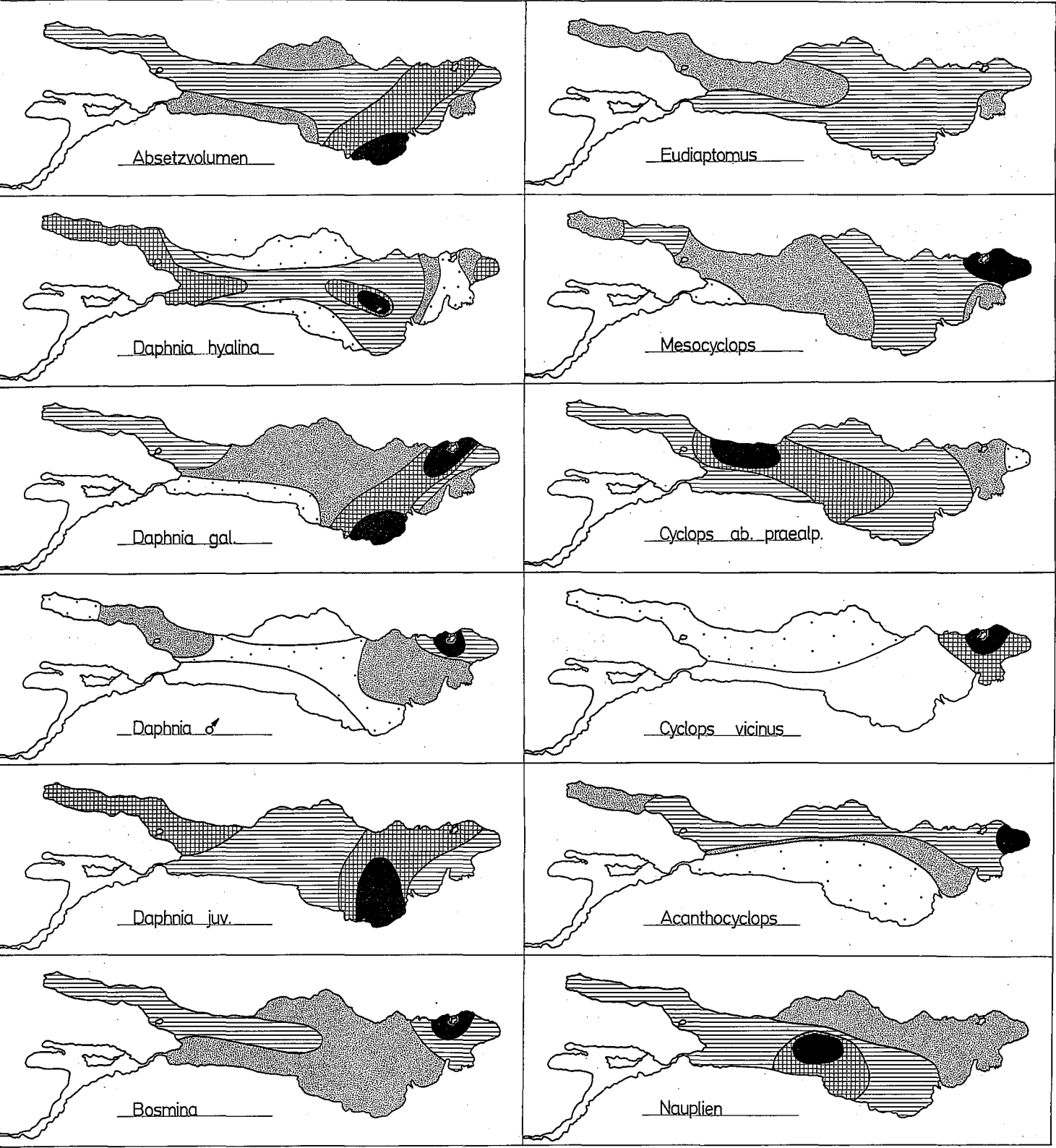


Abb. 7: Horizontalverteilung Obersee 9. 8. 73

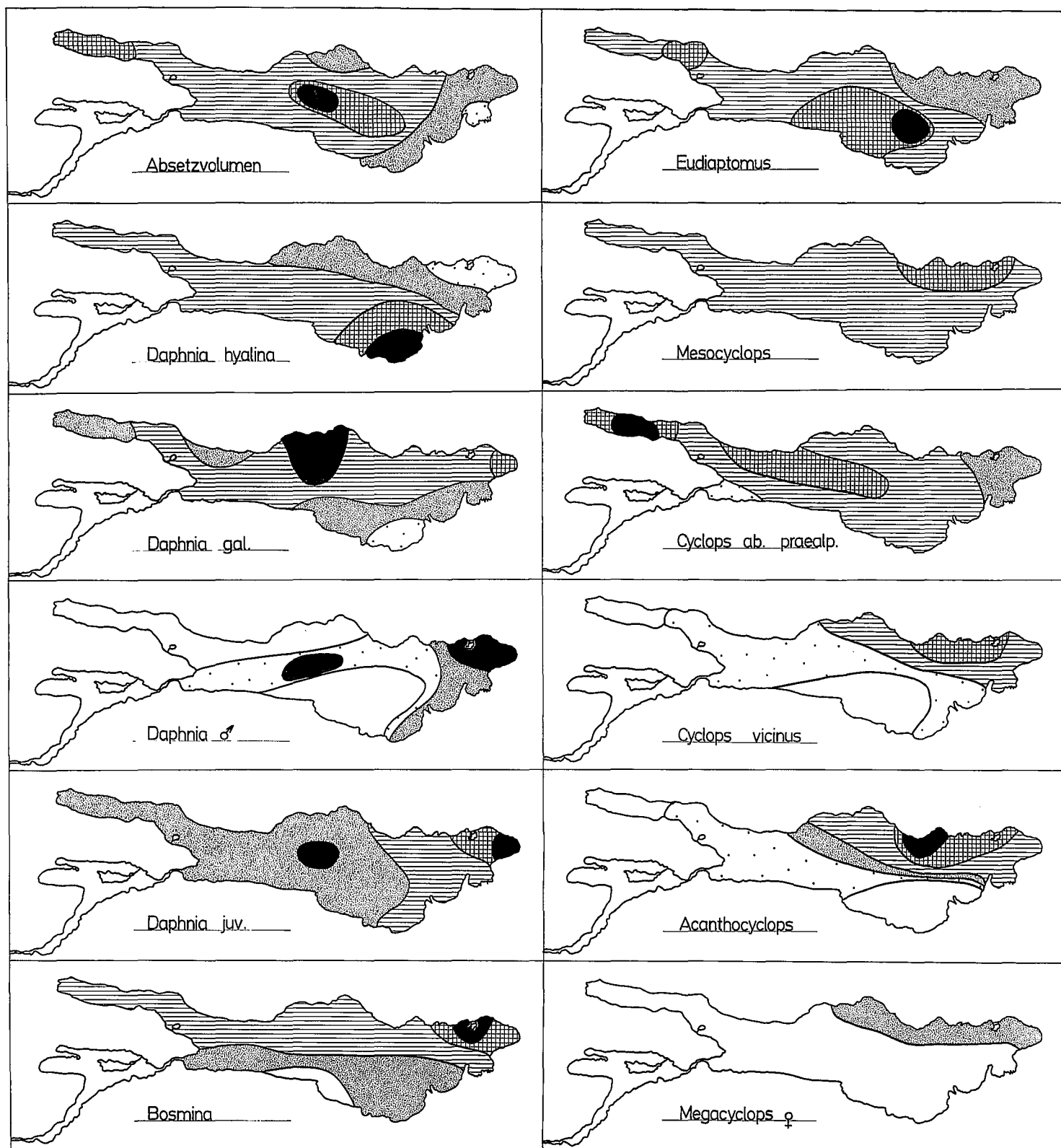


Abb. 8: Horizontalverteilung Obersee 6. 9. 73

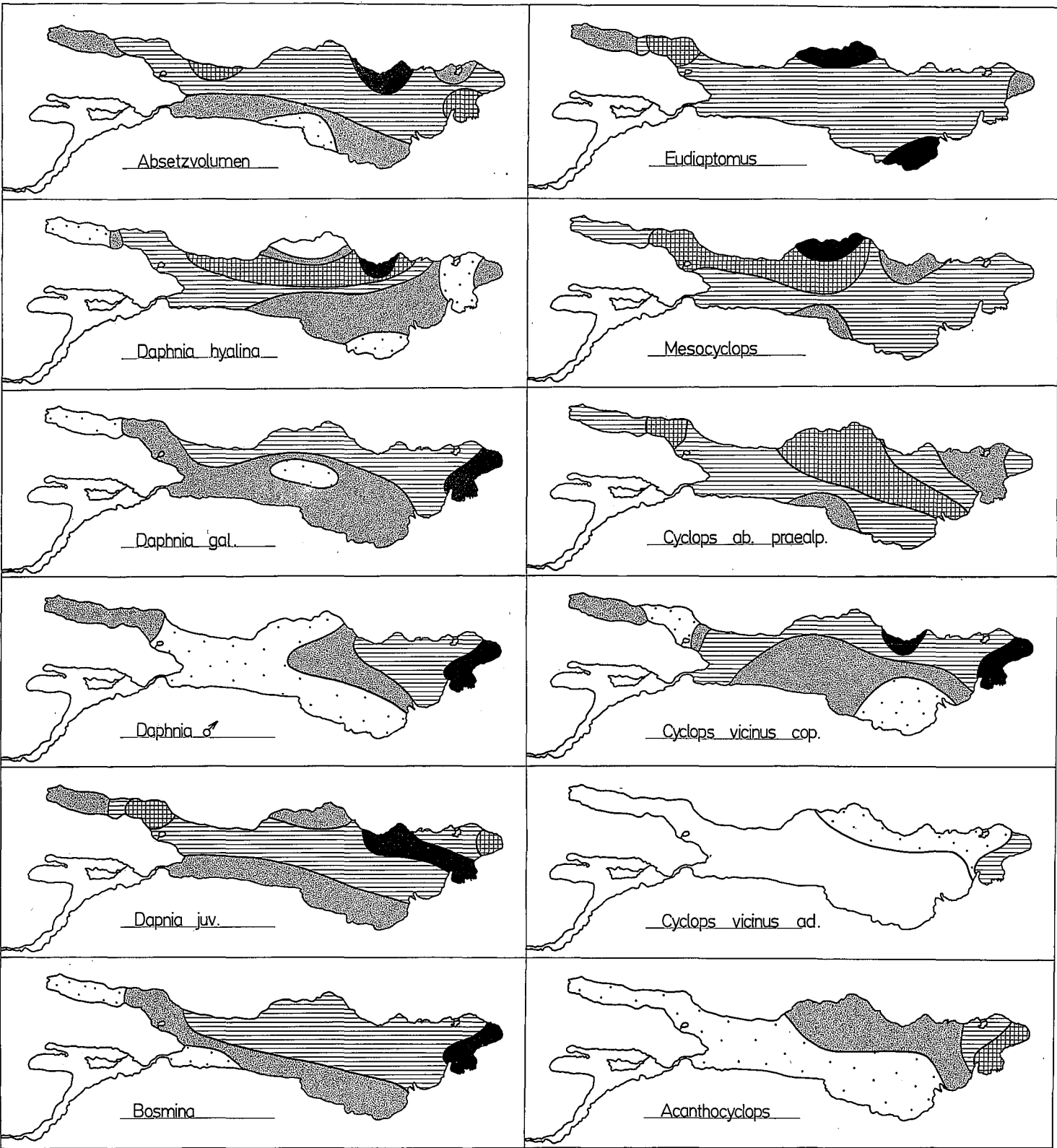


Abb. 9: Horizontalverteilung Obersee 9. 10. 73

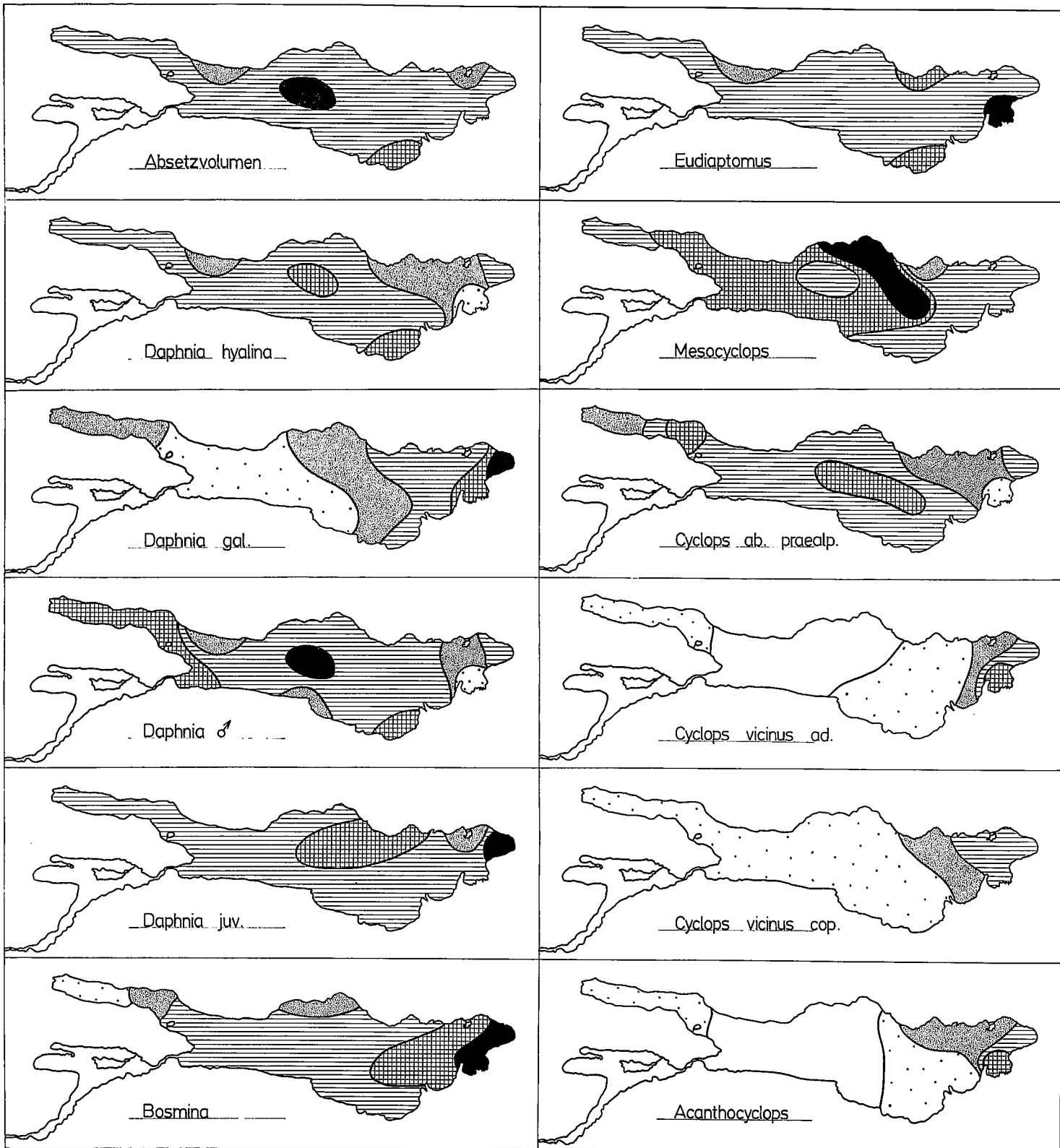


Abb. 10: Horizontalverteilung Obersee 8. II. 73

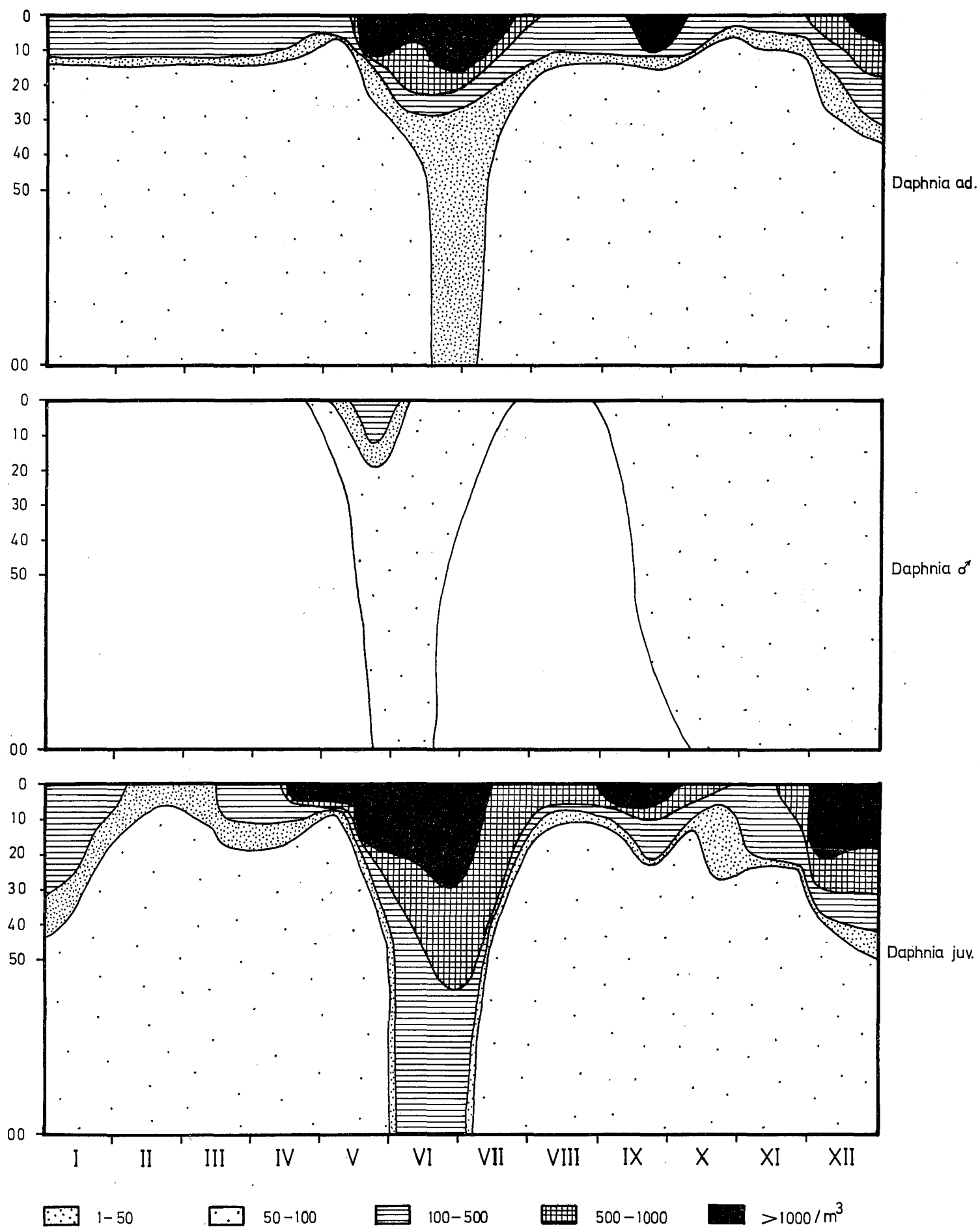


Abb. II: Vertikalverteilung Obersee

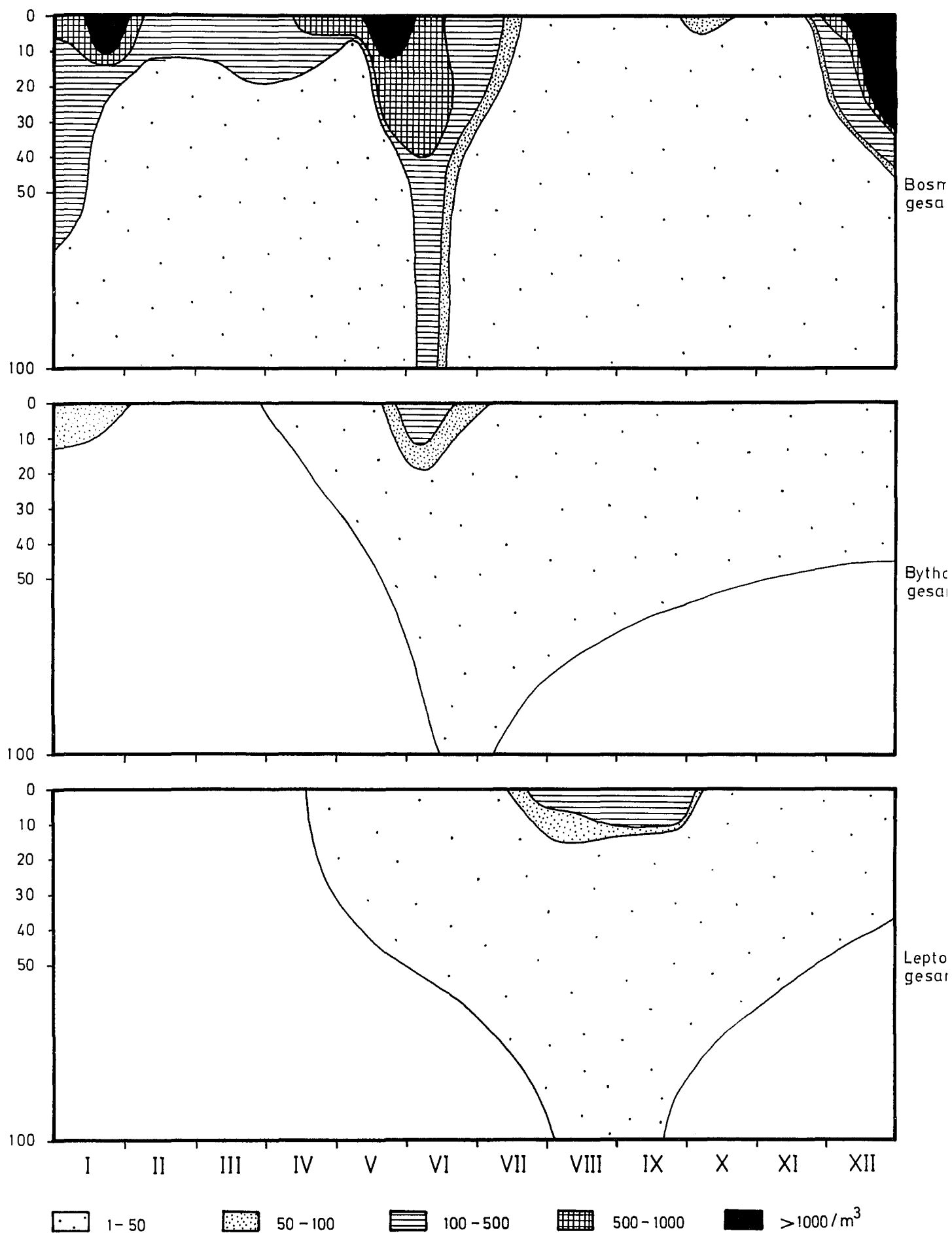


Abb. I2: Vertikalverteilung Obersee

Eudiaptomus

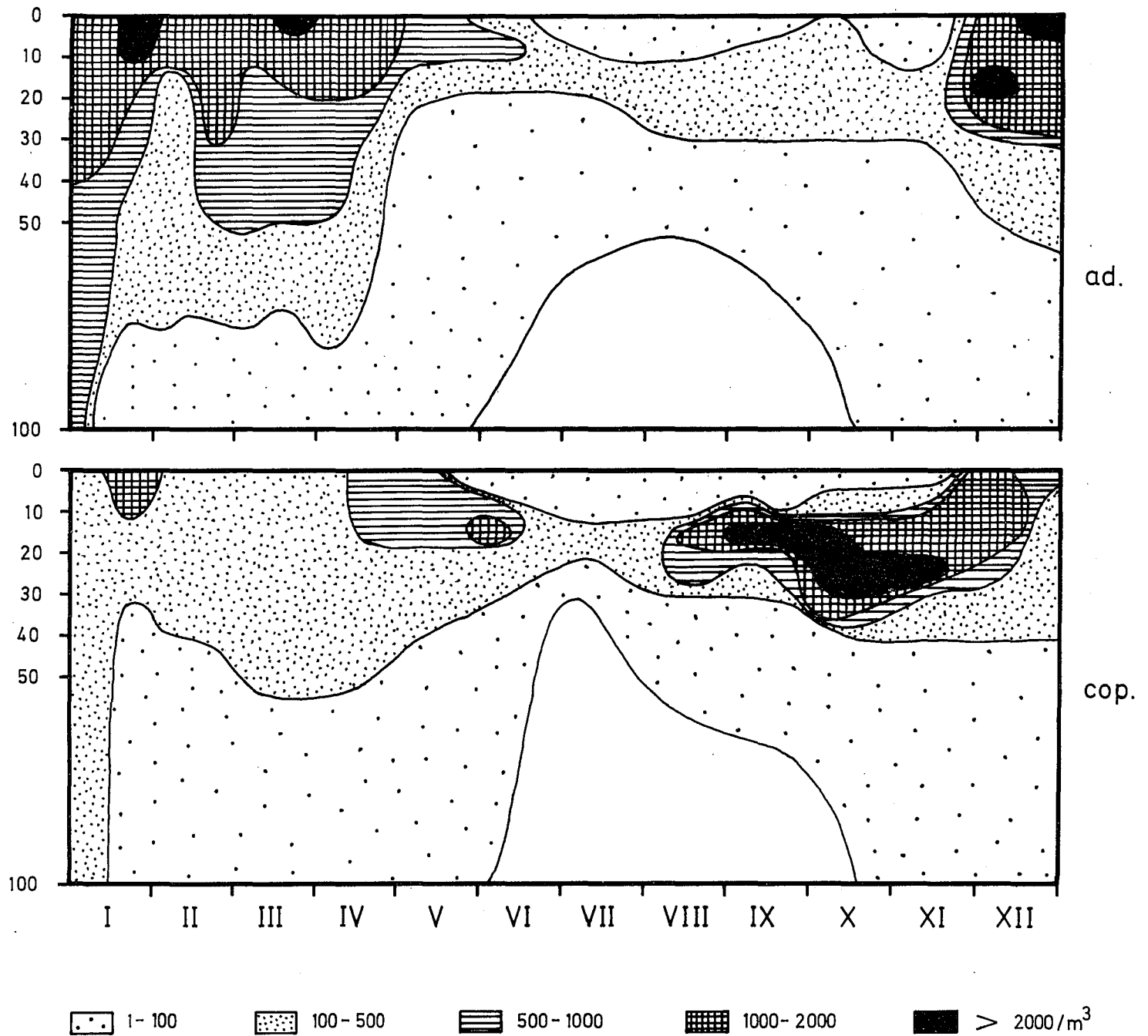


Abb. 13: Vertikalverteilung Obersee

Mesocyclops

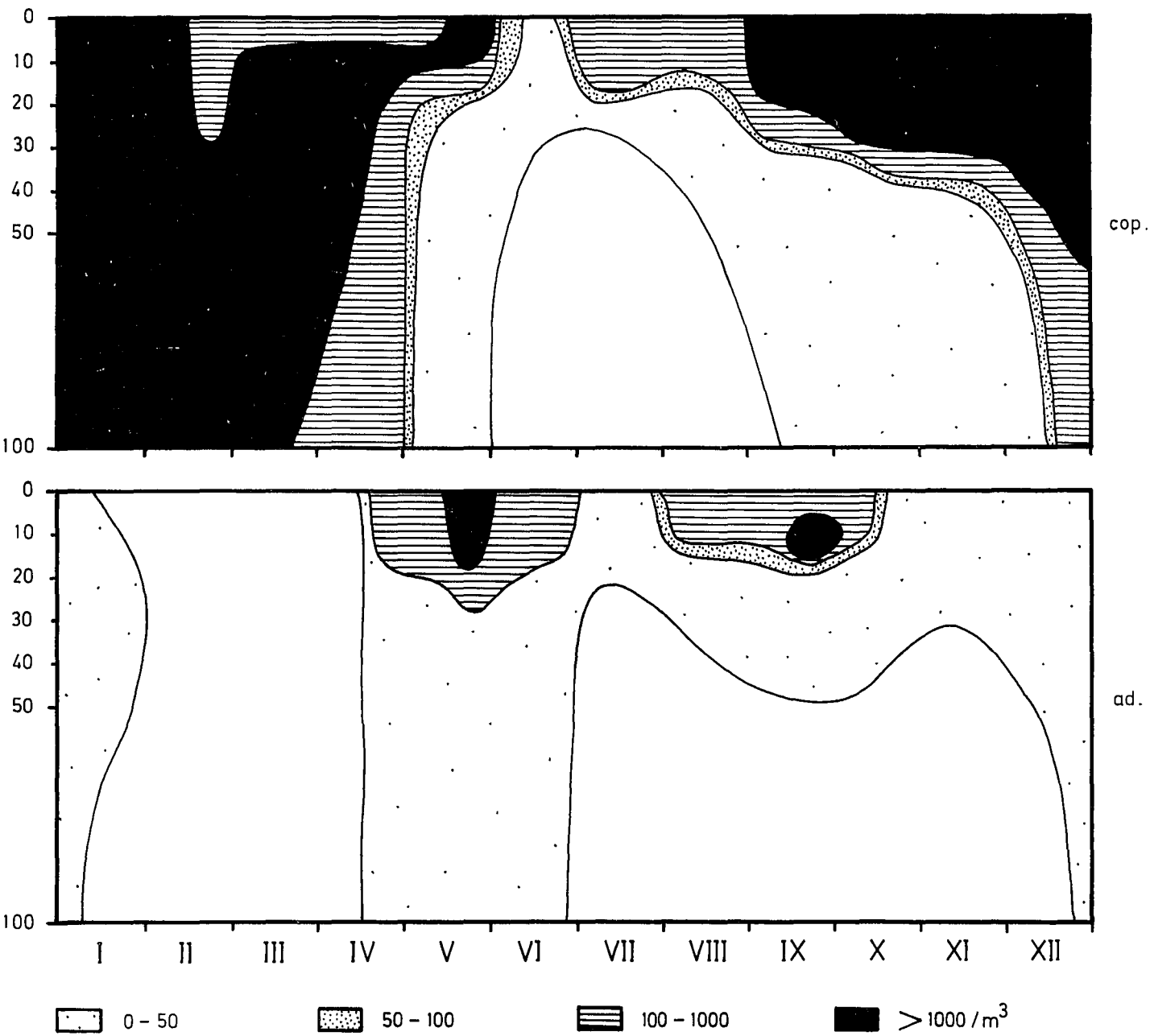


Abb. 14: Vertikalverteilung Obersee

C.a.praealpinus

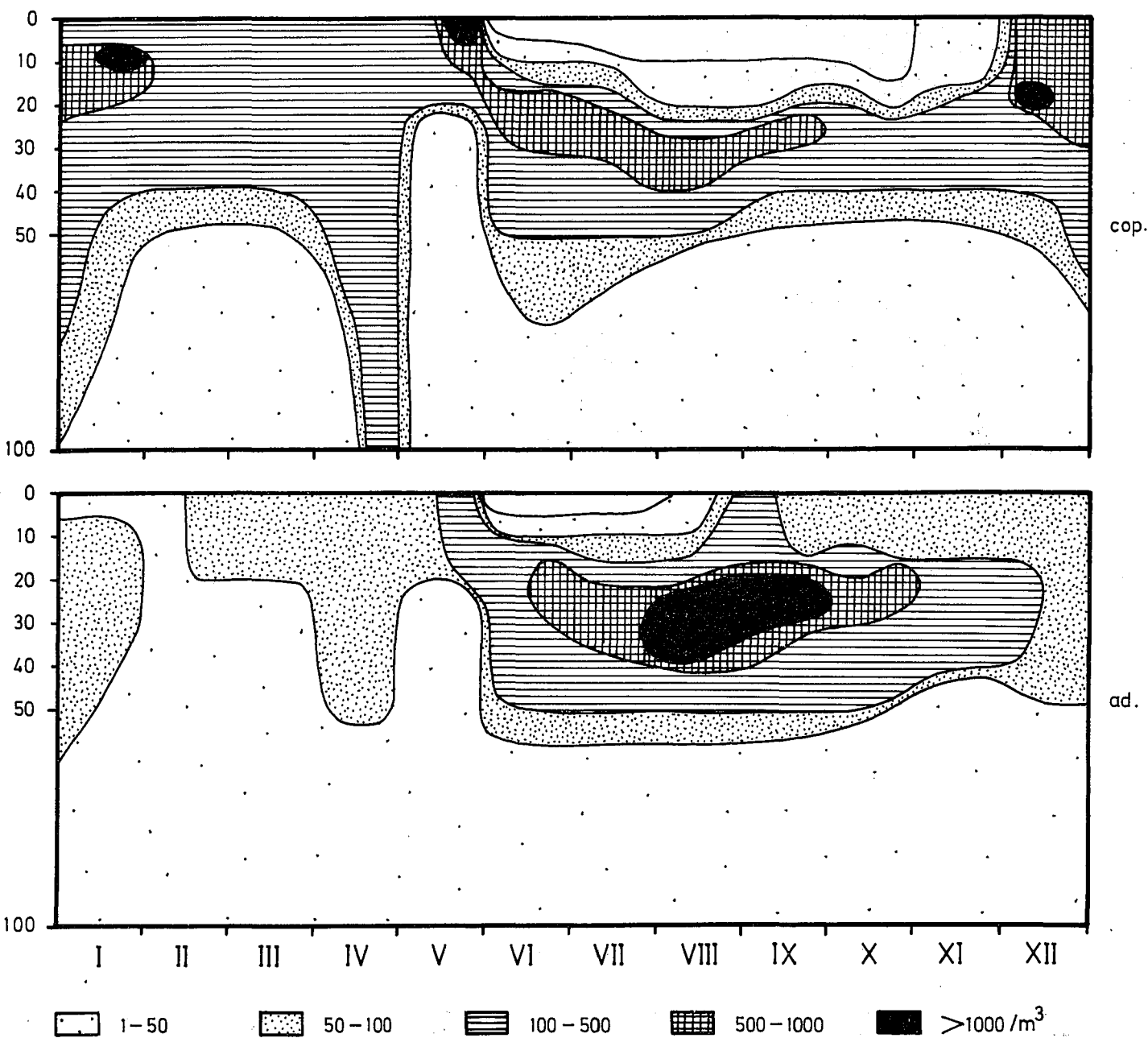


