

Ber. Int. Gewässerschutzkomm. Bodensee: 37, 1987

INTERNATIONALE GEWÄSSERSCHUTZKOMMISSION FÜR DEN BODENSEE

Bericht Nr. 37

**DIE ENTWICKLUNG DES CRUSTACEEN-PLANKTONS IM BODENSEE-OBERSEE 1972-1985
UND UNTERSEE - GNADENSEE UND RHEINSEE - (1974-1985)**

Bearbeiter: U. Einsle

- 1987 -

INHALT

	Seite
VORWORT	5
1. EINLEITUNG	6
2. ALLGEMEINE BEMERKUNGEN	9
3. DER VERLAUF DER EUTROPHIERUNG DES OBERSEES	12
4. BESPRECHUNG DER EINZELNEN ARTEN	14
4.1 Cladoceren	15
4.1.1 Die Gattung Daphnia	16
4.1.1.1 Das Verhältnis von Daphnia hyalina zu Daphnia galeata	18
4.1.1.2 Die Jahreszyklen	19
4.1.1.3 Daphnia pulicaria im Untersee	20
4.1.2 Die Gattung Bosmina	21
4.1.3 Bythotrephes und Leptodora	22
4.2 Copepoden	22
4.2.1 Eudiaptomus gracilis	22
4.2.2 Acanthodiptomus denticornis	24
4.2.3 Mesocyclops leuckarti	25
4.2.4 Cyclops vicinus	27
4.2.5 Cyclops strenuus	30
4.2.6 Cyclops bohater	30
4.2.7 Cyclops abyssorum	30
4.2.8 Acanthocyclops robustus	32
4.2.9 Diacyclops bicuspidatus	34
4.2.10 Megacyclops gigas	35
5. JAHRESMITTEL	36
5.1 Station Fischbach-Uttwil 1962-1985	36
5.2 Die einzelnen Stationen 1972-1985	37
5.3 Die "nicht korrekte" Darstellung der Jahresmittel	41
6. DISKUSSION	43
7. DIE MONATSMITTELWERTE	51
8. UNTERSEE (GNADENSEE UND RHEINSEE)	52
9. ZUSAMMENFASSUNG	53
10. LITERATUR	59

VORWORT

Die Bearbeitung des Crustaceenplanktons im Bodensee gehört zum Untersuchungsprogramm der Internationalen Gewässerschutzkommission für den Bodensee (IGKB). Zu Beginn der Arbeiten in erster Linie als Bestandsaufnahme und Dokumentation verstanden, entwickelte das Programm bald eine eigene Dynamik, gefördert durch die raschen Änderungen im Trophiezustand des Bodensees. Im nachhinein betrachtet kann man erkennen, daß wahrscheinlich gerade der für die gesamte Entwicklung der Biozönose entscheidende Zeitraum erfaßt wurde, wenn auch ein früherer Beginn, etwa anfangs der sechziger Jahre, von Vorteil gewesen wäre.

Immerhin ist auch dieses Jahrzehnt (1962-1971) zumindest für die Station Fischbach-Uttwil (Seemitte) erfaßt worden, so daß hier bis 1985 insgesamt ein Beobachtungszeitraum von 24 Jahren überblickt werden kann.

Bei den nachfolgend beschriebenen Untersuchungen galt es zunächst, die im Bericht Nr. 20 der IGKB dargestellte Entwicklung (1962-1974) fortzuschreiben. Dort waren die taxonomischen Grundlagen, die spezifischen Jahreszyklen, Vertikal- und Horizontalverteilung sowie, zumindest andeutungsweise, die täglichen Vertikalwanderungen erörtert worden. Das umfangreiche Material, das sich seitdem angesammelt hat, läßt sich allerdings nicht mehr in einen einzigen Bericht komprimieren. Es ist deshalb unumgänglich, in weiteren Publikationen die Teilgebiete getrennt abzuhandeln.

In ständigem Briefwechsel mit Dr. D. Flössner und Dr. U. Lieder wurde das zugeschickte Bodensee-Material diskutiert. Während mehrerer Aufenthalte in Konstanz versuchte Prof. P. Hebert (Kanada), mit Hilfe der Enzym-Elektrophorese einen Einblick in die Problematik der Bodensee-Daphnien zu gewinnen.

Ihnen sei für ihre freundschaftlichen Bemühungen herzlich gedankt. Dank auch an den Bootsführer Paul Romer für seine ständige Bereitschaft sowie auch an Frau Roszaliya Häberlein für die Berechnungen und die Reinzeichnungen der meisten Abbildungen.

1. EINLEITUNG

Bei den ersten umfassenden Untersuchungen zur Horizontalverteilung wurden ab 1971 in mehreren Querschnitten 25 Stationen im Obersee befahren; nach kurzer Zeit scheiterte dieses Unterfangen am Übermaß der Zählarbeit. Daher wurde die Zahl der Stationen in den Jahren 1972 bis 1973 auf dreizehn zwischen dem Ostende des Obersees und dem Überlinger See verringert; die Proben aus diesen Jahren sind gezählt und vorläufig bearbeitet. Ab dem Jahr 1974 wurden die Untersuchungen auf die fünf von der IGKB festgelegten Untersuchungspunkte Bregenzer Bucht, jeweils Seemitte Langenargen-Arbon, Fischbach-Uttwil, Hagnau-Altnau sowie vor Süßenmühle beschränkt.

Bei zwei bis drei Untersuchungsfahrten pro Monat ergaben sich so in den Jahren 1972 bis 1985 rund 350 Fahrtage (zurückgelegte Fahrstrecke auf dem Obersee allein für dieses Programm: über 40.000 km) mit 2.080 Profilen.

Die Unterscheidung der einzelnen Copepodidstadien der Ruderfußkrebse ist nur nach jahrelanger Übung und auch dann nur dem Spezialisten möglich; deshalb wurden alle Proben vom Bearbeiter ausgezählt. Mit der Aufteilung in die Copepodidstadien der einzelnen Arten und in die Adulten ergaben sich für eine Probe rund 50 Zählgruppen, so daß sich aus dem Obersee ein Material von über 104.000 Einzeldaten ansammelte, dazu ebensoviele Temperaturdaten und über 2.000 Sichttiefen-Messungen.

Die Proben aus dem Untersee (Gnadensee, Rheinsee, Zellersee) wurden mit einem eigens konstruierten Netz (Maschenweite 150 μ m) mit festem Konus und Meßrad mit Zählwerk genommen. An der jeweiligen Station wurde das Netz mehrere Male abgelassen und heraufgezogen; die ausgezählten Crustaceen ließen sich damit auf Tiere pro Kubikmeter umrechnen.

Die Zahl der Serien im Untersee blieb normalerweise auf eine monatliche Entnahme begrenzt, da hier die Untersuchung der chemischen Parameter im Vordergrund stand. Für das Crustaceen-Plankton ist dieser zeitliche Abstand zu groß, um etwa Jahresgänge aufzeichnen zu können; so wurden lediglich die gefundenen Tageswerte eingetragen, die allenfalls ein ungefähres Bild der Entwicklung aufzeigen.

Bei dieser graphischen Darstellung (Abb. 18-20) kann man aus der Häufung höherer oder niedriger Werte allgemein auf die ungefähre Bestandsdichte schließen. Eine ausführliche Diskussion oder ein Vergleich mit den Daten aus dem Obersee ist nicht möglich, so daß auf die Darstellung der Werte aus dem Zellersee ganz verzichtet wurde.

Die Problematik der Schließnetzfüge (Nansen-Schließnetz) war immer bekannt: Beim Emporziehen öffnet sich das Netz meist unterschiedlich weit, die für den Quadratmeter errechneten Zahlen sind also sicher zu niedrig. Eine Abschätzung war jedoch erst möglich, als ein Hydrobios-Netz mit festem Konus und Deckel-Verschuß in Gebrauch genommen wurde. Unter der Annahme, daß damit ein ständig gleicher Durchmesser einer Wassersäule durchfischt wird, ließen sich die parallel dazu entnommenen Schließnetzfüge vergleichen und größenordnungsmäßig umrechnen. Dabei wurde festgestellt, daß die Schließnetzfüge mit dem Faktor 2,5 bis 3 zu multiplizieren sind, um die Größenordnung des Netzes mit Deckel-Verschuß zu erreichen.

Diese Umrechnung wurde nun für alle Daten dieses Berichtes vorgenommen. Demzufolge sind die im Bericht Nr. 20 angegebenen Werte um den Faktor 3 zu niedrig; am Verlauf der Kurven hat sich dadurch allerdings nichts geändert. Es war angebracht, das gesamte Projekt mit dem gleichen Netz-Typ durchzuführen, um methodisch bedingte Änderungen zu vermeiden. Die laufenden Arbeiten (ab 1986) werden nur noch mit dem Hydrobios-Netz weitergeführt.

Die bereits auf dem Schiff zusammengefaßten drei bis vier Schließnetzproben wurden sofort mit Formalin auf etwa 4% fixiert. Der gesamte Fang wurde im Labor zur Erfassung der häufigsten Formen in ein Hundertstel und ein Zehntel aufgeteilt und bei Tageslicht schließlich ganz durchgezählt.

Erläuterung einiger spezieller Ausdrücke:

Cladoceren:	Blattfußkrebse ("Wasserflöhe")
Copepoden:	Ruderfußkrebse ("Hüpfertlinge")
Nauplien:	Die ersten 6 Larvenstadien der Copepoden.
Copepodide:	Die 5 auf die Naupliusphase folgenden, bereits wie Copepoden aussehenden Larvenstadien (CI-CV).
Rostrum der Daphnien:	Hinteres, unteres Kopfende
Helm der Daphnien:	Saisonbedingte Erhöhung und/oder Zuspitzung der Vorderseite des Kopfes.
Diapause:	Durch äußere Einflüsse ausgelöste Entwicklungshemmung.
Dormanz:	Schlafähnlicher Zustand während der Diapause.
herbivor:	Von pflanzlichen Organismen lebende Tiere.
carnivor:	"räuberisch" lebende Tiere.
Klarwasserstadium:	In der Zeit der fröhsummerlichen Bestandsmaxima von <i>Daphnia galeata</i> wird das Phytoplankton im Epilimnion so weit aufgezehrt, daß die Sichttiefe für 1 bis 2 Wochen (meist anfangs Juni) auf sehr hohe Werte ansteigt.

2. ALLGEMEINE BEMERKUNGEN

Auf einige biologische und ökologische Eigenheiten der Obersee-Populationen wurde bereits im Bericht Nr. 20 der IGKB hingewiesen. Da, wie schon erwähnt, das umfangreiche Material der Untersuchungen zur Horizontalverteilung aus den Jahren 1972 und 1973 noch nicht statistisch bearbeitet werden konnte, sollen an dieser Stelle einige Hinweise zu diesem sehr wichtigen Fragenkomplex genügen.

In der horizontalen Verteilung zeigten die Bestände der nach 1950 im Obersee neu aufgetretenen Arten wie *Eubosmina longirostris*, die kleinen *Daphnia*-Bastardformen, *Acanthodiaptomus denticornis* und *Acanthocyclops robustus* eine deutliche Bevorzugung vor allem der Bregenzer Bucht und der nordwestlich daran anschließenden Seegebiete. Auch *Cyclops vicinus* erreichte im östlichen Obersee seine höchsten Bestandsdichten.

Die "alteingesessenen" Arten *Daphnia hyalina*, *Eudiaptomus gracilis*, die Phänotypen der Gattung *Mesocyclops* sowie *Cyclops abyssorum* ließen zu keiner Zeit diese Präferenzen erkennen, sie waren sehr viel gleichmäßiger verteilt oder erreichten ihre höchsten Jahresmittelwerte sogar eher in der Seemitte.