Abb. 15: Vertikalverteilung Obersee

C.vicinus

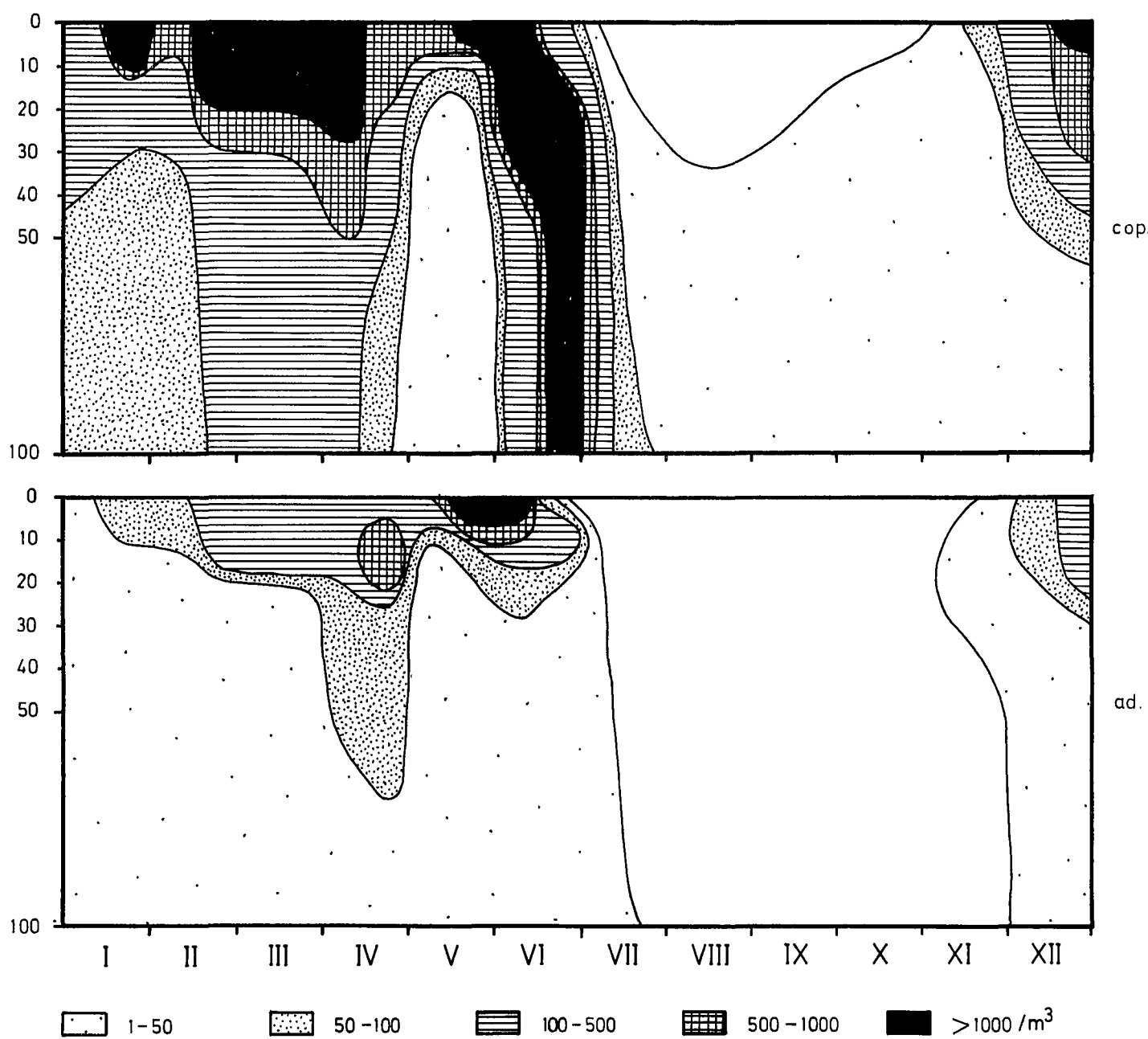


Abb. 16: Vertikalverteilung Obersee

Daphnia galeata

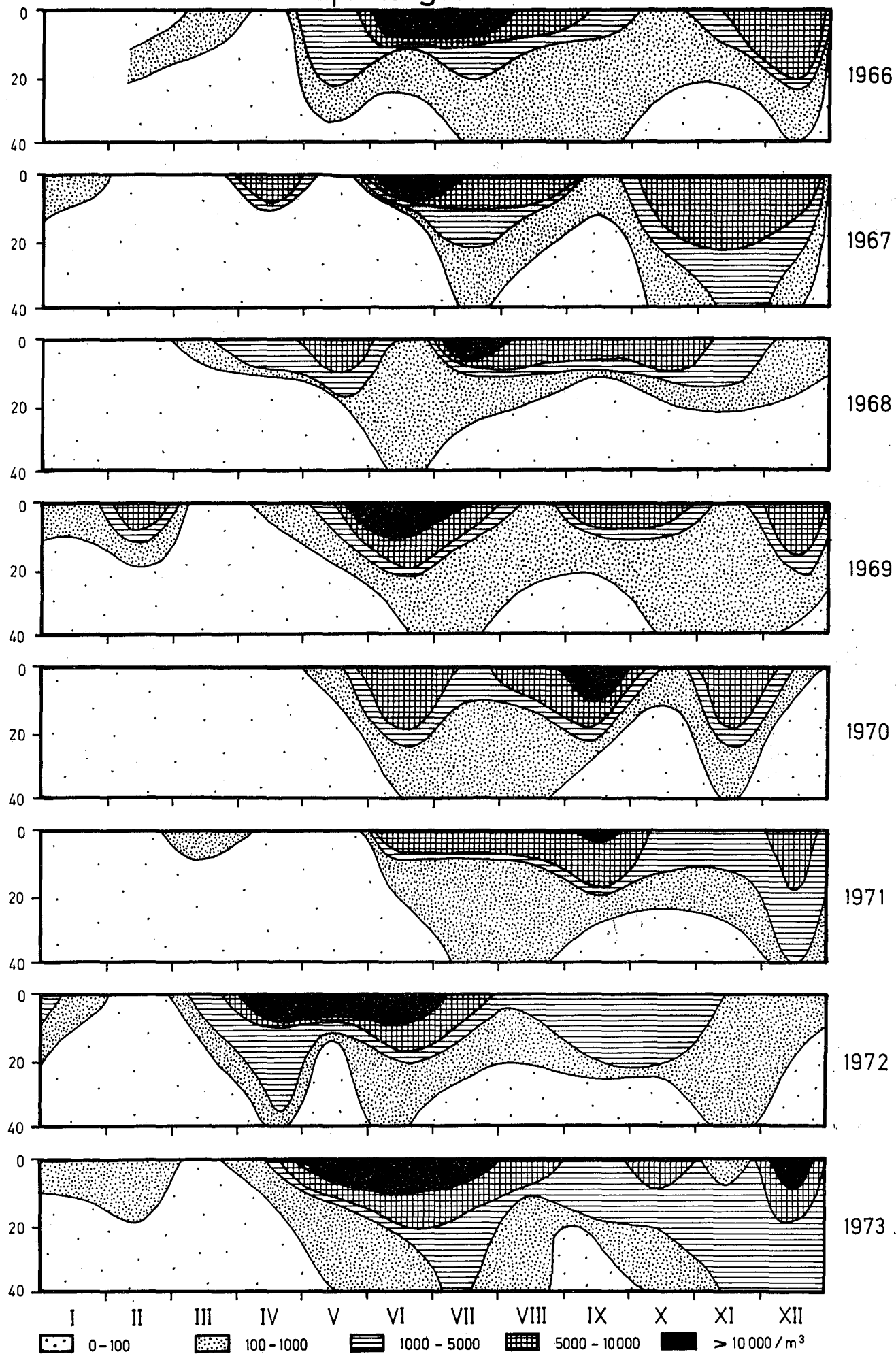


Abb. 17: Vertikalverteilung Rheinsee

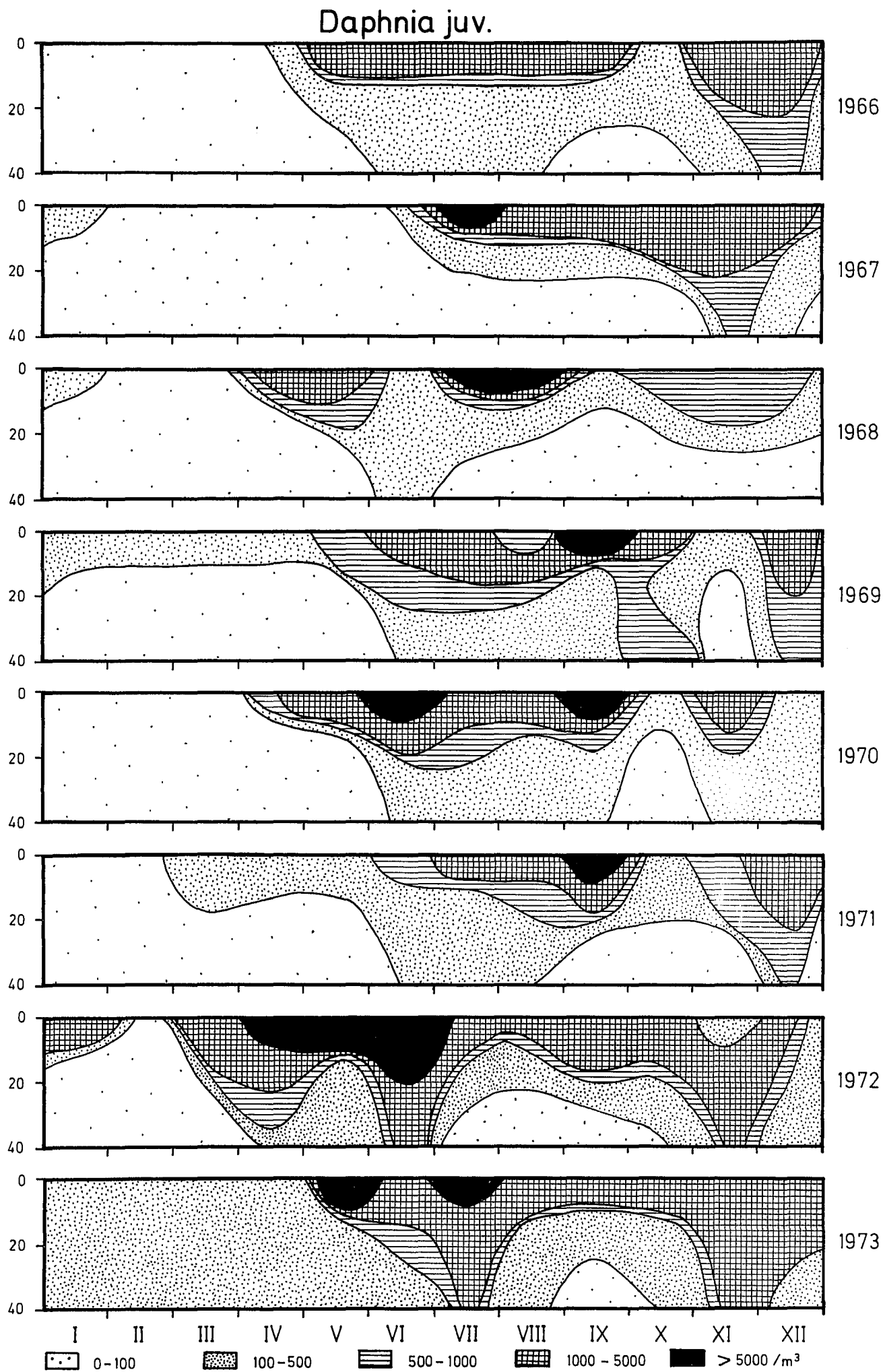


Abb. 18: Vertikalverteilung Rheinsee

Bosmina spec.

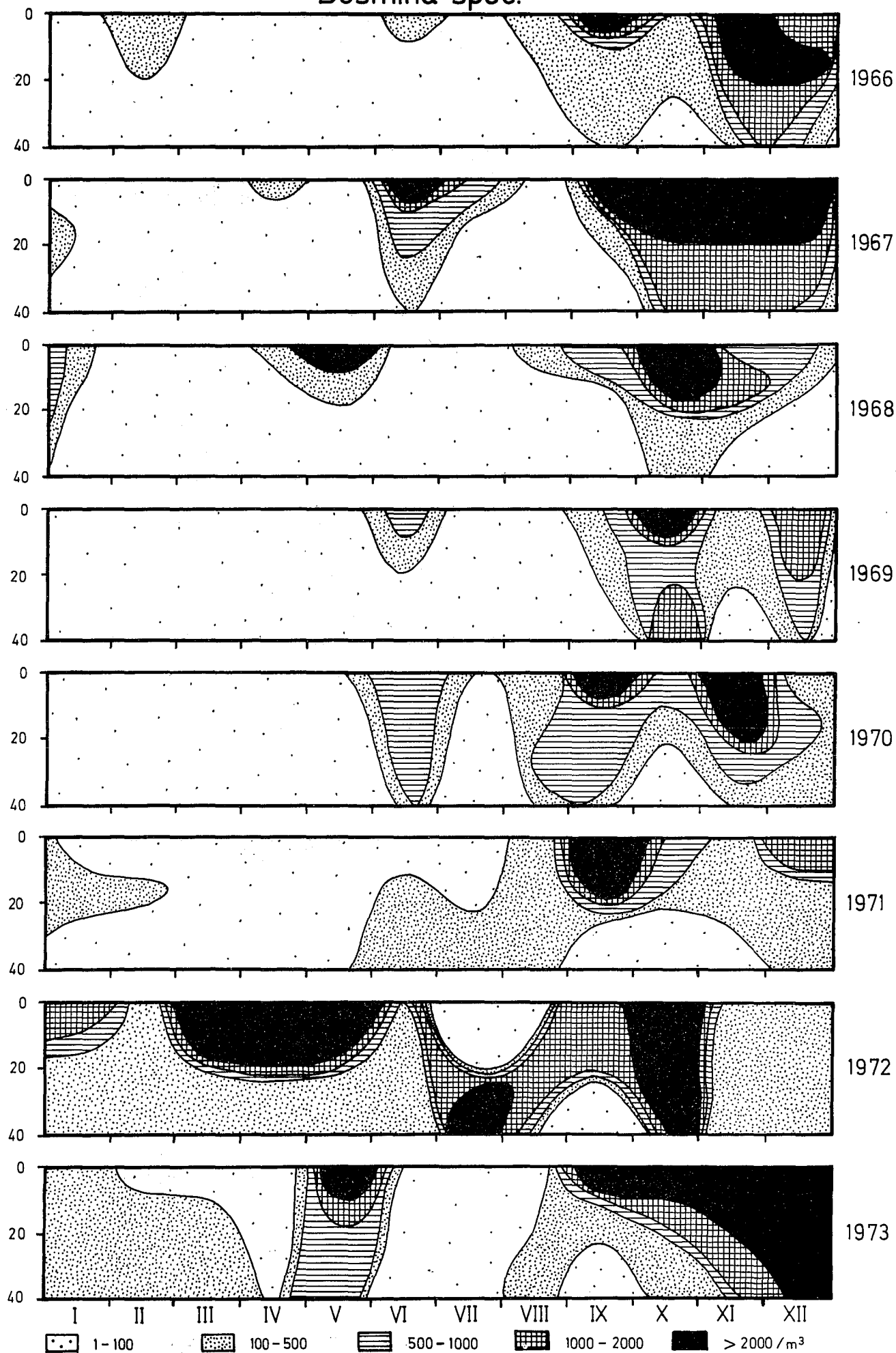


Abb. 19: Vertikalverteilung Rheinsee

Eudiaptomus

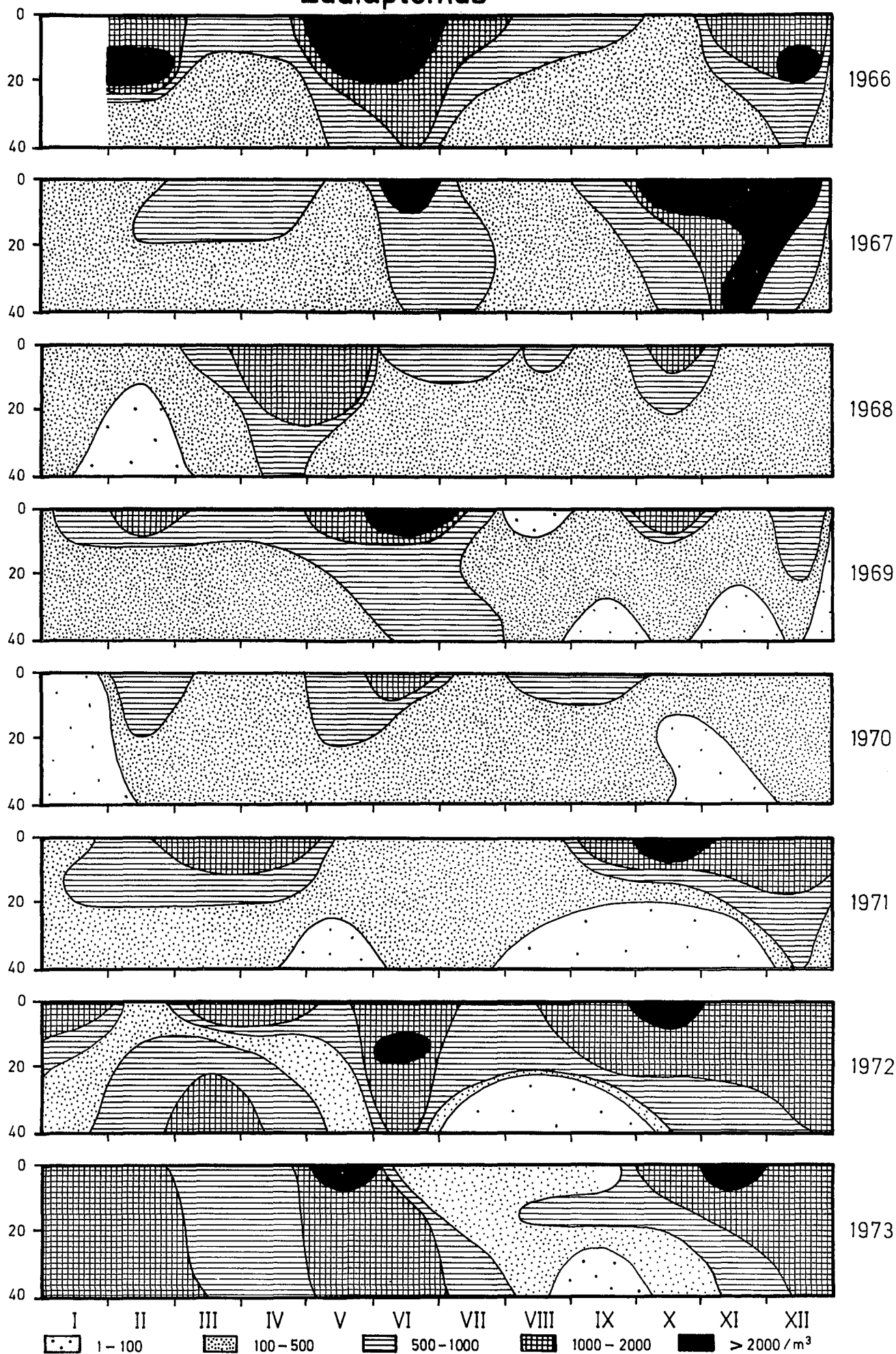


Abb. 20: Vertikalverteilung Rheinsee

Mesocyclops ad.

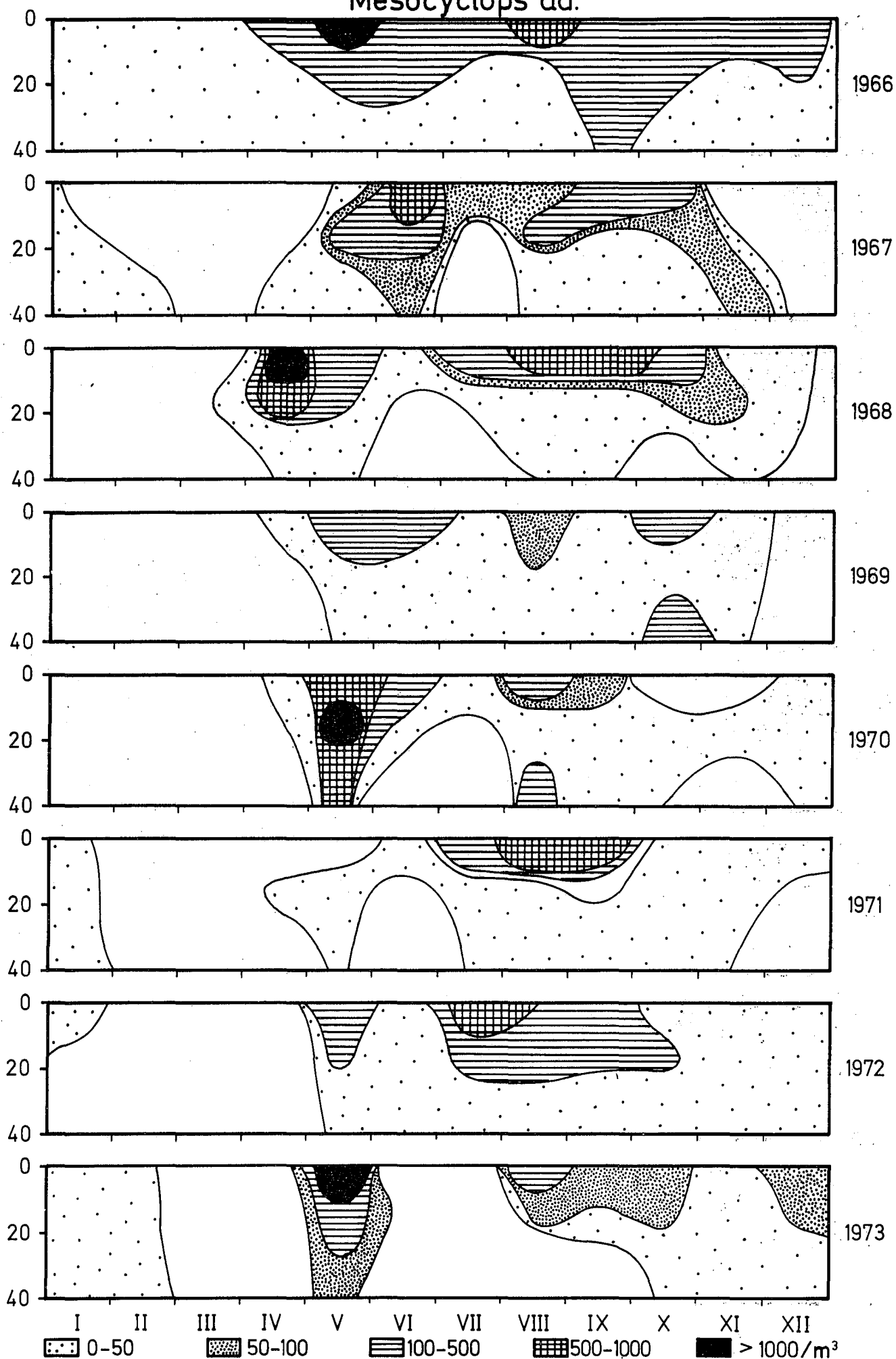


Abb. 21: Vertikalverteilung Rheinsee

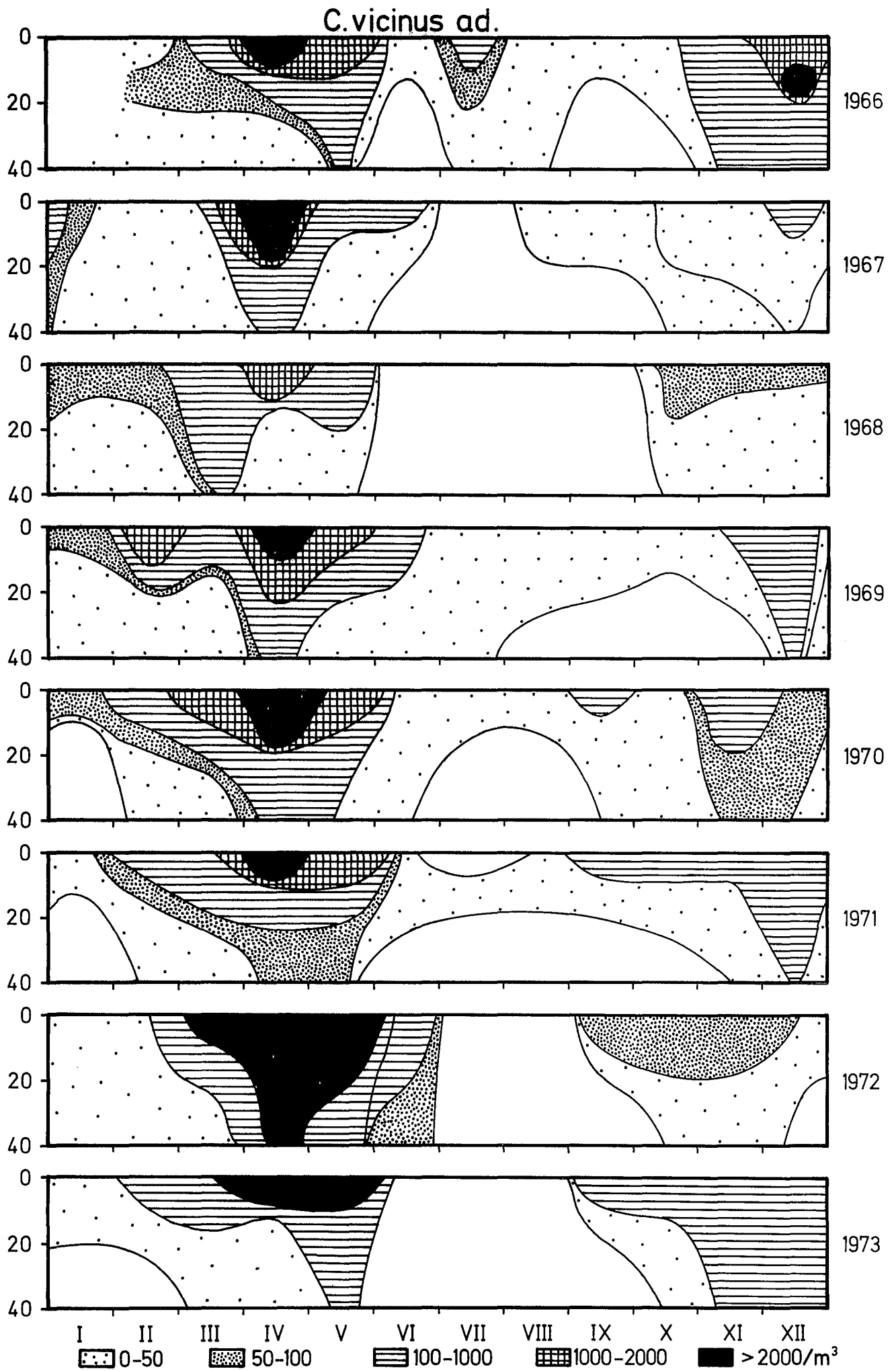


Abb. 22: Vertikalverteilung Rheinsee

Cyclopiden juv.

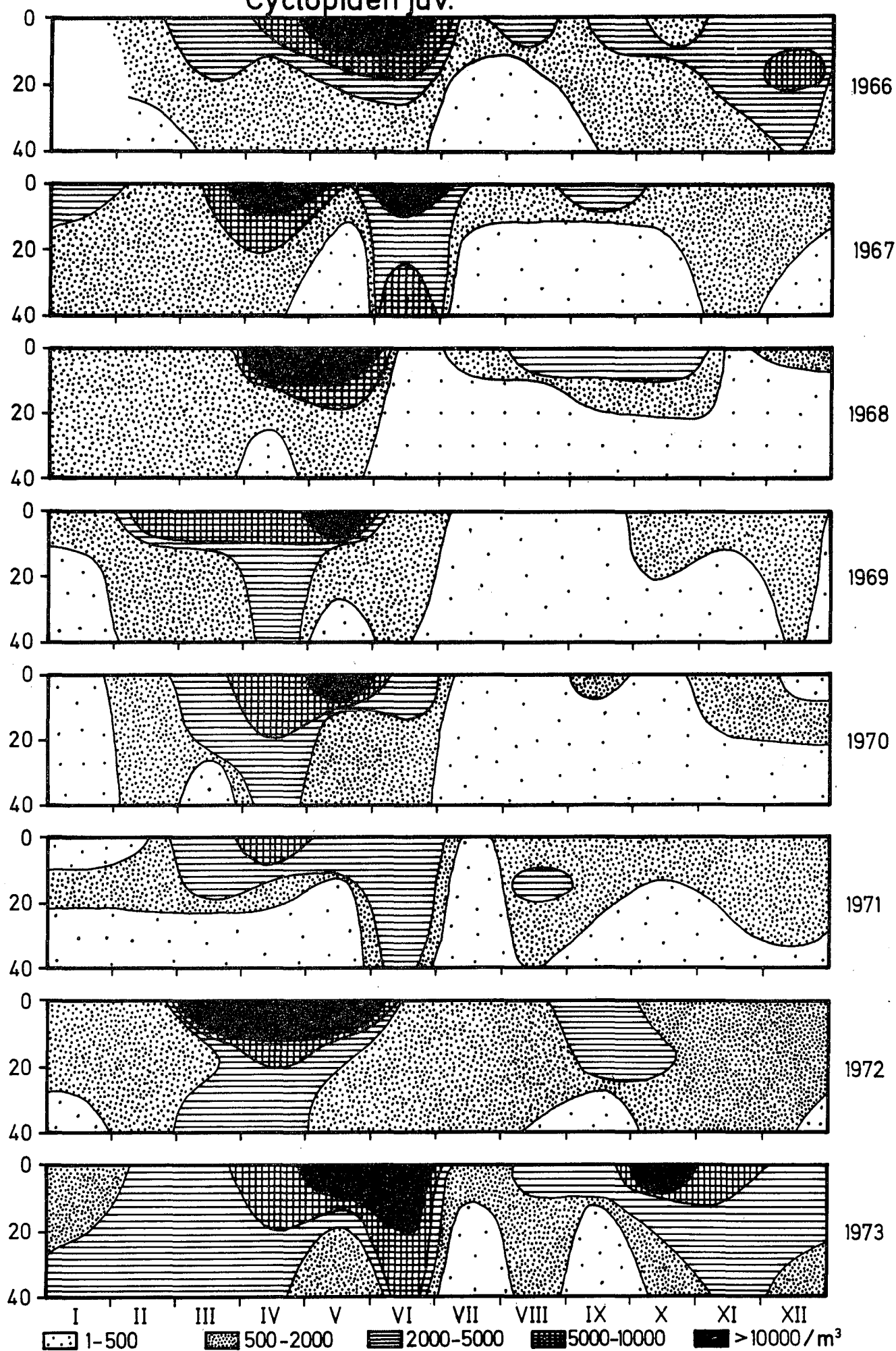
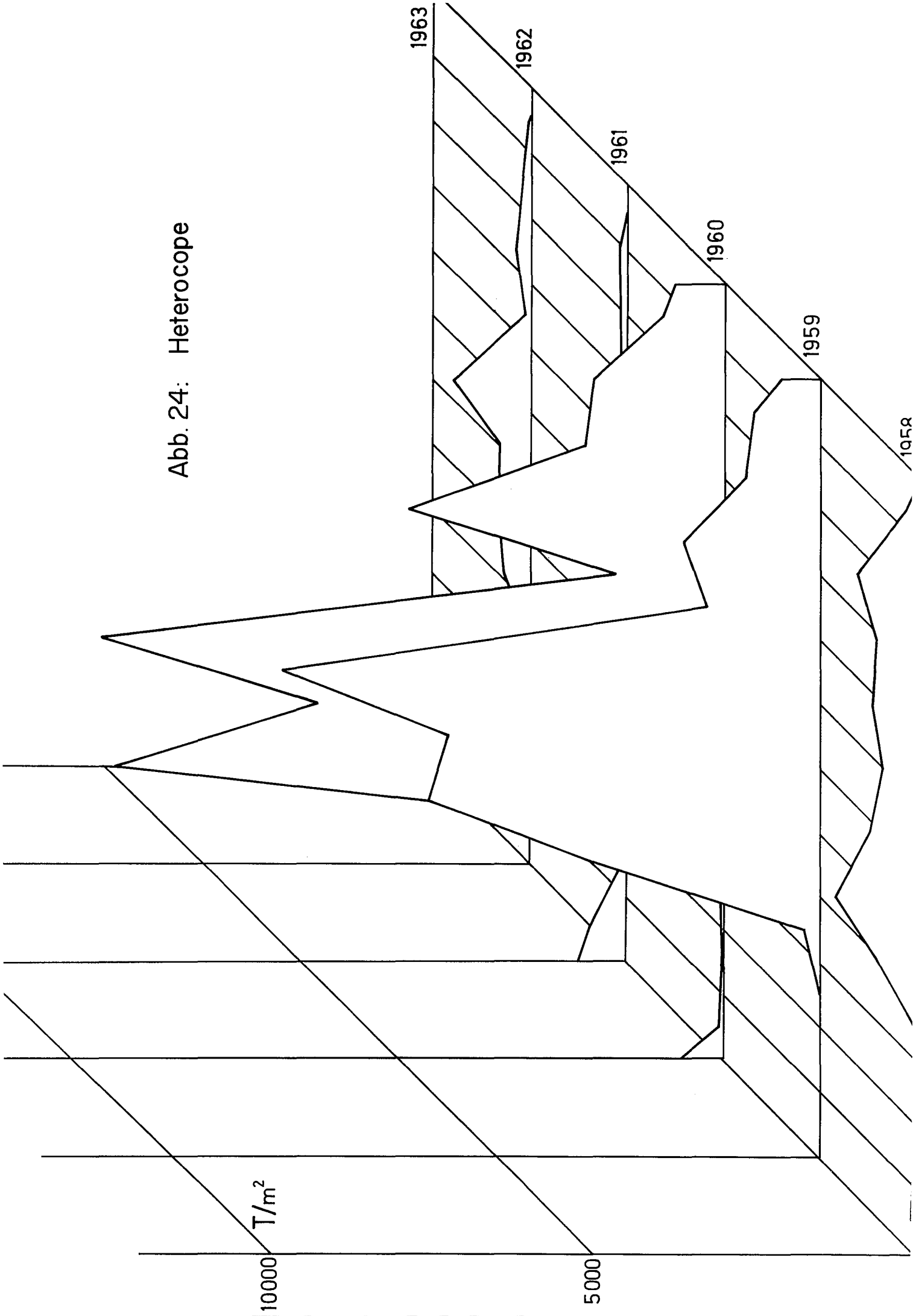


Abb. 23: Vertikalverteilung Rheinsee

Abb. 24: Heteroscope



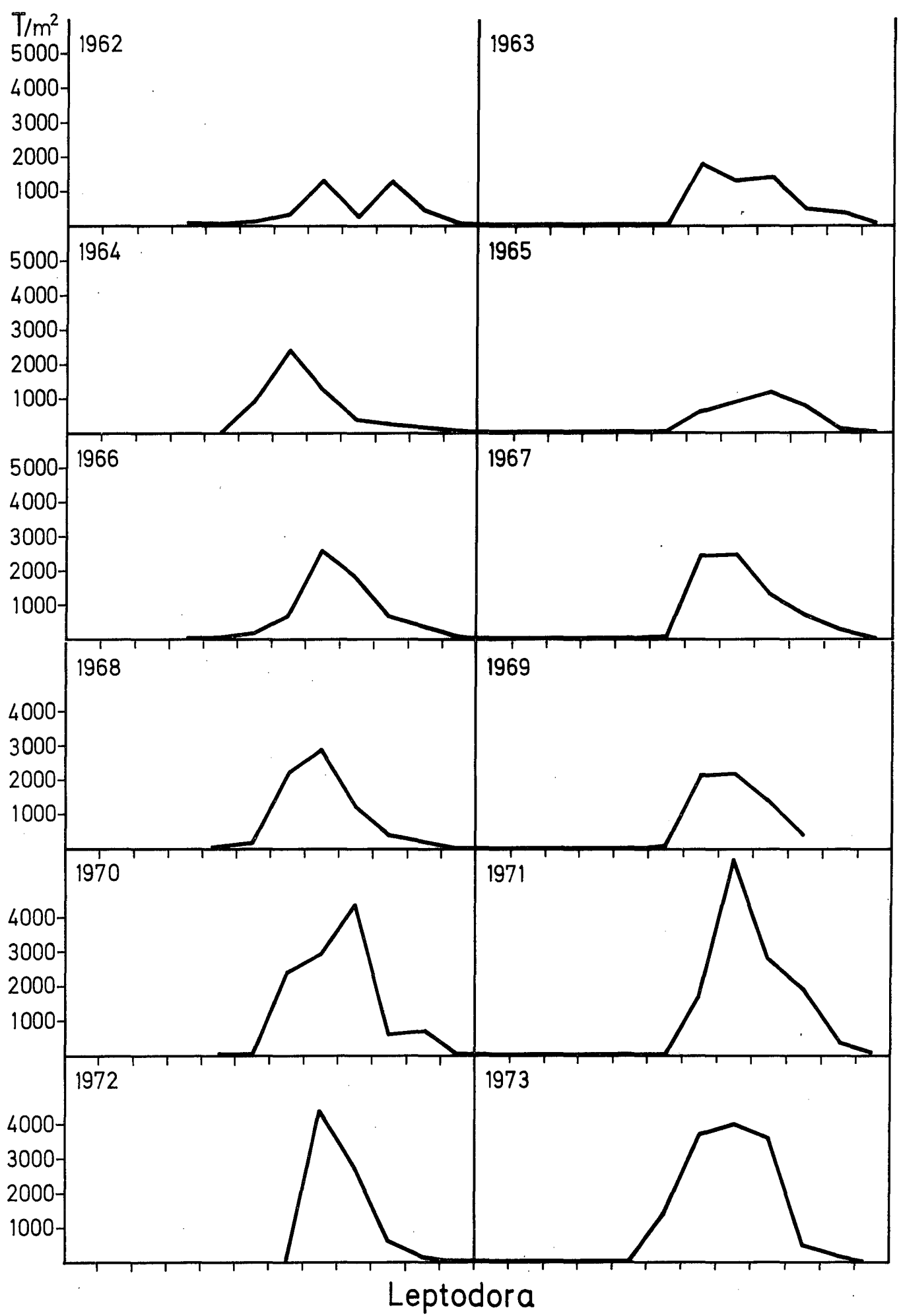


Abb. 25: Jahreskurven Obersee

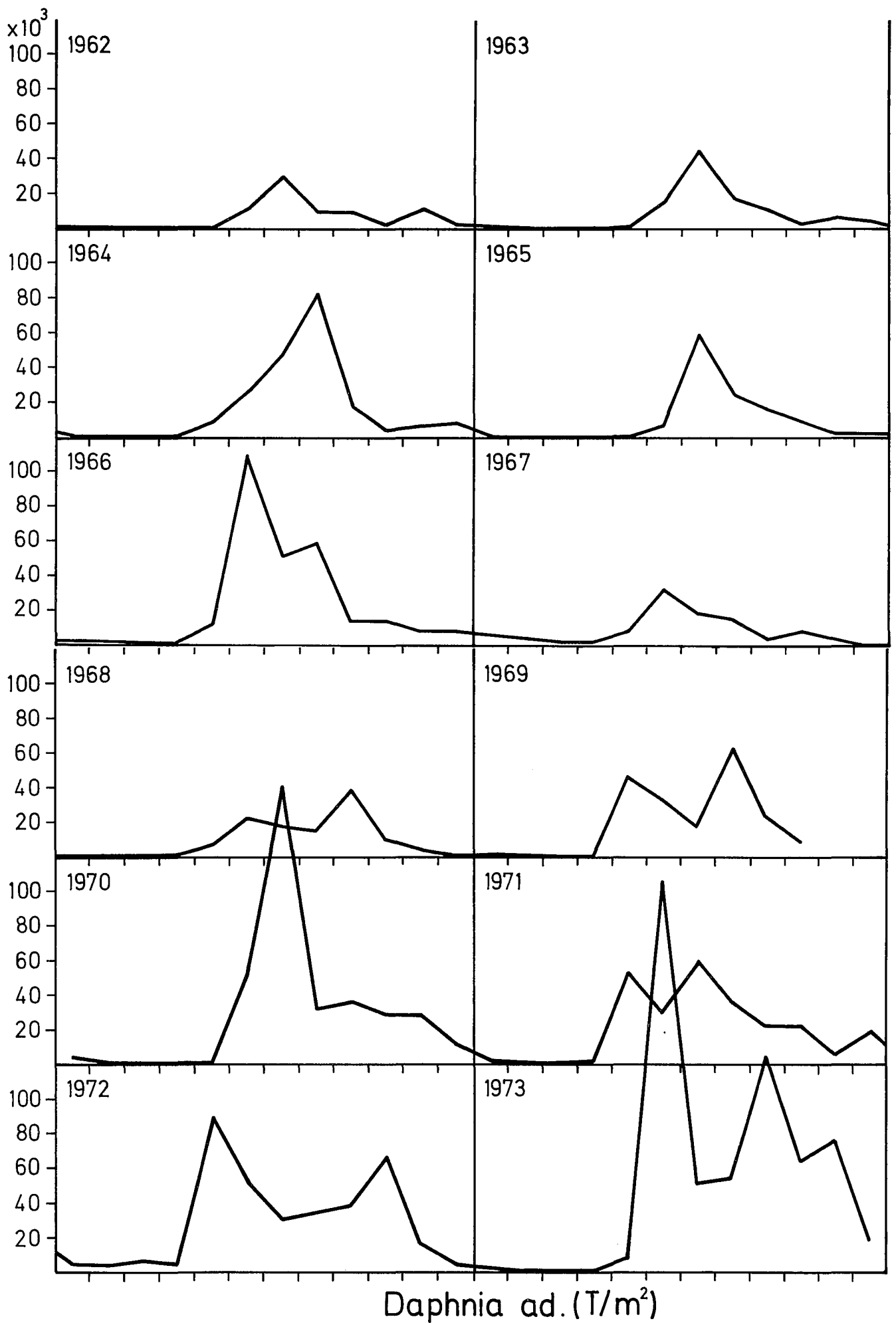


Abb. 26: Jahreskurven Obersee

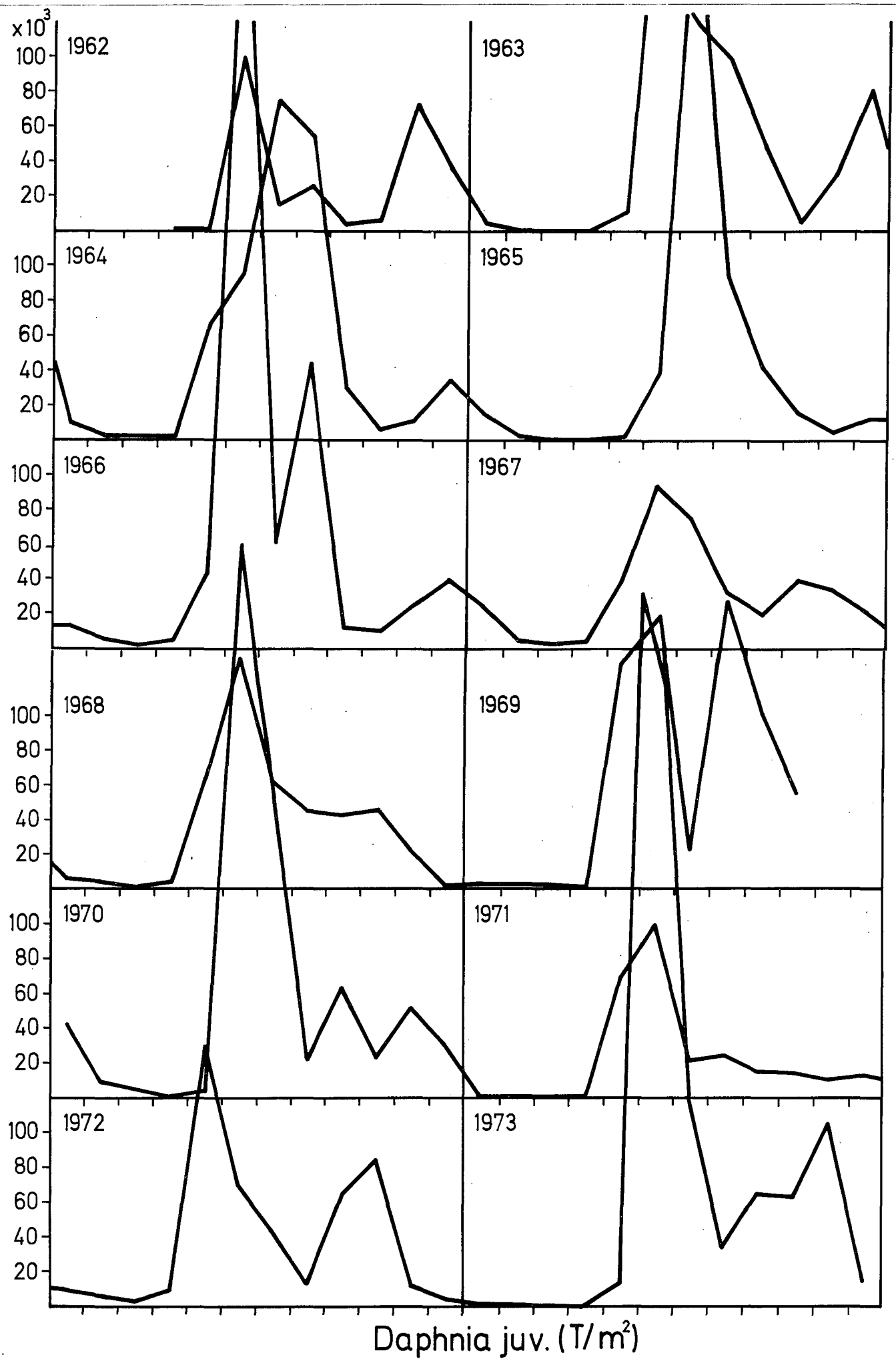


Abb. 27: Jahreskurven Obersee

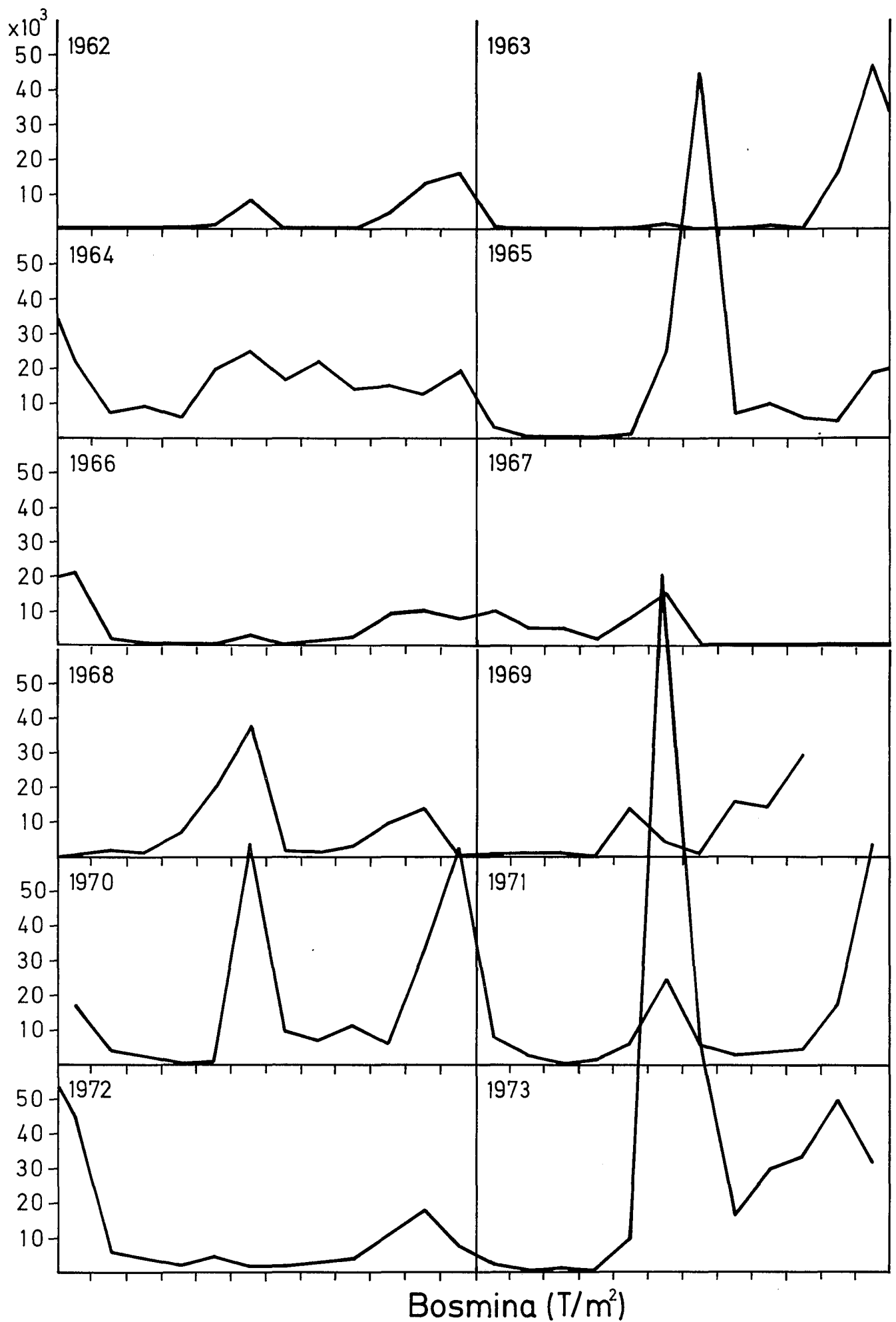


Abb. 28: Jahreskurven Obersee

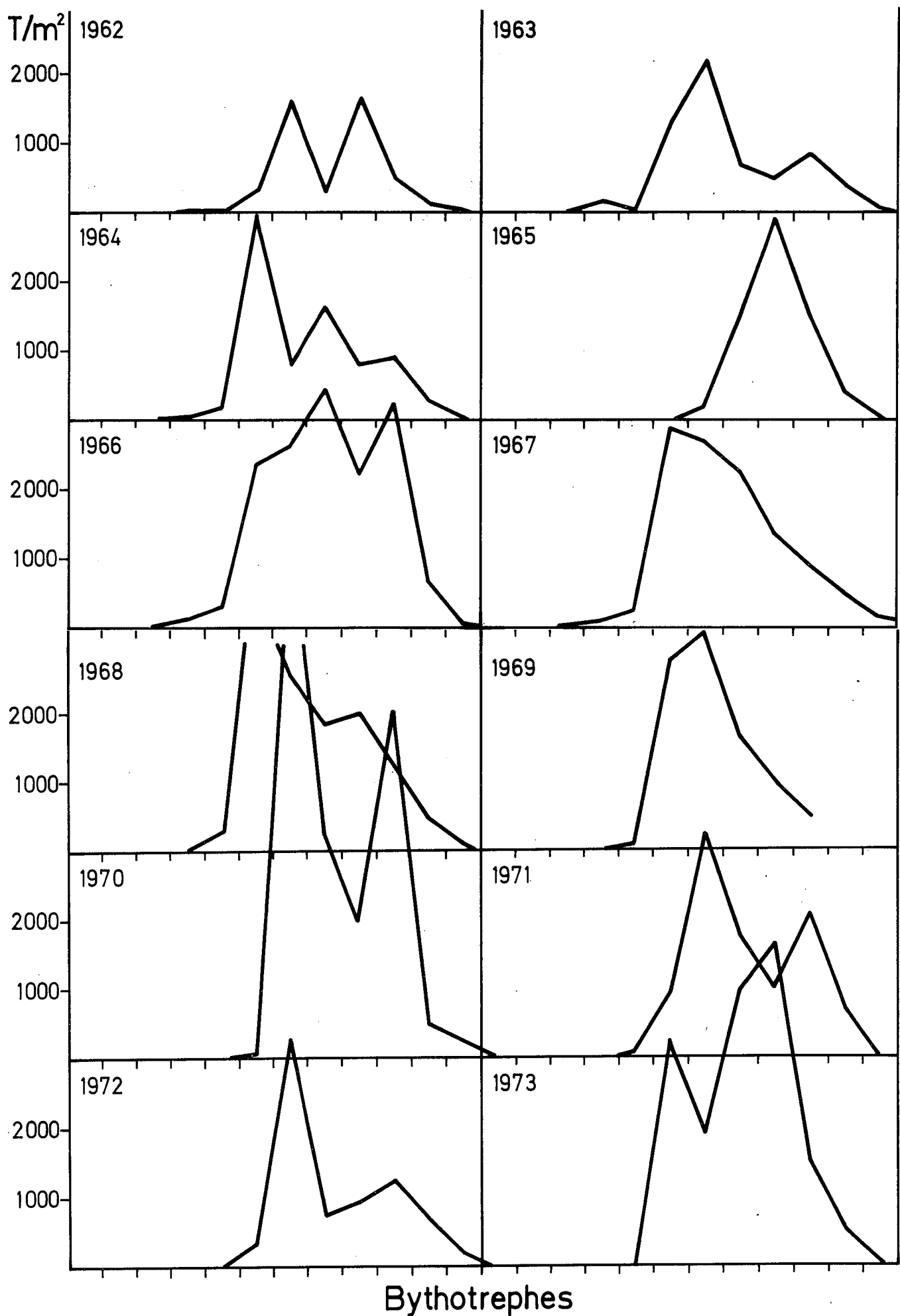


Abb. 29: Jahreskurven Obersee

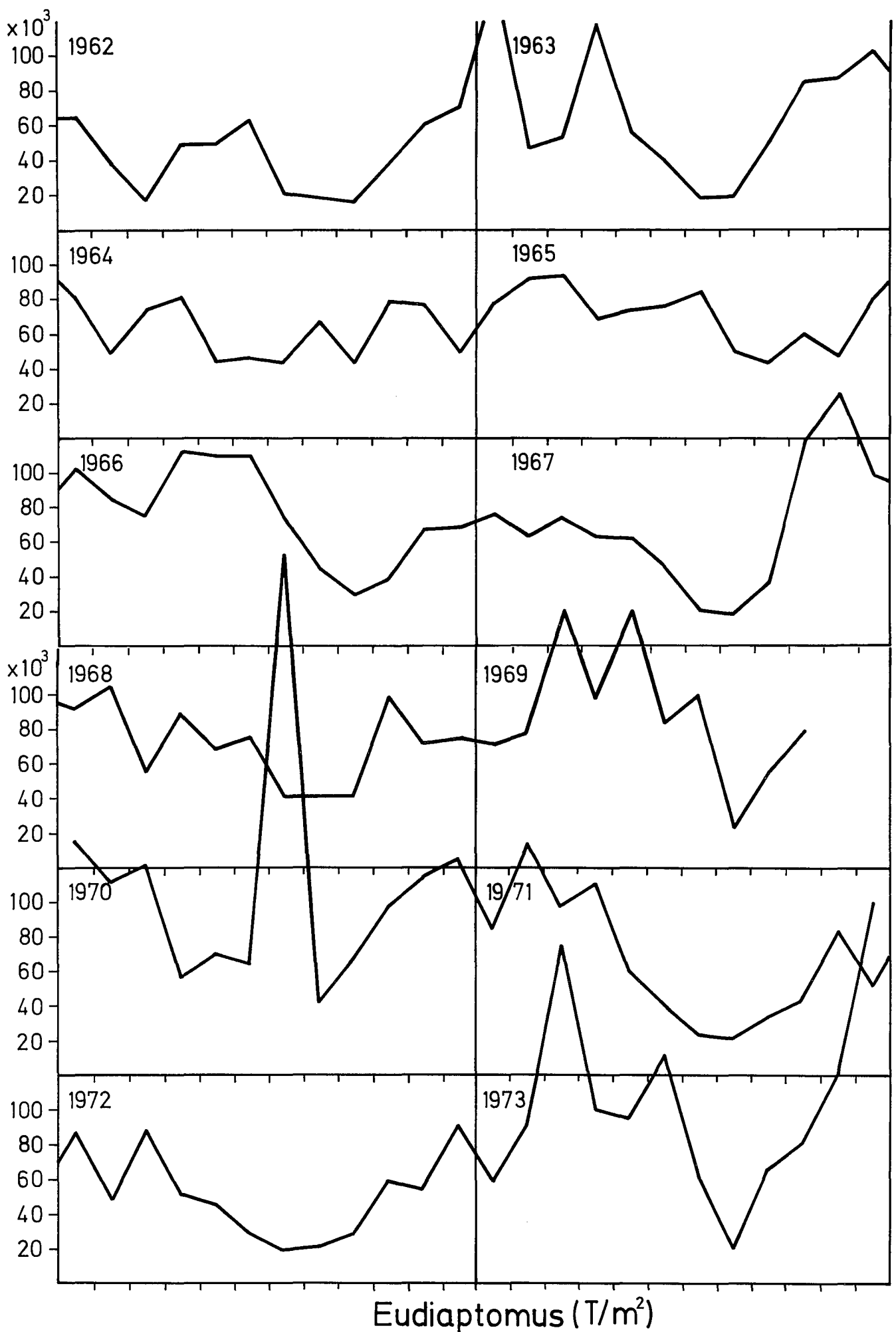


Abb. 30: Jahreskurven Obersee

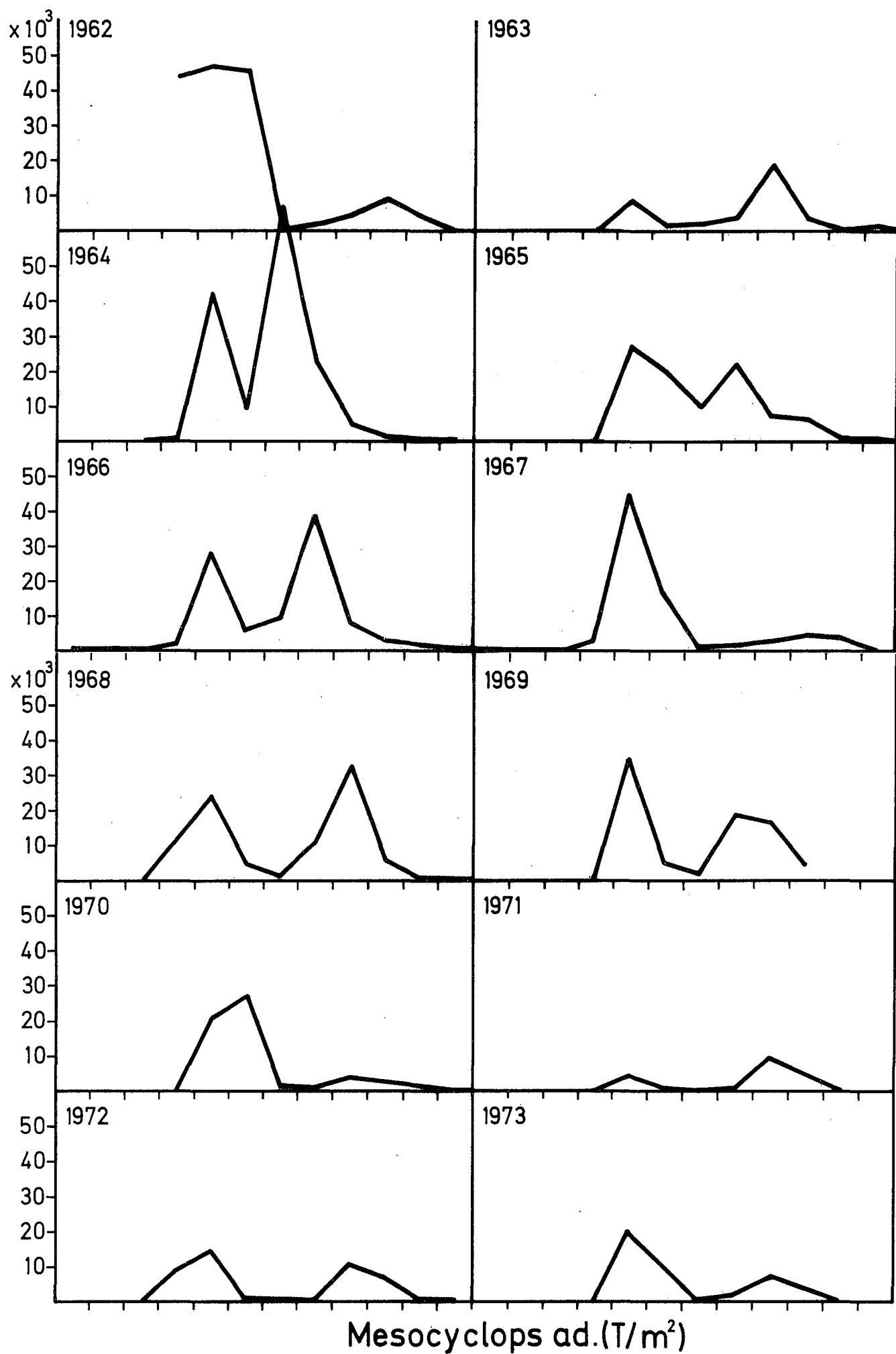


Abb. 31: Jahreskurven Obersee

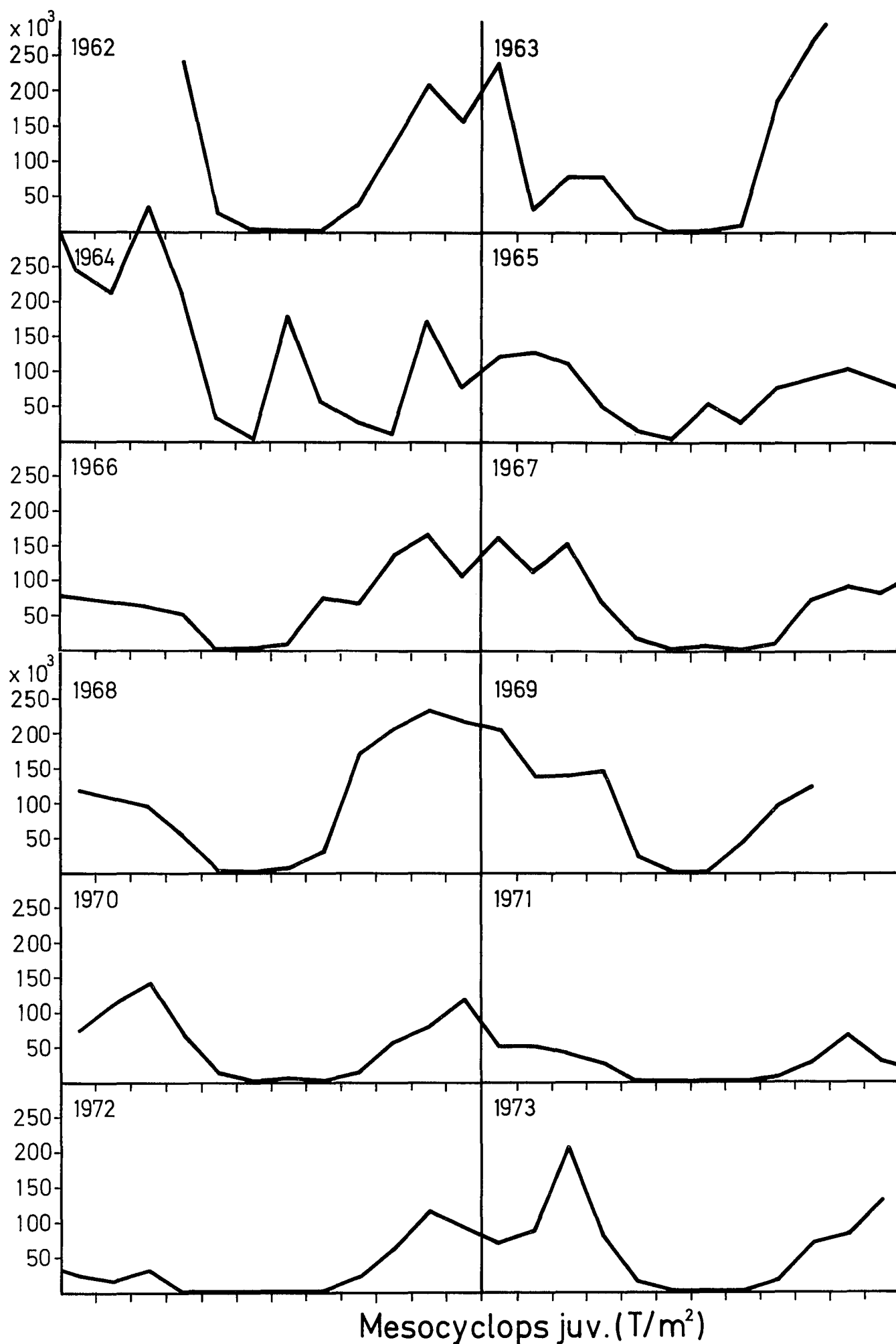


Abb. 32: Jahreskurven Obersee

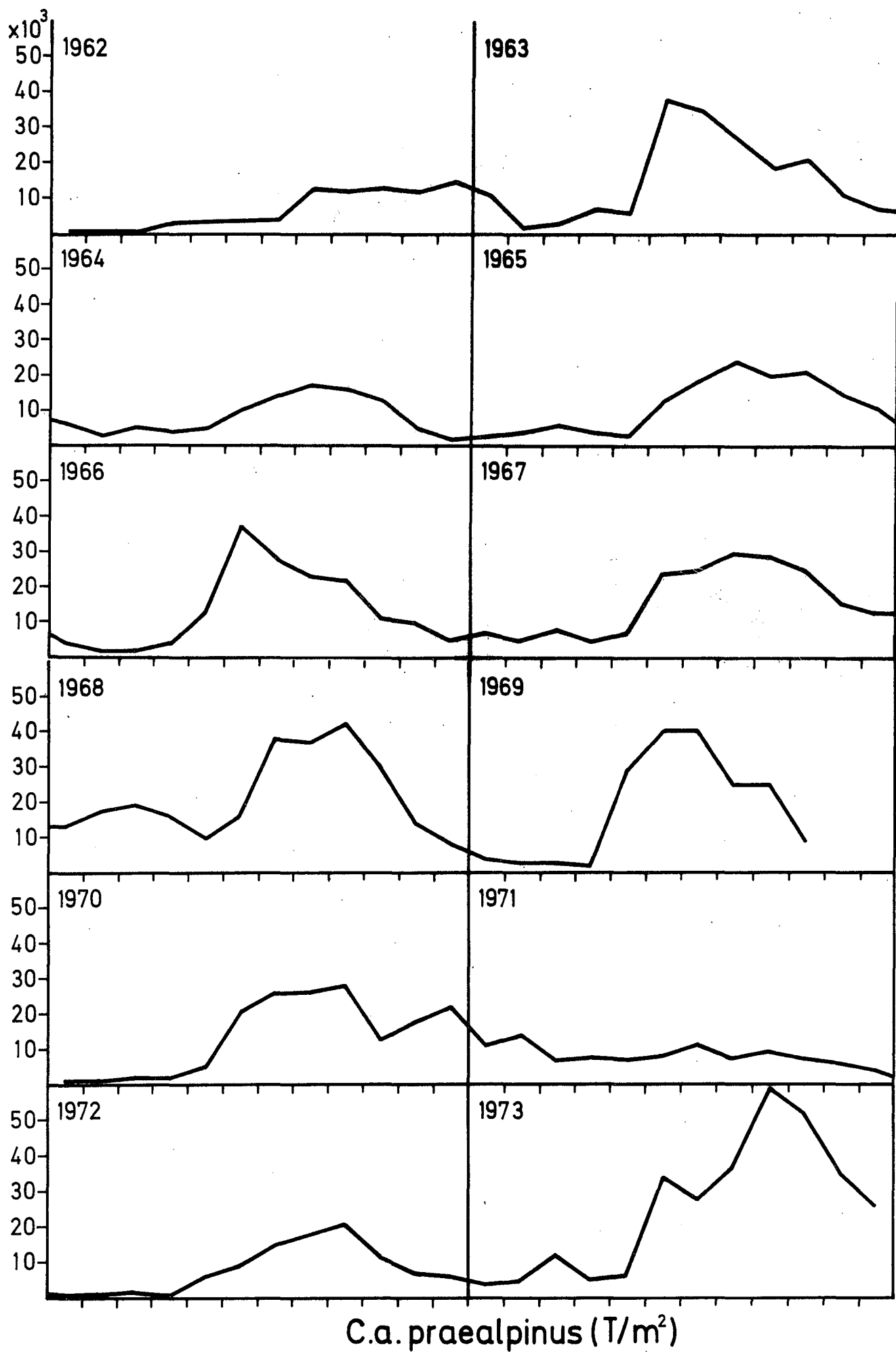


Abb. 33: Jahreskurven Obersee

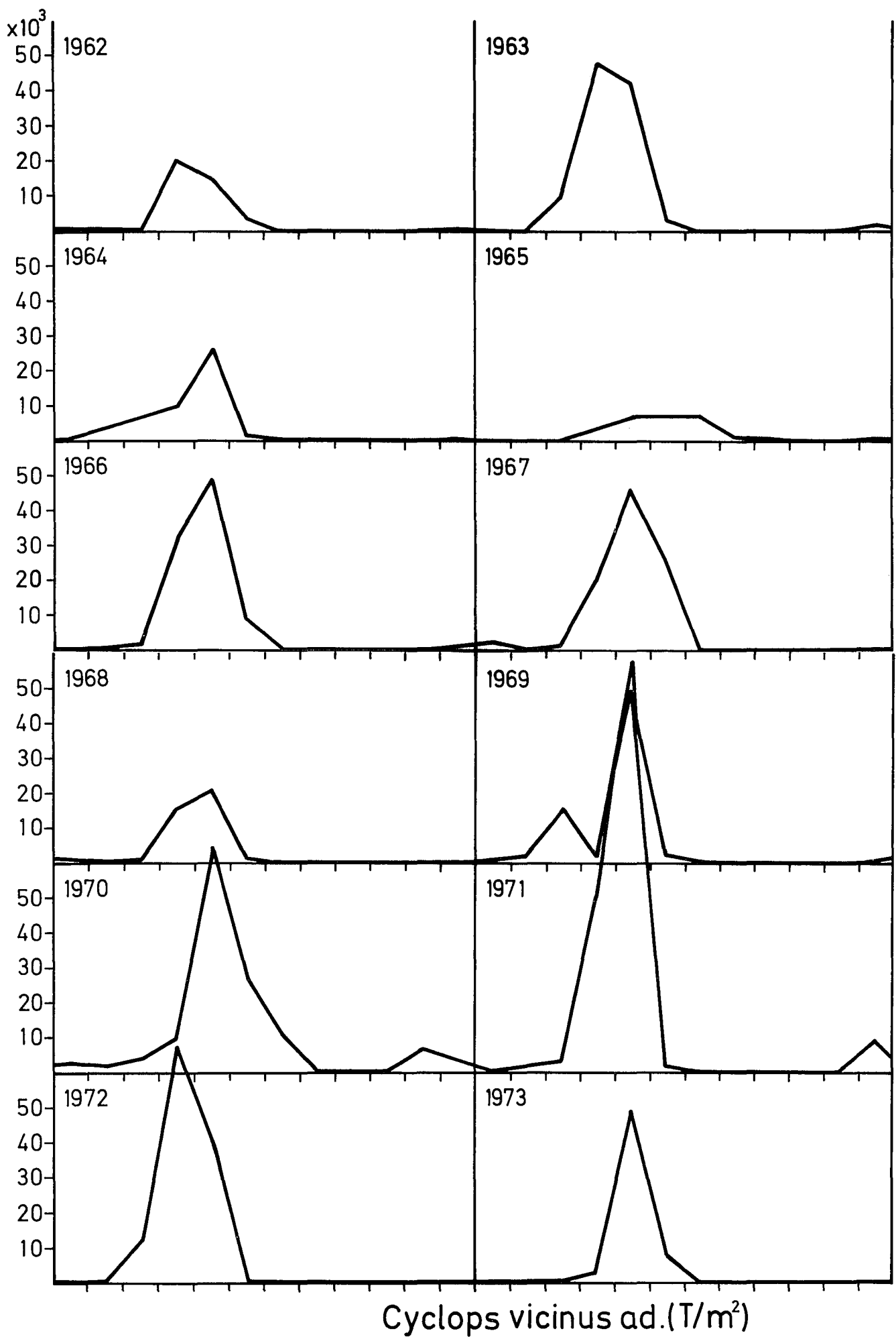


Abb. 34: Jahreskurven Obersee

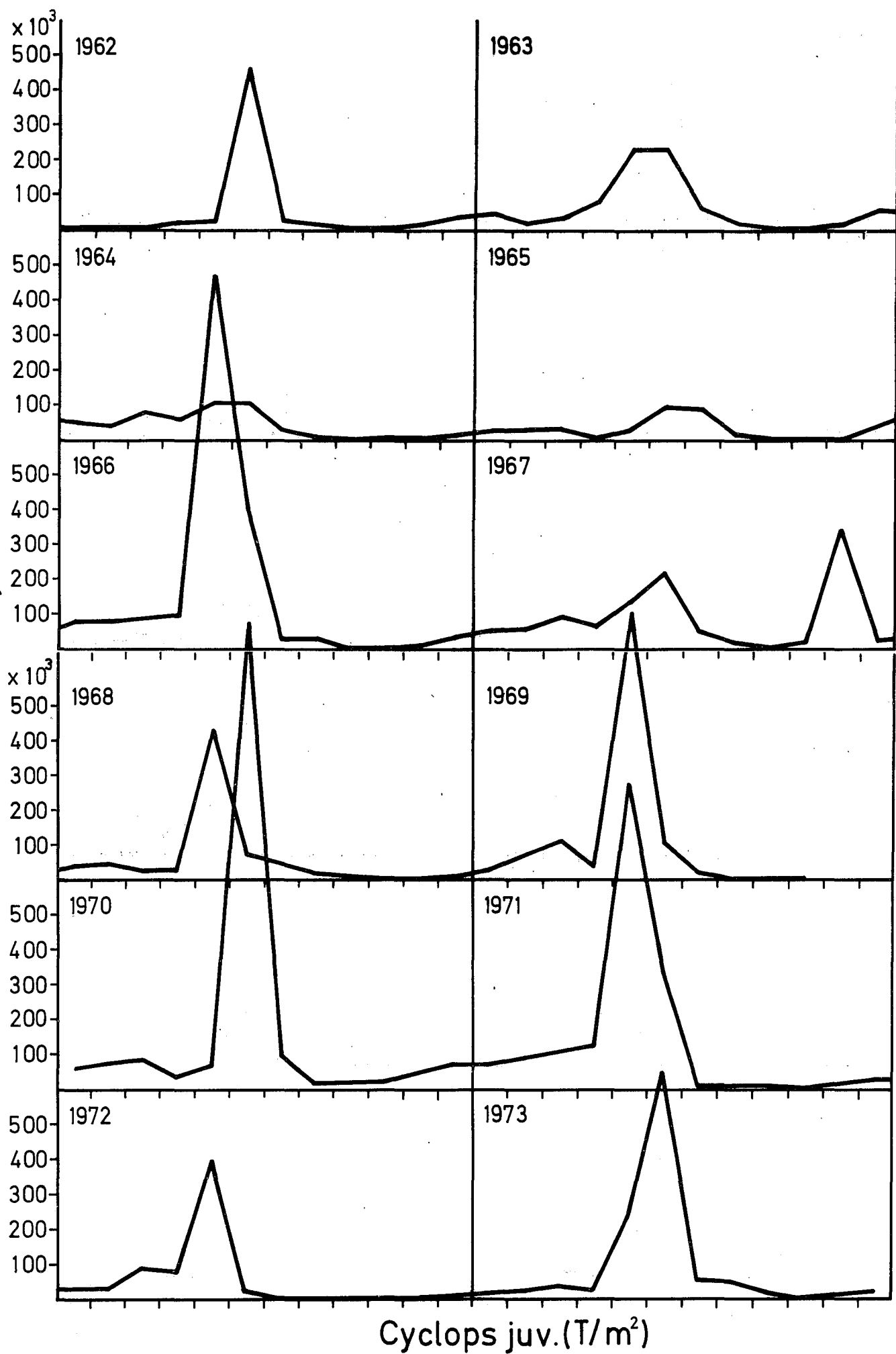


Abb. 35: Jahreskurven Obersee

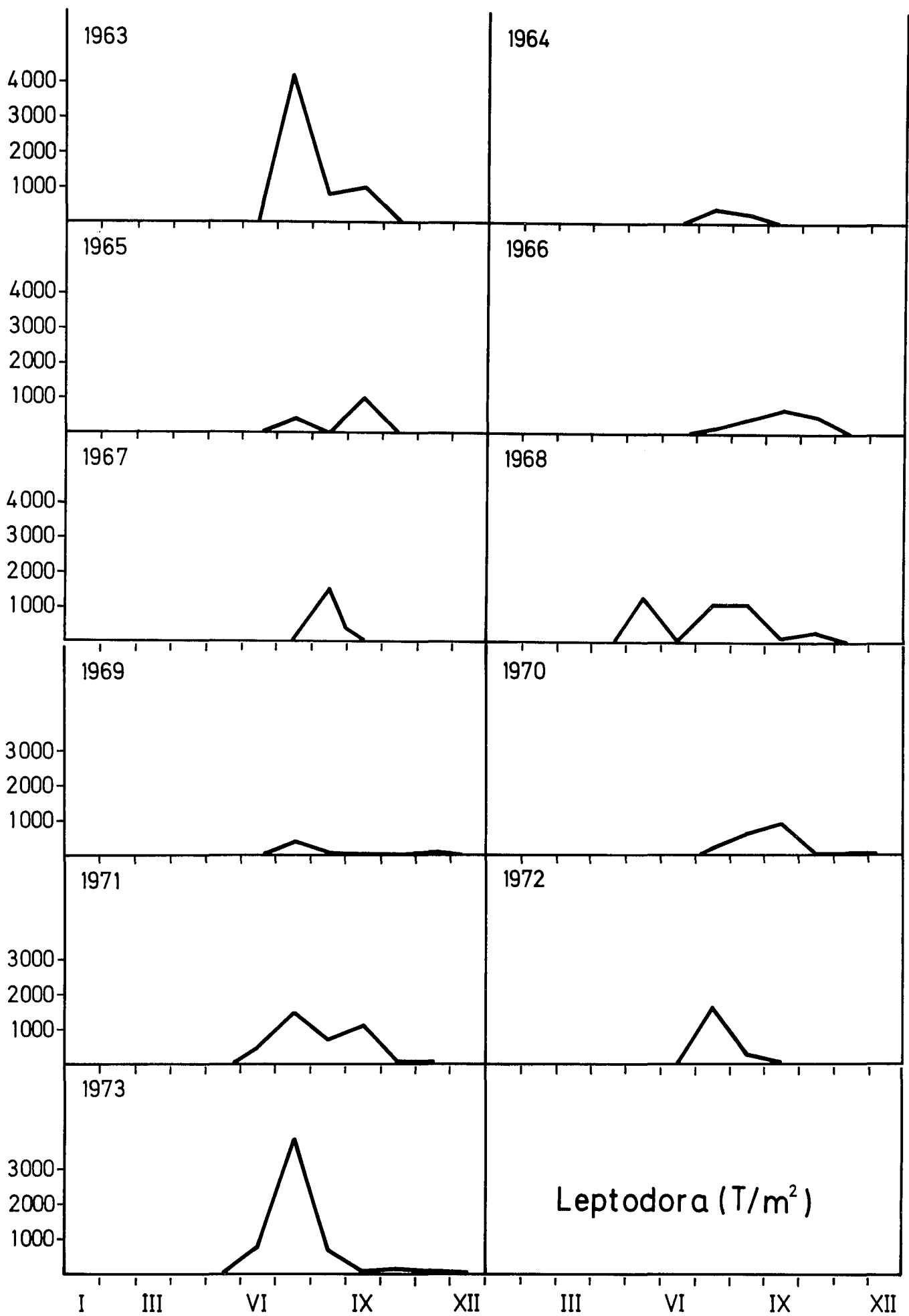


Abb. 36: Jahreskurven Rheinsee

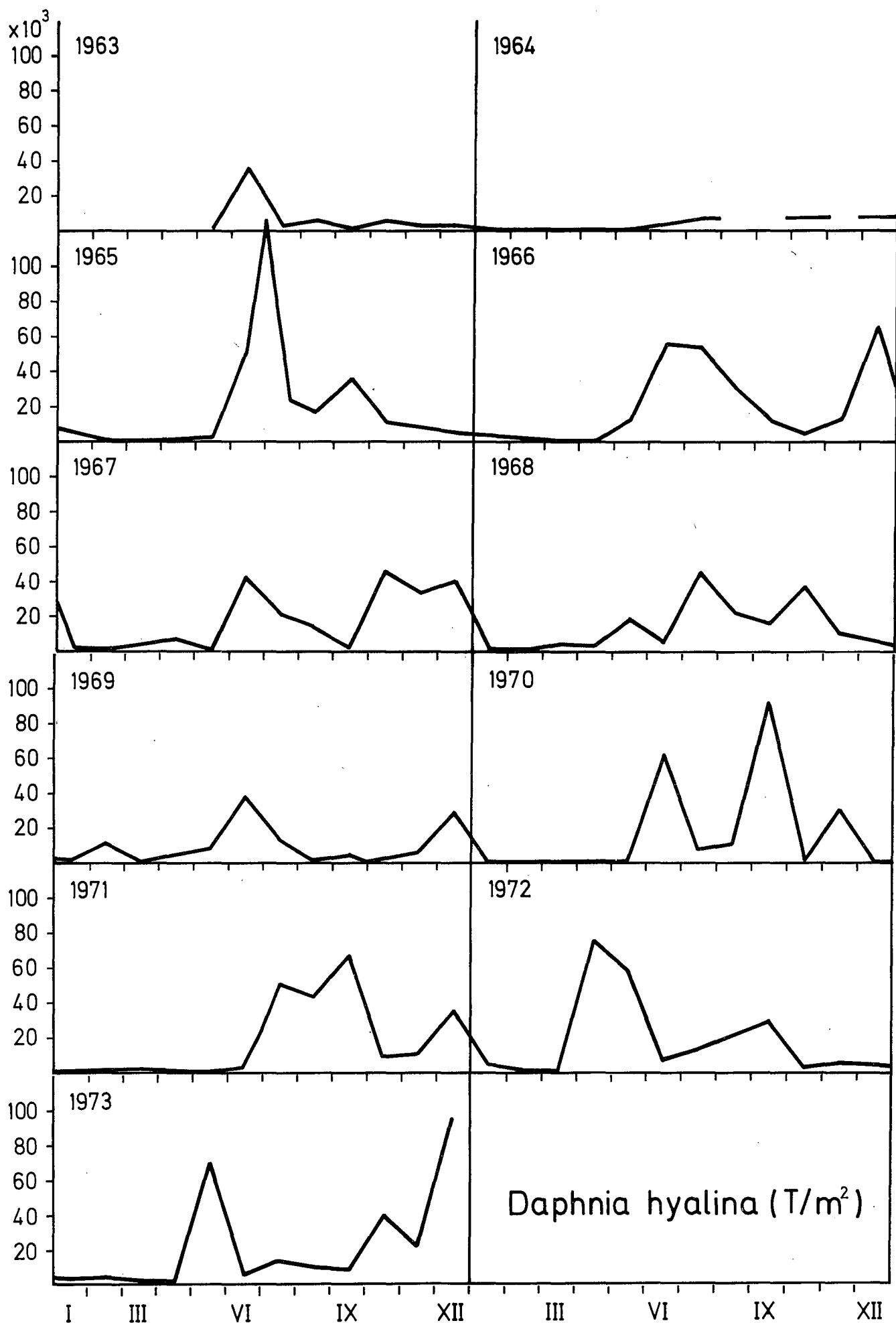
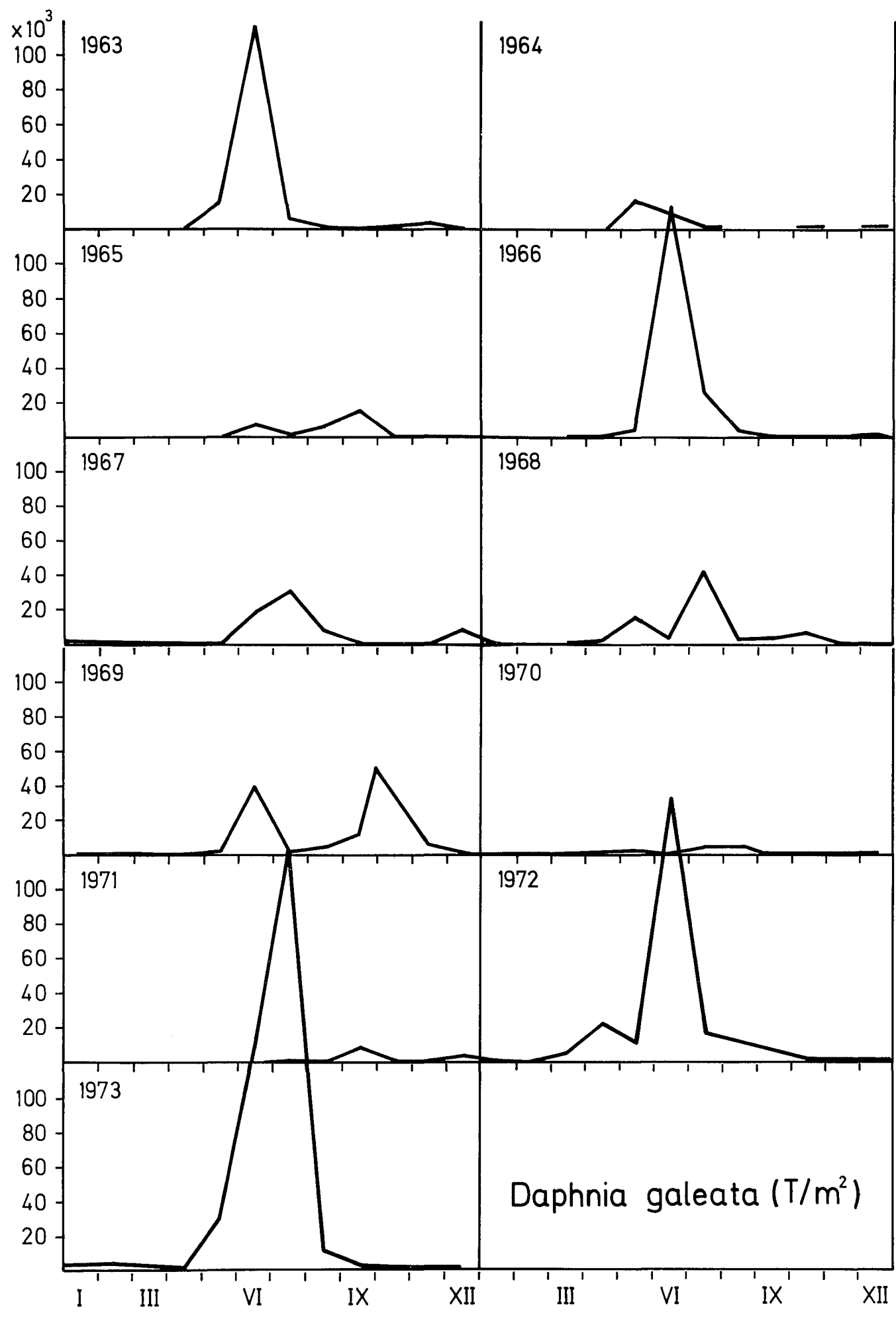


Abb. 37: Jahreskurven Rheinsee



Daphnia galeata (T/m²)