Neben den Unterschieden in der Bestandsdichte waren auch zeitliche Differenzen in der Entwicklung der Populationen zu beobachten: Die erste Adultengeneration von *Cyclops vicinus* erschien nach der sommerlichen Diapause der vierten Copepodide im Herbst zuerst in der Bregenzer Bucht, ebenso die jüngsten Copepodide im Frühjahr. In dieser Zeit (April, Mai) zeigte sich hier auch der zeitliche Vorsprung im raschen Aufbau der Bestände der Daphnien und Bosminen. Insgesamt dürfte die Entwicklung im Ostteil des Sees, besonders jedoch in der Bregenzer Bucht, etwa um drei Wochen früher einsetzen als im zentralen und westlichen Teil des Obersees. Eine meßbar frühere Erwärmung des Wassers war nicht festzustellen, möglicherweise dürfte das lokale Lichtklima oder der Einfluß des Alpenrheins eine Rolle spielen.

An dieser Stelle ist anzumerken, daß noch planmäßige Untersuchungen zur Verteilung der Crustaceen im ufernahen Flachwasserbereich fehlen. Mit Sicherheit beginnt hier die Entwicklung im Frühjahr ebenfalls eher als im Pelagial, eine Reihe von gelegentlichen Fängen deutet darauf

hin. Inwieweit diese Biotope das eigentliche Pelagial beeinflussen, ist zumindest für die Crustaceen in quantitativer Hinsicht noch ungeklärt.

Es ist für die Zukunft geplant, diesen für das Verständnis der Crustaceen-Biozönosen wichtigen Gesichtspunkt in einem speziellen Programm anzugehen. Vorläufig muß immer wieder betont werden, daß die vorliegenden Ergebnisse nur auf den Bereich des Pelagials zutreffen, das natürlich erst zusammen mit dem Benthos und Litoral eine biologische Einheit bildet.

Über die tageszeitliche Tiefenverteilung der Crustaceen wurden im Bericht Nr. 20 ebenfalls einige Angaben gemacht, ergänzt durch eine Reihe graphischer Darstellungen. Diese Ergebnisse brauchen an dieser Stelle nicht wiederholt zu werden; die seit 1986 laufenden Arbeiten an der Station Fischbach-Uttwil befassen sich speziell mit diesen Fragen, sie bestätigen bisher die bereits früher mitgeteilten Einzelheiten.

Von besonderer Bedeutung erscheint in diesem Zusammenhang die Tatsache, daß ein mehr oder weniger großer Anteil einer Population ständig in größere Tiefen absinkt und damit offensichtlich aus dem Fortpflanzungsprozeß ausscheidet. Diese Absinkverluste betreffen in großem Maßstab die Nauplien, in geringerem Umfang die jüngeren Copepodidstadien. Von den adulten Tieren ist bekannt, daß sie am Ende eines 'Generationszyklus' ebenfalls absinken, offenbar verursacht durch die nachlassende Vitalität.

Diese Absinkverluste wurden bislang bei populationsdynamischen Berechnungen nicht oder kaum berücksichtigt. Es ist deshalb irreführend, die Fortpflanzungsleistung einer Population anhand der in der gesamten Wassersäule gefundenen Zahlen pro Raum- oder Flächeneinheit abzuschätzen. Ganz offensichtlich findet die Reproduktion ausschließlich in jenem Bereich statt, der etwa das Ausmaß der täglichen Vertikalwanderungen umfaßt. Man darf davon ausgehen, daß die wanderungsaktiven Tiere einer Population noch über die nötige Vitalität zur Fortpflanzung verfügen, daß andererseits ihre Nachkommen, die frisch geschlüpften Cladoceren, die Nauplien und die jungen Copepodidstadien, noch in Wasserschichten mit optimalen Lebensbedingungen geraten. Es wäre deshalb für eine derartige Analyse erforderlich, das jahreszeitlich verschiedene Ausmaß der Vertikalwanderungen zu kennen.

Diese sehr aufwendigen Arbeiten waren im Rahmen des vorliegenden Programmes nicht möglich. Für die Jahre 1977 und 1978 (Stich & Lampert 1981), speziell für *Bosmina* von 1980 bis 1982 (Müller 1985) sowie für die Vegetationsperiode 1982 (Geller 1986) liegen einige Angaben über die Wanderungen der Crustaceen im Pelagial des Überlingersees vor, die eigene Ergebnisse (Einsle 1964 b, 1965, 1966 a, 1969, 1977) bestätigen. Die 1963 durchgeführten und kürzlich völlig ausgewerteten Probenahmen ergaben gerade für die Cyclopiden bemerkenswerte Einzelheiten (Publikation in Vorbereitung). Auch während der noch schwachen Temperaturschichtung im Frühjahr (Mai) zeigten alle Arten eine Tageswanderung, die allerdings für *Daphnia galeata* und *Cyclops vicinus* nur Amplituden von wenigen Metern ergab. Zum Sommer hin nehmen die meisten der Arten eine größere Tagestiefe ein, die Strecke der täglichen Wanderungen erhöht sich dadurch zusehends.

Besonders deutlich ausgeprägt sind die vertikalen Tageswanderungen der Population von *Cyclops abyssorum*, die im Obersee etwa im Oktober tagsüber bevorzugt zwischen 30 und 50 Metern lebt, nach Einbruch der Dunkelheit jedoch die oberen Wasserschichten aufsucht. Dabei wandern auch die jüngsten Copepodidstadien sehr intensiv und erreichen Amplituden von 20 Metern und mehr.

Die Vertikalwanderung von *Cyclops vicinus* im Frühjahr führt schon bei beginnender Dämmerung zu einer starken Ansammlung von eiertragenden Weibchen unmittelbar unter der Wasseroberfläche. Es liegt nahe, in diesem von *Cyclops abyssorum* abweichenden Verhalten einen Zusammenhang mit der nachfolgenden Diapause der vierten Copepodide zu sehen; deren Entwicklungsstagnation wird durch die Photoperiodik, d.h. eine bestimmte Tageslänge, ausgelöst. Man hat den Eindruck, daß *Cyclops vicinus* durch sein Wanderungsverhalten eine genaue Information über die aktuelle Tageslänge bekommt.

Zusammenfassend ist zu sagen, daß sowohl die sehr unterschiedliche horizontale Verteilung mit lokalen Präferenzen und zeitlichen Verschiebungen in der Entwicklung als auch das artspezifische Verhalten in der täglichen Tiefeneinschichtung zu einem höchst komplexen Muster führen, dessen Einzelheiten derzeit gerade erst erahnt werden können.

3. DER VERLAUF DER EUTROPHIERUNG DES OBERSEES

Die längerfristige Entwicklung der für die Beurteilung des Trophiegrades bedeutsamen Parameter ist u.a. im Jahresbericht Nr. 12, "Limnologischer Zustand des Bodensees" (IGKB) für den hier infrage kommenden Zeitraum übersichtlich dargestellt. Demnach war vor allem von 1970 bis 1975 eine rasante Erhöhung der Phosphat-Konzentrationen zu beobachten. Gleichzeitig gingen die Sauerstoff-Gehalte über Grund bedenklich auf Werte zwischen 2 und 3 mg/l (am Ende der Sommerstagnation) zurück. Diese Entwicklung stagnierte für den Phosphor von etwa 1978 an, die Sauerstoffwerte über Grund stiegen allmählich wieder an.

Man kann demnach etwas vergrößernd formulieren, daß der Prozeß der Eutrophierung in der ersten Hälfte der siebziger Jahre seinen Höhepunkt erreichte. Der Verlauf der Sauerstoff-Verteilung deutete auf eine hohe organische Produktion im Pelagial hin, die offensichtlich in diesem Zeitraum auch zu hohen Beständen an Planktonorganismen geführt haben muß.

Die Auswirkungen für das Crustaceenplankton werden in diesem Bericht dargestellt. Für das Phytoplankton ist ein eigener Bericht in Arbeit. Wie in früheren Berichten immer wieder betont ist im Bereich der biologischen Parameter eine mögliche Stagnation oder gar eine Rückläufigkeit der Kurvenverläufe erst mit einer gewissen Verzögerung gegenüber den chemischen Kriterien zu erwarten. Umso erstaunlicher ist, um diese Aussage vorweg zu nehmen, wie überraschend schnell auch in der Planktonbiozönose Entwicklungen zu beobachten waren, die aus heutiger Sicht wohl tatsächlich als erste Anzeichen einer Restaurierung des Obersees zu betrachten sind.

Mehr zur Illustration der Veränderungen im Trophiegrad sollen hier zwei Hinweise dienen, die nicht unbedingt als wissenschaftlich bedeutsame Kriterien gelten können:

Das Absetzvolumen

Das gesamte Volumen eines Netzfanges, gemessen als Absetzvolumen (cm^3/m^2) ist sicher kein präzises Merkmal für die organische Produktion. Es hängt zudem von der Masse des Phytoplanktons ab, genauer gesagt von der Maschenweite des Netzes, das mit seinen $104 \mu\text{m}$ nur die größeren, kolonienbildenden Algen zurückhält. Abgesehen von wenigen Wochen im Jahr, in den Zeiten des Auftretens der Kolonien von Diatomeen und Blaualgen, besteht der Netzfang im Obersee jedoch meist aus Crustaceen, die nahezu quantitativ richtig gefangen werden. Das Absetzvolumen vermittelt also durchaus einen Eindruck von der vorhandenen Zooplanktonmenge; ein mehr oder weniger großer Netzhalt ist zudem eher vorstellbar als die Absolutzahlen eines Kleinkreb-
ses.

In der Tabelle 1 sind die Absetzvolumina für die fünf Stationen als Volumen pro Quadratmeter aufgetragen. Es wäre zu erwarten, daß Mitte der siebziger Jahre die höchsten Zahlen, nach 1980 allmählich geringere Werte auftreten sollten. Tatsächlich läßt sich dieser grobe Verlauf in den zusammengefaßten Mittelwerten je zweier Jahre in etwa erkennen: Interessanterweise beginnt der Rückgang der Zahlen in den Stationen östlich der Seemitte deutlich früher als in Hagnau-Altnau und Süßenmühle.

Die Sichttiefe

Wie bei den Absetzvolumina kann man sehr vereinfachend erwarten, daß mit abnehmenden Planktonvolumina die Sichttiefe zunehmen müßte, falls die Trübung des Wassers tatsächlich vor allem auf den Planktongehalt zurückgehen sollte. Dies gilt nicht unbedingt für die Bregenzer Bucht, da sich hier bekanntlich der Einfluß des Alpenrheins durch geringere Sichttiefen bemerkbar macht.

Wie in Tabelle 1 dargestellt, nahmen die Mittel der Sichttiefen auf den verschiedenen Stationen in der Tat zu, allerdings erst in den Jahren 1984 und 1985. Angesichts der stark windabhängigen Verteilung des Oberflächenwassers kommt dieser Tabelle insgesamt kein großes Gewicht zu, sie illustriert trotzdem anschaulich die Entwicklung, die sich auch in den Beständen der Crustaceen zeigte.

Auf das "Klarwasserstadium" im Juni, in der Zeit der maximalen Bestände der Daphnien, wird an anderer Stelle eingegangen werden (Lampert & Schober 1978).

4. **BESPRECHUNG DER EINZELNEN ARTEN**

Um die in den Abbildungen 21-32 gezeigten Diagramme der Monatsmittelwerte besser beurteilen zu können, ist es nötig, die Jahreszyklen der einzelnen Arten sowie ihre taxonomische Bewertung gesondert zu besprechen. Insbesondere soll dabei versucht werden, die eher endogen bestimmten Prinzipien des Auftretens herauszuarbeiten.