Abb. 38: Jahreskurven Rheinsee

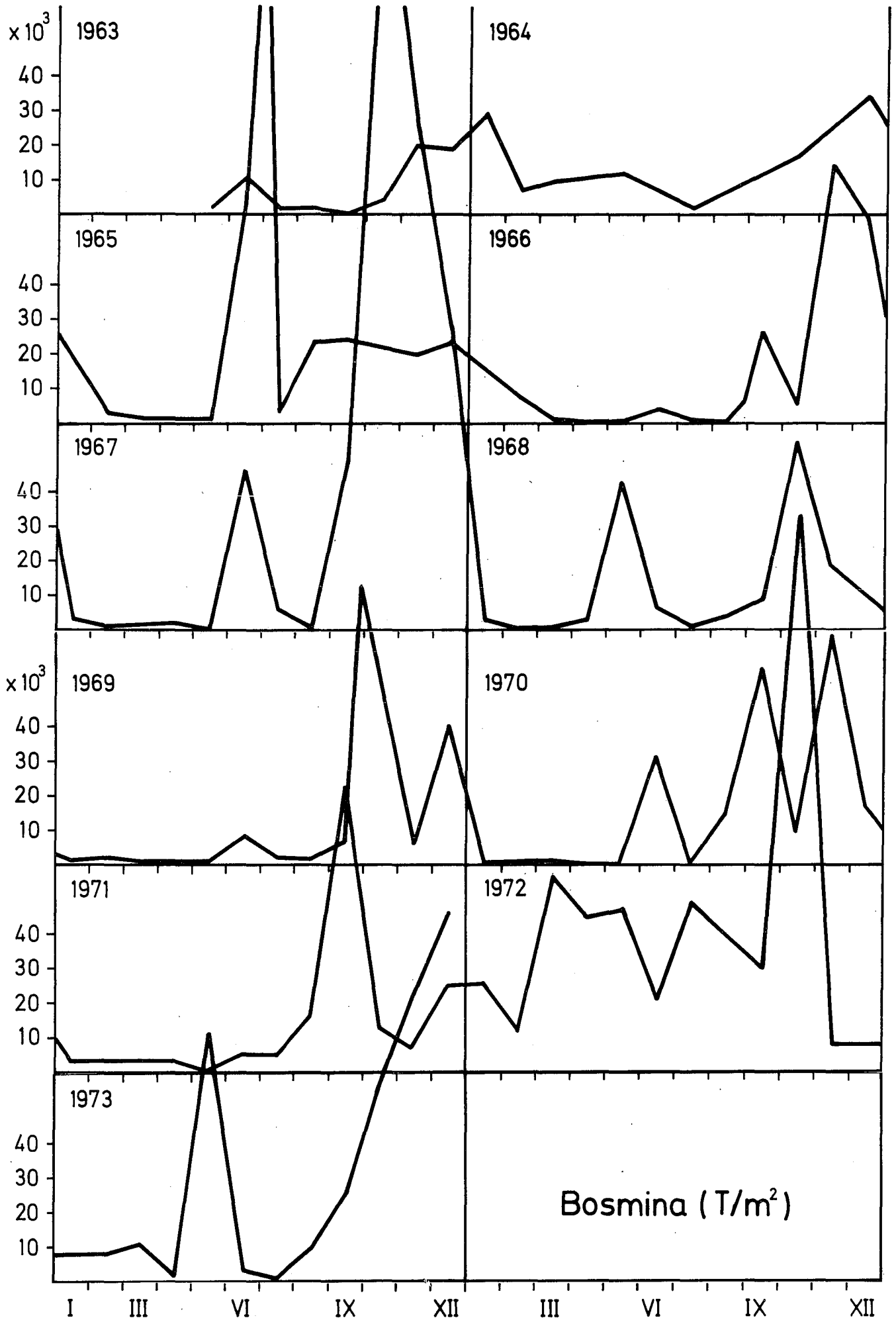


Abb 39: Jahreskurven Rheinsee

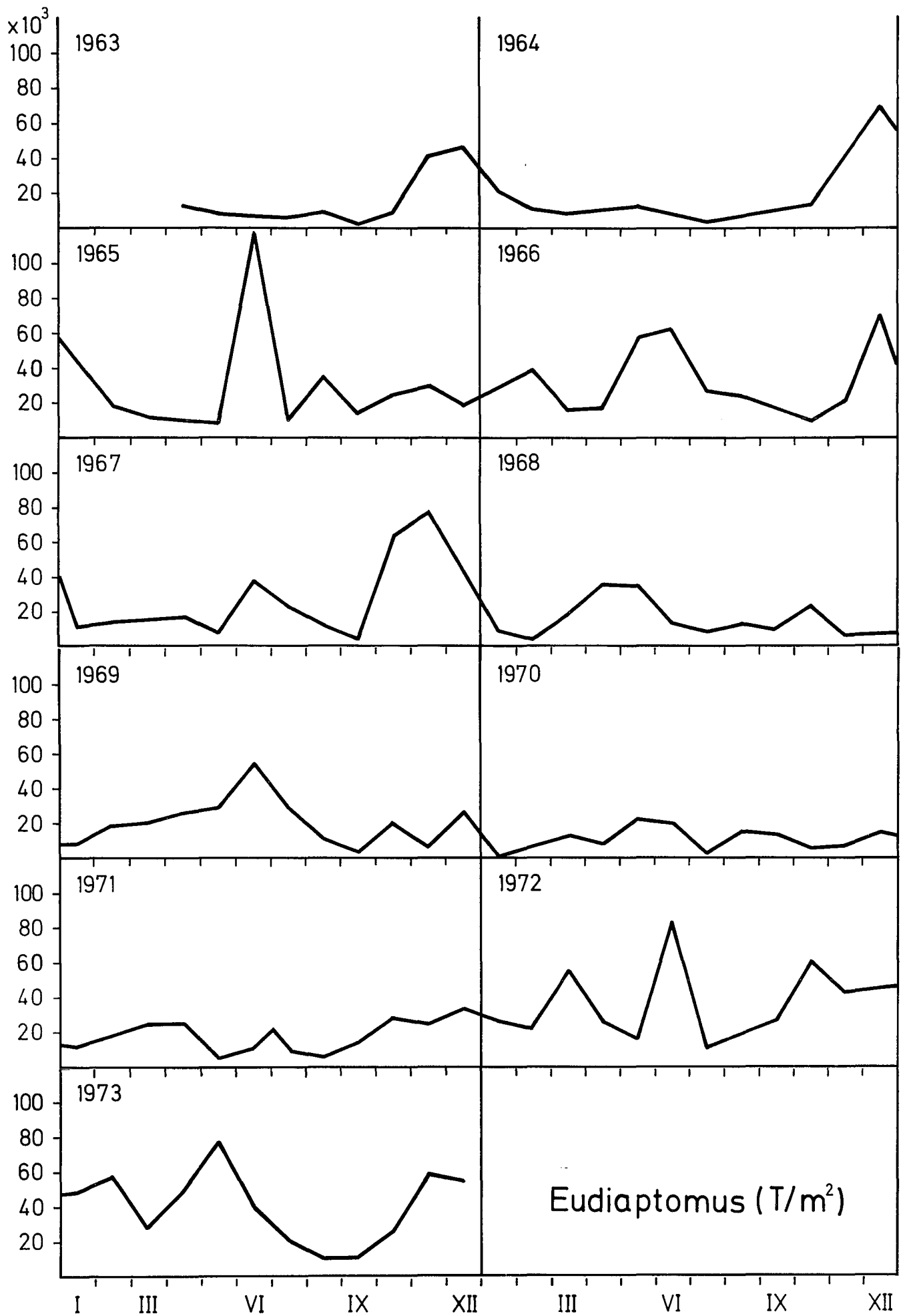


Abb. 40: Jahreskurven Rheinsee

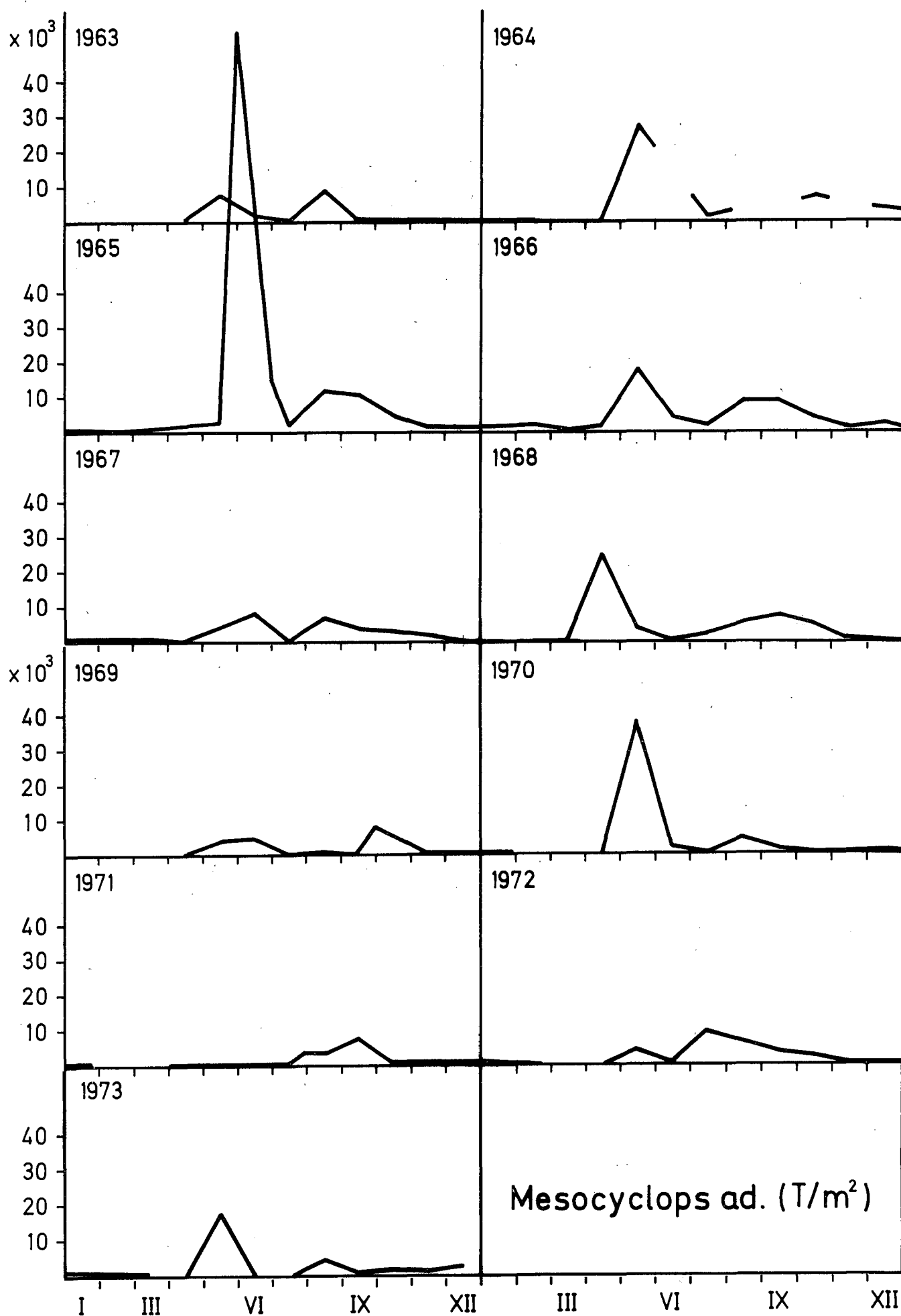


Abb. 41: Jahreskurven Rheinsee

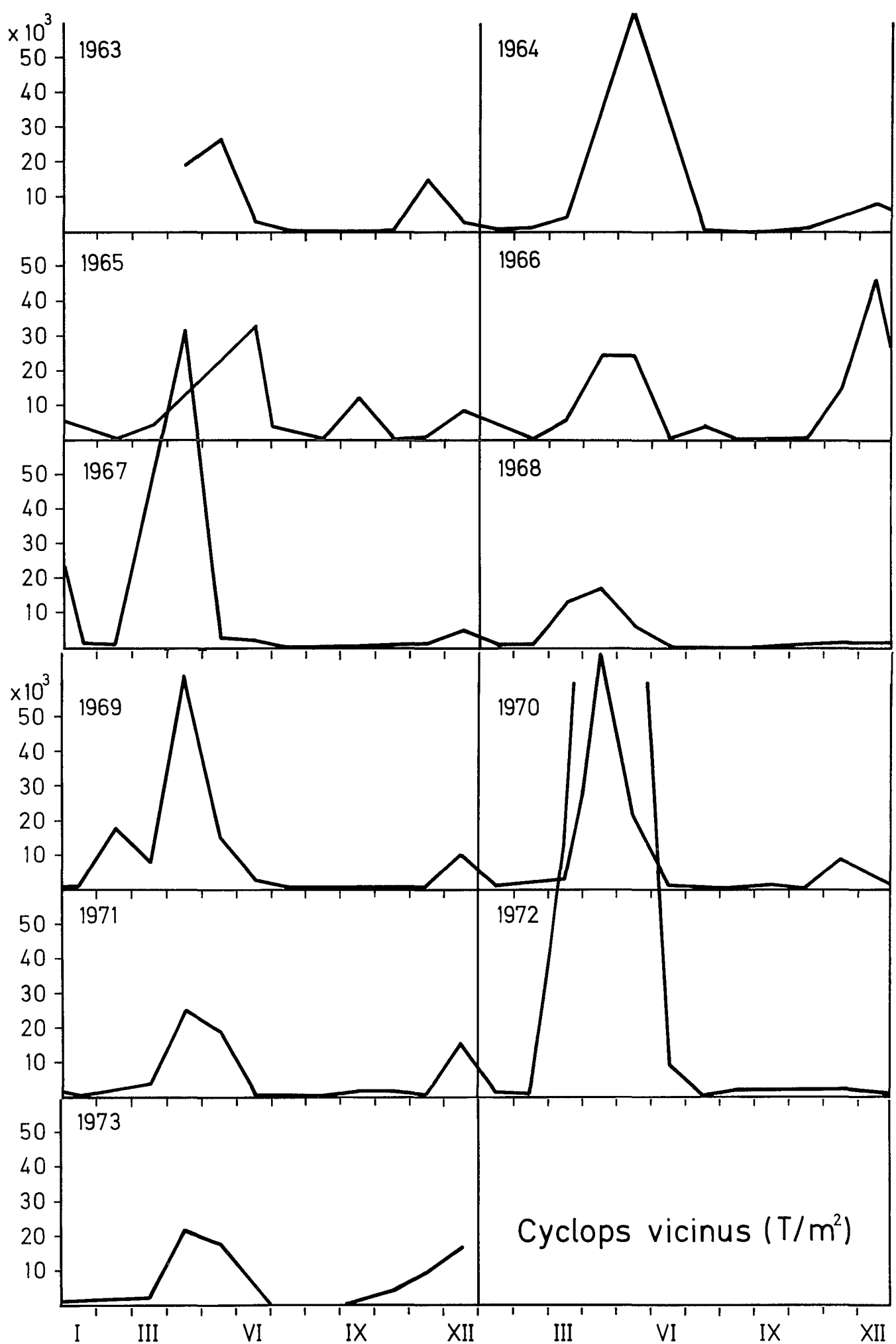


Abb. 42: Jahreskurven Rheinsee

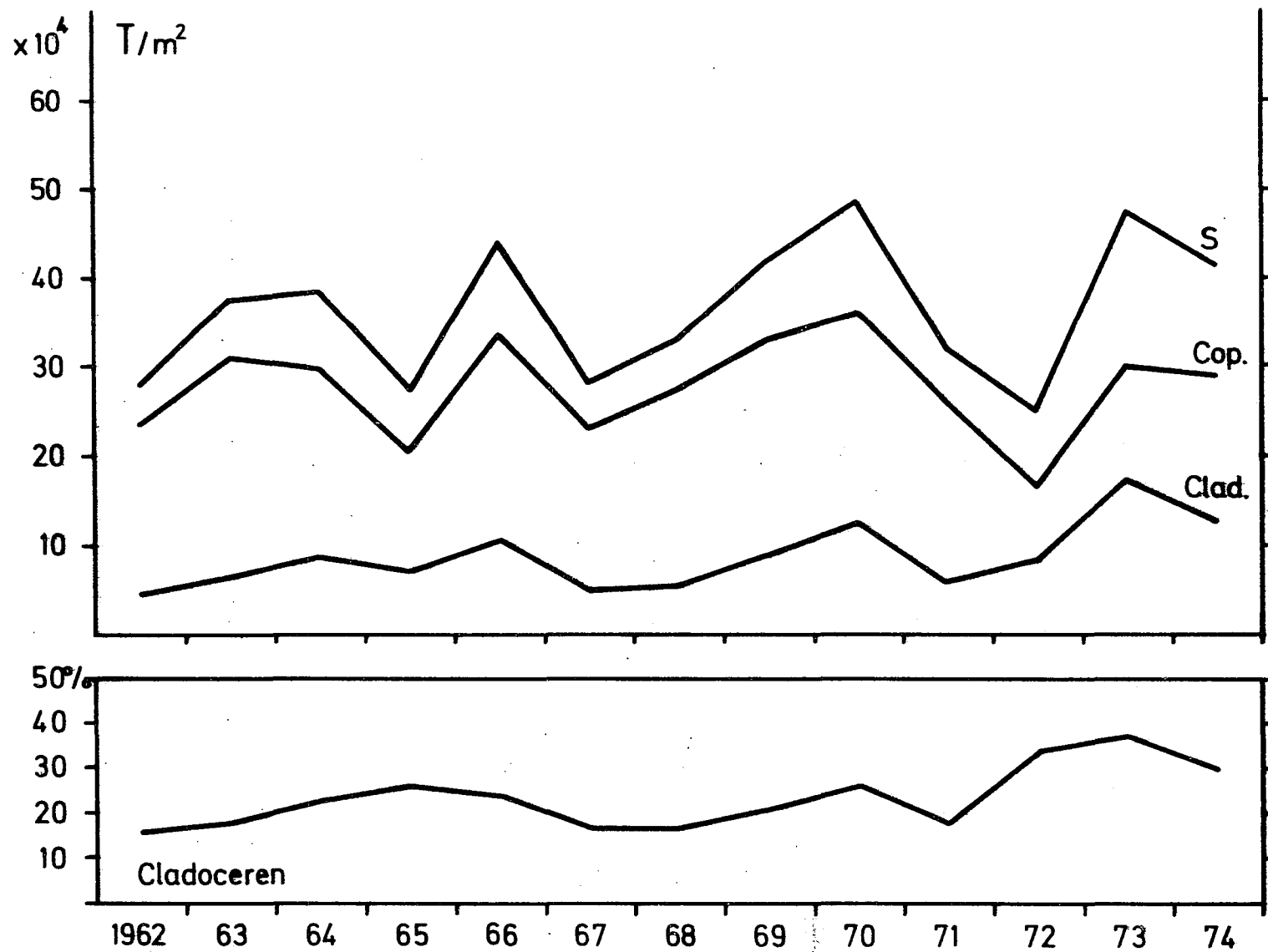


Abb. 43: Gesamtzahl der Crustaceen

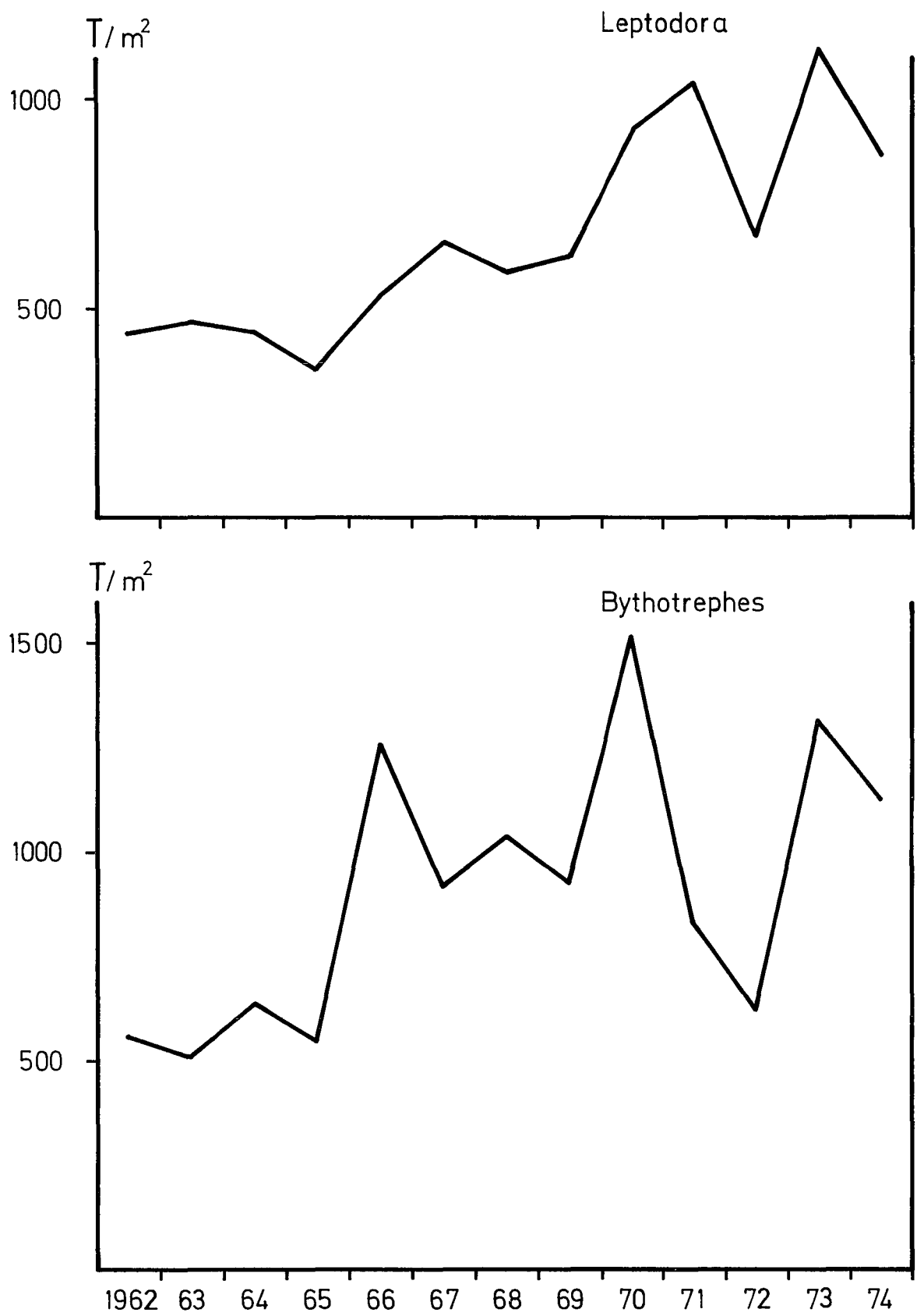


Abb. 44: Jahresmittelwerte Obersee

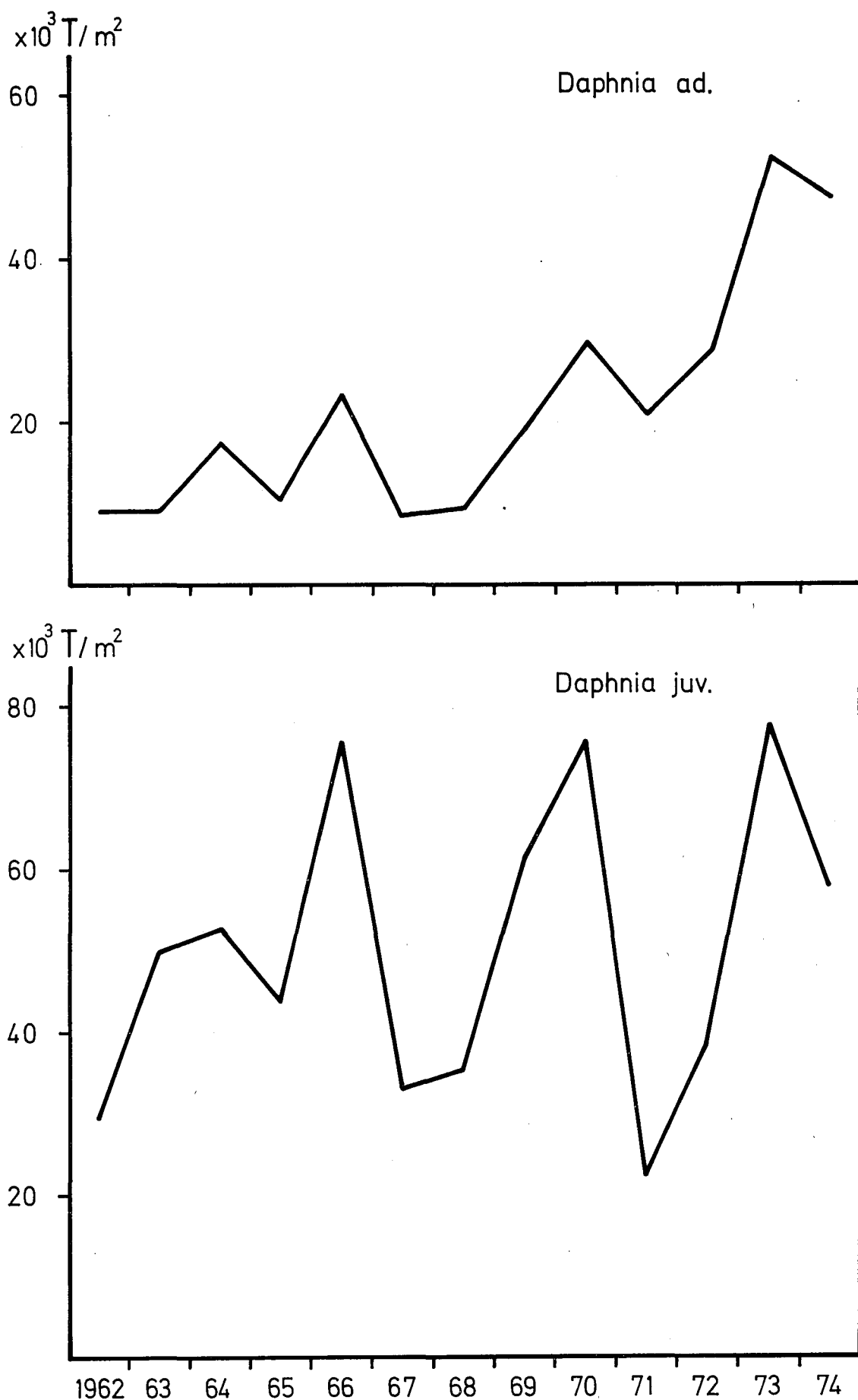


Abb. 45: Jahresmittelwerte Obersee