Bei den bisher unternommenen Berechnungen der "Populationsdynamik" stellte sich immer wieder die - nicht überraschende - Tatsache heraus, daß der Verlauf der aktuellen Bestände durchaus nicht immer die wirkliche Fortpflanzungsleistung der Populationen widerspiegelt. Gerade bei den pelagisch lebenden Crustaceen wirken die oft hohen Verlustraten (durch Fraß, Absinken u.a.) derart stark auf die Bestände ein, daß die gefundenen Absolutwerte nur als Nettobetrag zwischen Produktion (Fortpflanzungsleistung) und Verlusten angesehen werden können. Ein Bestandsmaximum deutet also nicht unbedingt auf ein vorangegangenes Fortpflanzungsmaximum hin, es kann ebenso durch verringerte Verlustraten entstehen. Für den Bodensee-Obersee liegen einige dieser Analysen vor: Elster (1954) befaßte sich mit der Populationsdynamik von *Eudiaptomus* und *Heterocope*, Elster & Schwoerbel (1970) von *Daphnia hyalina*, jeweils aus einem Material der Jahre 1932-1935. Eigene Arbeiten aus Untersuchungen am Mindelsee und den Buchenseen (Einsle 1969 d) versuchten, auf ähnlicher Grundlage diese Beziehungen ebenfalls bei Copepoden aufzuzeigen. Auf einige der Schwierigkeiten wurde bereits hingewiesen, neue Überlegungen zu diesem Thema werden nötig sein.

Bei den Cladoceren wurden in der vorliegenden Arbeit lediglich die Gesamtzahl der juvenilen von den nach "Arten" getrennten adulten Tieren unterschieden; ein Maß für die Produktivität der Generationen wäre die Anzahl der Eier im Brutraum gewesen, doch war eine derartige Zählung im Rahmen dieser Untersuchungen aus zeitlichen Gründen nicht möglich. Die Bestimmung der Eizahlen in den Eiballen der Copepoden, eine ebenfalls recht aufwendige Arbeit, ließ sich nur für einige Jahre durchführen. Diese Eizahlen pro Ballen sind auch deshalb recht interessant, als sie einen Hinweis auf den Ernährungszustand der Popu-

lation geben können. Deutlich war etwa festzustellen, daß sich die mittlere Eizahl pro Ballen vor allem bei Eudiaptomus (Filtrierer) langfristig in etwa mit dem Trophiegrad änderte, also einen Anstieg während der siebziger Jahre und einen Rückgang in den vergangenen Jahren aufwies.

Die getrennte Auszählung der Copepodidstadien der Ruderfußkrebse macht es möglich, zumindest in dieser Lebensphase der Tiere die Zeiten erhöhter Fortpflanzungstätigkeit zu erkennen. Die prozentuale Verteilung der fünf Copepodidstadien (CI-CV) weist bei einem hohen Anteil der jüngsten Stadien (I und II) auf vorangegangene Produktionsschübe hin, ein Überwiegen älterer Stadien (IV und V) auf - unterschiedlich bedingte - Entwicklungshemmungen. Besonders Intervalle mit totaler (*Cyclops vicinus*, *C. strenuus*, *C. bohater*) oder nur noch rudimentär vorhandener Diapause (*Cyclops abyssorum*) lassen sich auf diese Weise erkennen.

4.1 Cladoceren

Die größten Schwierigkeiten in der Taxonomie der gesamten Crustaceen überhaupt finden sich in den Gattungen *Daphnia* und *Bosmina*. Über dieses Gebiet existiert eine fast unübersehbare Literatur, ohne daß sich - bis vor wenigen Jahren - eine Lösung abgezeichnet hätte. In der Zwischenzeit haben D. Flössner (Jena) und U. Lieder (Berlin) mit morphologischen Untersuchungen einige entscheidende Denkanstöße gegeben, P. Hebert und G. Wolf haben zusätzlich wertvolle Informationen durch die Methode der Enzym-Elektrophorese beigesteuert. Grundsätzlich kann man davon ausgehen, daß eine Reihe von *Daphnia*- und *Bosmina*-Formen mit Sicherheit keine "Arten" im bisherigen nomenklatorischen Sinn darstellen, sondern als Produkte einer unterschiedlich starken Hybridisation zu deuten sind. Diese Bastardisierung ist einerseits möglich durch leichte Verbreitung der Dauereier (Ephippien), andererseits durch die Existenz der Parthenogenese, also der asexuellen Fortpflanzung. Sie erleichtert den Mutanten und von außen einwandernden Phänotypen den Aufbau einer Population in einem Gewässer, falls sie sich in der Konkurrenz mit den bestehenden Populationen durchset-

zen können. Für den Einzelfall jedoch ergaben sich große Schwierigkeiten in der Bestimmung einer lokalen Daphnia- oder Bosmina-"Form". Dieses Problem wird noch weiter kompliziert durch die jährlichen Zyklomorphosen sowie die Tatsache, daß sich wie beim Bodensee mit der Eutrophierung eines Gewässers neue ökologische Möglichkeiten (Nischen) ergeben. Trotz umfangreicher, zeitaufwendiger Bemühungen war es nicht möglich, allein durch morphologische Studien ein Konzept für die Definition der von Jahr zu Jahr unterschiedlichen Daphnien zu finden.

4.1.1 Die Gattung Daphnia

Die Daphnien sollen in diesem Bericht etwas ausführlicher behandelt werden, da sie in ihrer qualitativen und quantitativen Entwicklung offensichtliche und enge Beziehungen zur Eutrophierung des Obersees zeigen. Allerdings sind diese Zusammenhänge derart komplex und schwierig durchschaubar, daß gerade dieser Fall als Mahnung dafür gelten kann, mit dem Begriff "Indikatororganismus" sehr vorsichtig umzugehen. Nicht das Auftreten einer bestimmten Art (soweit sie überhaupt bestimmbar bzw. definierbar ist) kann allein als Kriterium für einen bestimmten Eutrophierungsprozeß gelten, sondern die synökologische Einpassung und die damit verbundenen genetischen, subspezifischen Selektionen.

Hierfür bietet die Geschichte der Gattung Daphnia im Obersee seit anfangs der fünfziger Jahre ein geradezu klassisches Beispiel. Wie bisher kaum von einem vergleichbaren Gewässer berichtet, zeigte sich hier ein äußerst kompliziertes Zusammenwirken aus verschiedenen Einwanderungswellen, genetischen Veränderungen und vermutlich ernährungsbedingten Verschiebungen innerhalb der Phänotypen.

Außer den nachfolgend besprochenen "Bastardformen" sowie der ursprünglich alleine vorhandenen *Daphnia hyalina* kommen im Bodensee als weitere Arten *Daphnia parvula* sowie *Daphnia cucullata* (Abb. 1) vor allem in der Bregenzer Bucht vor. Gelegentliche Fänge in Uferbuchten wiesen jedoch immer höhere Bestände als im Pelagial nach, so daß über die eigentliche Verbreitung dieser beiden Arten im gesamten Obersee-Bereich keine Angaben gemacht werden können. Die im Untersee vorkommende *Daphnia pulex* (Abb. 1) wird an anderer Stelle besprochen werden.

Bis anfangs der fünfziger Jahre lebte im Obersee eine *Daphnia hyalina* (Abb. 1), die in ihrem Aussehen und ihrer Lebensweise den aus den meisten subalpinen Seen bekannten Daphnien dieses Formenkreises ähnelte. 1956 fand R. Muckle erstmals eine gehelmte *Daphnia*-Population im Überlinger See; aus heutiger Sicht kann damit gerechnet werden, daß dieser Neuankömmling im Ostteil des Obersees bereits früher aufgetreten war. Die Probe vom 18.07.1956 zeigte eine *Daphnia*, die Muckle als *Daphnia galeata* bestimmte (Abb. 1). Die Nachuntersuchung erwies, daß das Rostrum dieser Tiere, das wichtigste taxonomische Merkmal, nicht unbedingt typisch für die "Art" *D. galeata* ausgebildet war; auch die Gestalt des Helmes entsprach nicht den von dieser *Daphnie* bekannten Verhältnissen.

Schon in den Serien von 1971 (1970 waren sie zumindest nicht aufgefallen) erschienen erstmals im östlichen Obersee auffällig kleine *Daphnien*, dazu *galeata*-ähnliche und nicht bestimmbare Zwischen-Formen. Die Ausbildung des Rostrums war äußerst variabel, Helme wurden bei den kleinen *Daphnien* nur schwach ausgebildet, die Zyklomorphose erfaßte allenfalls die relative Kopfhöhe. In den folgenden Jahren erhöhten sich die Bestände dieser kleinen *Daphnien* besonders stark im gesamten Ostteil des Sees; schon in der Station Fischbach-Uttwil wurden sehr viel weniger Tiere dieser Ausprägung gefunden. Im Westteil des Obersees kamen sie einige Jahre später ebenfalls etwas häufiger in den Proben vor.

Neben diesen sehr kleinen *Daphnien* fand sich - wie angedeutet - ein breites Band von Übergangsformen, sowohl in der Körpergröße als auch Helmbildung bis hin zu fast "typischen" *galeata*-Typen (Abb. 2), die ihrerseits wiederum gelegentlich derart zugespitzte Rostren aufwiesen, daß eine Verwandtschaft zu *Daphnia hyalina* denkbar erschien.

In seiner kürzlich erschienenen Revision des *Daphnia-hyalina-galeata*-Komplexes geht Flössner (1986) auch auf die Bodensee-*Daphnien* ein, deren kritische Phänotypen er als Bastarde von *D. galeata* x *D. cucullata* auffaßt; demnach treten nach Flössner im Bodensee die "Arten" *Daphnia hyalina* und *D. galeata* sowie der Formenkreis *D. galeata* x *D. cucullata* auf. Trotz einiger Vorbehalte sollte zunächst diese Formulierung angenommen werden. Für die vorliegende Bearbeitung bedeutet dies, daß in der hier verwendeten Kategorie *D. galeata*

sowohl die "echten" galeata-Formen als auch die vielerlei Bastarde enthalten sind.

Im Jahre 1972 erhöhten sich im Herbst die Zahlen und der prozentuale Anteil der Daphnia-Männchen schlagartig von normalerweise etwa 2-3% auf über 40% der Population (Station Fischbach-Uttwil, 9.10.1972). Da in dieser Zeit (1972 und 1973) das erweiterte Programm für die 13 Stationen im Obersee lief, konnte diese Erscheinung für diesen gesamten Seeteil dokumentiert werden. Schon im nachfolgenden Jahr 1973 war diese außergewöhnliche Entwicklung stark abgeflacht, seit 1976 traten wieder die gewohnten Bestandsdichten an Männchen auf (Tab. 2, Einsle 1982). Ob und wie diese Vorgänge mit den neu auftretenden, kleinen Daphnia-Formen zusammenhängen, muß derzeit offen bleiben. Es ist nicht auszuschließen, daß sich mit den Veränderungen im Phytoplanktonbestand die Größenklassen der für die Filtrierer verfügbaren Algen verschoben, so daß die kleinen, epilimnisch lebenden Daphnien selektive Vorteile genossen. Mit Sicherheit ist jedoch anzunehmen, daß durch den rapiden Anstieg der Männchenzahlen in den Jahren 1972 und 1973 die vermuteten Bastardisierungsmöglichkeiten erhöht wurden.

4.1.1.1 Das Verhältnis von *Daphnia hyalina* zu *Daphnia galeata*

Die Bestimmung der Daphnien richtet sich - wie erwähnt - vor allem nach der Ausbildung des Rostrums; das Vorhandensein oder Fehlen eines Helmes hängt vom Verlauf der sommerlichen Zyklomorphose ab, so daß im Frühjahr auch die galeata- und Bastard-Formen einen abgerundeten Kopf aufweisen.

Beim Vergleich der prozentualen Verteilung der beiden Gruppen wird deutlich, daß mit wenigen Ausnahmen die Bestände von *D. galeata* im Zweijahresmittel (Tab. 3) überwogen. In der Längsachse des Sees gesehen wies die Bregenzer Bucht den höchsten Anteil mit 84% im 13-jährigen Mittel auf (1972 wurden die Daphnien bei der Zählung zeitweise nicht getrennt), die Seemitte zeigte den geringsten mit immerhin noch 55%; zum Überlinger See hin nahm der Anteil von *Daphnia galeata* wieder leicht zu.

Für den einzelnen Untersuchungstag ergaben sich natürlich gewisse Schwankungen, doch überwogen zumindest bis 1985 die Werte an *D. galeata* die Zahlen von *D. hyalina* (im Jahresmittel). Sehr auffällig war die relative Zunahme der galeata-Population im Mittelwert 1984/85.

4.1.1.2 Die Jahreszyklen

Zur Verdeutlichung der Monatsmittelwerte soll anhand weniger Beispiele der unterschiedliche Verlauf der Jahreszyklen etwas detaillierter dargestellt werden. Zusätzlich zu den Kurven der erwachsenen Daphnien sind die Sichttiefen eingetragen; das für den Juni zu erwartende "Klarwasserstadium" ist nicht immer deutlich erkennbar, da die Untersuchungstermine für diese Fragestellung zeitlich doch zu weit auseinander lagen. Ebenso ist für die Bregenzer Bucht die Trübung des Wassers im östlichen Seeteil durch den Alpenrhein zu berücksichtigen.

Das Jahr 1974 brachte für die Station Bregenz den höchsten Jahresmittelwert der Untersuchungsperiode (Abb. 3). Entsprechend hoch lagen auch die Einzelwerte mit einem Maximum von $1,2 \text{ Mio/m}^2$ an erwachsenen *D. galeata* (junge Daphnien bei $2,7 \text{ Mio/m}^2$). In diesem Jahr (1974) lag der Anstieg der Werte sehr früh Mitte April für *D. galeata*, etwas verzögert für *D. hyalina*. Der unruhige Kurvenverlauf geht an dieser Station meist auf windbedingte Verfrachtungen zurück; immerhin ist zu erkennen, daß *D. galeata* in der warmen Jahreszeit deutlich überwiegt.

Bei den Sichttiefen erkennt man das klare Wasser während der Wintermonate, die starke Algenentwicklung im April und - etwas unscharf - eine Phase erhöhter Sichttiefen in den Zeiten der Daphnia-Höchstwerte.

Die Darstellung der Entwicklung an der Station Seemitte, ebenfalls für 1974 (Abb. 3), läßt hingegen ein deutliches Klarwasserstadium Ende Mai und anfangs Juni erkennen, bei Daphnia-Zahlen, die nur etwa ein Fünftel der Werte der Bregenzer Bucht erreichten. Eindeutig ist festzustellen, daß *D. galeata* während der Sommermonate, *D. hyalina* mit dem Schwerpunkt im Herbst erscheinen. Die Frühjahrsentwicklung im Mai beginnt sichtlich später als in der Bregenzer Bucht.

Auch im Jahr 1980 (Abb. 3) erreichten die Daphnien in der Bregenzer Bucht hohe Bestände (im Oktober noch $1,5 \text{ Mio adulte}$, $2,5 \text{ Mio. junge Tiere/m}^2$). Die Zyklen der beiden "Arten" verliefen jedoch etwas verschieden zu jenen der anderen Jahre: *D. galeata* zeigte auch im Herbst hohe Werte, *D. hyalina* schon im Juni und August. Für das Alternieren der beiden Daphnien gibt es also keine feste Regel.

Im Juni war ein deutliches Klarwasserstadium zu erkennen, auffällig die frühe Entwicklung von *D. hyalina* bereits im April. Wiederum um etwa 2 Wochen verschoben zeigte sich der Anstieg der Zahlen in der Seemitte; beide *Daphnia*-Formen wiesen im Juni ihre ersten Höchstwerte auf, verbunden mit einem deutlich erkennbaren Klarwasserstadium. Sehr stark ausgeprägt war das Herbstmaximum von *D. hyalina*. 1982 waren die Bestände bereits merkbar zurückgegangen; (Abb. 4) der Anstieg der Werte im Frühjahr begann an beiden Stationen relativ spät Mitte Mai, in diesem Jahr nahezu gleichzeitig für beide Artengruppen. *D. galeata* zeigte hohe Bestände im Sommer, das Herbstmaximum von *D. hyalina* war nur schwach ausgeprägt.

An beiden Untersuchungsstellen war ein Klarwasserstadium im Juni vorhanden, die sommerlichen Bestände wirkten sich weniger deutlich auf die Sichttiefe aus.

Im Jahr 1985 (Abb. 4) war der Anteil der *D. hyalina*-Population in der Bregenzer Bucht im Jahresmittel auf 5,7% der adulten Tieren gesunken, den niedrigsten Wert seit 1973; in der Seemitte (Fischbach-Uttwil) lag er dagegen bei 50%. An beiden Stationen waren Klarwasserstadien nur schwach ausgeprägt, wenngleich in der Seemitte die gegenseitige Abhängigkeit der beiden Größen noch zu erahnen war. Auffällig war die hohe Bestandsdichte von *D. galeata* während der Sommermonate in der Bregenzer Bucht bei sehr schwacher Entwicklung der *D. hyalina*-Population.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß *D. galeata* normalerweise im Frühsommer ihre Jahreshöchstwerte erreicht, *D. hyalina* eher im Herbst. Aus den 70 an den fünf Stationen gewonnenen Jahreszyklen wurden acht ausgewählt, um auch die Ausnahmen von dieser Regel zu dokumentieren. Der Zusammenhang der Juni-Maxima der Daphnien, vor allem der epilimnisch lebenden *D. galeata*, mit der Sichttiefe (Klarwasserstadium) läßt sich meist eindeutig zeigen.

4.1.1.3 *Daphnia pulicaria* im Untersee

Die Art *D. pulicaria* gehört in die "pulex"-Gruppe der Daphnien, die sich durch zwei Nebenkämme an den Furkalkrallen auszeichnet. Die Art war bereits im Material von 1974 in den Untersee-Becken vertreten, fehlte jedoch noch 1963/64 (Einsle 1978 b).

Die höchsten Werte fanden sich im Gnadensee, die wiederum in der vereinfachten Form in Abb. 5 dargestellt sind. Auch hier zeigte sich ein mehrjähriger Zyklus stärkerer und schwächerer Bestände, der Höchstwert im Juni 1981 erbrachte immerhin fast 10.000 Tiere pro m^3 (junge und adulte Tiere).

Die Herkunft dieser Daphnia-Art ist nicht sicher zu klären; in kleineren Gewässern der Umgebung (Mühlhaldenweiher bei Allensbach, Litzelsee bei Markelfingen, periodische Waldtümpel) fanden sich gelegentlich Daphnien der pulex-Gruppe, die sich jedoch sicher von der *D. pulicaria* des Untersees unterscheiden ließen.

4.1.2 Die Gattung Bosmina

Wie die Gattung Daphnia stellen auch die Bosminen eine der "dunkelsten Gruppen des Tierreichs" dar (Lieder 1952), deren Taxonomie neuerdings von Lieder (1983) auf eine übersichtliche Grundlage gestellt wurde. Danach kommen in unserem Gebiet die Vertreter der beiden Untergattungen *Bosmina* s. str. und *Eubosmina* vor. Für den Bodensee nennt Lieder die Arten *Bosmina longirostris*, *Eubosmina longispina* sowie die Unterart *Eubosmina mixta kessleri*. Wie bei den Daphnien muß auch bei den Bosminen der Verlauf der Zyklomorphose beachtet werden, insbesondere die ausgeprägtesten Saisonvarietäten (*forma maximalis*). Aus der historischen Entwicklung der Gattung heraus sind enge Beziehungen der *mixta kessleri*-Gruppe zu *Eubosmina coregoni* wahrscheinlich, doch lassen sich nach Lieder die beiden Komplex begründetermaßen trennen. Im Rahmen der vorliegenden Bearbeitung wurden die Bosminen nicht getrennt ausgezählt, lediglich die adulten von den jungen Tieren gesondert aufgeführt. Die in der Abb. 6 gezeigten Jahreszyklen zeigen deshalb nur sehr summarisch das Auftreten der Bosminen 1974 und 1985 jeweils in der Bregenzer Bucht sowie in der Seemitte (Fischbach-Uttwil). Auf die großen horizontalen Verteilungsunterschiede und die allmähliche Angleichung der Werte aus dem Ostteil des Obersees an die übrigen Bereiche wurde bereits hingewiesen. Es ist anzunehmen, daß gerade 1974 noch artliche Unterschiede in der Zusammensetzung der Populationen eine Rolle spielten, daß also in der Bregenzer Bucht besonders *Bosmina longirostris* für die hohen Dichten verantwortlich war.

Die 1974 noch schwachen Frühjahrsmaxima hatten sich 1985 als die dominierende Phase erwiesen, die herbstlichen Perioden des Auftretens waren zu dieser Zeit schwach ausgeprägt. Nähere Einzelheiten sind aus den Kurven der Monatsmittel zu ersehen.

4.1.3 Bythotrephes und Leptodora

Diese beiden großen, räuberisch lebenden Cladoceren überwintern in Form von Dauereiern. Die Tiere erscheinen im Mai im Pelagial, die letzten Adulten verschwinden im November oder Dezember.

4.2. Copepoden

Die Taxonomie der Ruderfußkrebse des Bodensees ist in der Kategorie der Art abgeklärt. Neu angelaufene Untersuchungen mit Hilfe der Enzym-Elektrophorese wiesen auf bemerkenswerte genetische Unterschiede im subspezifischen Bereich hin, die für die vorliegende Fragestellung wenigstens vorläufig noch ohne Bedeutung sind. Für eine genauere Diskussion der Indikatoreigenschaften der einzelnen Copepoden werden diese Kriterien jedoch sorgfältig geprüft werden müssen, da neben morphologischen Unterschieden möglicherweise auch mit genetisch bedingten Eigenheiten in den Lebensäußerungen, etwa der Entwicklungsdauer, zu rechnen sein wird.

Die getrennte Auszählung der fünf Copepodid-Stadien erforderte eine intensive Bearbeitung der morphologischen Merkmale, da bei gleichzeitigem Auftreten mehrerer Arten besonders die ersten Copepodidstadien (C1) nur sehr schwer voneinander zu unterscheiden sind. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen werden getrennt veröffentlicht werden (in Vorbereitung).

Wie bereits erwähnt, gibt die prozentuale Verteilung der fünf Stadien sichere Hinweise auf Phasen einer Diapause oder Entwicklungsstagnation. An einigen, zufällig ausgewählten Jahreskurven soll deshalb das prinzipielle Schema des jahreszeitlichen Auftretens für die einzelnen Arten dargestellt werden.

4.2.1 Eudiaptomus gracilis

Die Bestandskurven dieses herbivor lebenden Filtrierers sind weitgehend geprägt von den unterschiedlichen Verlustraten, die vorwiegend durch

die carnivor lebenden Cyclopiden verursacht werden. Untersuchungen am Mindelsee (Einsle 1969 b) hatten gezeigt, daß *Mesocyclops* in den Sommermonaten die Eudiaptomus-Population bis auf wenige Tiere pro Liter dezimieren kann; etwas weniger drastisch geschieht die Zehrung durch *Cyclops vicinus* im Frühjahr. Auch aus dem Obersee liegen Beobachtungen vor, daß in den Zeiten der Maxima von *Cyclops vicinus* im April/Mai ein starker Rückgang der Eudiaptomus-Population festzustellen ist. Orientierende Notizen über die Beute der Cyclopiden, die sie auch nach der Fixierung noch in den Mundgliedmaßen halten, weisen Eudiaptomus als wichtigste Beute dieser räuberisch lebenden Arten aus.

Zuverlässige Aussagen über die Perioden erhöhter Fortpflanzungsleistung lassen sich deshalb am ehesten über die Verteilung der Copepodidstadien, weniger über die Bestandszahlen, erreichen. In der Abbildung 7 ist deutlich zu erkennen, daß sich Produktionsschübe im April und im August/September im relativ hohen Anteil der jüngsten Copepodide auswirken; der Anstieg der Absolutzahlen erfolgt meist zeitlich verzögert. In den Kurven ist weiterhin auffallend, daß von Mai bis Juli die vierten und fünften Copepodide prozentual überwiegen. Es ist denkbar, daß entweder eine Entwicklungsverzögerung in diesen Stadien vorliegt, oder aber daß die Verlustrate in den ersten Stadien sehr hoch ist. Die Untersuchungen am Mindelsee hatten gezeigt, daß in dieser Zeit bereits sehr hohe Verluste in der Naupliusphase auftraten.