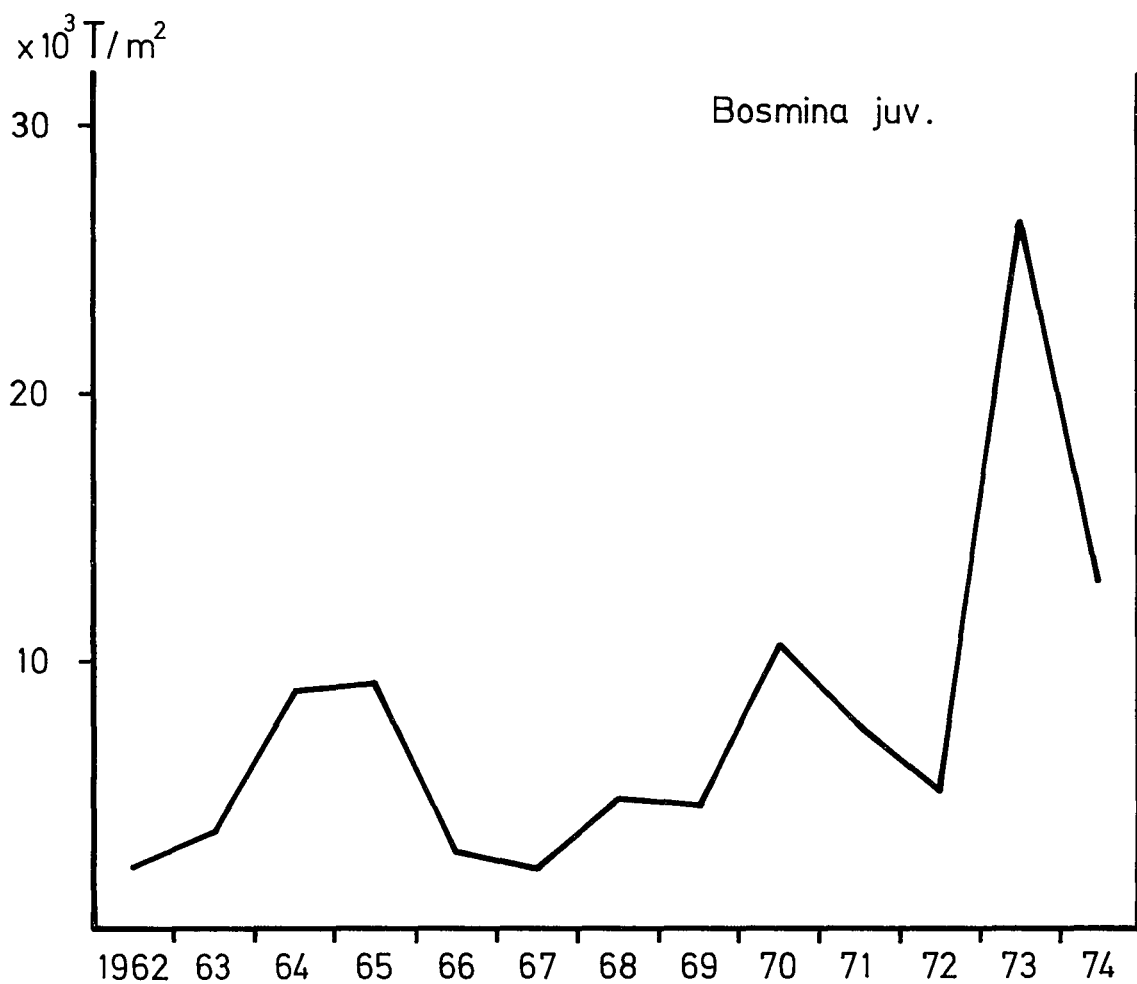
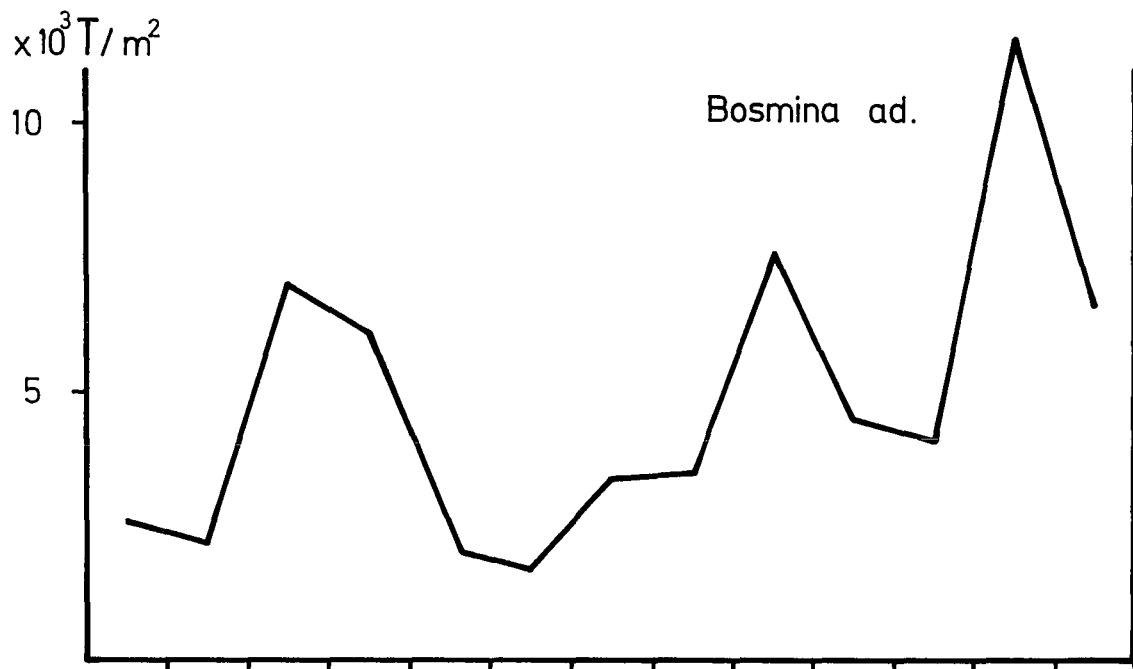
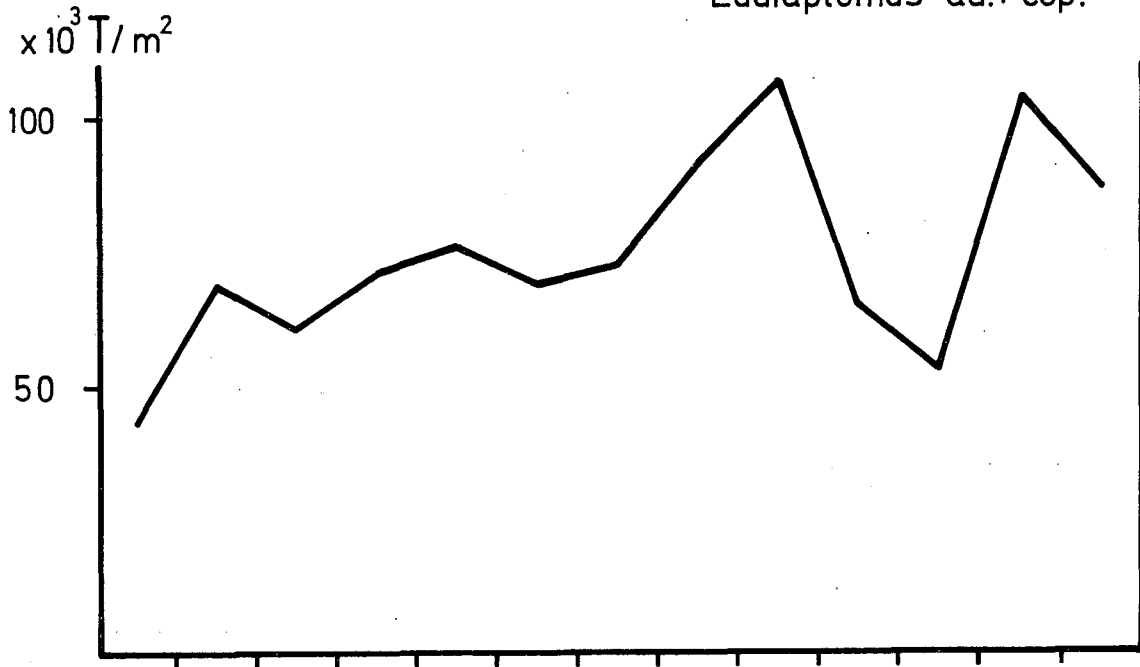


Abb. 46: Jahresmittelwerte Obersee

Eudiaptomus ad.+ cop.



Mesocyclops ad.+ cop.

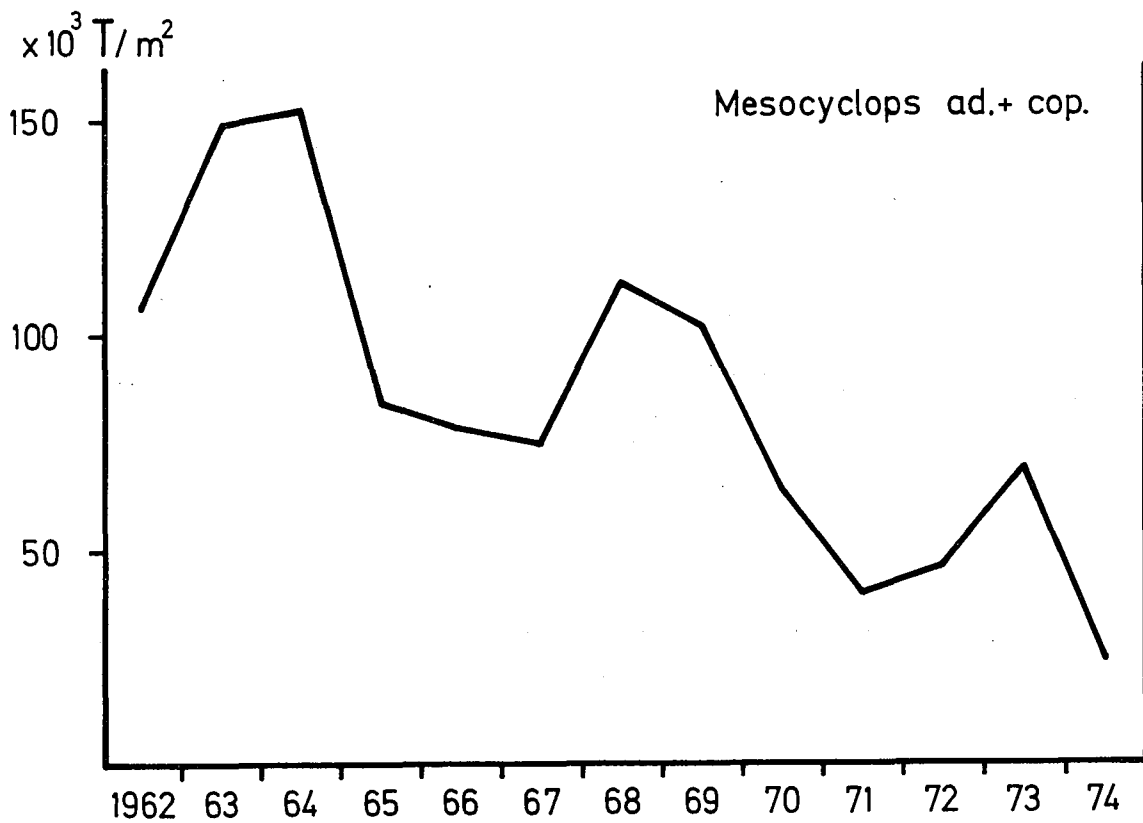


Abb. 47: Jahresmittelwerte Obersee

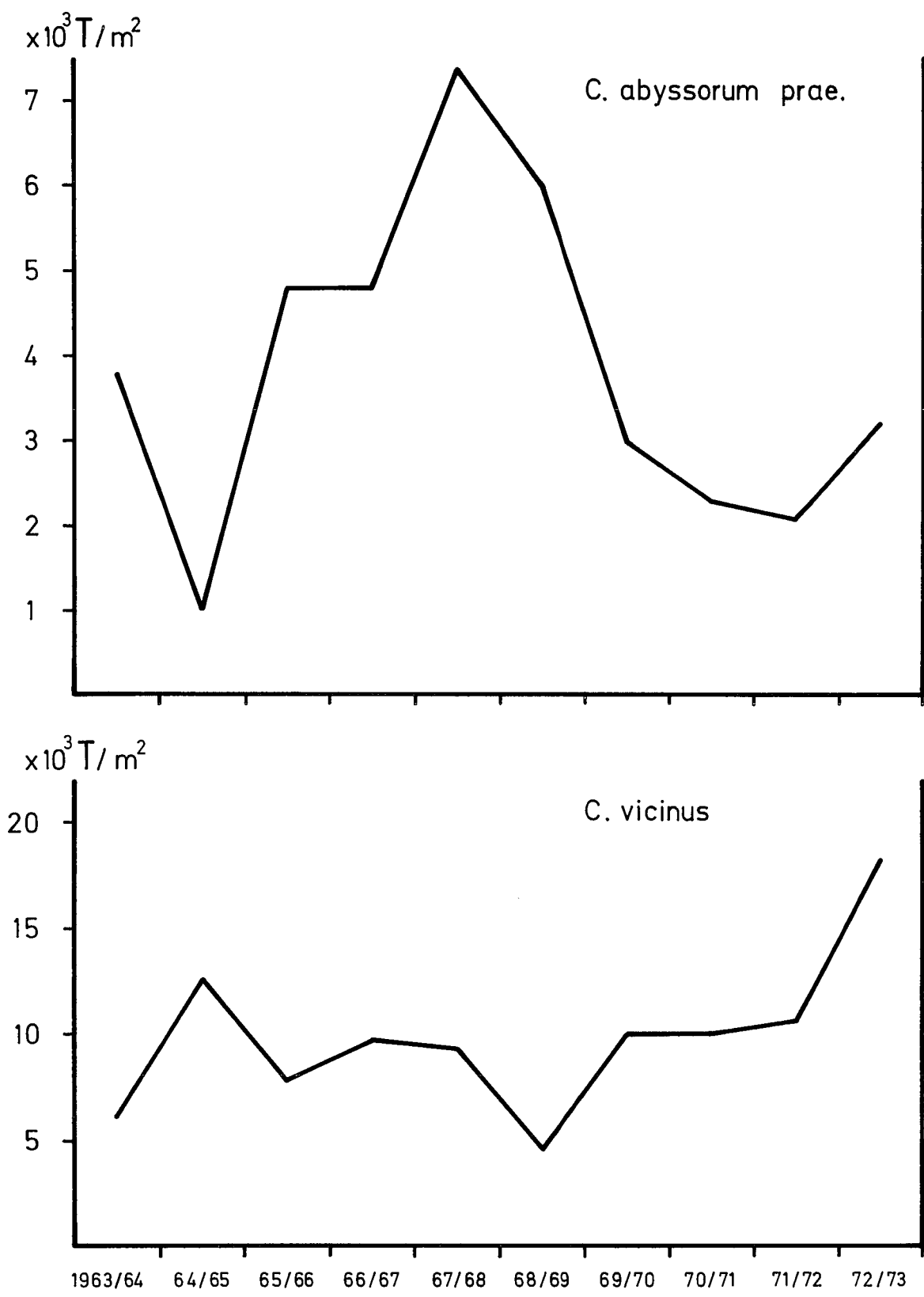
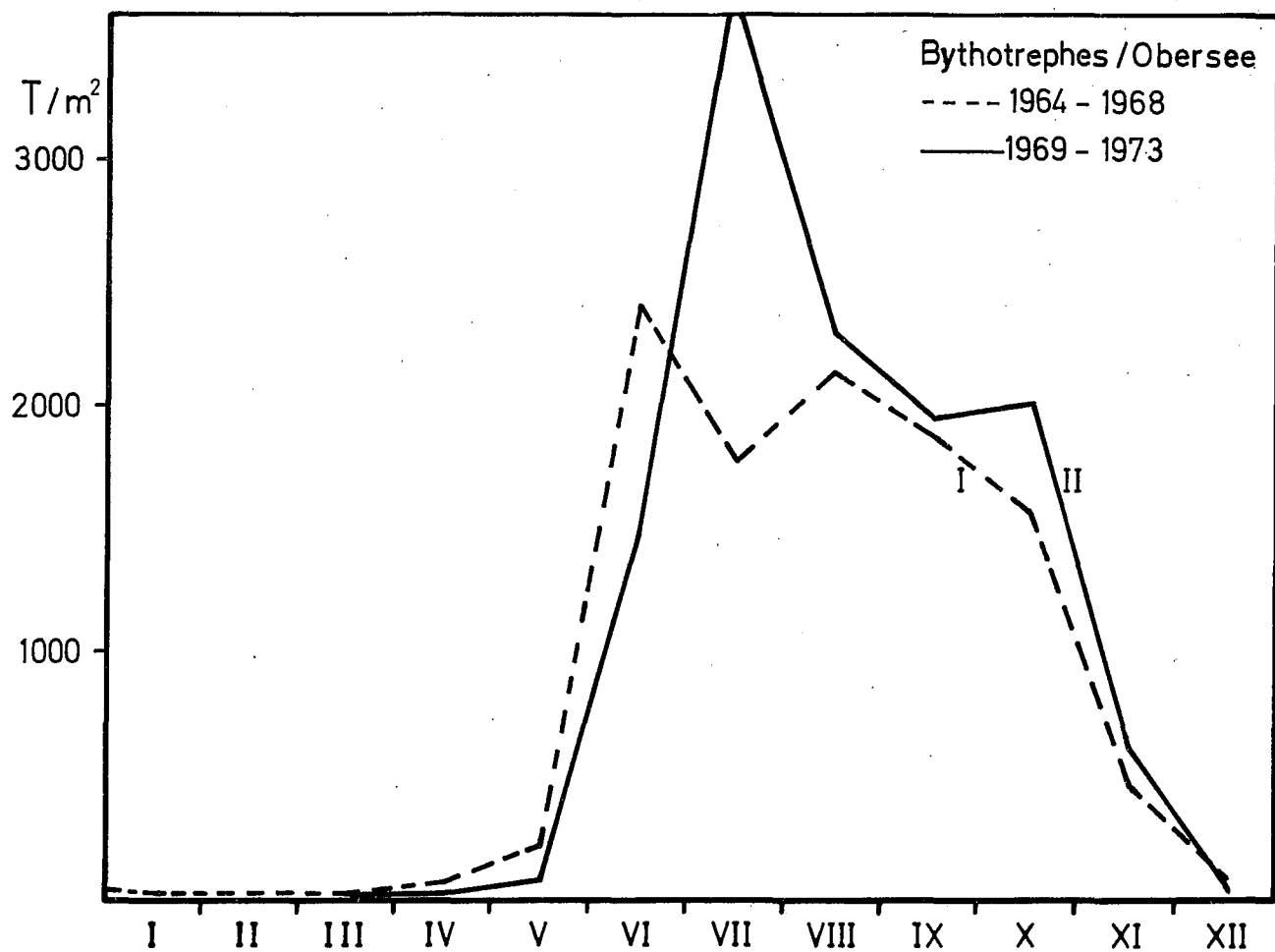
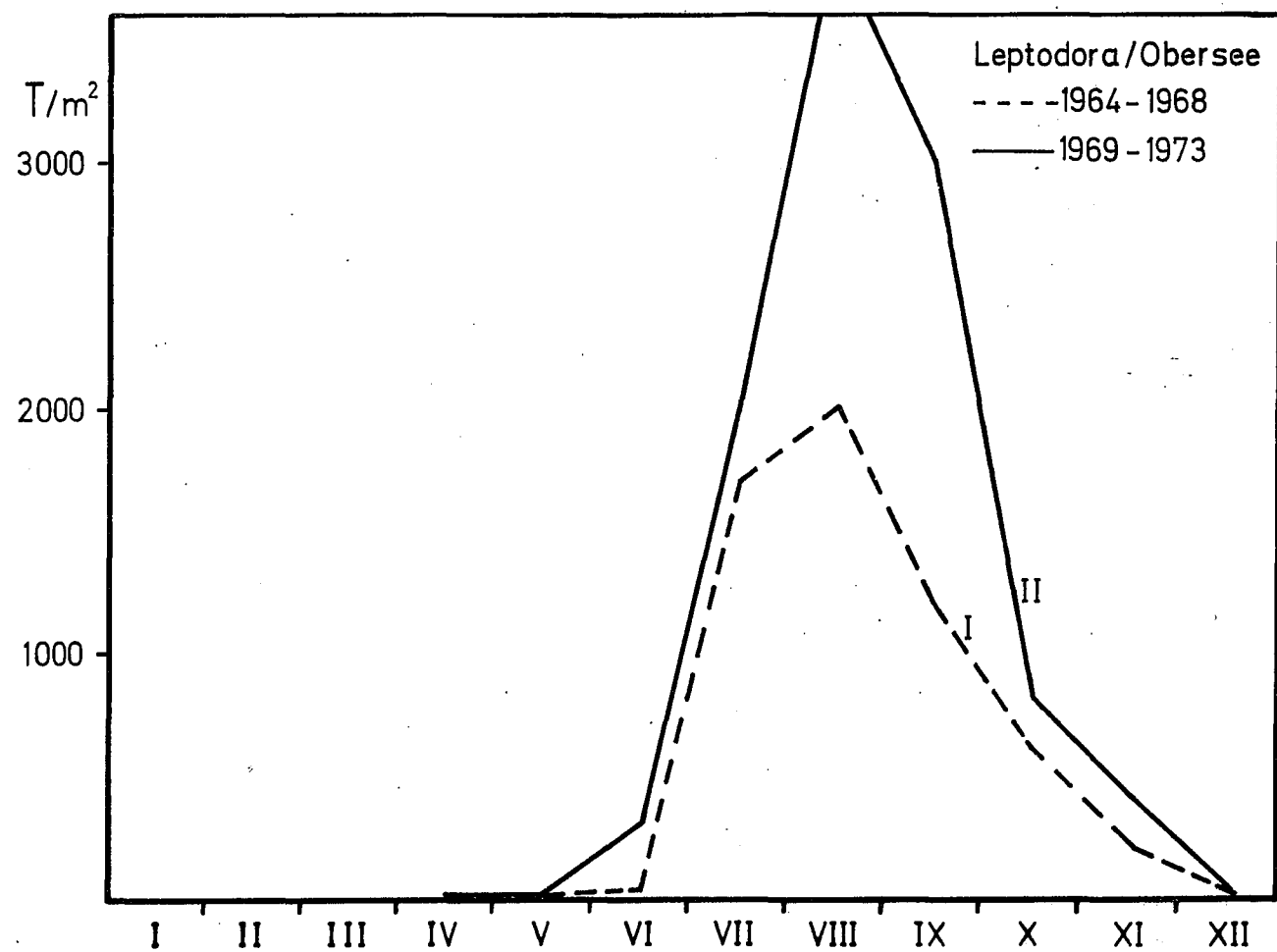


Abb. 48: Jahresmittelwerte Obersee



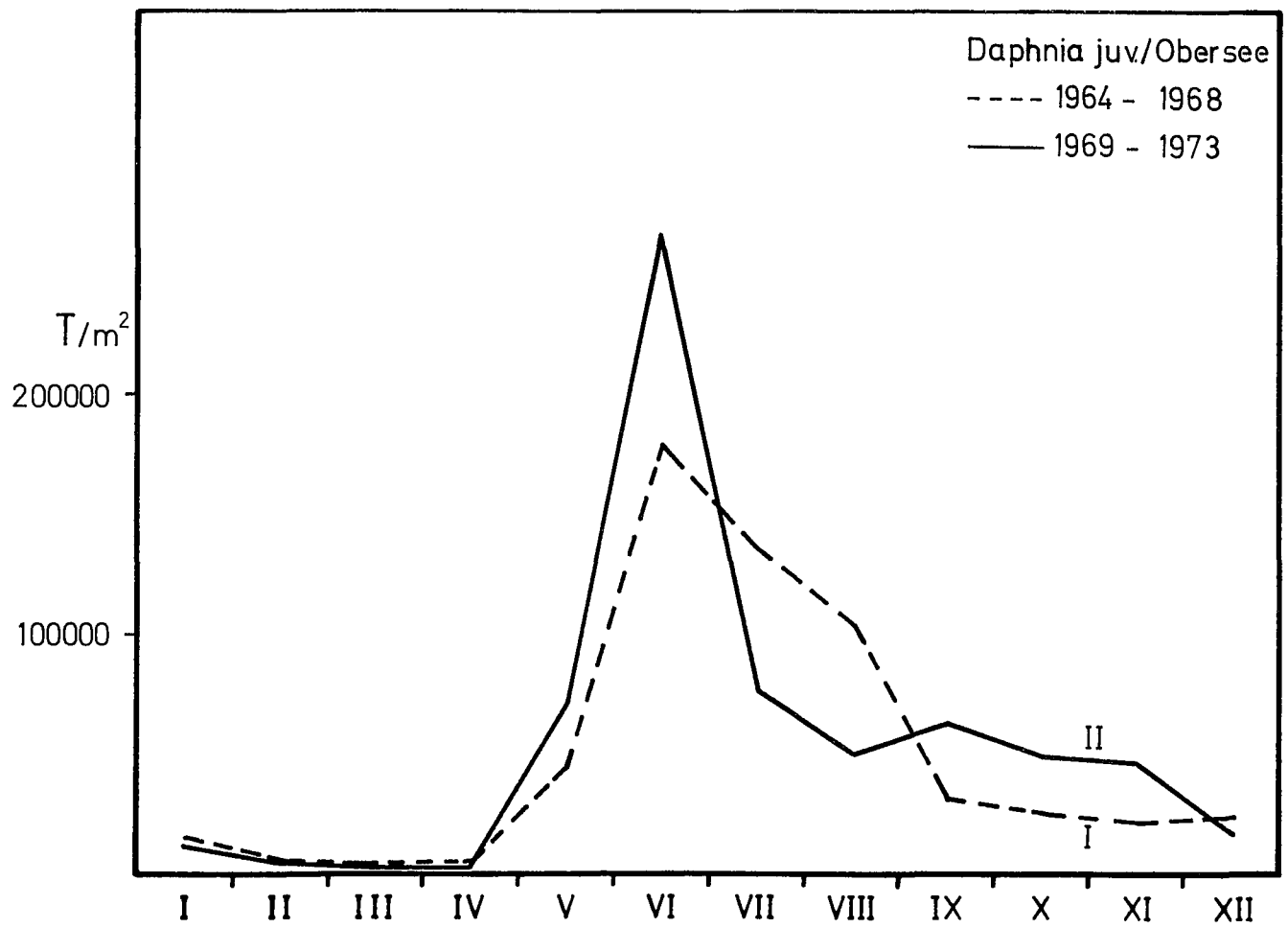
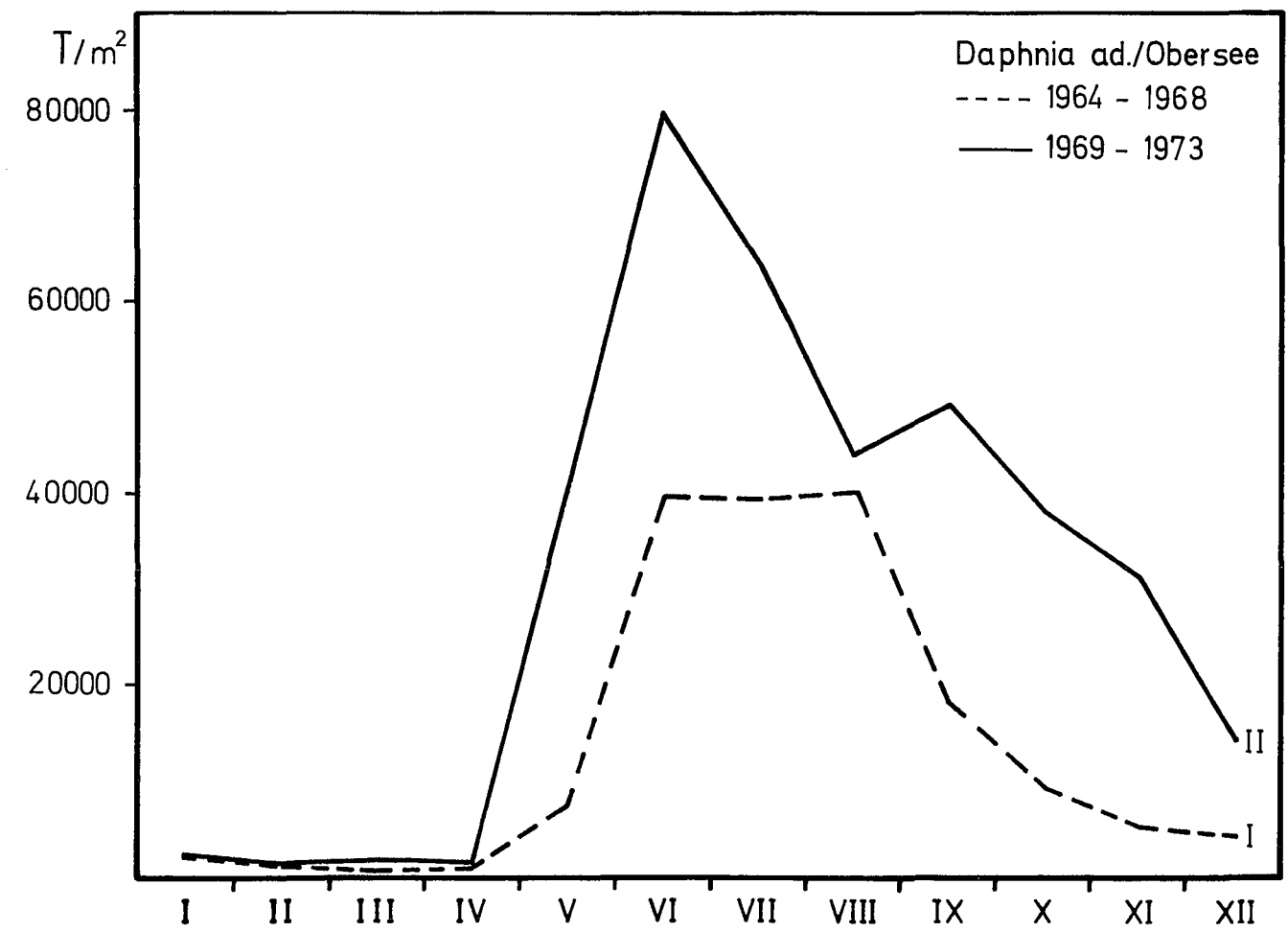