Die Vertikalverteilung und damit die Vertikalwanderungen richten sich im Jahresverlauf weitgehend nach der Temperaturschichtung; allgemein kann man feststellen, daß die "Tagestiefe" in etwa der Sprungschicht folgt. Im Mai ist der Großteil der Population in den oberen zehn Metern versammelt, tagsüber vor allem in der Tiefe von 5 bis 10 Metern, während der Nacht steigen sie in die 0-5 Meter-Schicht auf. Zum Sommer und Herbst hin erhöht sich die Tagestiefe auf 15-30 Meter, die Wanderungen zeigen dementsprechend eine Amplitude von 10 bis 20 Metern. Auch in den Wintermonaten bevorzugen die meisten der Tiere die oberen 30 bis 40 Meter, über die Wanderungen liegen aus dieser Jahreszeit keine Angaben vor.

Sehr auffällig ist bei Eudiaptomus das Absinken eines Teiles der Population ausgeprägt. Vor allem die jüngeren Copepodidstadien finden sich

des öfteren in größeren Seetiefen; ihrem Aussehen und Erhaltungszustand nach ist anzunehmen, daß sie an der Vertikalwanderung nicht mehr teilnehmen und in der nahrungsarmen Tiefenzone allmählich absterben.

Über das jahreszeitliche Auftreten von Eudiaptomus im Gnadensee wurde bereits früher berichtet (Einsle 1978 b, 1980 a). Die Jahreskurven sind hier wie auch im Rheinsee sehr unregelmäßig; vermutlich dominieren hier die Verluste durch die räuberisch lebenden Cyclopiden über die Effizienz der Fortpflanzung.

4.2.2 *Acanthodiaptomus denticornis*

Neben der besonders bei den Adulten auffallend roten Färbung lassen sich die Tiere auch an ihrer bemerkenswerten Körpergröße erkennen, die sie schon bei den jüngsten Copepodidstadien deutlich von jenen des *Eudiaptomus gracilis* abhebt.

Acanthodiaptomus trat vorwiegend in der Bregenzer Bucht auf, relativ geringe Zahlen fanden sich noch vor Langenargen, nur noch vereinzelte Tiere in Fischbach-Uttwil oder westlich davon. Die Herkunft der Bodensee-Population dürfte auf Tiere zurückgehen, die vor allem in Gebirgsseen des Einzugsgebietes vorkommen; solche Einzelfunde wurden seit längerer Zeit immer wieder registriert, doch reichte es offenbar erst in den vergangenen fünf bis sechs Jahren zum Aufbau einer autochthonen Population.

Das Auftreten in der Bregenzer Bucht im Jahr 1985 (Abb. 8), als die höchsten Werte überhaupt gefunden wurden, begann im Mai mit einer ersten Welle von Nauplien und jüngsten Copepodiden. Ob diese Jungtiere auf die im Januar ausklingende Wintergeneration an Adulten zurückgingen oder aber aus Dauereiern stammten, kann nicht schlüssig geklärt werden, doch spricht der zeitlich lange Abstand eher für das Vorhandensein von Dauereiern.

Dem ersten Auftreten von Copepodiden folgten rasch die Erwachsenen nach, auf deren Produktion von Subitaneiern der in absoluten Zahlen kaum, besser in der Verteilung der Stadien sichtbare zweite Schub an Jungtieren folgte. Das sommerliche Maximum (September/Okttober) bestand vorwiegend aus älteren Stadien, den im November und Dezember vorkommenden Adulten folgten keine Copepodide nach, wiederum ein Hinweis auf die winterliche Phase mit Dauereiern.

Im Untersee erschien *A. denticornis* im Herbst und Winter nur sehr spärlich. Im Gnadensee fanden sich im Herbst 1984 Bestände von über 2000 Tieren pro m³, die wohl auf eine eigenständige Population in diesem Seeteil hinwiesen; gleichermaßen darf dies auch für den Rheinsee angenommen werden.

4.2.3 *Mesocyclops leuckarti*

Die von Kiefer (1929) beschriebene Art *Mesocyclops bodanicola* wurde bereits früher (Einsle 1968) als Ökotyp nährstoffärmerer Gewässer der Art *M. leuckarti* zugeordnet. In seiner Bearbeitung des "Zooplanktons der Binnengewässer" (1978) ging Kiefer nochmals auf das "bodanicola-Problem" ein, wobei er die Zuordnung des *M. bodanicola* zu *M. leuckarti* ablehnte und zumindest die getrennte Registrierung eines "*M. bodanicola*" (in Gänsefüßchen) forderte.

Die Untersuchungen an einem großen Material aus dem Bodensee (Einsle 1968) schienen davon zu überzeugen, in der Form "*bodanicola*" tatsächlich einen Ökotypen zu sehen. Andererseits war es in der Zwischenzeit nicht möglich, weitere Messungen durchzuführen, um die damals festgestellte Transgression der taxonomischen Merkmale zu bekräftigen. Da Kreuzungen zwischen den beiden *Mesocyclops*-Formen stets erfolgreich verliefen, sollen künftig Untersuchungen mit der Enzym-Elektrophorese für weitere Aufklärung sorgen. Selbst wenn damit genetisch fixierte Differenzierungen gefunden werden sollten, werden sich diese im subspezifischen Bereich bewegen.

Für die vorliegende Arbeit kann deshalb an der Bezeichnung *Mesocyclops leuckarti* festgehalten werden. Offen bleibt dabei, ob in einer weiteren morphometrischen Analyse Hinweise auf trophiebedingte Veränderungen des Habitus' der Tiere gefunden werden können. In einer ersten Vergleichsreihe wurde dieser Zusammenhang übrigens nachgewiesen (Einsle 1968).

Das jahreszeitliche Auftreten von *Mesocyclops* wird bestimmt durch eine Entwicklungsstagnation im fünften Copepodidstadium während des Winters. Bis etwa in den März hinein sind noch einige Prozente an vierten Stadien vorhanden (Abb. 9), im April finden sich nur noch fünfte Stadien aktiv im freien Wasser. Mit dem Einsetzen der ersten

Temperaturschichtung häuten sich dann diese Tiere zu Adulten, wobei kurzfristig die fünften Copepodide völlig verschwunden sind, bevor die ersten Jungtiere (CI) erscheinen. Für etwa eine Woche leben dann nur erwachsene Tiere im Pelagial. Mit der fortschreitenden Erwärmung setzt die rasche Fortpflanzung ein; die Zahlen der Copepodide steigen allmählich an, der Schwerpunkt verschiebt sich mehr und mehr auf das fünfte Stadium, das sozusagen als Sammelbecken für die sommerliche Produktion dient. Die Zahlen der Adulten gehen schon ab September deutlich zurück, anfangs Dezember sind sie aus dem Plankton verschwunden.

Mesocyclops lebt im Frühjahr überwiegend im Epilimnion; auch während des Sommers und Herbstes bevorzugen die Tiere den erwärmten Wasserkörper, doch reicht dann die Tagestiefe bereits in die Sprungschicht hinein. Eine Wanderungsserie im Oktober zeigte Amplituden von etwa 10 Metern für die jüngeren (CI und CII), von 10 bis 20 Metern für die älteren Copepodidstadien.

Während des Winters verteilen sich die Copepodide auch über größere Tiefen; im Gegensatz zum Gnadensee und Mindelsee bleibt die Population im Obersee ständig aktiv im freien Wasserraum.

Das jahreszeitliche Auftreten der Gnadensee-Population wurde bereits früher dargestellt (Einsle 1978 b, 1980 a). Aus den überwinterten fünften Copepodiden entwickeln sich ebenfalls im April die Adulten. Die davon abstammenden Jungtiere erreichen erst gegen Ende des Sommers nennenswerte Bestände, offenbar ist die Zehrung durch räuberische Cyclopiden in dieser Zeit sehr effektiv. Die Entwicklung stagniert wieder im fünften Stadium, dessen Zahlen während des Winters stark zurückgehen. Die Tiere leben in dieser Zeit unmittelbar in Bodennähe, ohne daß bisher eine Dormanz beobachtet werden konnte. Das Absinken der Copepodide im Spätherbst hängt mit dem Eintritt der Vollzirkulation (meist Ende Dezember) zusammen, die Frühjahrsentwicklung wie im Obersee mit der ersten Erwärmung des Gewässers.

Die vertikale Verteilung besonders im Gnadensee wird weitgehend durch die Sauerstoffschichtung bestimmt, im Rheinsee ähneln die Verhältnisse eher denen im Obersee. Über Tageswanderungen liegen für Mesocyclops aus dem Untersee keine Untersuchungen vor.

4.2.4 *Cyclops vicinus*

Die Einwanderung dieses recht effizient räuberisch lebenden Cyclopiden in den Obersee anfangs der fünfziger Jahre löste eine Reihe tiefgreifender Veränderungen in der Planktonbiozönose aus. Wie schon des öfteren dargestellt (Einsle 1967 b, 1977), vernichtete *Cyclops vicinus* die vorher starke Population von *Heterocope borealis* innerhalb weniger Jahre (bis 1963). Die großen Bestandszahlen des Cyclopiden (zeitweise mehrere Millionen pro m²) waren im wesentlichen auch die Ursache für den Anstieg der Absetzvolumina während der Frühjahrsmonate. Die möglichen Auswirkungen auf die Fischerei (erste Nahrungsquelle der Jungfelchen im Frühjahr) liegen auf der Hand, wurden jedoch nicht überprüft.

Das jahreszeitliche Auftreten von *C. vicinus* wird bestimmt durch eine Diapause im vierten Copepodidstadium. Während des Sommers liegen diese Copepodide auf dem Seeboden, im Gnadensee auch bei fehlendem Sauerstoff und Anwesenheit von Schwefelwasserstoff. Zum Herbst hin steigen die übersommernden Tiere ins Pelagial auf und können bereits eine erste Wintergeneration an Adulten bilden (Abb. 10). Das eigentliche Maximum der erwachsenen Tiere erscheint im März und April. Mit dem Einsetzen der ersten Temperaturschichtung schnellen in dieser Zeit die Zahlen der jüngsten Copepodide auf ihre Höchstwerte, die beispielsweise 1974 in der Bregenzer Bucht bei über 9 Millionen Copepodiden pro m² lagen; dieser Fortpflanzungsschub kommt besonders deutlich in der prozentualen Verteilung der Stadien zum Ausdruck. Die Entwicklung der Population endet im Mai im vierten Copepodidstadium, anfangs Juni sind nahezu alle Tiere aus dem Plankton verschwunden. Vor allem im Ostteil des Obersees kann gelegentlich eine Sommergeneration auftreten, deren Produktionsleistung jedoch sehr niedrig und für den gesamten Jahreszyklus ohne Bedeutung ist.

Das Vorkommen von *C. vicinus* in der Station Fischbach-Uttwil zeigte 1974 ebenfalls hohe Werte (Abb. 10); das Maximum der Adulten baute sich Ende März auf, die relativen Höchstwerte der jungen Copepodide (CI bis CIII) wie in der Bregenzer Bucht Ende April. Eine Herbst-Winter-Generation erwachsener Tiere war hier nicht festzustellen, die fünften Stadien nahmen allerdings schon von November an zu.

Die Population des Jahres 1982, auch in der Bregenzer Bucht, war bereits zahlenmäßig erheblich schwächer als - von 1981 abgesehen - in den Vorjahren; das Maximum der Copepodide lag bei etwa 2 Mio./m². Hier zeigte sich ausnahmsweise eine zweite Fortpflanzungswelle Anfangs Juli in den relativen Anteilen der jüngsten Copepodide, ohne daß dies in den absoluten Beständen besonders aufgefallen wäre. Schon im September zeigten sich wie 1974 erneut jüngere Stadien, von November an hatte sich eine beachtenswerte Herbst-Winter-Generation adulter Tiere aufgebaut.

Nach dieser kurzen Übersicht sind einige Bemerkungen über die erwähnte Entwicklungsstagnation ("resting stages") angebracht:

Als Ursache für den Eintritt der Diapause wurde experimentell (Einsle 1967 a) die Photoperiodik, also die Tageslänge, ermittelt. Die in den Laborversuchen als kritische, auslösende Helligkeitsdauer von etwa 15 Stunden pro Tag erkannte Tageslänge wird im Freiland im Mai erreicht, wirkt also genau auf die sich entwickelnden Jungtiere ein. Diese endogen festgelegte Verhalten hat seinen Sinn darin, ganz allgemein die Arten rechtzeitig in einen Zustand zu versetzen, in dem sie in kleineren Gewässern die Zeiten des sommerlichen Austrocknens ihres Lebensraumes überdauern können. In solchen periodischen Gewässern liegen sie dabei im Boden, ohne sich zu einzystieren. Die Dauer der Diapause, hier auch als Dormanz zu bezeichnen, hängt im Obersee von der Temperatur ab, im Gnadensee zusätzlich vom Eintritt der herbstlichen Zirkulation, im ausgetrockneten Tümpel von der Wiederauffüllung im Spätherbst und Winter.

Wie *C. vicinus* zeigen auch *Cyclops strenuus* und *C. bohater* im Untersee eine sommerliche Diapause, bei *C. bohater* allerdings im fünften Copepodidstadium. Es bedarf weiterer Untersuchungen, die Modifikationen des prinzipiell festgelegten Schemas zu erkennen. So wurden während einiger Jahre zahlreiche Bodenproben mit dem "Auerbach-Greifer" entnommen, die ruhenden Copepodide ausgeschlämmt und gezählt. Die Dichtezahlen während des Sommers betragen einige hunderttausende pro m² Seeboden, eine Größenordnung, wie sie jeweils Ende Mai auch von den vierten Copepodiden im Pelagial erreicht worden war. Eine relativ große Menge an Ruhestadien blieb jedoch auch während der Wintermonate am Seeboden liegen, ein Teil dieser Tiere konnte

durch das Ausschlämmen reaktiviert werden; viele andere zeigten eine verschmutzte Cuticula, ein Rest schließlich ließ sich nicht mehr re-mobilisieren.

Der seit anfangs der achtziger Jahre zu beobachtende Rückgang der *C. vicinus*-Population stellt natürlich eine Reihe von Fragen, die besonders dem Schicksal der Diapause-Stadien während der Phase ihrer Dormanz gelten sollten. Es wäre zu prüfen, ob durch derzeit unbekannte Einflüsse des bodennahen Milieus die Stadien geschädigt wurden, oder - was durch die Bestandszählung schwer zu entscheiden ist - ob die nachlassenden Jahreswerte auf Einwirkungen während des pelagischen Lebensabschnittes zurückgehen.

Auf die unterschiedliche horizontale Verteilung und Entwicklung wurde bereits hingewiesen. In der Regel konnte man beobachten, daß die ersten Copepodide (CI) im April in der Bregenzer Bucht um etwa zwei bis drei Wochen früher erschienen als im zentralen und westlichen Obersee. Auch die Generation adulter Tiere im Spätherbst sowie die in manchen Jahren vorkommende Sommergeneration waren weitgehend auf den Ostteil des Obersees beschränkt.

In der vertikalen Verteilung hängen die Tiere während ihrer pelagischen Lebensphase in erster Linie von der Temperaturschichtung des Sees ab; gerade im Frühjahr (April, Mai) bewohnen sie die oberen zehn Meter, wo sie Dichten von 100 bis 200 Tieren pro Liter erreichen können. In einer weiteren Arbeit (in Vorbereitung) wird gezeigt werden, daß auch auf diese kurzen Distanzen Tageswanderungen stattfinden, durch welche die Tiere bereits in der Dämmerung bis dicht unter die Wasseroberfläche kommen. Die gesamte Amplitude ist damit auf wenige Meter begrenzt.

Das Auftreten von *Cyclops vicinus* im Untersee entspricht in etwa dem Verhalten in der Bregenzer Bucht. Wie hier werden vor allem im Gnadensee frühzeitig im Jahr recht hohe Populationsdichten erreicht. Die Sommergenerationen sind meist schwach ausgebildet oder fehlen ganz, die Rückkehr der ruhenden Copepodide fällt im Gnadensee mit dem Einsetzen der herbstlichen Zirkulation zusammen oder wird dadurch ausgelöst.

4.2.5 *Cyclops strenuus*

Diese *Cyclops*-Art spielt im Untersee eine gewichtige Rolle; das jahreszeitliche Auftreten mit der sommerlichen Diapause ähnelt weitgehend den Verhältnissen, wie sie für *C. vicinus* beschrieben wurden. Die Frühjahrsgeneration entwickelt sich allerdings etwas früher, so daß der Fortpflanzungszyklus ziemlich abgeschlossen ist, bevor die hohen Bestände von *C. vicinus* aufgebaut sind. Auch in der Vertikalverteilung gleichen sich die beiden Arten; über Tageswanderungen liegen keine Angaben vor.

Im Obersee kommt *C. strenuus* nur vereinzelt im Plankton vor, häufiger dagegen in der Flachwasserzone.

4.2.6 *Cyclops bohater*

Diese im Untersee regelmäßig auftretende Art zeigt wie in allen ihren Wohngewässern auch hier nur relativ geringe Bestandsdichten vorwiegend an Copepodiden, im Winter an adulten Tieren. Der Jahreszyklus ist ebenfalls weitgehend auf eine Copepodid-Generation im Frühjahr mit nachfolgender Diapause im fünften Stadium begrenzt. Im Obersee erschienen in den vergangenen Jahren zunehmend Adulte (Herbst, Winter) und Copepodide (Frühjahr) im Pelagial, wenn auch bisher nur in wenigen Tieren. Fänge im Litoral zeigten jedoch große Mengen von *C. bohater* in diesem Lebensbereich, wobei wieder Vergleichsdaten aus früherer Zeit fehlen. Es wird interessant sein, die weitere Entwicklung dieses Cyclopiden im Obersee zu beobachten.

4.2.7 *Cyclops abyssorum*

Als typischer Bewohner der subalpinen Seen stellte *Cyclops abyssorum* bis anfangs der fünfziger Jahre den einzigen Vertreter der Gattung *Cyclops* im Pelagial des Obersees dar. Ausführliche Vergleiche mit vielen Populationen aus Österreich und der Schweiz (Kiefer & Einsle 1962) wiesen auf eine hohe Lokalvariation zwischen den einzelnen Seen hin, die einen Zusammenhang zwischen den Lebensbedingungen und

dem Habitus der Tiere vermuten ließen. Im Pelagial oligotropher Seen lebt eine kleine, schlankwüchsige Form von *C. abyssorum*, im Profundal oder in kleineren Gewässern ein größerer, robuster Ökotyp. Dies führte auch zu taxonomischen Konsequenzen: Kiefer (1939, 1954) beschrieb die Pelagial-Form als *C. abyssorum praealpinus*, den größeren Profundal-Typ als *C. abyssorum bodanus*. Aus den kleineren Gewässern wurde ein *C. abyssorum divulsus* beschrieben, der in etwa dem *C. a. bodanus* ähnelt. Der aus den Gebirgsseen bekannte *Cyclops tatricus* erwies sich ebenfalls als Ökotyp der Art *C. abyssorum* (Einsle 1969 c).

Es darf daran erinnert werden, daß diese Problematik - Änderung des Aussehens im Zusammenhang mit den Lebensbedingungen - auch bei der Gattung *Mesocyclops* vorliegt. Auch dort bezeichnete man den schlanken Typ der mehr oder weniger oligotrophen Gewässer als *Mesocyclops bodanicola*, die robustere Form der eutropheren Biotope als *Mesocyclops leuckarti*.

Im Laufe der Eutrophierung des Obersees veränderte sich auch der pelagisch lebende *C. a. praealpinus*; besonders die Tiere der Frühjahrs-generation wurden zusehends größer als früher und erreichten das Aussehen und die Proportionen des *C. a. bodanus*. Es wurde deshalb in den letzten Jahren darauf verzichtet, die beiden "Unterarten" zu trennen. Die Bezeichnung *Cyclops abyssorum*, definiert durch den Verlauf der Chromatin-Diminution (Einsle 1964 b), umfaßt also im Bodensee ein breites Band von Varianten, verursacht durch Unterschiede im Biotop sowie durch die jahreszeitliche Größenvariation.

Auffällig ist, daß in Dredgefängen aus dem Sublitoral des Obersees in den letzten Jahren im Gegensatz zu früher kaum noch Tiere des "bodanus"-Typs gefunden wurden.

Cyclops abyssorum kommt im Bodensee ganzjährig vor. Die Existenz einer Ruhephase (Diapause) war zunächst nicht anzunehmen. Beim Vergleich der Copepodidstadien zeigte es sich jedoch sehr rasch, daß während des Sommers ein Überwiegen der fünften Copepodide zumindest auf eine "verborgene" Entwicklungsstagnation hinweist (Einsle 1964 b). Das jahreszeitliche Auftreten wurde bereits früher ausführlich behandelt. Auf eine zahlenmäßig nicht sehr starke Winterpopulation folgt ein Frühjahrsmaximum an Copepodiden, an das sich die verborgene Stagnationsphase der fünften Stadien anschließt (Abb. 11). Aus der

Frühjahrsproduktion baut sich eine Folge mehrerer Sommergenerationen auf, deren Nachkommen die Zahlen der Jungtiere zum Winter hin wieder ansteigen lassen.

In der Vertikalverteilung sucht - abgesehen von den Wochen der Frühjahrsschichtung - die Population von *C. abyssorum* meist größere Tiefen auf. Während des Sommers und Herbstes halten sich die Tiere tagsüber in Tiefen von etwa 30 bis 50 Metern; sie führen eine bemerkenswerte Tageswanderung aus, die auch für die jüngsten Copepodidstadien eine Amplitude von 20 bis 30 Metern erreicht.

Wie schon erwähnt, zeigte *C. abyssorum* keine der für *C. vicinus* typischen Präferenzen für den östlichen Obersee. Die Population war viel gleichmäßiger verteilt und erreichte oft Höchstwerte in der Seemitte. Dieses Verhalten entspricht - wie gesagt - jenem der übrigen "alteingesessenen" Arten.

Im Gnadensee tritt *C. abyssorum* relativ selten auf, eine autochthone Population dürfte hier nicht existieren. In den Rheinsee und mit geringeren Bestandszahlen in den Zellersee gelangt der Cyclopide durch den Abfluß aus dem Obersee.

4.2.8 *Acanthocyclops robustus*

Im Bericht Nr. 20 der IGKB war dieser Cyclopide noch nicht behandelt worden, da sein Vorkommen in der Station Fischbach-Uttwil bis zu diesem Zeitpunkt (1974) kaum auf eine autochthone Population hinwies. Mit der Ausweitung der Untersuchungen auf zunächst 13 Stationen im Obersee (1972, 1973) wurde das Auftreten von *Acanthocyclops* vor allem im östlichen Obersee immer auffälliger, er war hier innerhalb weniger Jahre zu einem bedeutsamen Mitglied der Biozönose geworden.

In einer früheren Publikation (Einsle 1977) wurden die wichtigsten Ergebnisse der Arbeiten von 1972 - 1974 zumindest für die Population der Bregenzer Bucht vorgestellt. Die taxonomisch recht schwierige Gattung *Acanthocyclops* stellt vor allem in der Abgrenzung der beiden Arten *A. robustus* und *A. vernalis* erhebliche Probleme. Zusätzlich zu den Ergebnissen der morphologischen und morphometrischen Untersuchungen, die nebenbei das Ausmaß einer bemerkenswerten saisonalen Größenvariation belegten, ließ sich *A. robustus* eindeutig an seiner Chromosomenzahl bestimmen.