Abb. 50: Pentaden- Mittel

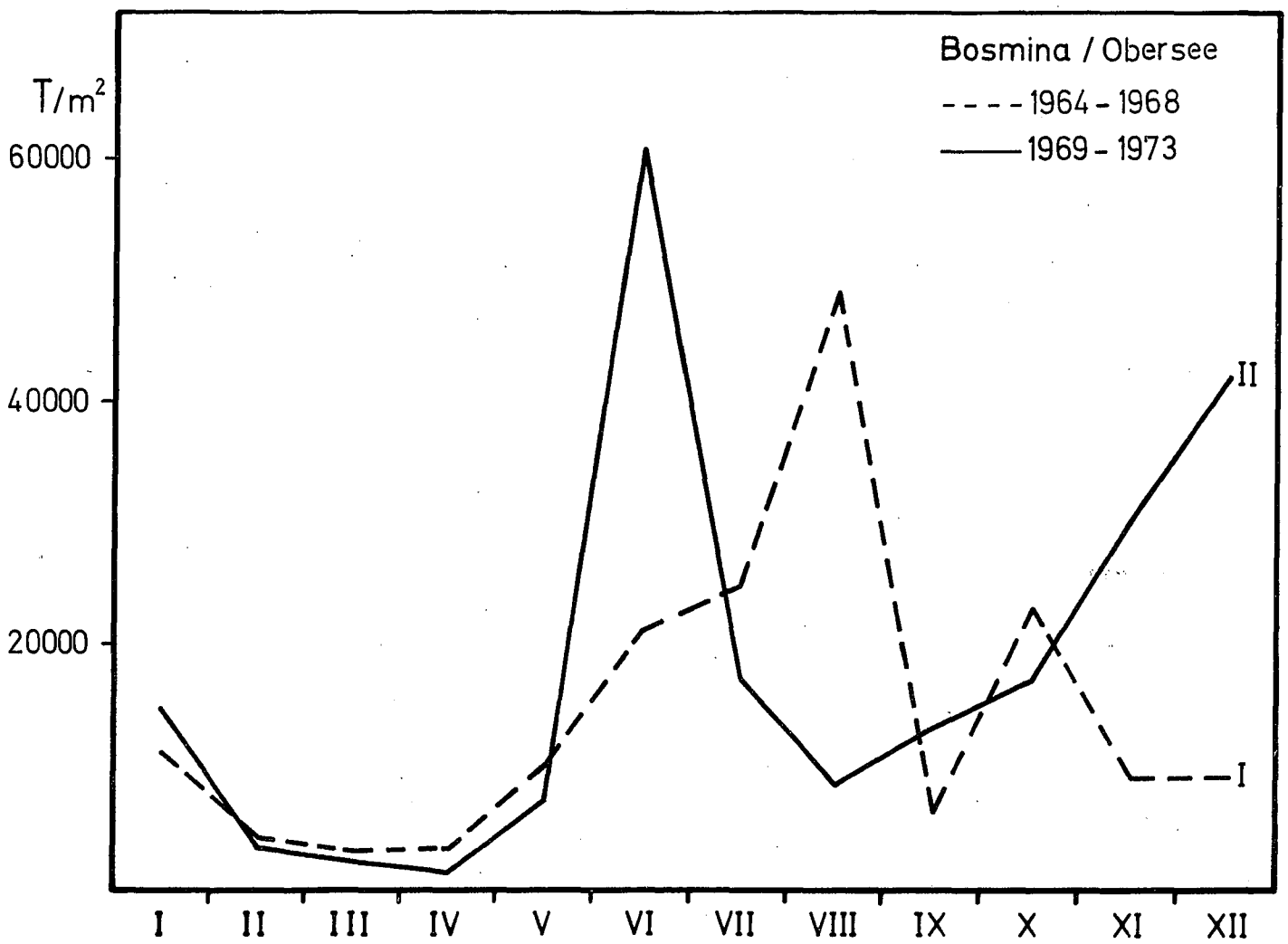


Abb. 5I: Pentaden- Mittel

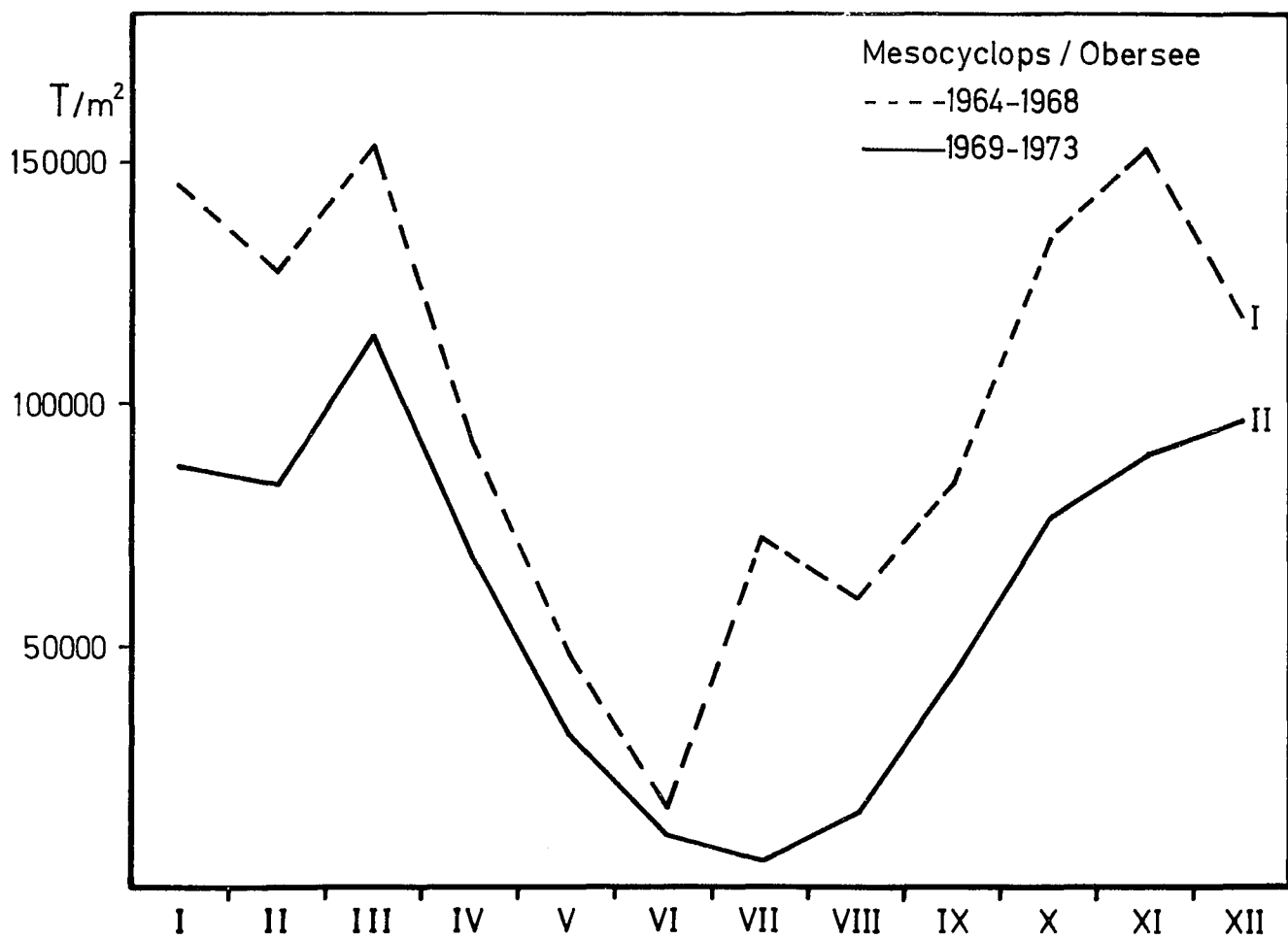
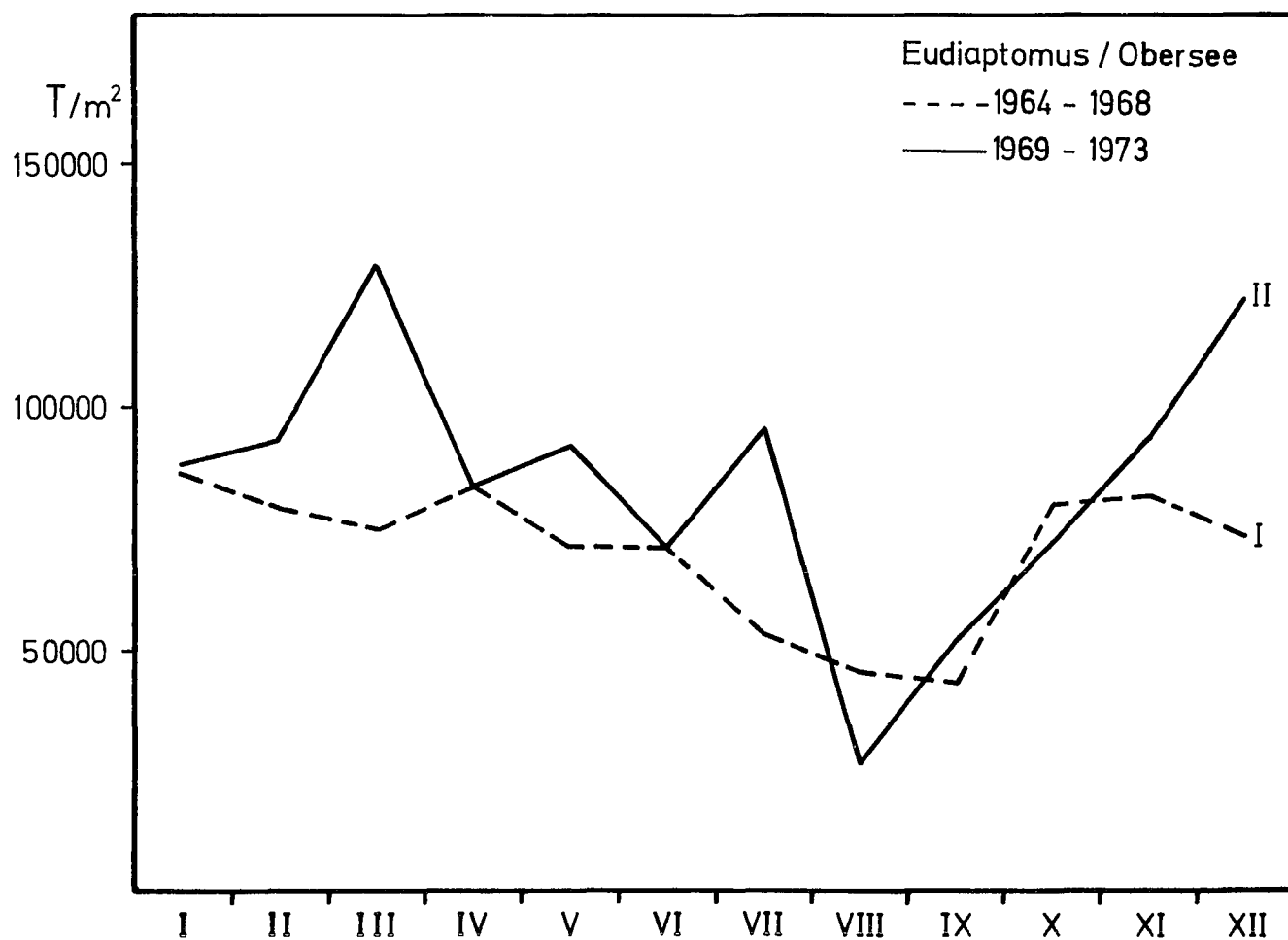


Abb. 52: Pentaden- Mittel

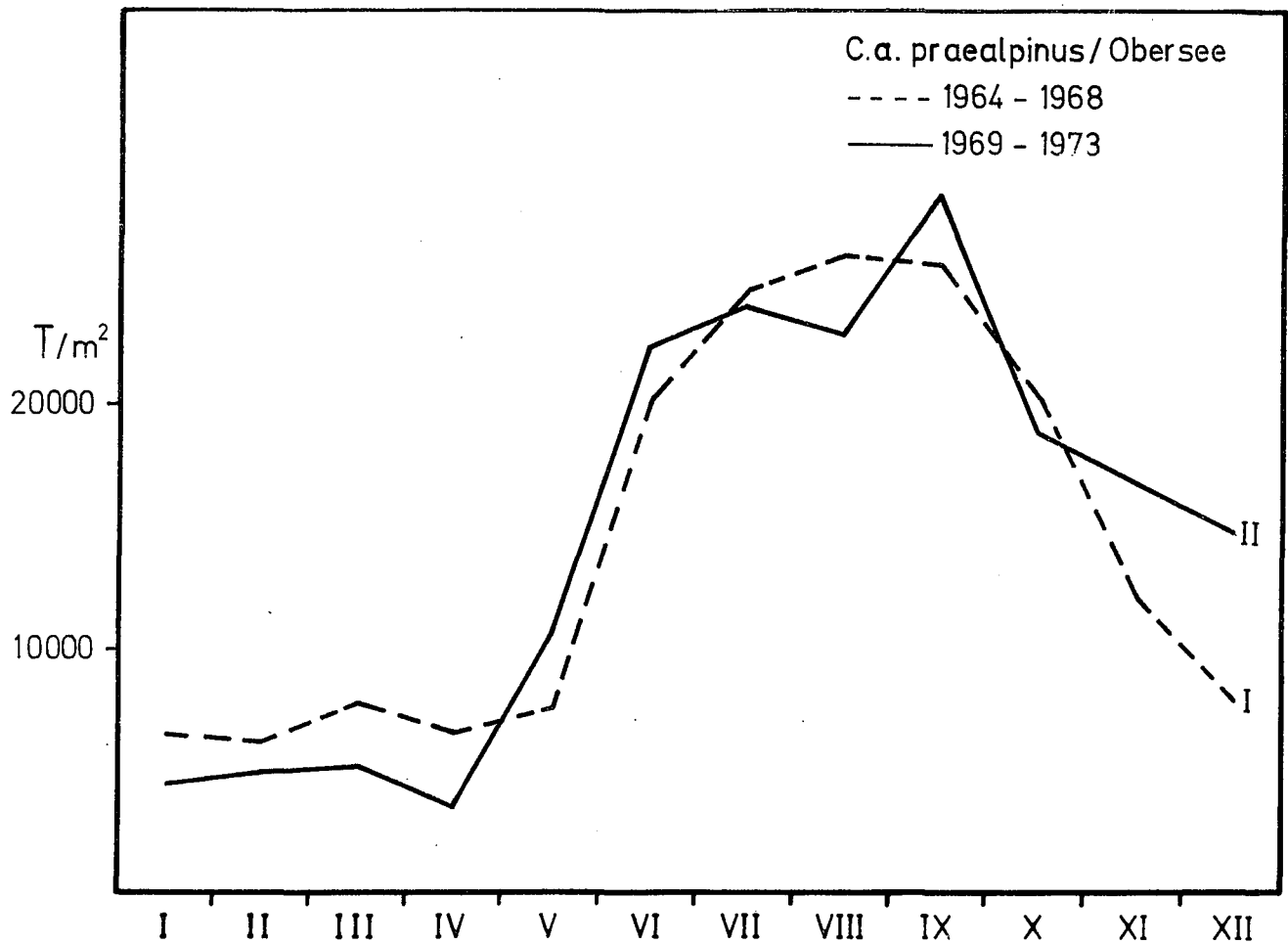
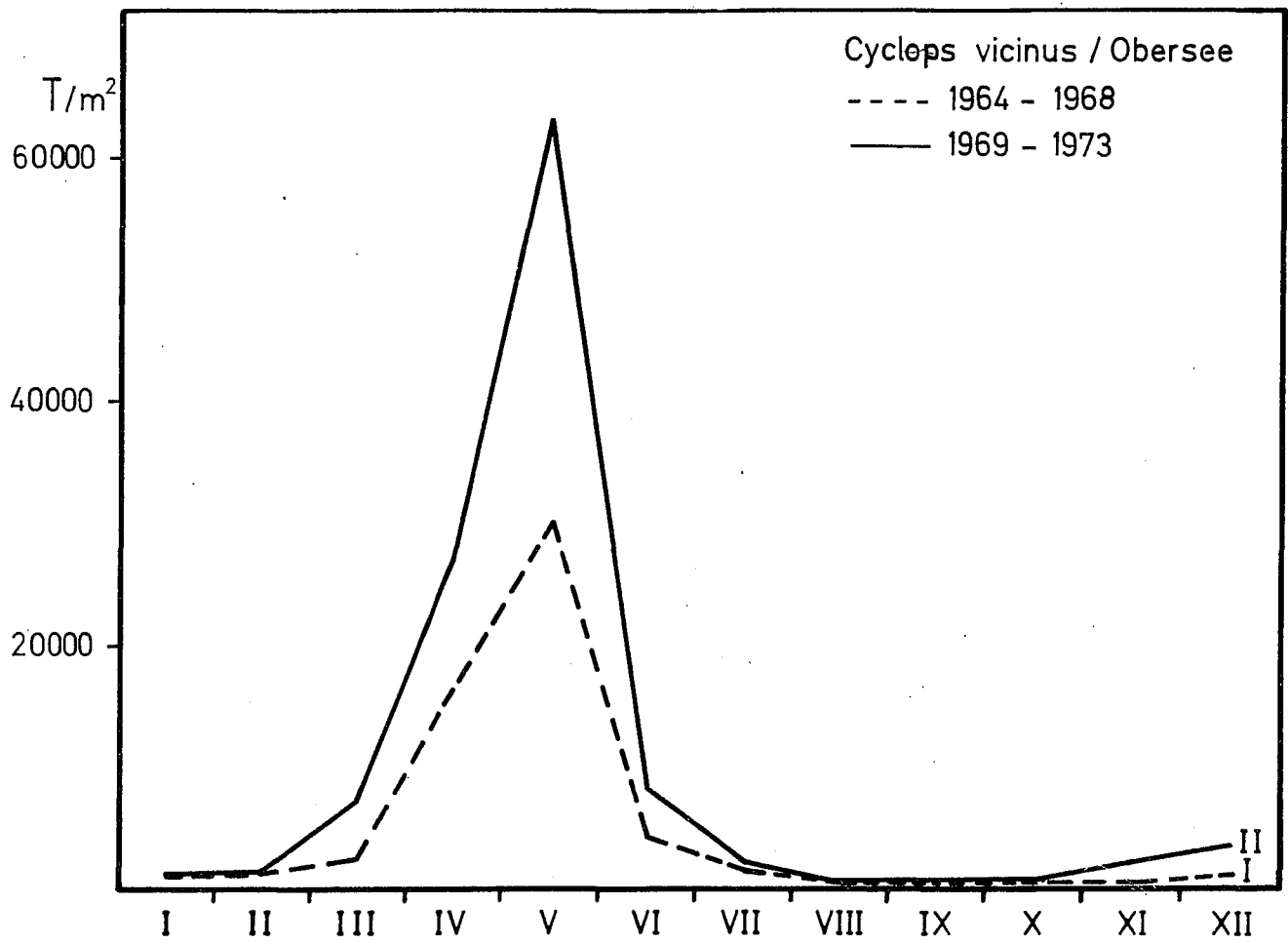


Abb. 53. Pentaden-Mittel

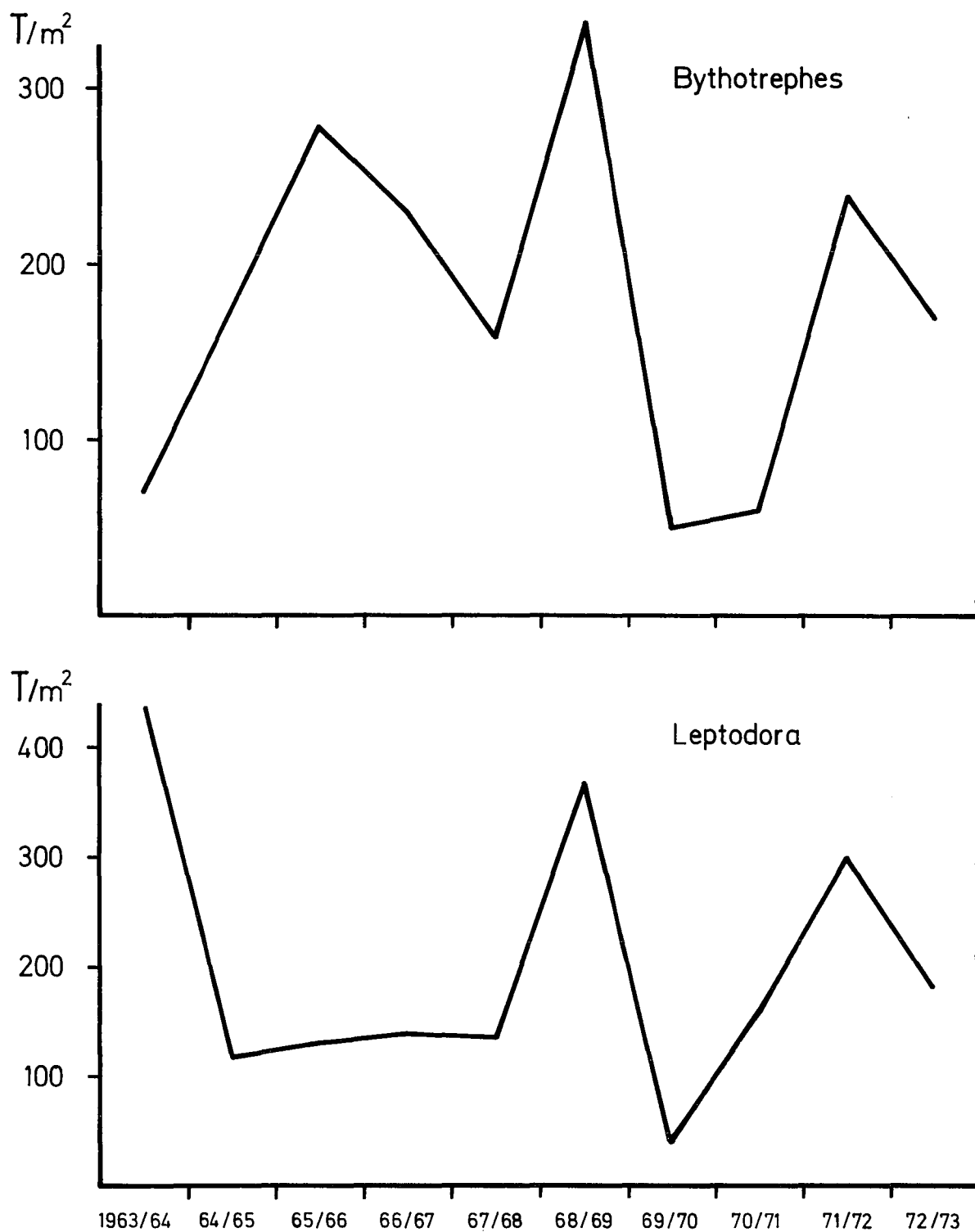


Abb. 54: Jahresmittelwerte Rheinsee

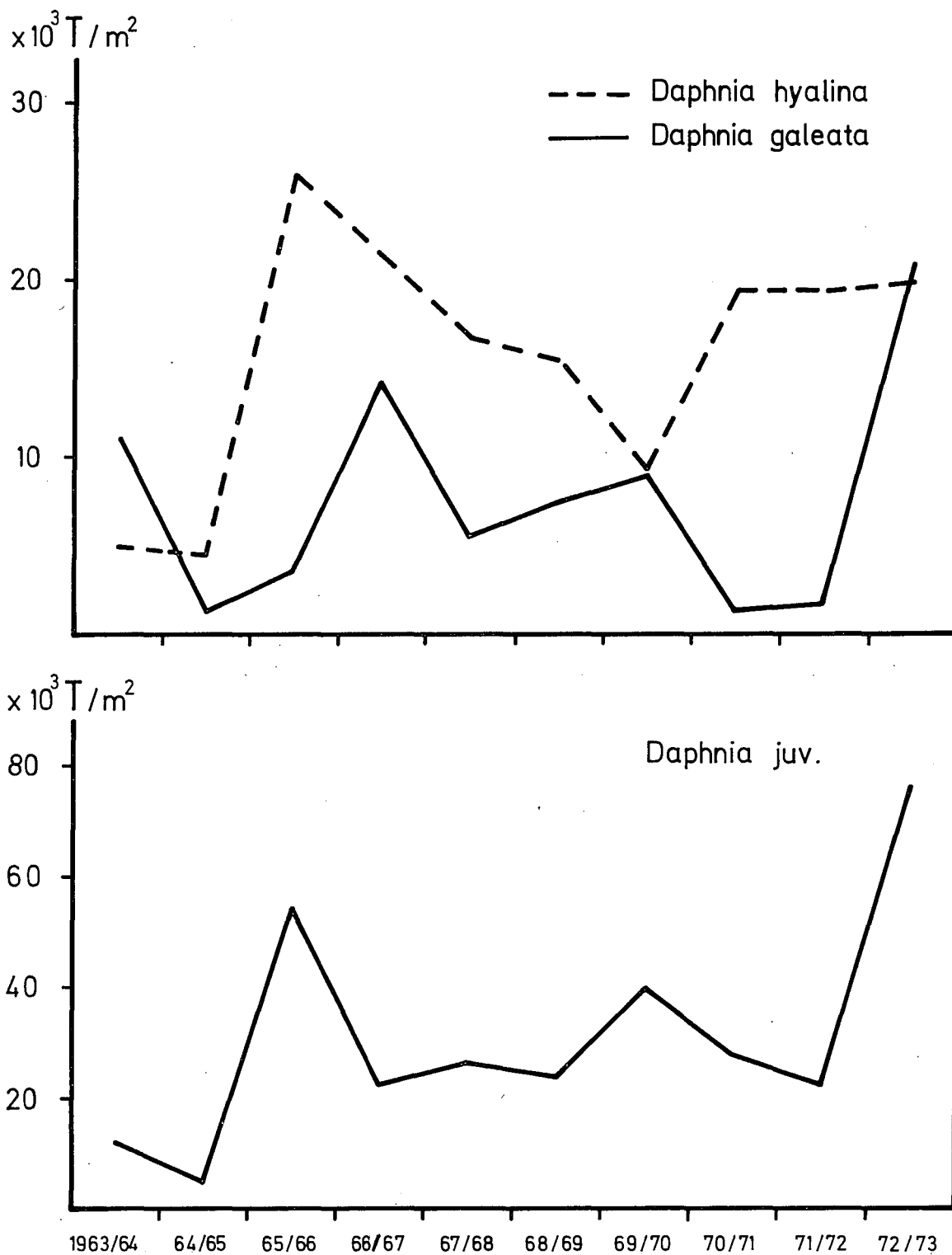


Abb. 55: Jahresmittelwerte Rheinsee

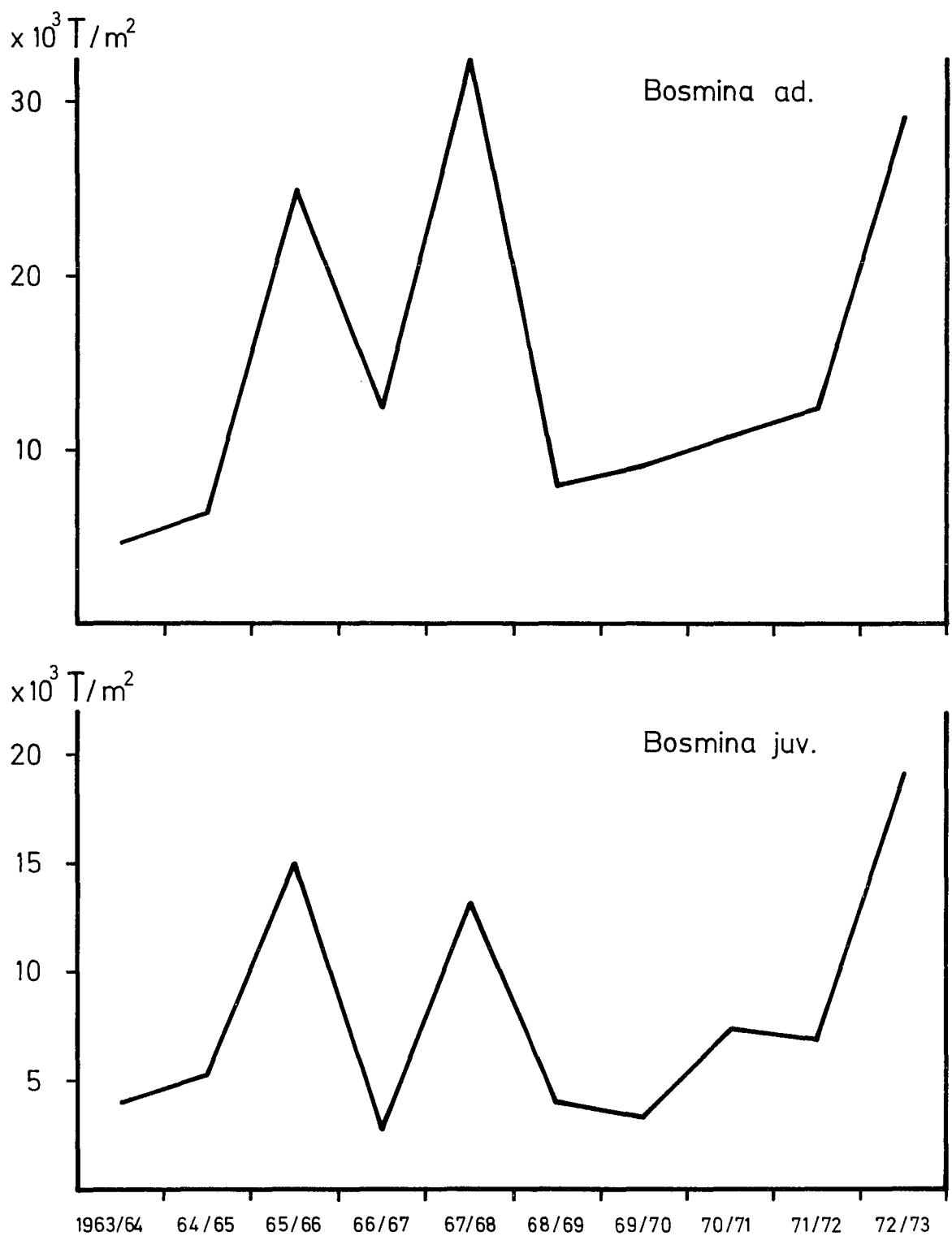


Abb. 56: Jahresmittelwerte Rheinsee

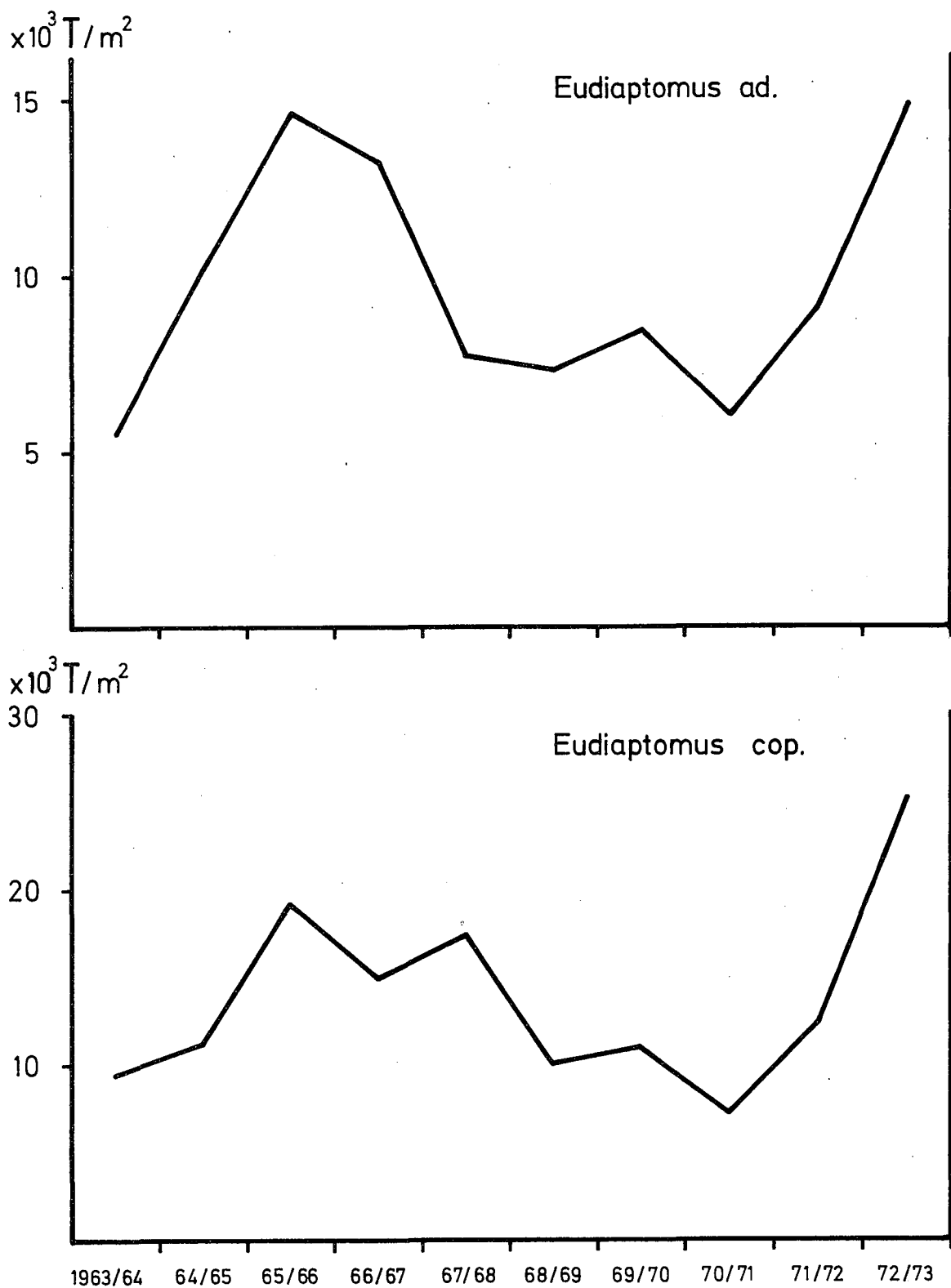


Abb. 57: Jahresmittelwerte Rheinsee

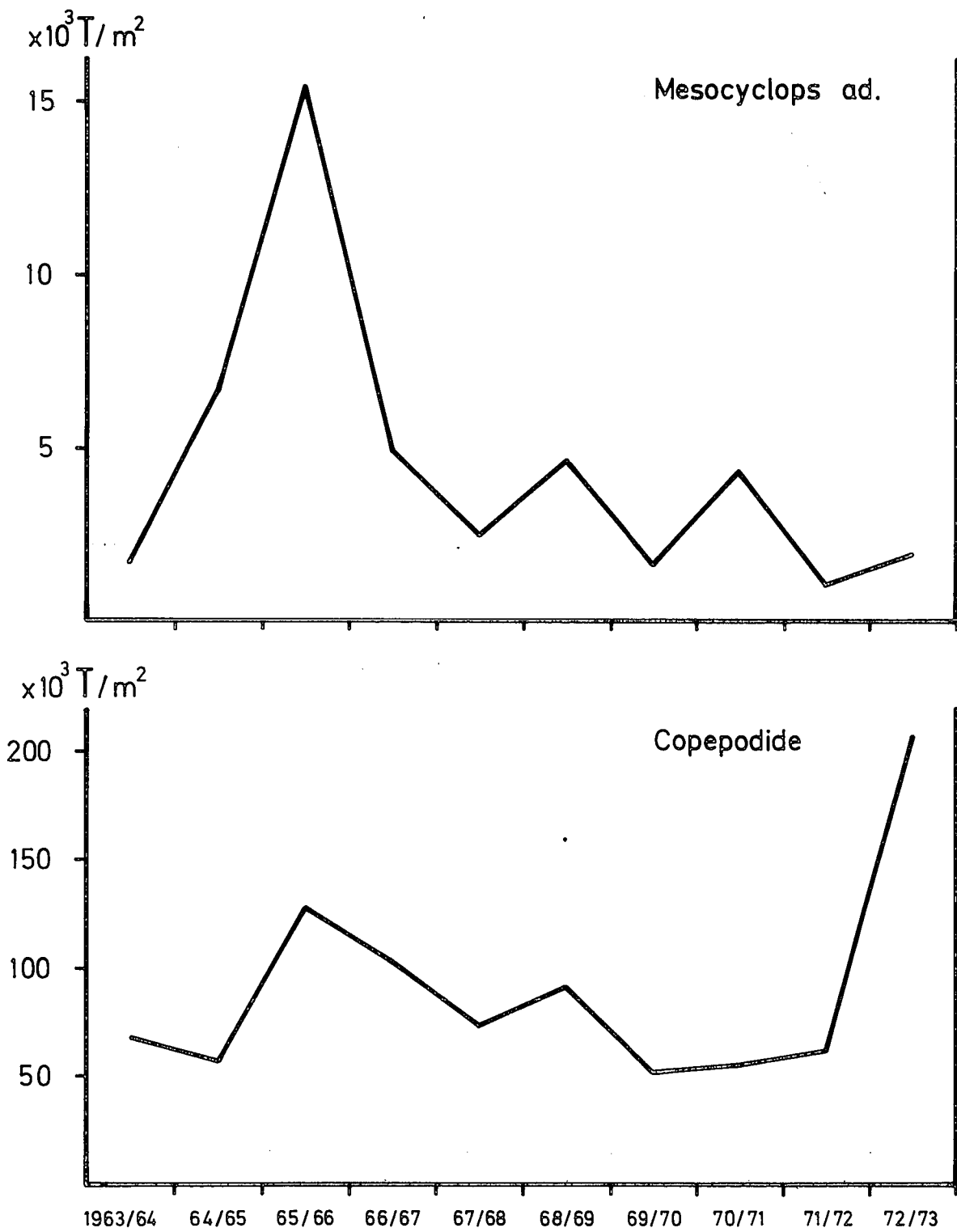


Abb. 58: Jahresmittelwerte Rheinsee

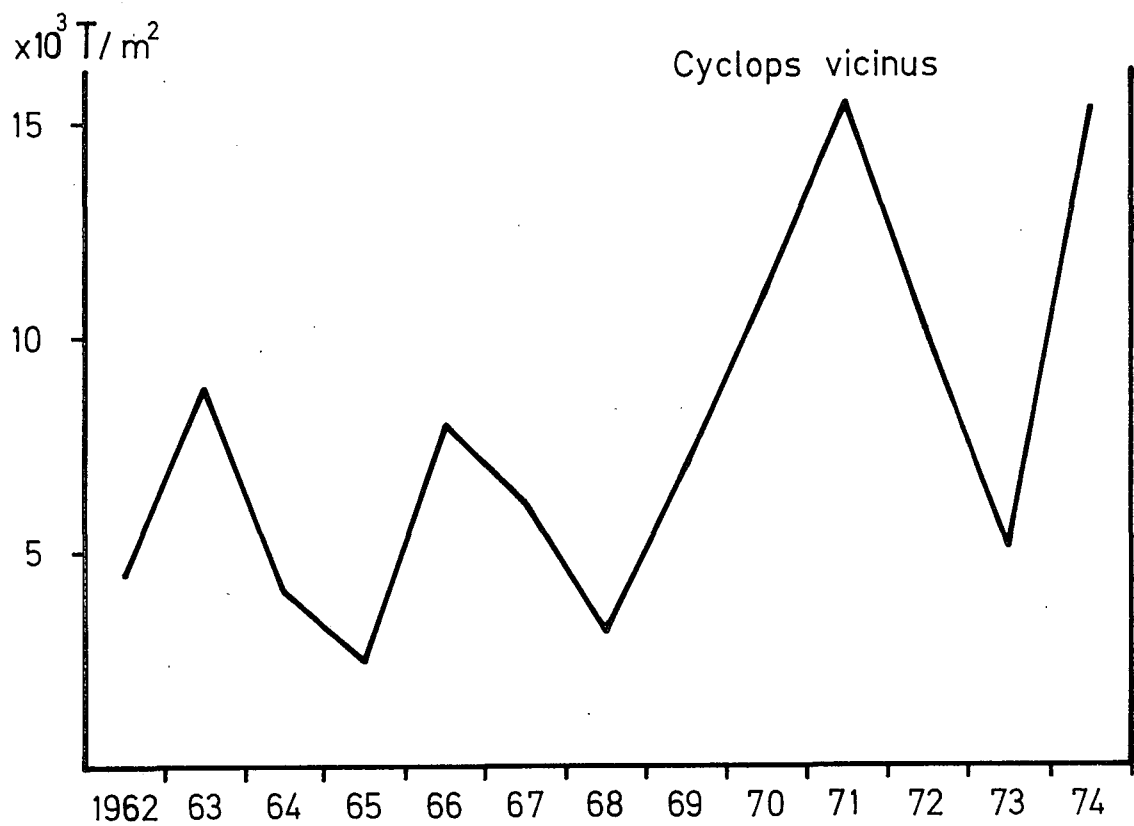
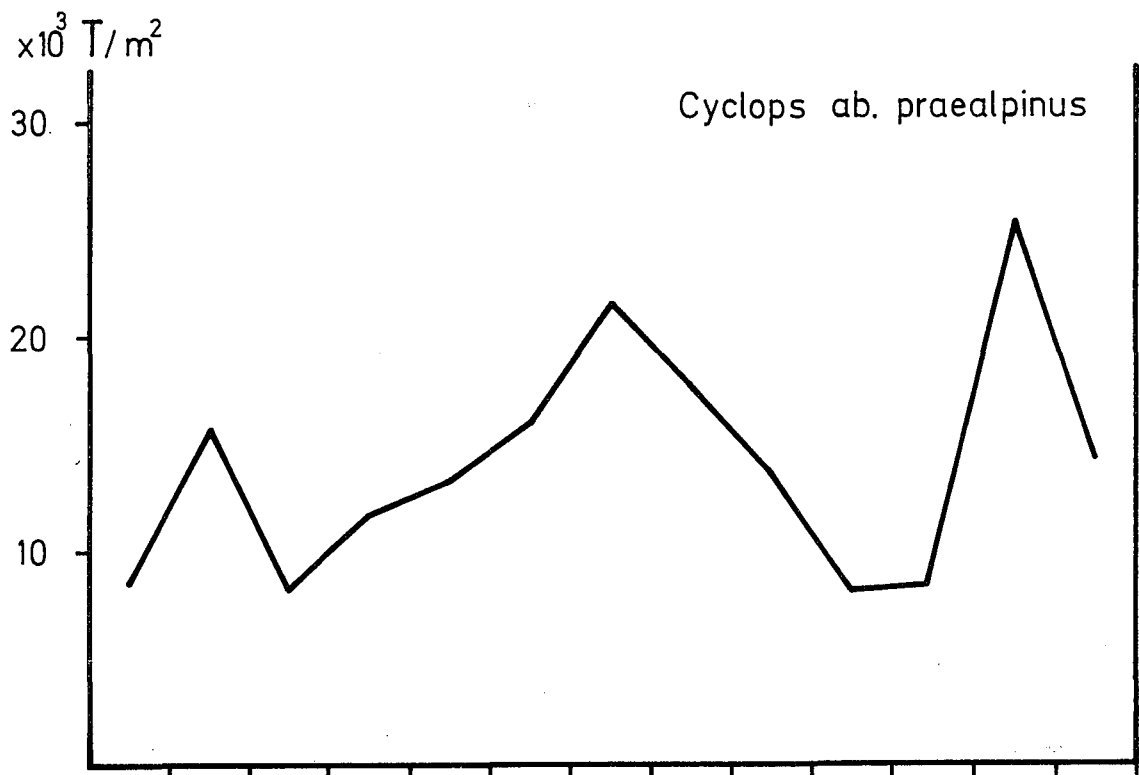


Abb. 59: Jahresmittelwerte Rheinsee

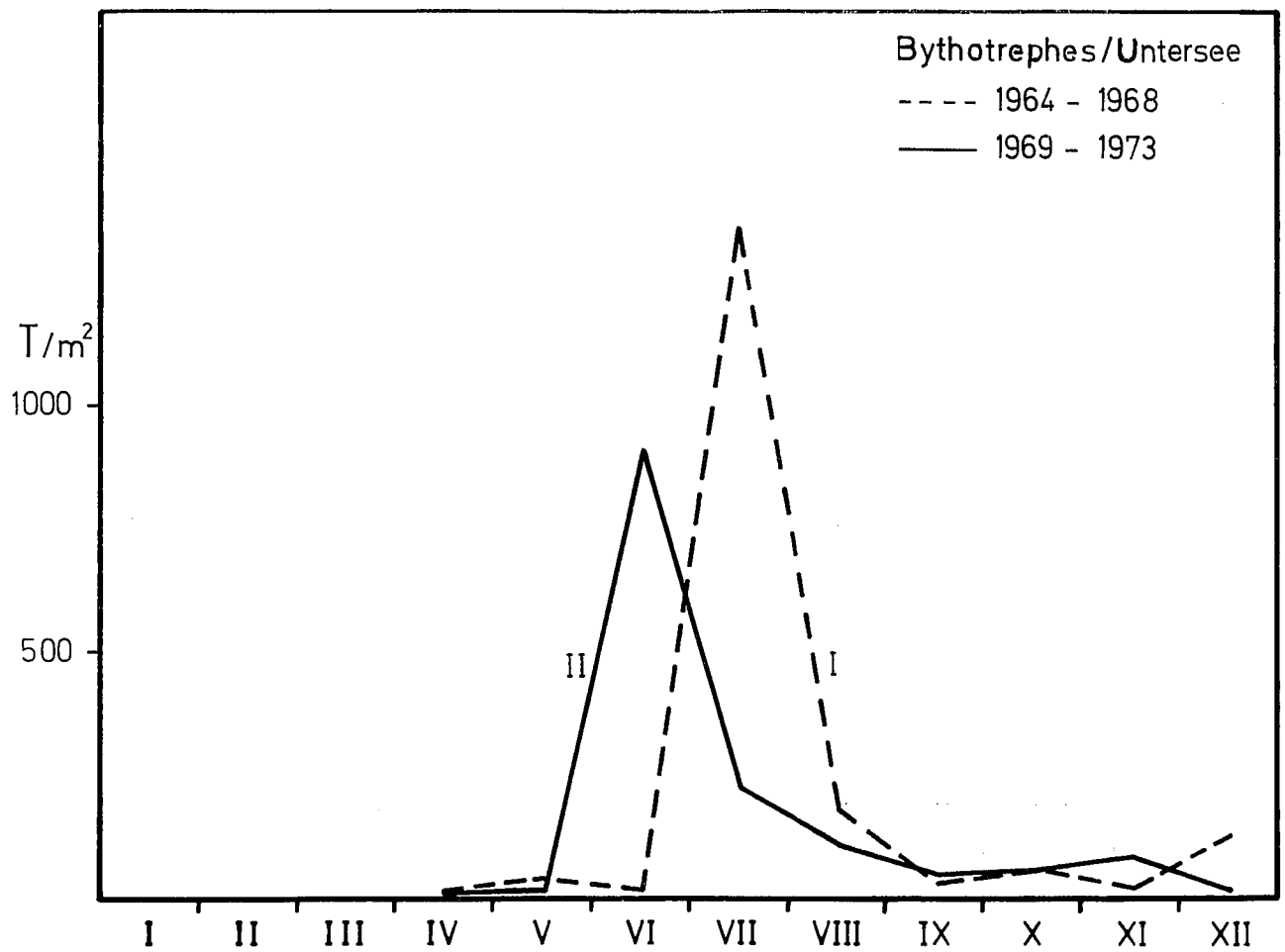
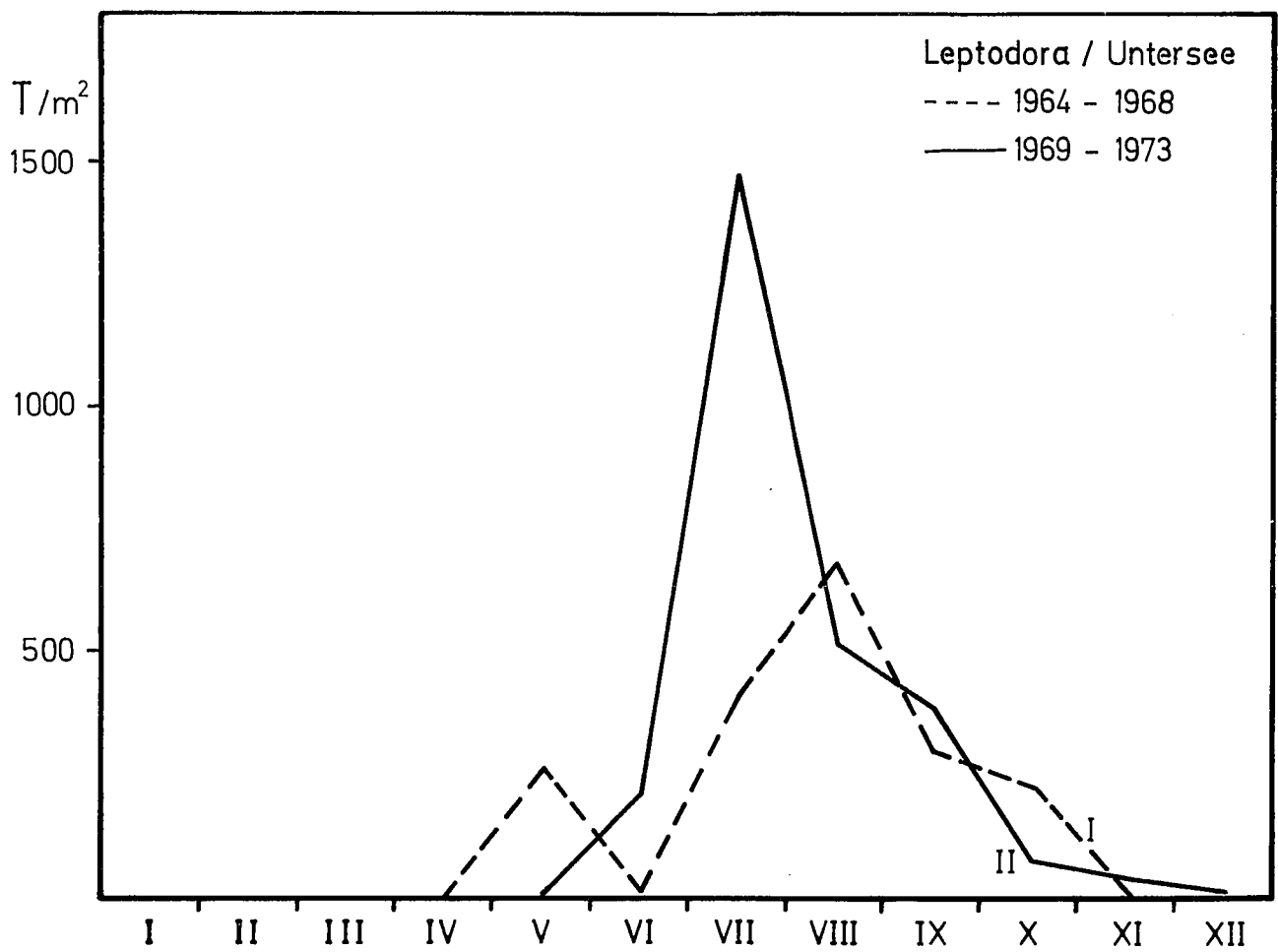


Abb. 60: Pentaden- Mittel

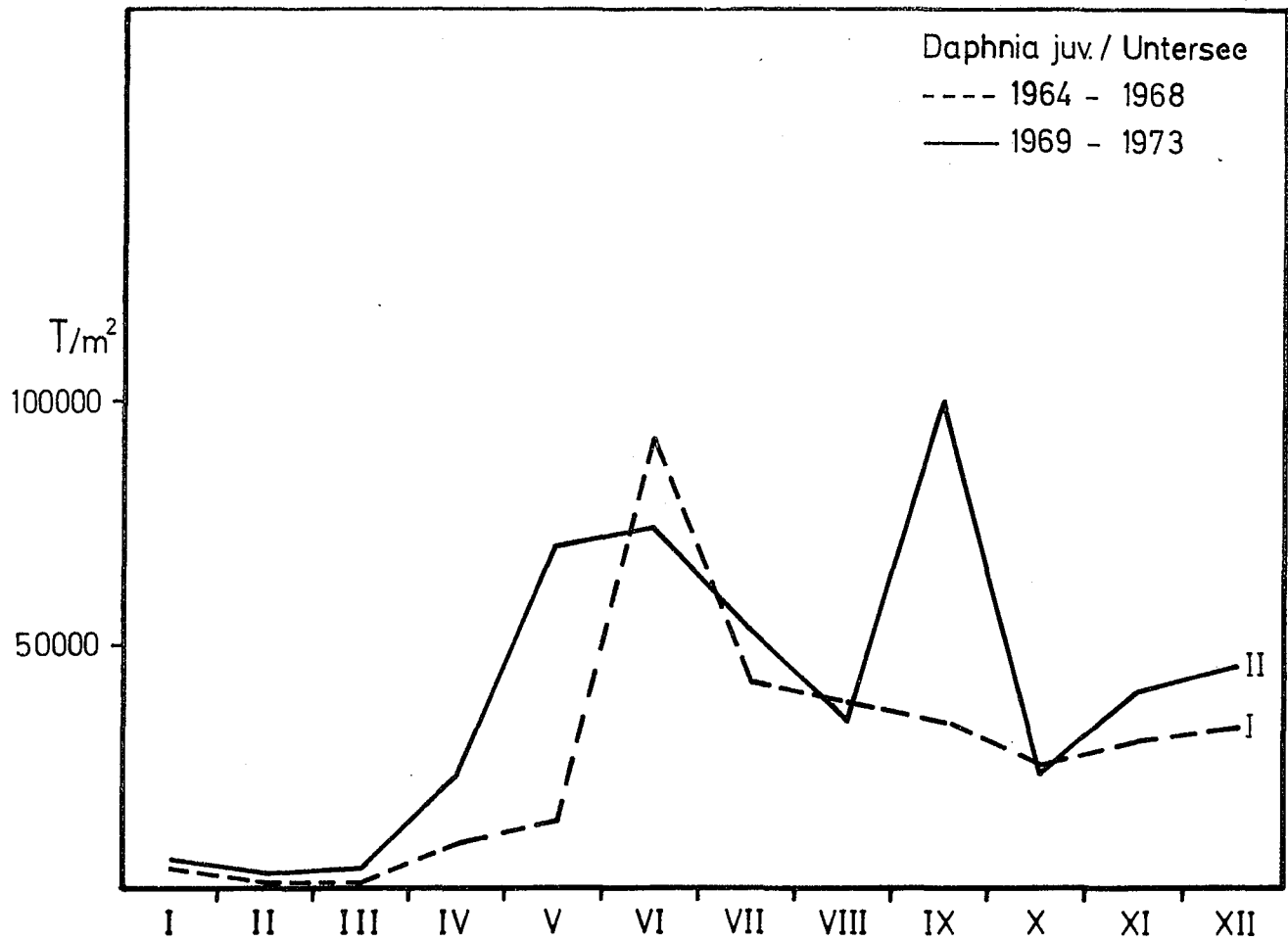
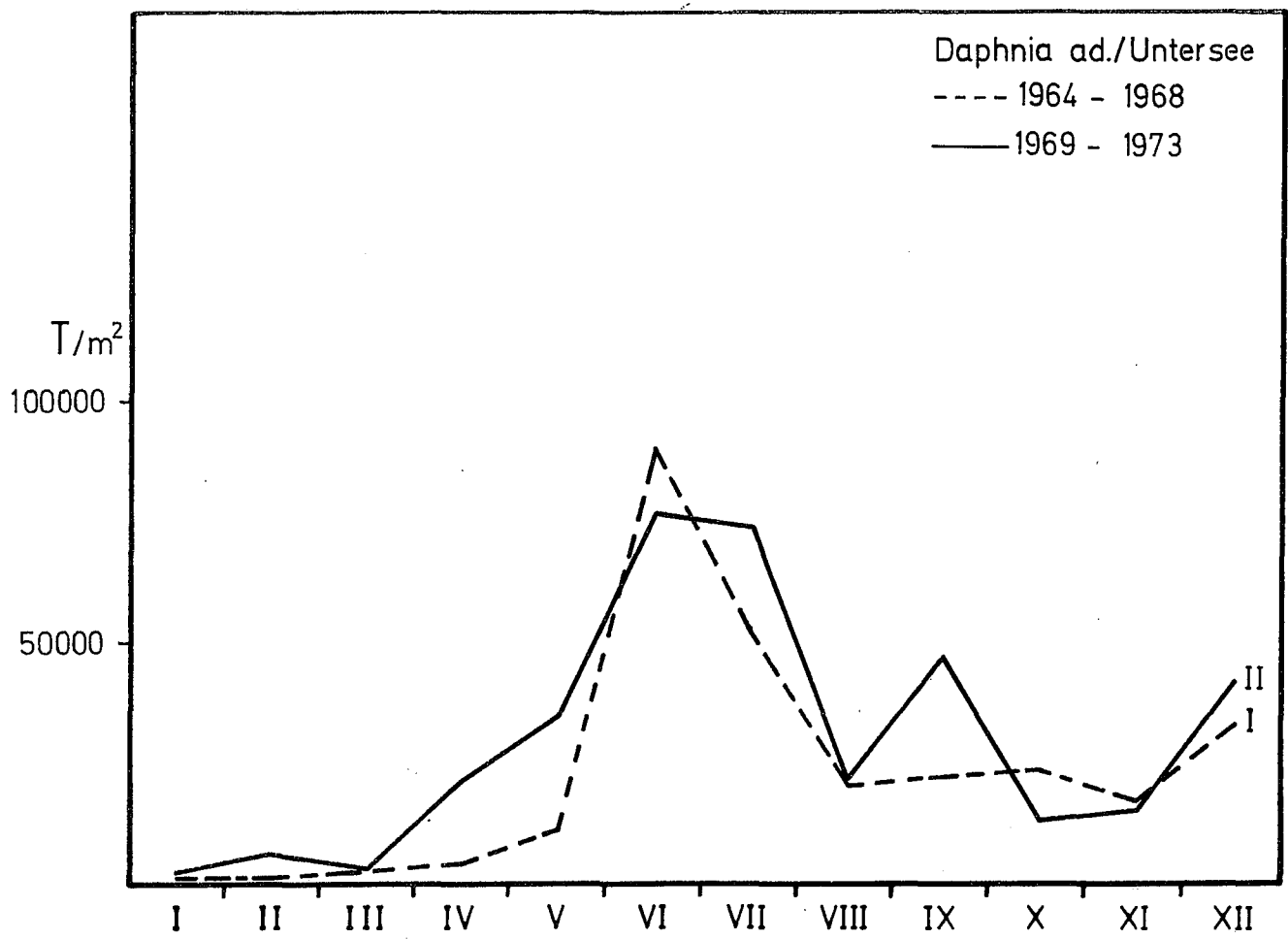


Abb. 6I: Pentaden- Mittel

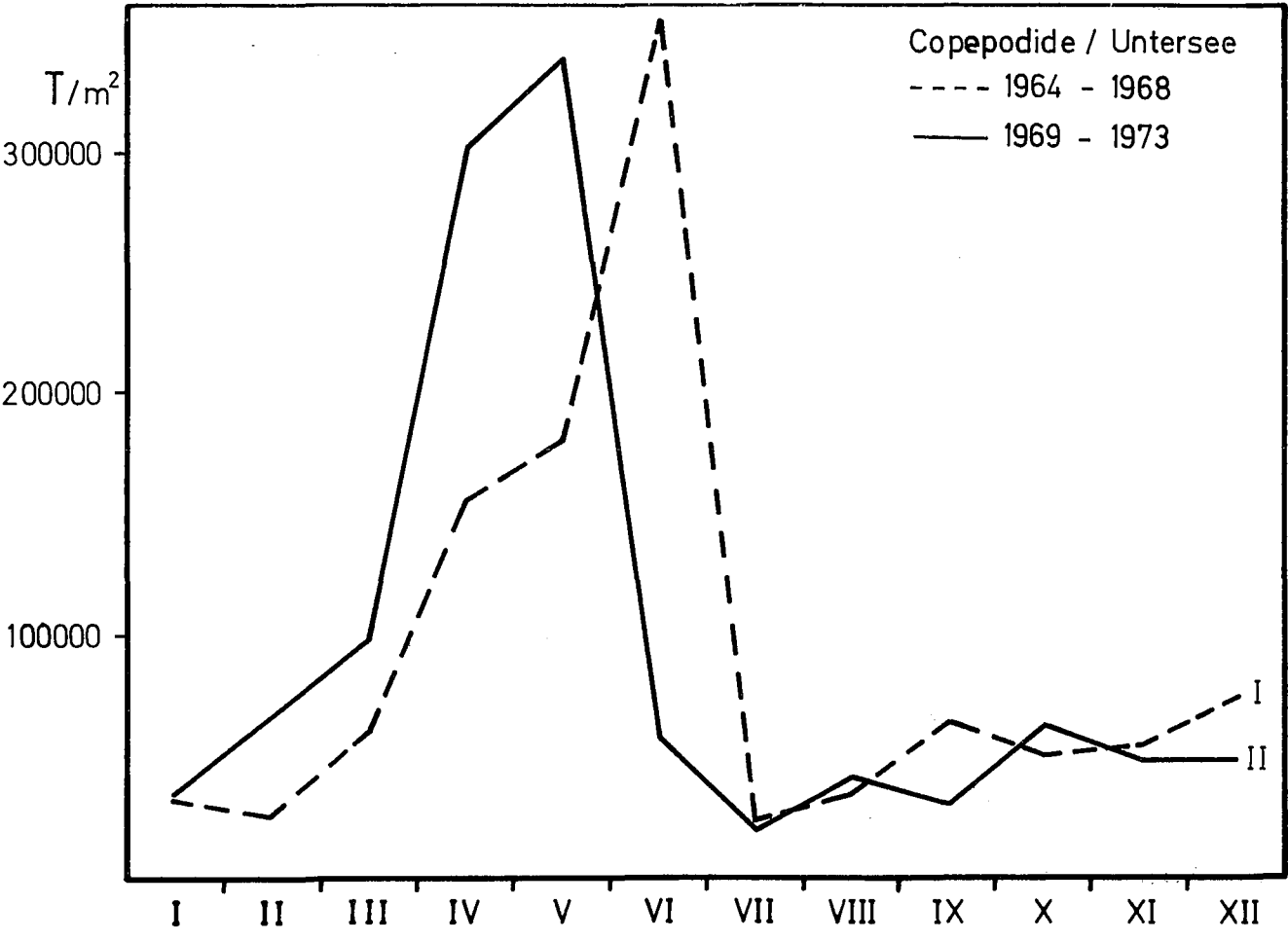
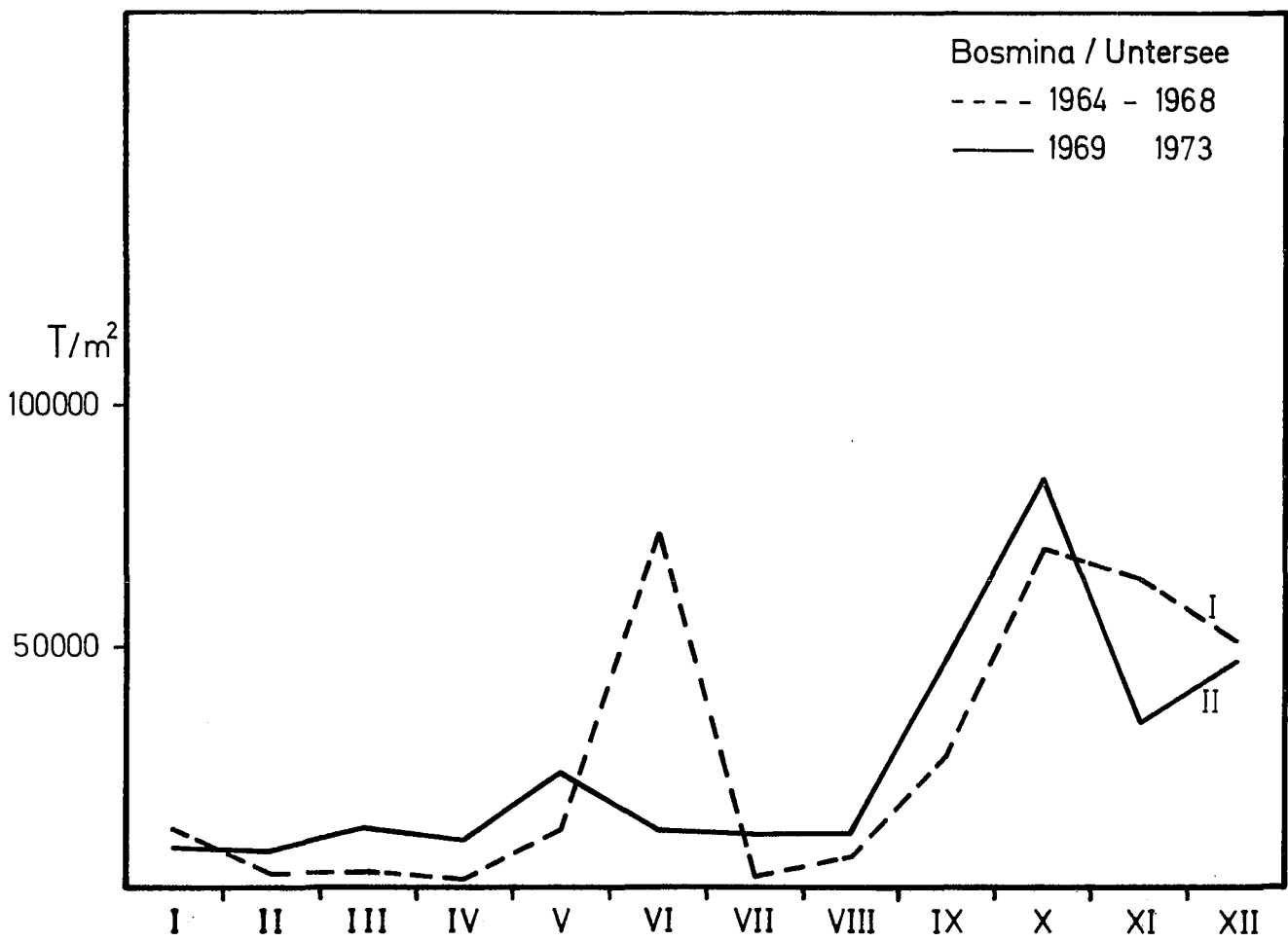


Abb. 62: Pentaden- Mittel

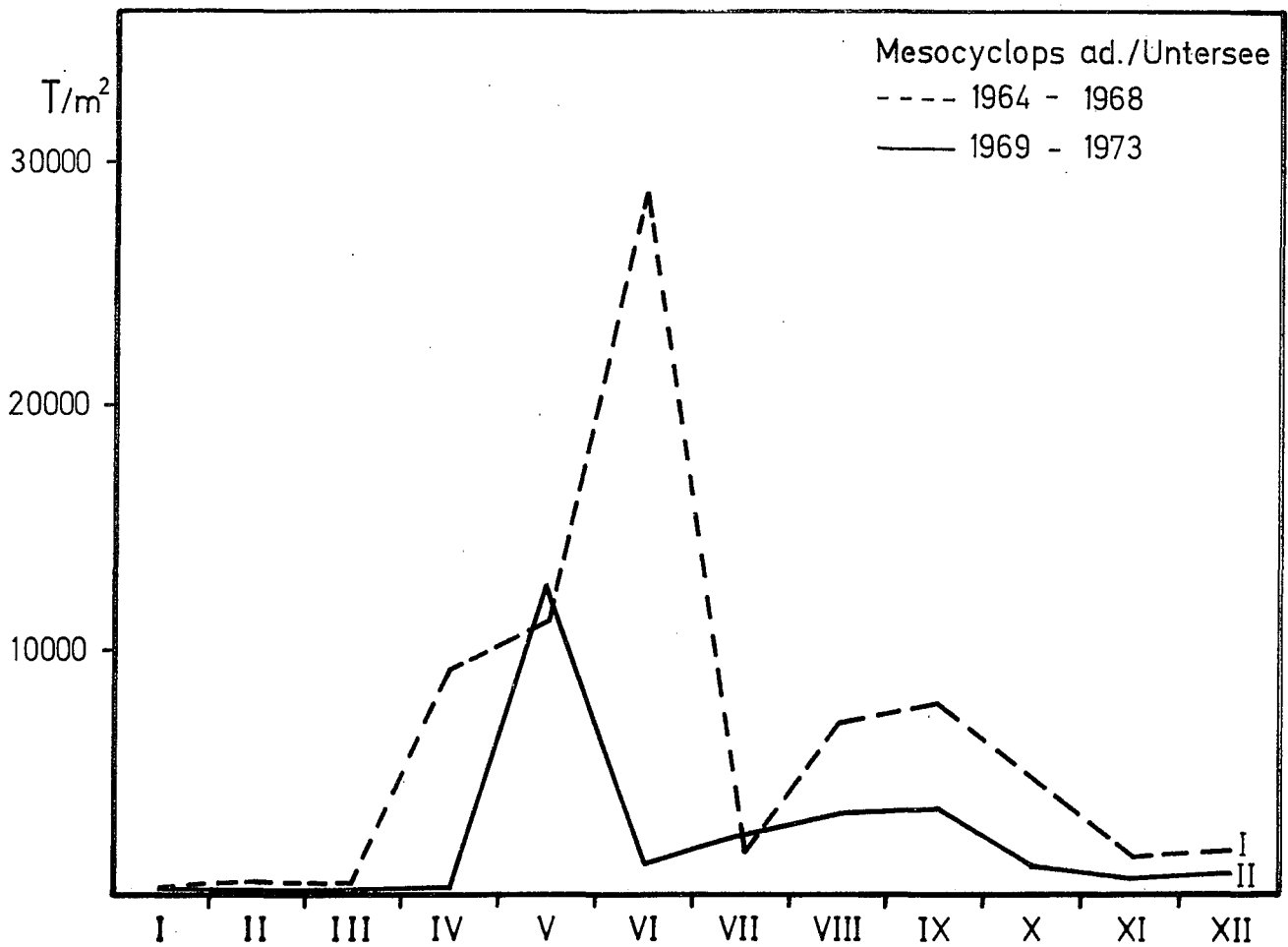
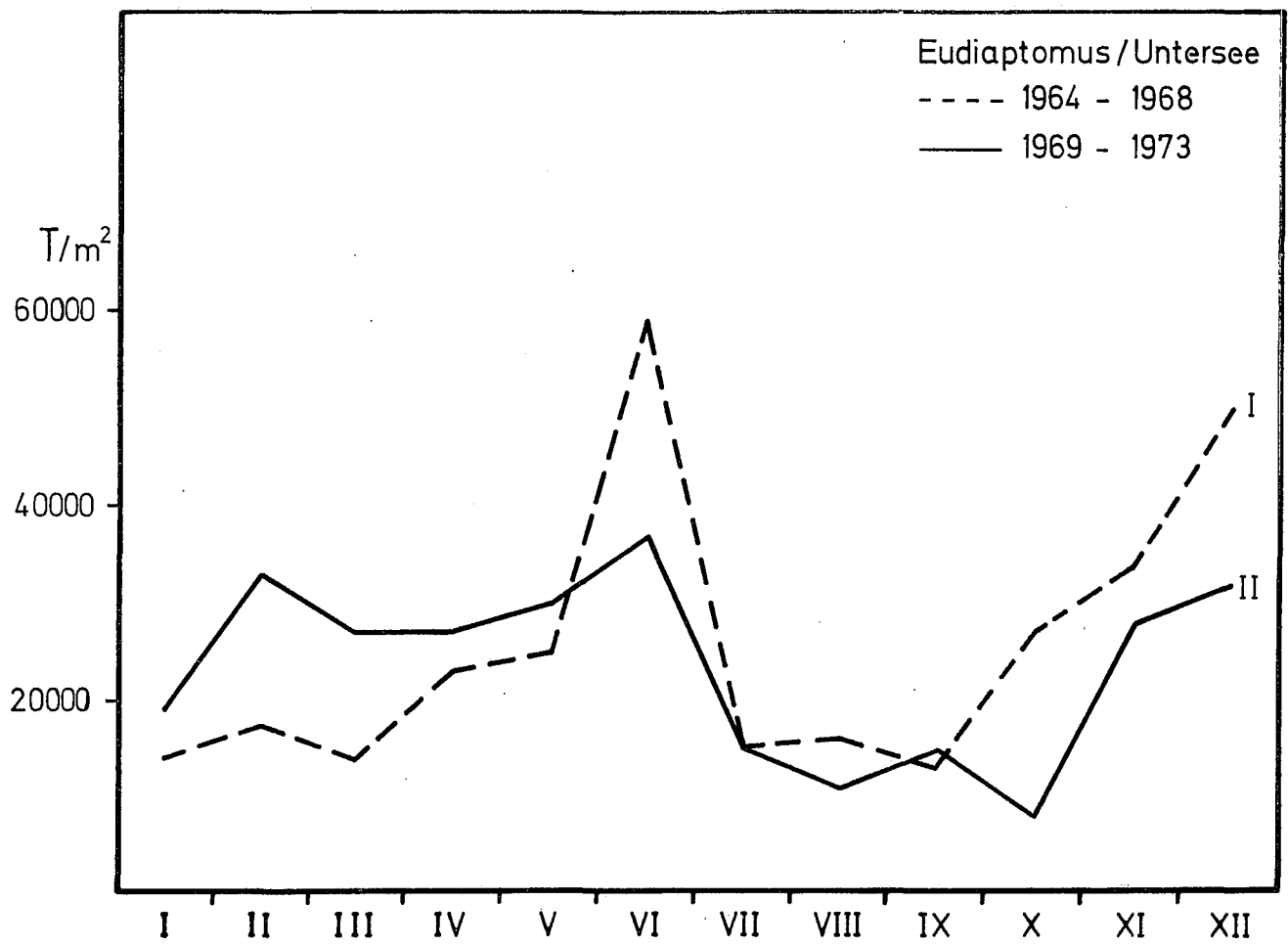


Abb. 63: Pentaden- Mittel

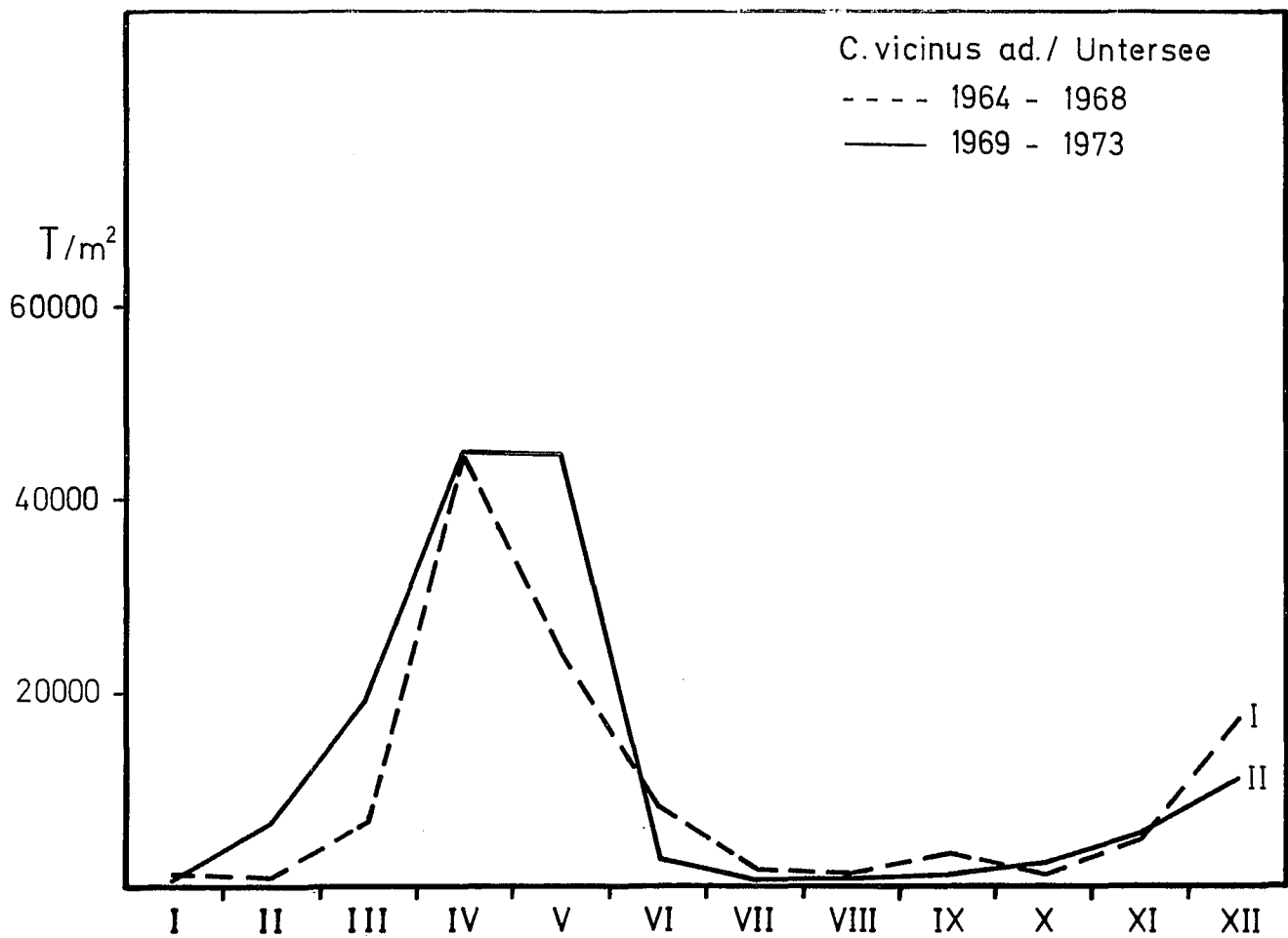
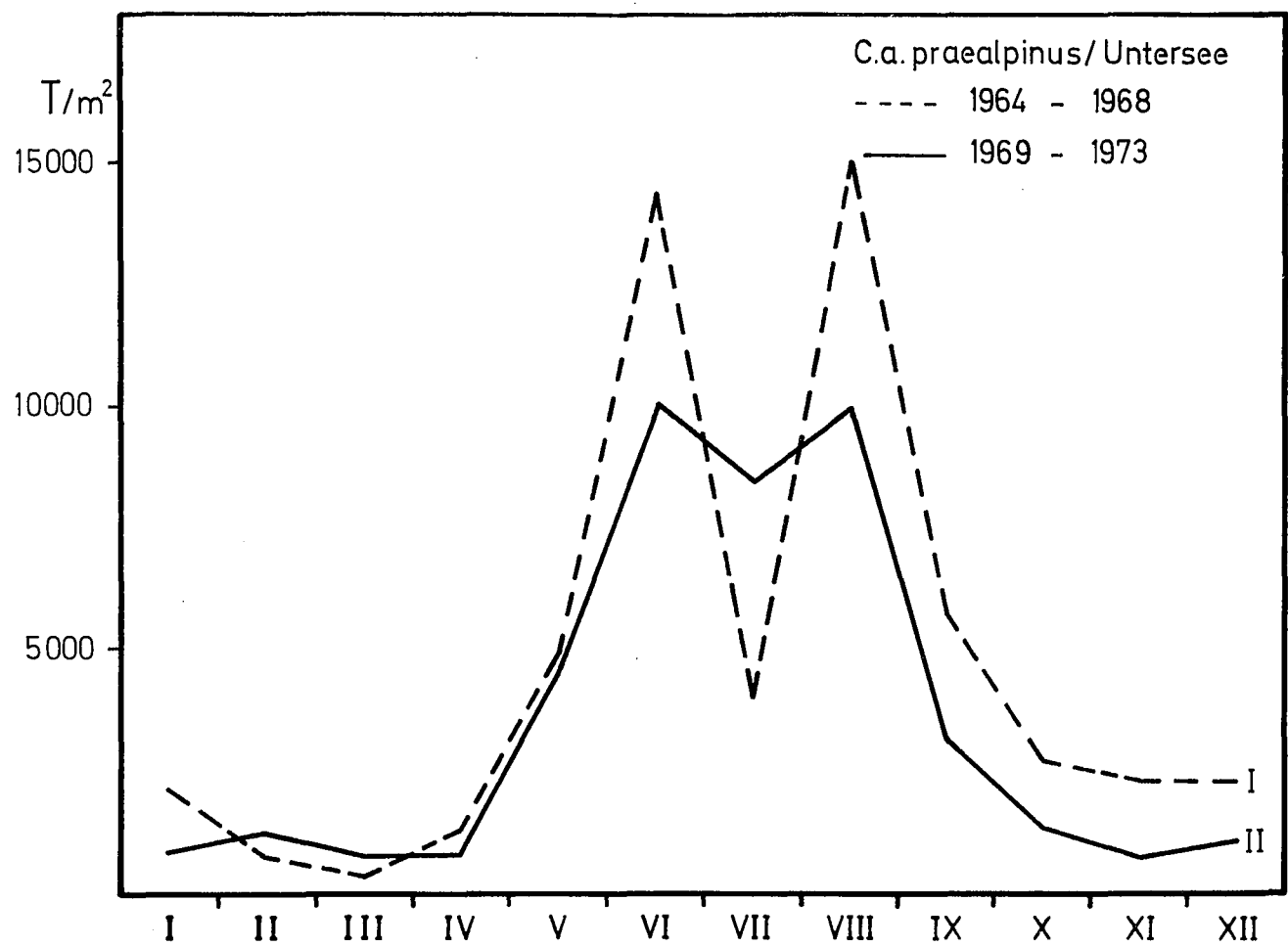