Nach den bisherigen Feststellungen kommt *A. robustus* im Obersee während des Winters nahezu ausschließlich als vierter Copepodid vor. Diese Stadien erscheinen etwa im April wieder im Pelagial und häuten sich zum CV und ersten Adultengeneration. Der weitere Verlauf läßt sich aus der Abbildung 12 erkennen, in der neben den außergewöhnlich hohen Beständen des Jahres 1983 auch die prozentualen Anteile der Copepodidstadien eingetragen sind. Es ist deutlich zu erkennen, daß sich die hohen Relativwerte der ersten und zweiten Stadien im Juni nicht in den Beständen äußerten. Erst nach dem Erscheinen der erwachsenen Tiere begann eine zweite Fortpflanzungsphase, die zu den sommerlichen Höchstwerten führte (2,5 bzw. über 3 Mio. Tiere/m²).

Die Vertikalverteilung wurde 1973 ebenfalls eingehend untersucht. Die Tiere lebten bevorzugt in den oberen zehn Metern; vor allem die Copepodide zeigten starke Ansammlungen unmittelbar unter der Wasseroberfläche oder in zwei bis drei Metern Tiefe. Für diese Altersgruppe ließ sich die tageszeitliche Tiefenverteilung in etwa durch die 15^o-Isotherme begrenzen, *A. robustus* kann demnach als "Warmwasserform" bezeichnet werden.

Der Schwerpunkt der Horizontalverteilung im Obersee liegt eindeutig im Ostteil des Sees, von der Bregenzer Bucht bis etwa zum Schnitt Rohrspitz-Wasserburg. Westlich davon blieben die Zahlen relativ niedrig, so daß auf eine graphische Darstellung der Mittelwerte für die einzelnen Stationen verzichtet werden konnte. In der Abbildung 12 sind die Jahresmittelwerte für die Bregenzer Bucht mit eingezeichnet, die den allmählichen Anstieg der Zahlen von 1972 bis zum Höchstwert im Jahr 1983 verdeutlichen. Das Jahr 1985 brachte nur noch geringe Bestände, die weitere Entwicklung im östlichen Obersee ließ sich 1986 nicht mehr verfolgen.

Im vergleichbaren Zeitraum war *A. robustus* auch im Untersee erschienen. Im Untersuchungsjahr 1963/64 (Einsle 1978 b) war dieser Cyclopide im Gnadensee noch nicht gefunden worden, in den Arbeiten von 1976/77 (Einsle 1980 a) wies er sich bereits als die in den Sommermonaten dominierende Art aus. Es ist anzunehmen, daß *A. robustus* aus dem Obersee eingebracht worden war und auch im Gnadensee zunächst zusagende Umweltbedingungen vorfand. Die gefundenen Höchstwerte im hier bearbeiteten Material lagen 1976 bei 60 bis 70 Tieren pro Liter, schon

nach 1978 nahmen die Bestände jedoch wieder ab. 1984 und 1985 waren hier wie auch im Rheinee nur noch wenige Tiere zu finden. Die 1983 in der Bregenzer Bucht aufgetretenen Maximalwerte zeigten sich übrigens im Untersee nicht, soweit das Material eine Aussage zuläßt.

4.2.9 *Diacyclops bicuspidatus*

Der von Kiefer (1978) als Unterart *D. bicuspidatus limnobioides* bezeichnete Cyclopide stellt einen Ökotypen des pelagischen Lebensraumes dar, der sich in der Körpergröße sowie einigen morphologischen Details von den Kleingewässer-Tieren dieser Spezies unterscheidet.

Das jahreszeitliche Auftreten und Verhalten der Gnadensee-Population wurde bereits früher ausführlich dargestellt (Einsle 1965, 1978 b, 1980 a). *Diacyclops* lebt hier vor allem in Bodennähe, doch wird der Bestand durch die sommerliche Sauerstoffgrenze allmählich ins Pelagial abgehoben; mit dem Einsetzen der Vollzirkulation im Dezember suchen die Tiere wieder die Seetiefe auf.

Die Copepodide erreichen im Pelagial ihre Höchstwerte während der Sommermonate, verschwinden im Januar weitgehend aus dem freien Wasser, um im März das Frühjahrsmaximum aufzubauen. In der prozentualen Verteilung der Copepodide zeigten sich Dominanzen der jüngsten Stadien im Mai und August, jeweils vor dem Aufbau einer neuen Adultengeneration (Einsle 1965).

Die Vertikalverteilung wird vor allem durch die im Frühsommer nach oben steigende Sauerstoffgrenze bestimmt, wodurch die Population tagsüber in einem manchmal nur einen halben Meter starken Horizont konzentriert wird. Die Tiere ertragen dabei Sauerstoffwerte unter 1 mg/Liter. Während der Nacht löst sich diese enge Zonierung auf, besonders die erwachsenen Cyclopiden steigen bis zur Oberfläche. Die größte Amplitude wird dabei nach Mitternacht erreicht, in der Morgendämmerung folgt der rasche Rückzug auf die Tagestiefe.

Das getrennte Auszählen der außerordentlich kleinen Copepodide ist nur mit großer Erfahrung möglich. Bei Netzmaschinen um 100 μ m muß auch damit gerechnet werden, daß ein Teil der jüngsten Stadien nicht quantitativ gefangen wird. Bei der im Untersee für das vorliegende Material angewandten Fangmethode ist es zudem denkbar, daß die engen Horizonte anteilmäßig nicht vollständig erfaßt wurden. Man

kann daher darauf verzichten, die Proben von 1974-1985 näher zu diskutieren.

4.2.10 *Megacyclops gigas*

Alle Bemühungen, die Formenfülle der Gattung *Megacyclops* im Bodensee mit morphometrischen Untersuchungen verstehen und ordnen zu können, erwiesen sich trotz großen Aufwandes als unbefriedigend. Erst durch die Enzym-Elektrophorese war es vor kurzem gelungen, sichere Entscheidungen für die Trennung der beiden Arten *M. gigas* und *M. viridis* zu finden. Eine Veröffentlichung ist in Vorbereitung.

Megacyclops gigas tritt im Obersee monozyklisch auf mit einer Fortpflanzungsperiode im Winter und einer sommerlichen Diapause im fünften Copepodidstadium. Im Pelagial erscheinen von September an die Männchen, etwa einen Monat später die Weibchen. Eiballen werden erst im Januar entwickelt, kurze Zeit später treten erste Copepodide im Pelagial auf. Die Copepodidreihe wird bis Ende April bei den niedrigen Wassertemperaturen nur langsam durchlaufen; im Mai erscheinen die fünften Copepodide, die jedoch bald aus dem freien Wasser verschwinden und sich am Seeboden ansammeln. Im Herbst entwickeln sie sich weiter zu den Erwachsenen, die zu einem Teil ins Pelagial aufsteigen. Ein eiertragendes Weibchen fand sich einmal in einer Wasserschöpfer-Probe aus 250 Meter! Die Untersee-Population von *Megacyclops* wurde nur gelegentlich untersucht. Auch für die Bewohner dieses Seeteils wäre eine Studie mit den neueren Methoden von Interesse.

Vergleiche mit früheren Jahren (1959-63) sind für den Obersee nur annähernd möglich. Die derzeit laufenden Sammelarbeiten im Litoral und Profundal des Obersees lassen vermuten, daß die Bestände von *Megacyclops* stark zurückgegangen sind.

5. JAHRESMITTEL

Die zu erwartenden Tendenzen in der längerfristigen Entwicklung lassen sich am deutlichsten in der gerafften Form der Jahresmittel erkennen. Diese Mittelwerte setzen sich jeweils aus der gleichen Zahl von Proben zusammen. Sie sind also direkt vergleichbar. Da die Station Fischbach-Uttwil von 1962 an befahren wurde, empfiehlt es sich, diesen längeren Zeitraum von immerhin 24 Jahren gesondert herauszustellen, um die für die Entwicklung des Crustaceenplanktons wichtigen 60er Jahre miteinzubeziehen.

5.1 Station Fischbach-Uttwil (1962-1985)

In dieser Periode wurden die Crustaceen bis 1969 in der Weise ausgezählt, daß von den Cyclops-Arten lediglich die Adulten nach Arten getrennt, die Copepodide aber in einer Zählgruppe zusammengefaßt wurden. Für diese beiden Gruppen der Gattung Cyclops ist also nur ein vergrößernder Vergleich möglich. Bei den Cladoceren (gesamt) und speziell bei *Daphnia* ist der Anstieg der Jahresmittel bis 1973 deutlich zu erkennen. Wie auch bei anderen Zählgruppen fällt in dieser Zeit eine gewisse Rhythmik auf; nach einem Höchstwert (1966, 1970, 1973) folgt jeweils ein Abfallen auf etwa die Hälfte und ein neuerlicher Anstieg der Werte.

In einiger Verallgemeinerung kann man formulieren, daß sich die Bestände der Daphnien bis Mitte der siebziger Jahre insgesamt erhöhten, um von 1976 an wieder - mit den entsprechenden Schwankungen - in ihrer Tendenz zurückzugehen. Da die Kurve für die Cladoceren (gesamt) vor allem von *Daphnia* bestimmt ist, gilt diese Aussage auch für diese Summenkurve.

Die für *Bosmina* typischen, starken Differenzen in den jährlichen Beständen lassen hier einen Trend nur schwer erkennen; allenfalls kann man eine gewisse Steigerung der Jahresmittel für die Zeit zwischen 1973 und 1982 erkennen. *Bythotrephes* als carnivor lebender Krebs zeigte keine auffälligen Einzelheiten, die ebenfalls räuberische *Leptodora* nahm bis 1981 leicht zu.

Am ehesten ist eine den Daphnien vergleichbare Entwicklung bei *Eudiatomus gracilis* zu erwarten, der als Filtrierer ebenfalls unmittelbar

vom Nahrungsangebot aus dem Phytoplankton profitiert. Hier war ein deutlicher Anstieg der Jahresmittel bis 1970, nach einem kurzen Einbruch 1971 und 1972 auch bis 1973 und 1974 zu verzeichnen. Seit dem Jahr 1975 hatten sich im Vergleich zu den Vorjahren die Bestände nahezu halbiert und nahmen weiterhin bis 1985 ab.

In der Gattung Cyclops sind die adulten Tiere von *C. abyssorum* und *C. vicinus* sowie die Copepodide der Gattung zusammengefaßt. Eine Diskussion ist nur für die getrennten Kategorien sinnvoll. Höchst merkwürdig entwickelte sich die Population von *Mesocyclops*. Noch anfangs der 60er Jahre zeigte sie hohe Bestände im Jahresmittel, doch schon 1965 setzte ein rascher Rückgang der Werte ein. In den Jahren 1978 und 1979 sank die Bestandsdichte auf derart niedrige Zahlen ab, daß ein völliger Zusammenbruch der Population möglich erschien. Schon 1980 begann jedoch ein rascher Anstieg der Mittelwerte, der sich bis 1985 fortsetzte.

Die Summe der Copepoden (ohne Nauplien) zeigte einen Verlauf, der zu einem guten Teil durch die Bestände von *Cyclops vicinus* bestimmt wurde. Die sehr hohen Frühjahrswerte dieses Cyclopiden erhöhten nachdrücklich auch die Jahresmittelwerte. Gerade hier wäre eine Trennung in die Arten sehr interessant gewesen, da *C. vicinus* - wie schon erwähnt - erst um 1954 im Obersee gefunden wurde.

Auch die Summe der Copepoden zeigte, daß der rasche Anstieg dieser Jahresmittel früher begonnen hatte als bei den Cladoceren. Der Höchstwert 1970 fiel mit dem stärksten Auftreten der Gattung *Cyclops* zusammen; da in diesem Jahr die Copepoden erstmals genauer getrennt wurden, kann dazu gesagt werden, daß tatsächlich *Cyclops vicinus* für diese hohen Bestände verantwortlich war.