Abb. 64: Pentaden- Mittel

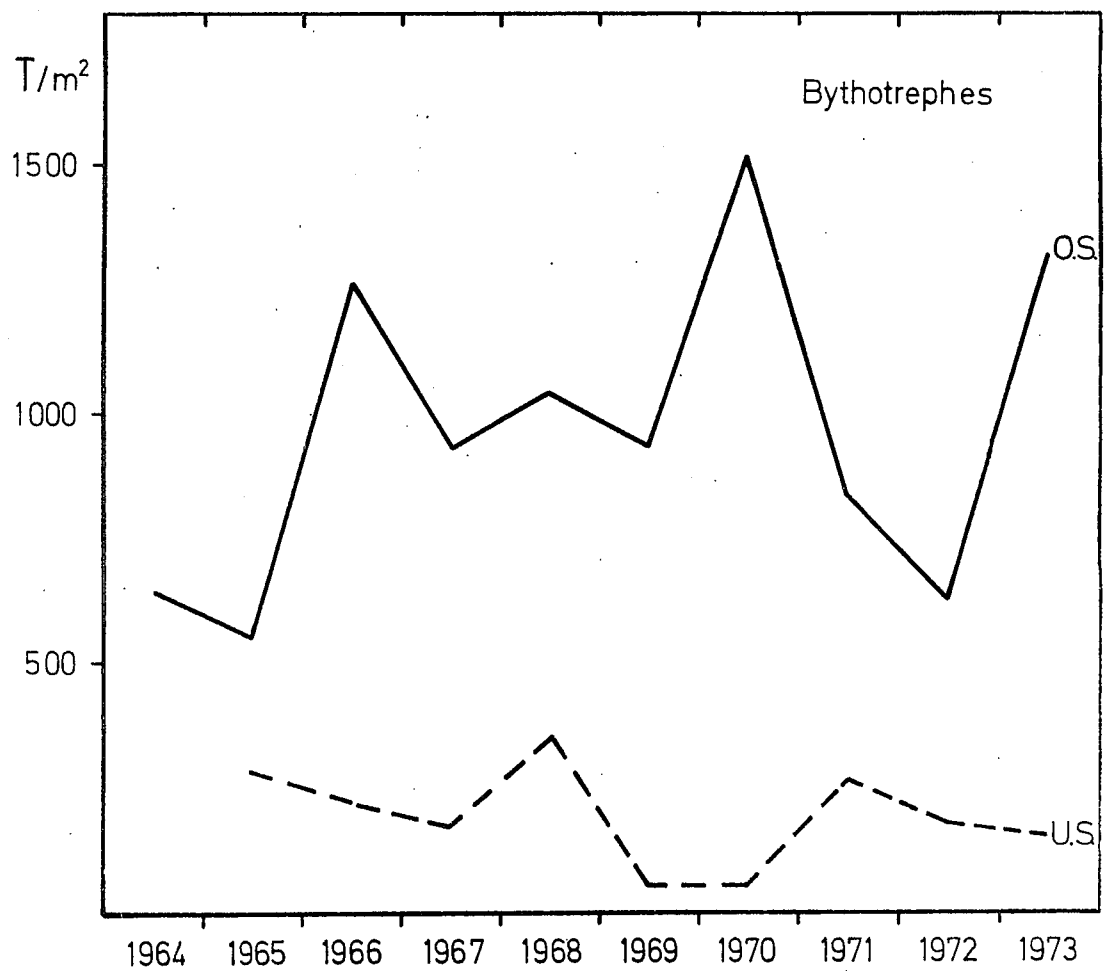
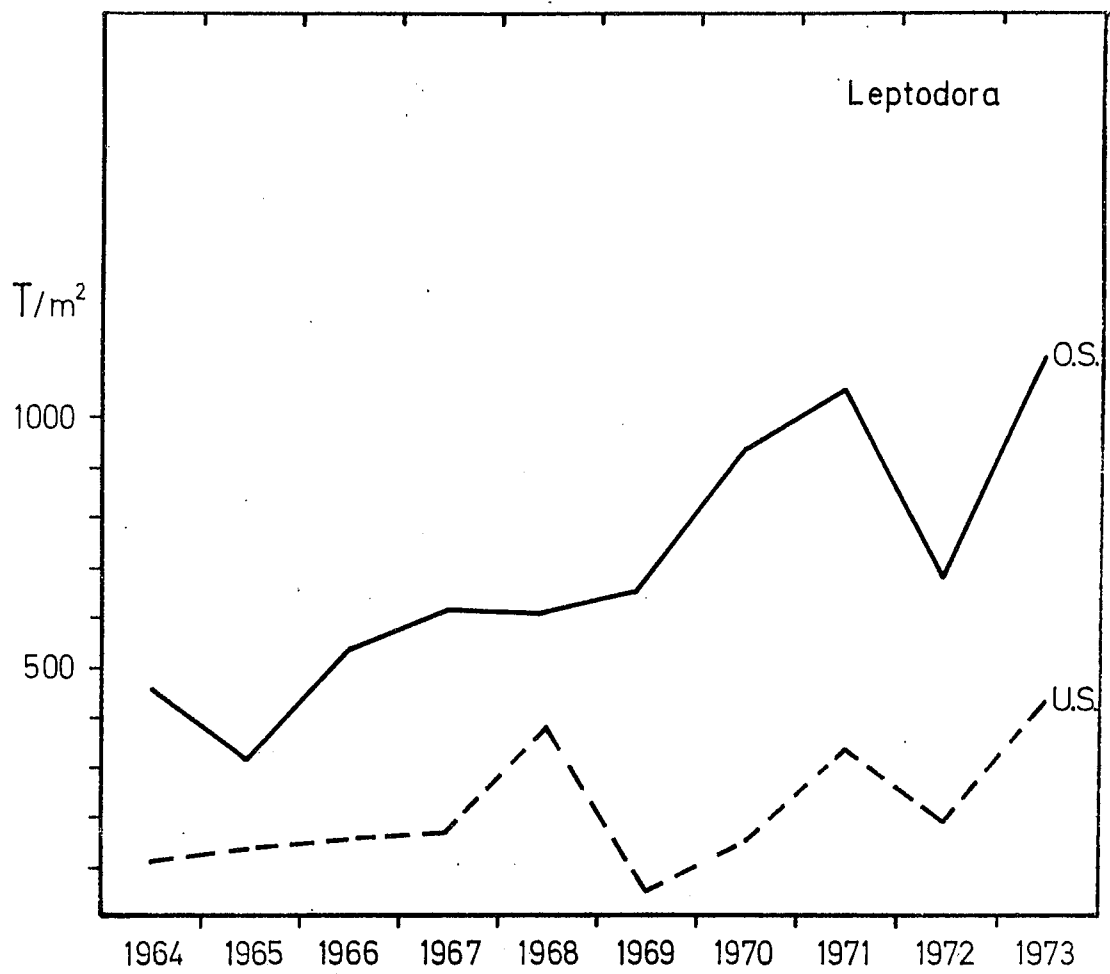


Abb. 65: Vergleich Obersee - Rheinsee

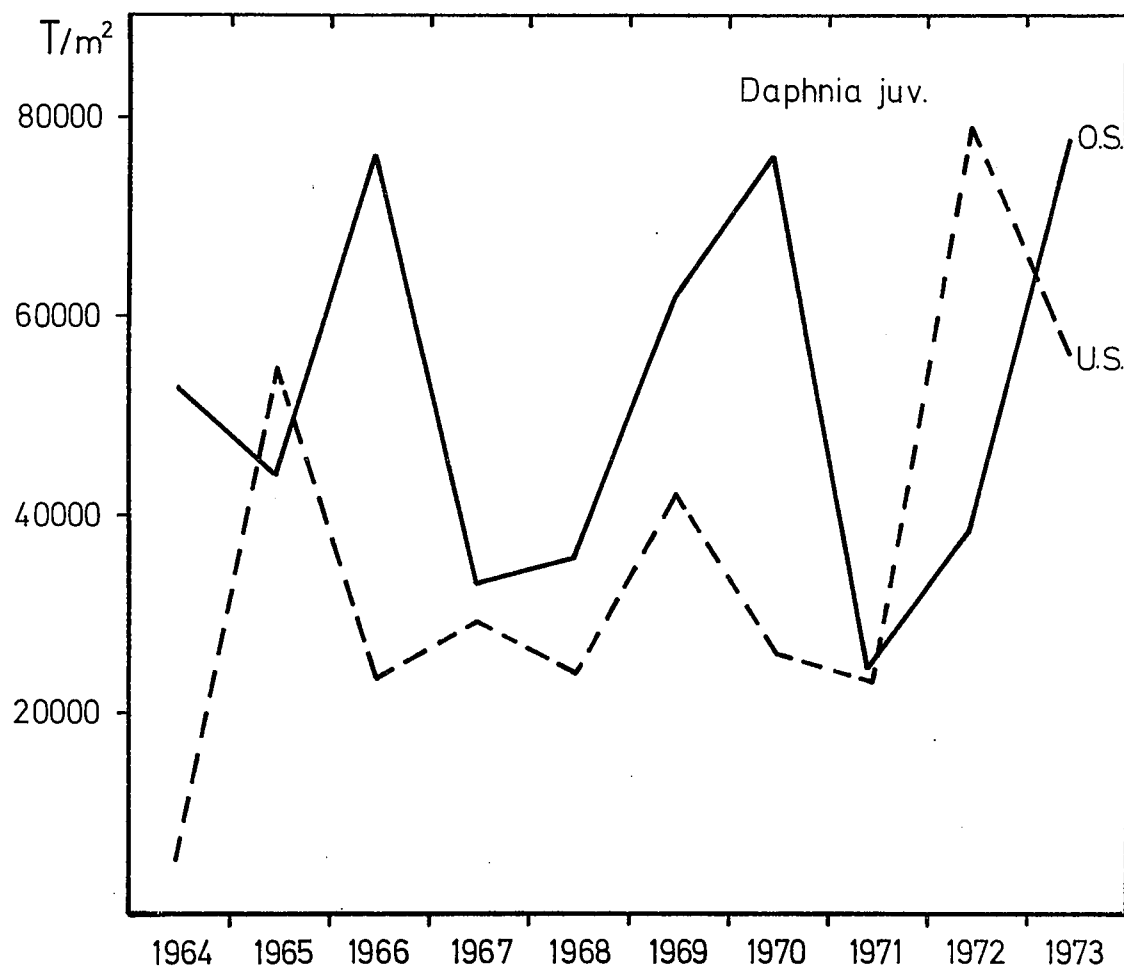
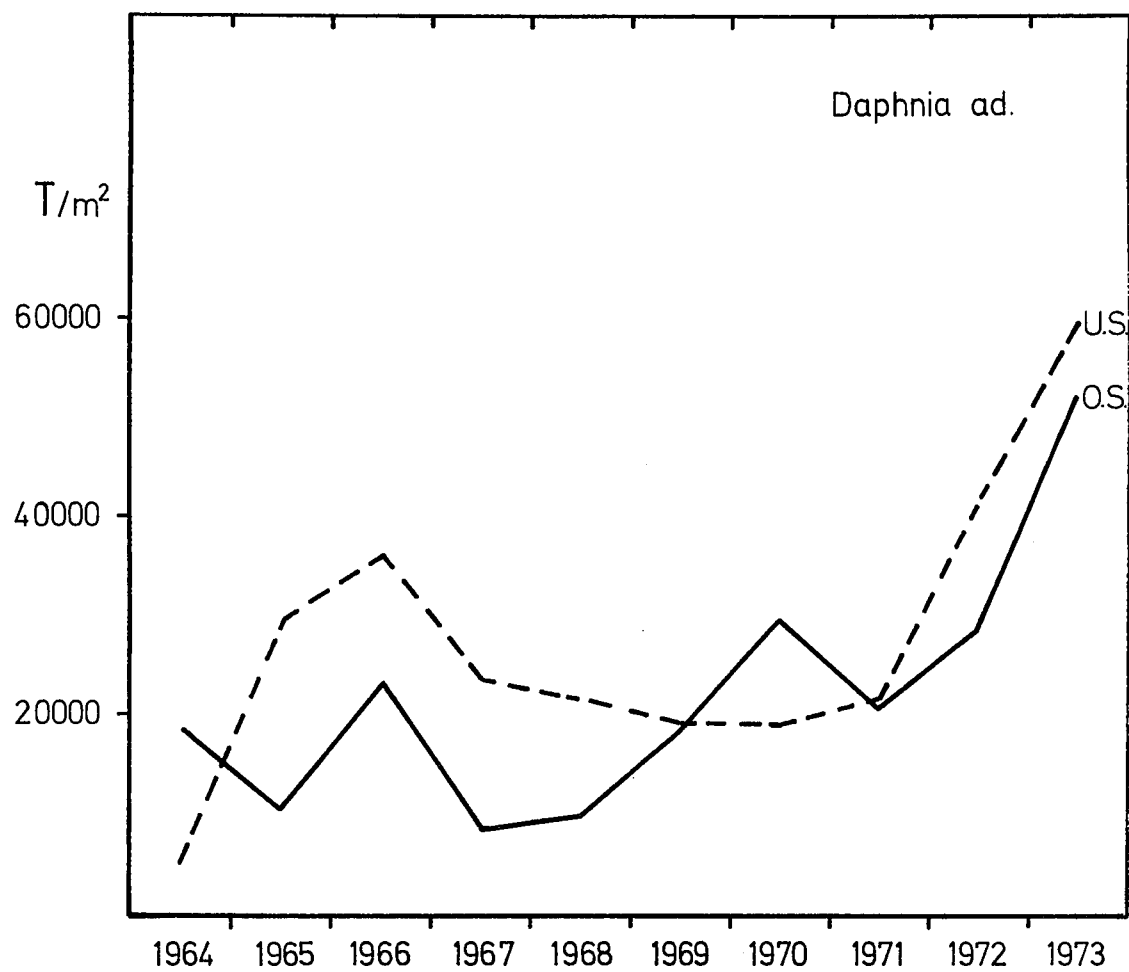


Abb. 66: Vergleich Obersee-Rheinsee

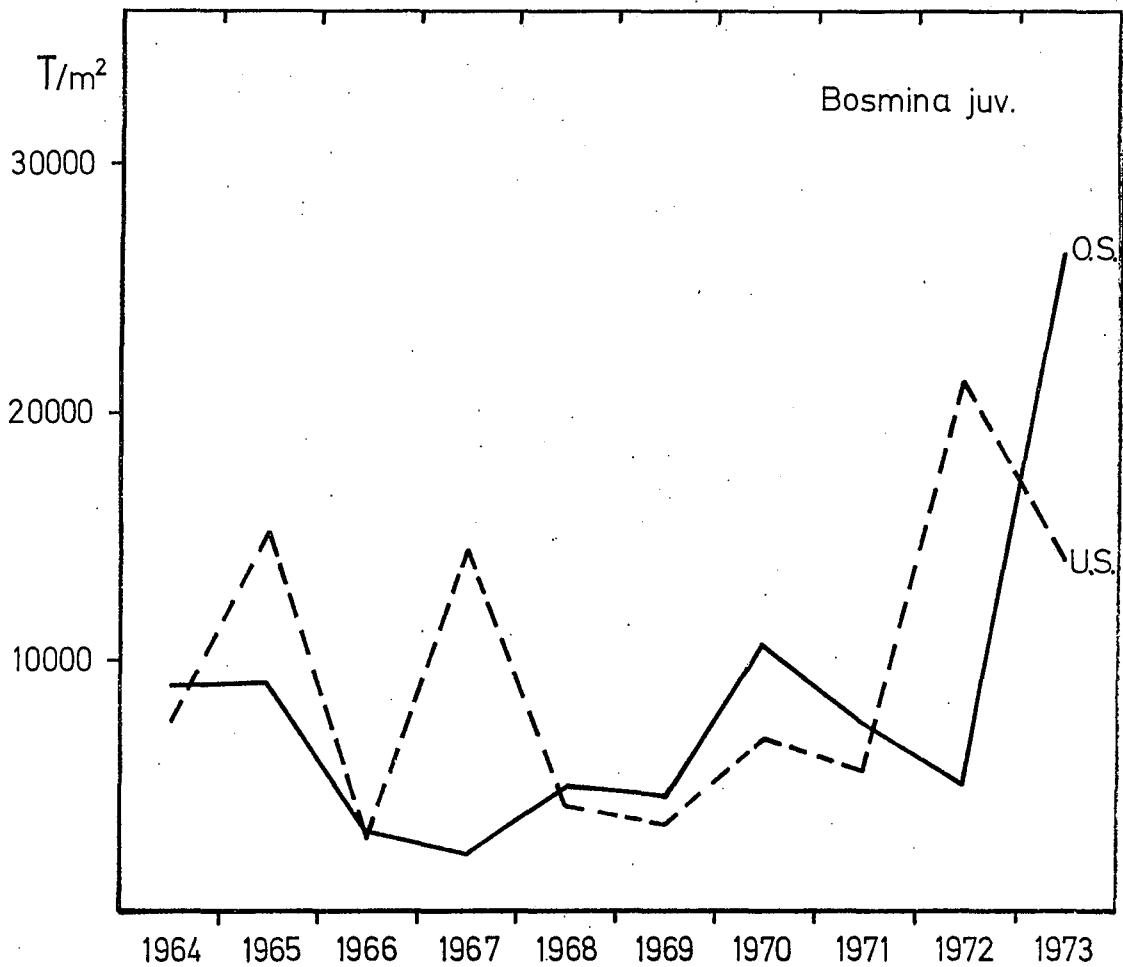
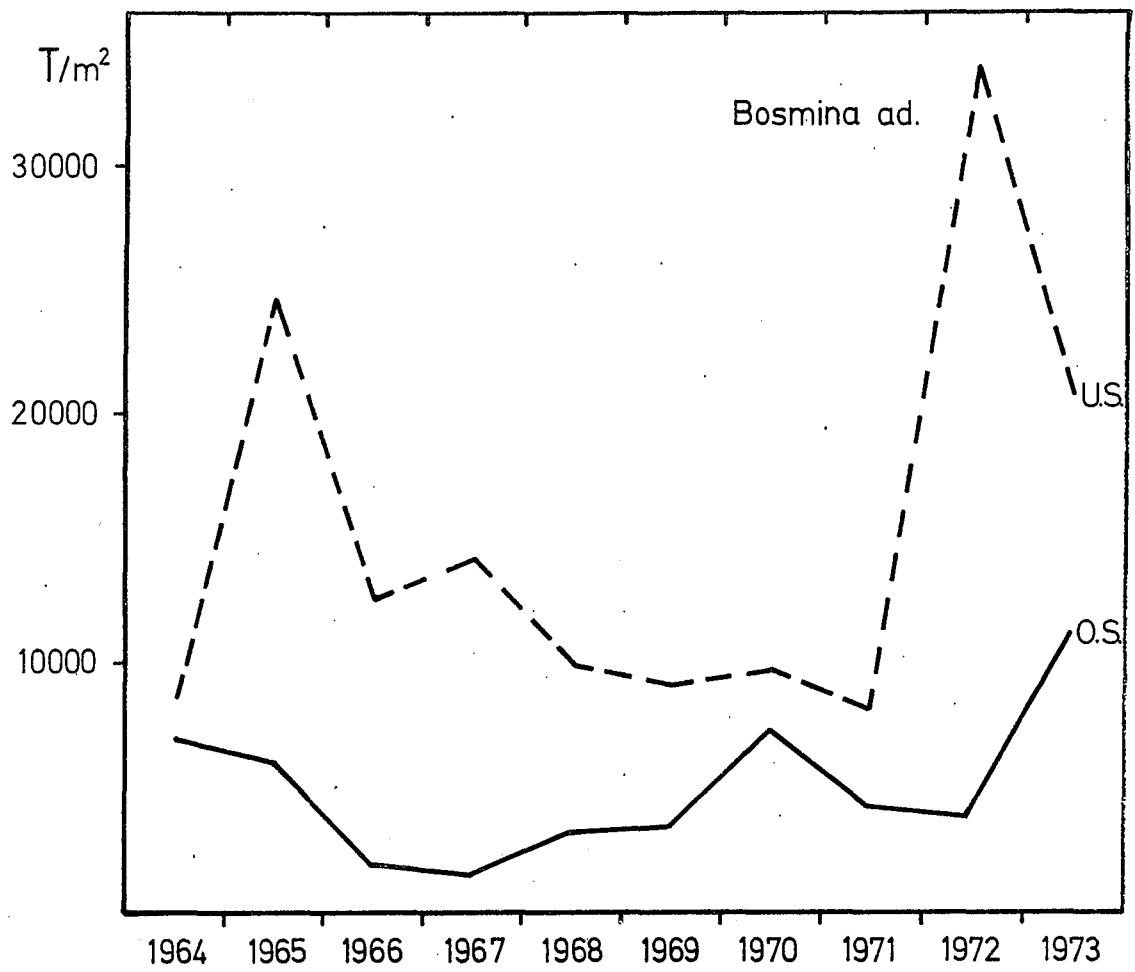


Abb. 67: Veraleich Obersee - Rheinsee

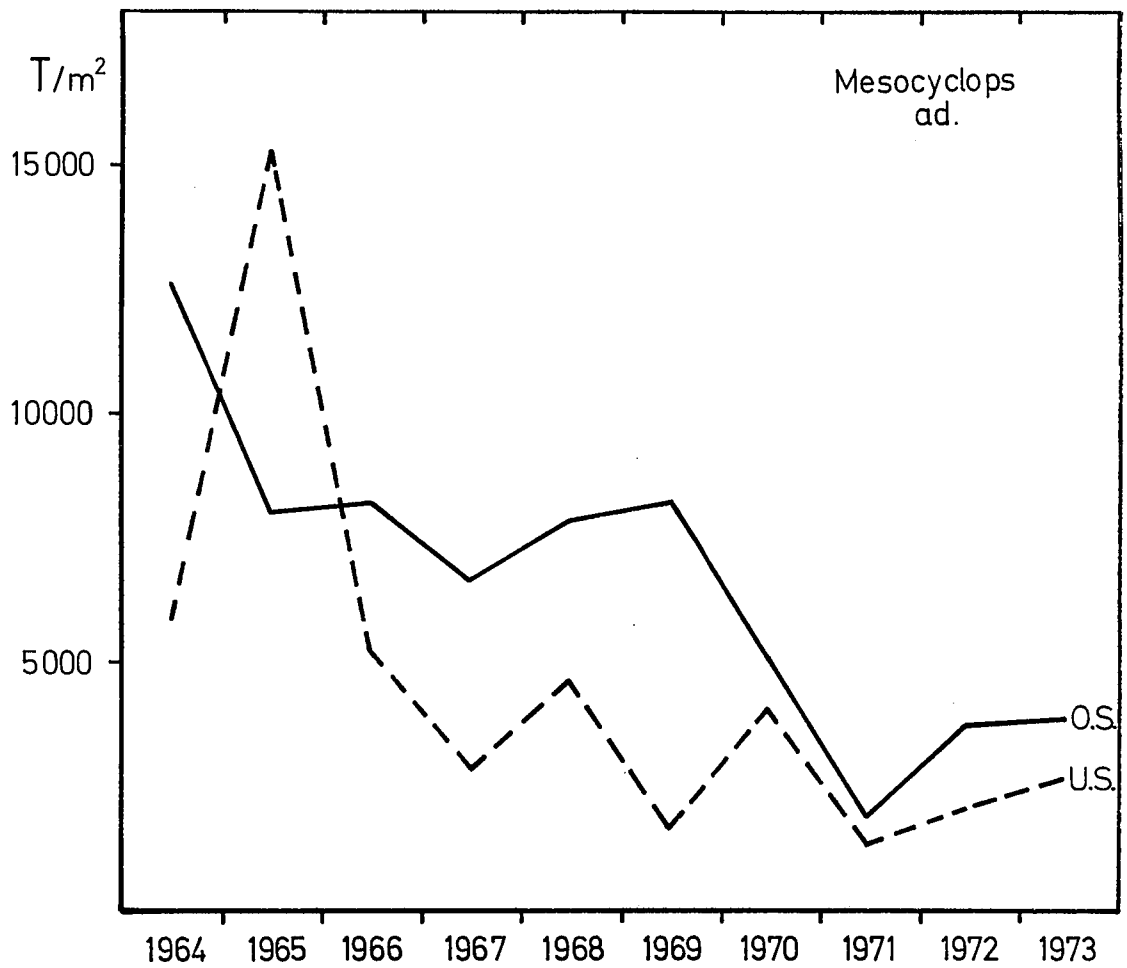
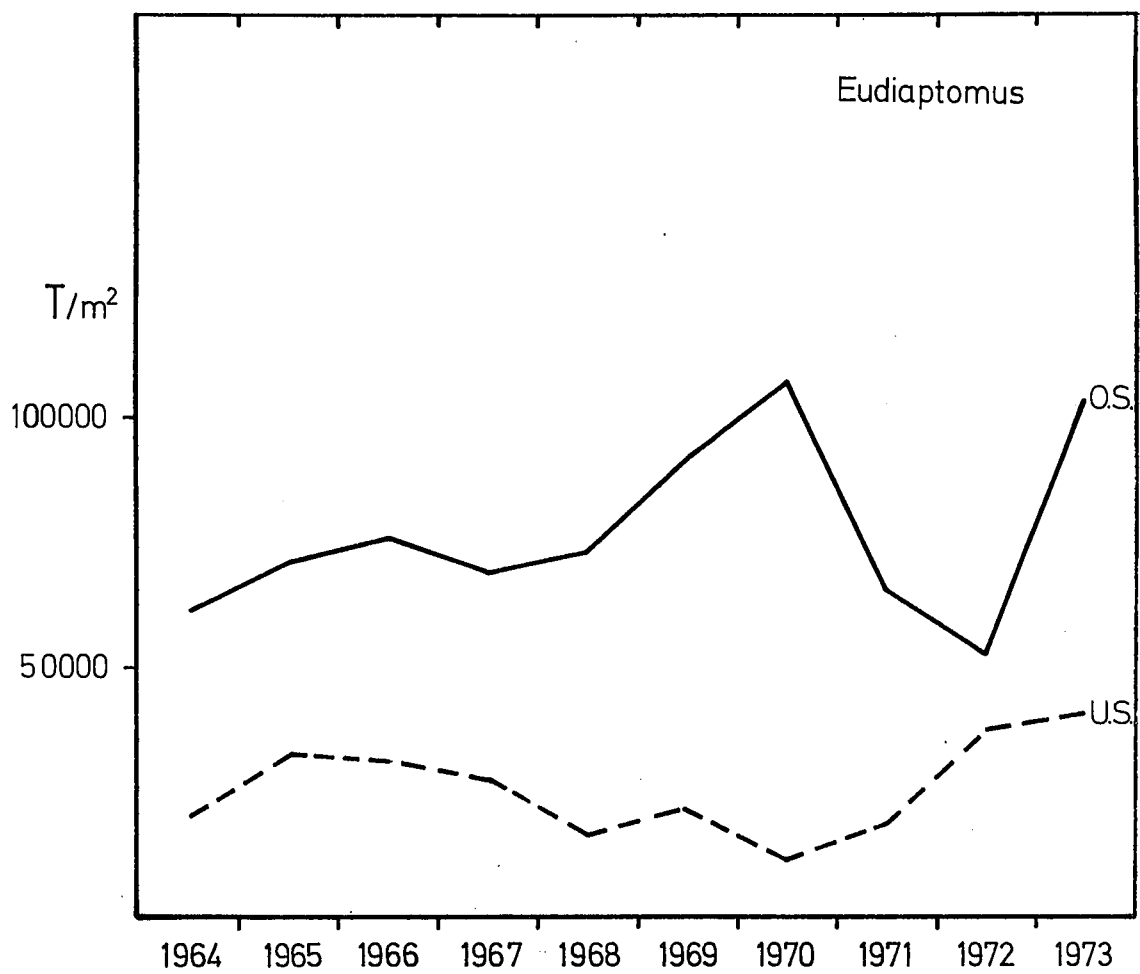


Abb. 68: Vergleich Obersee-Rheinsee

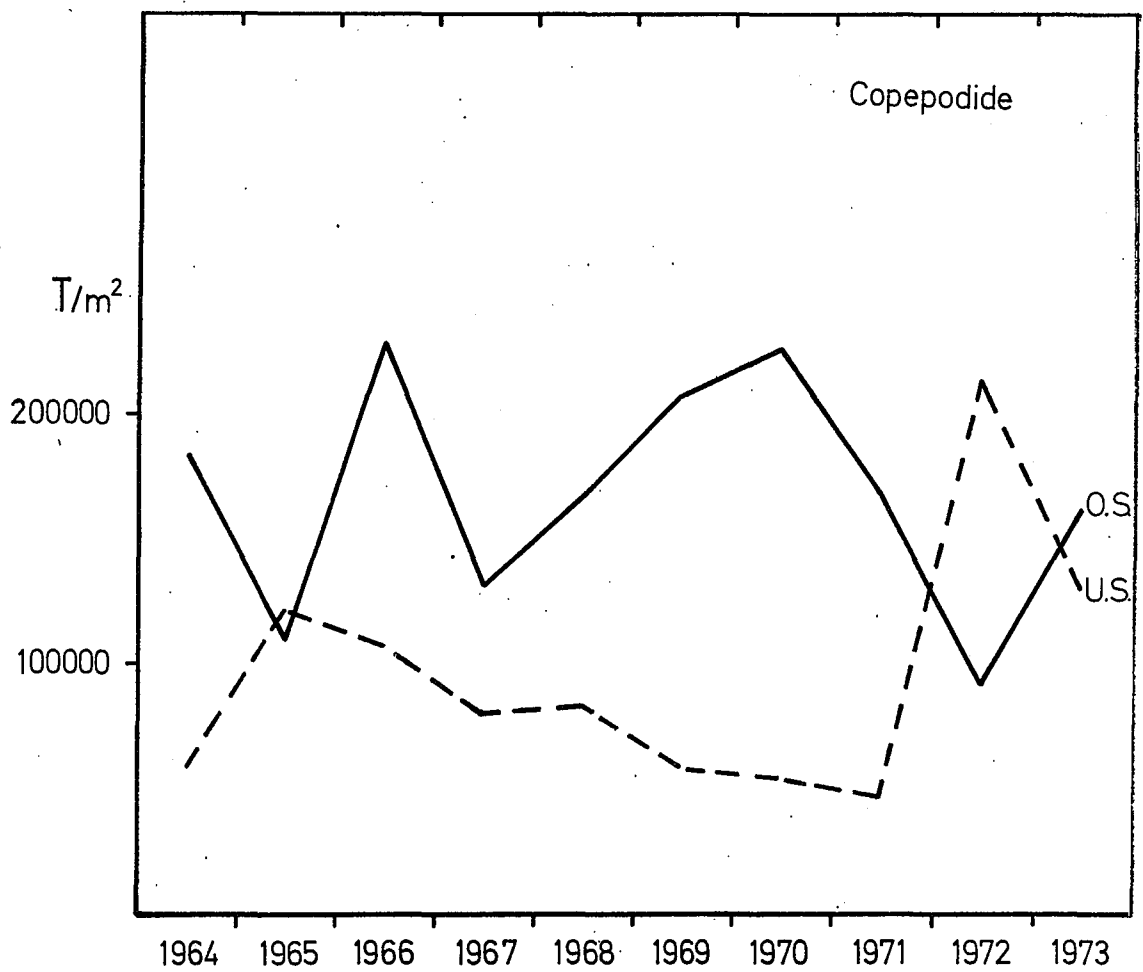
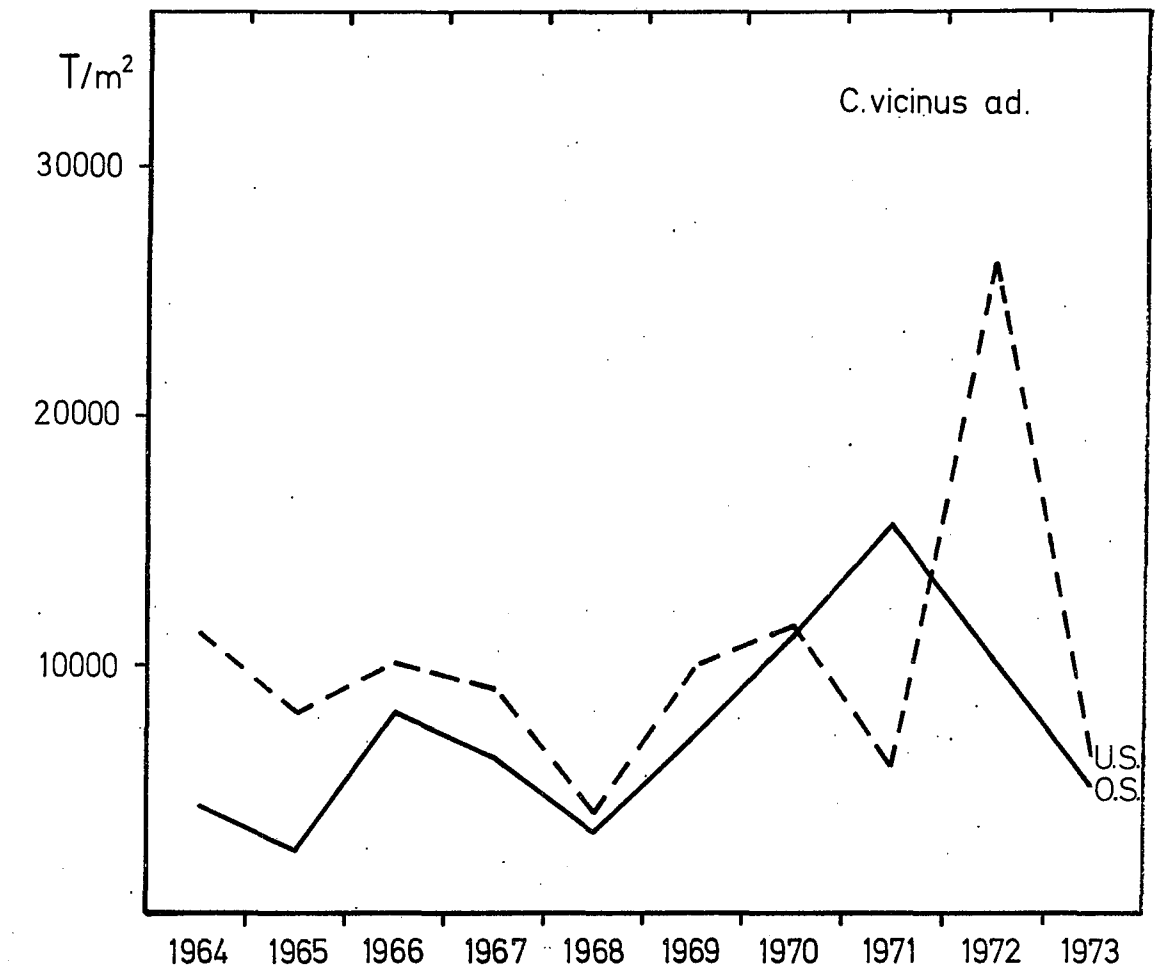


Abb. 69. Vergleich Obersee - Rheinsee