Von 1970 an äußerte sich dann der Trend zu ständig abnehmenden Werten. Die Besprechung der einzelnen Arten für die Zeit nach 1972 wird darüber näheren Aufschluß geben; es kann jedoch festgehalten werden, daß die Jahresmittelwerte 1982-1985 wieder unter den Zahlen von 1962-1965 lagen.

5.2 Die einzelnen Stationen (1972-1985)

Für die Gattung *Daphnia* sind die adulten und juvenilen Tiere zusammengefaßt. Die gegenseitigen Relationen der Arten *Daphnia hyalina*

und der Bastardformen sowie *D. galeata* wurden bereits besprochen (Tab. 3); die Änderungen in der qualitativen Zusammensetzung kommen bei dieser Darstellung also nicht zum Ausdruck.

Der Überblick über die fünf Stationen (Abb. 14) zeigt die Sonderstellung der Bregenzer Bucht bereits in den absoluten Zahlen, zumindest bis etwa 1980. Der Höchstwert der Untersuchungsperiode lag im Jahre 1974, fast oder mehr als doppelt so hoch als in den übrigen Stationen. Der absinkende Trend ist klar ausgeprägt, die Absolutwerte bleiben meist deutlich über jenen der anderen Untersuchungsstellen. Im Mittel der Stationen kommt diese Tendenz ebenfalls zum Ausdruck; es handelte sich also um einen Vorgang, der den ganzen Obersee, wenn auch mit lokalen Unterschieden, gleichmäßig erfaßt hatte.

Ähnlich liegt die Situation bei der Gattung *Bosmina*, wenn auch hier die jährlichen Schwankungen stärker sind als ein durchgehender Trend der Entwicklung. Insgesamt verlief die 14-jährige Periode gleichmäßiger als bei den Daphnien, doch spielten hier Änderungen in der artlichen Zusammensetzung der Population eine große Rolle. Zwar wurden die verschiedenen Formen bei der Auszählung nicht getrennt, doch war zumindest der Eindruck vorhanden, daß das Vorkommen und die ständige Abnahme der kleinen *Bosmina longirostris* im Ostteil des Sees diese Unterschiede verursachte.

Die großen "Raubcladoceren" *Bythotrephes* und *Leptodora* ließen im Mittel der Stationen einen Rückgang der Jahresmittelwerte erst in den Jahren 1982-1985 erkennen, doch blieben die Absolutwerte durchweg in etwa der gleichen Größenordnung. Bemerkenswert waren immer die relativ niedrigen Zahlen für *Bythotrephes* in der Bregenzer Bucht; möglicherweise ist dieser Seeteil bereits zu flach, um dieser ausgeprägten Pelagial-Form einen optimalen Lebensraum zu bieten.

Etwas komplizierter sind die Verhältnisse bei den Copepoden (Abb. 15), wo für die herbivor und carnivor lebenden Arten von vorneherein unterschiedliche Entwicklungen zu erwarten waren. Im Mittel der fünf Stationen zeigte *Eudiaptomus* (Filtrierer) eine seit 1974 deutlich abnehmende Bestandsdichte, die vorher, nach den Werten aus der Station Fischbach-Uttwil zu urteilen, von 1962-1970 ständig zugenommen hatte. Die Jahre 1971 und 1972 brachten dort einen kurzfristigen Einbruch,

1973 und 1974 lagen wiederum in der Größenordnung der Werte von 1970. Bei dieser Spezies, einer der "alteingesessenen" Arten, wies die Bregenzer Bucht keine höheren Bestände auf als die übrigen Seeteile; der Verlauf der einzelnen Jahreswerte war insgesamt recht ausgeglichen.

Die Entwicklung der Jahresmittelwerte von *Mesocyclops* war geprägt durch eine überraschende und starke Abnahme der Population bis zum Jahr 1979. Diese Erscheinung war noch deutlicher zu erkennen in den Zahlen der Station Fischbach-Uttwil, wo 1963/1964 sehr hohe Werte vorlagen, die sich kontinuierlich - 1968 und 1969 ausgenommen - auf die Minima von 1978/1979 zubewegten. Es ist anzunehmen, daß dieser allgemeine Aspekt auch für die übrigen Stationen zutraf, daß der Beginn der Untersuchungen 1972 also auch hier schon in der Phase des Bestandsrückgangs lag.

Die insgesamt niedrigsten Werte für *Mesocyclops* waren durchweg in der Bregenzer Bucht zu verzeichnen. Bei der Darstellung einiger Beispiele für die Horizontalverteilung (Bericht Nr. 20 der IGKB) war schon aufgefallen, daß hier *Mesocyclops* im Frühjahr sehr niedrige Zahlen aufwies. Der Verdacht liegt zwar nahe, daß hier durch den starken Zufluß aus dem Alpenrhein eine Verfrachtung der epilimnisch lebenden *Mesocyclops*-Population stattgefunden haben könnte, doch müßte dies dann auch für die übrigen Crustaceen zutreffen, die im Mai und Juni durchweg zum größten Teil in den oberen 10 Metern des Sees leben. Es muß derzeit offen bleiben, wo die Ursachen für das relativ schwache Auftreten in diesem Seeteil liegen.

Auch die naheliegende Frage nach den Ursachen für den Rückgang im Bestand der Gesamtpopulation kann kaum schlüssig beantwortet werden. Wie schon früher (Einsle 1969 b) herausgearbeitet wurde, kann *Mesocyclops* in der Ausbildung seiner ersten Frühjahrsentwicklung, besonders beim Erscheinen der jüngsten Copepodide im Mai, durch carnivore Cyclopiden, speziell durch *Cyclops vicinus*, erheblich unterdrückt werden. Vergleicht man die Diagramme dieser *Cyclops*-Art mit denen von *Mesocyclops*, so ist in der Tat eine zumindest tendenzielle Zunahme (Mittel der fünf Stationen) von *C. vicinus* im Zeitraum 1972-1978 festzustellen. Dieser Trend verläuft demnach gegensätzlich zu jenem von *Mesocyclops*; ein Zusammenhang liegt also auf der Hand,

muß als Erklärung jedoch als unbewiesen stehen bleiben. Eine bemerkenswerte Entwicklung konnte man auch bei *Cyclops abyssorum* feststellen, vor etwa 1950 die einzige *Cyclops*-Art im Obersee-Pelagial. Sie kommt -wie erwähnt -in fast allen subalpinen Seen vor und gilt als charakteristisch für diesen Typ der großen, ehemals oligotrophen Seen.

Der Mittelwert der fünf Stationen zeigt den stetigen Rückgang der Population seit dem Anfang der siebziger Jahre bis 1985 auf etwa ein Zehntel der Bestandsdichte von 1973. Bei der Besprechung der einzelnen Arten wurde darauf hingewiesen, daß *C. abyssorum* ein Frühjahrsmaximum an jüngeren Copepodiden, eine "verborgene" Stagnationsphase im fünften Stadium während des Sommers, sowie einen starken Bestand an Adulten vom Sommer bis Herbst aufweist. Es wäre durch eine populationsdynamische Berechnung abzuklären, in welcher Jahreszeit die stärksten Verluste auftreten und ob sich diese Verlustraten im Laufe der Jahre geändert hatten. Diese Fragen stehen im Mittelpunkt der seit 1986 laufenden Untersuchungen. Sie können derzeit noch nicht schlüssig beantwortet werden.

Beim Vergleich der Diagramme wird deutlich, daß die Werte von *C. vicinus* in der Bregenzer Bucht allgemein höher lagen als in den übrigen Stationen. Auf zeitliche Entwicklungsunterschiede wurde bereits hingewiesen. Einige Beispiele zur Horizontalverteilung während des Frühjahres wurden ebenfalls im Bericht Nr. 20 der IGKB vorgelegt.

Die Abbildung 15 zeigt für die Mittel der fünf Stationen einen kontinuierlichen Anstieg der Jahreswerte zwischen 1972 und 1978, die Zahlen von 1974 ausgenommen. Diese Zunahme wurde plötzlich unterbrochen durch einen starken Rückgang der Jahreswerte 1979, es folgte noch ein neuer Anstieg 1980 und 1981, bis von 1982 an die Jahresmittelwerte sehr stark zurückgingen.

In den Säulendiagrammen der Gesamt-Copepoden dominieren die Werte von *Eudiaptomus*, *C. vicinus* sowie besonders nach 1981 wieder die neuerstarkten Populationsdichten von *Mesocyclops*. Die Kurven enthalten also verschieden gerichtete Entwicklungstendenzen, zeigen jedoch auch in der Summe der Zahlen eine geringfügige Abnahme der Jahresmittel. Die auffallend niedrigen Werte für 1979 gehen in erster Linie auf *Eudiaptomus* und *C. vicinus* zurück, verstärkt durch das tiefe Minimum von *Mesocyclops*.

5.3. Die "nicht korrekte" Darstellung der Jahresmittel

Nach allgemeiner Logik sollten die Mittelwerte als Säulendiagramme dargestellt werden, mit den gleichen Bestandszahlen für den gemittelten Zeitraum. Dies hat jedoch den Nachteil, daß man ohne die Übersichtlichkeit aufzugeben nur eine einzige Bestandskurve zeigen kann. Verbindet man jedoch die einzelnen Jahreswerte punktuell, so sind diese Kurven eben nicht "korrekt", man kann jedoch mehrere Jahreskurven ineinander zeichnen und damit eine direkte Vergleichsmöglichkeit erzielen.

Einige dieser Kurven sind in den Abbildungen 16 und 17 dargestellt, als Auswahl besonders markanter Verläufe für vier der fünf Stationen. Auch hierbei fällt wieder auf, daß sich die "Neuankömmlinge" in der Gattung *Daphnia* und *Bosmina* sowie *C. vicinus* von den "alteingesessenen" Arten *Eudiaptomus gracilis*, *Mesocyclops leuckarti* und *C. abyssorum* unterschiedlich verhalten. Die erste Gruppe zeigt fast durchweg die höchsten Bestände in der Bregenzer Bucht, die zweite eher die geringeren Jahresmittel. Besonders markant waren die periodischen Schwankungen bei den jungen Daphnien und bei den Bosminen ausgeprägt, wiederum am deutlichsten und regelmäßigsten im Ostteil des Sees. Die jungen Daphnien zeigten Maxima in den Jahren 1974, 1977, 1980 und 1984, die Bosminen in den Jahren 1974, 1976, 1980, 1984; *Cyclops vicinus* schließlich wies in der Bregenzer Bucht Höchstwerte 1973, 1977 und 1981 auf.

Die Ursachen für diese fast periodischen Schwankungen (Intervalle von drei und vier Jahren) sind kaum mit der gegenseitigen Abhängigkeit durch Fraß oder Zehrung zu deuten. Hier läge es nahe, in "starken" Jahren von *C. vicinus* die niedrigsten Werte für die potentiellen Beutetiere zu erwarten. Wie eigene Untersuchungen (Einsle, unveröffentlicht) an einem großen Material zeigten, sind vor allem die Zyklen der Cladoceren im Frühjahr, also am Beginn der Massenentwicklung, eher von der Temperaturschichtung abhängig als vom Fraßdruck durch *C. vicinus*.

Es ist demnach zu vermuten, daß hier Vorgänge wirksam sind, die allgemein die Entwicklungsbedingungen im See - wenn auch für die einzelnen Arten unterschiedlich - beeinflussen. Bekannt sind ähnliche Erscheinungen auch bei Fischen ("Kretzerjahre"), doch müßte ein übergreifender Vergleich etwa die gesamte Wettersituation der einzelnen Jahre, vor allem aber die Entwicklung des Phytoplanktons mit einbeziehen.

Sehr bemerkenswert sind in diesem Zusammenhang die Zyklen von *Mesocyclops* und *C. abyssorum*. Auf das zunächst fast bedenkliche Absinken der Bestände von *Mesocyclops* wurde 1979 ein Tiefpunkt erreicht, der an das Verschwinden der Population denken ließ. Erinnert sei hier auch an die niedrigen Zahlen von *C. vicinus* im Jahr 1979. Umso überraschender kam dann der rasche Wiederanstieg der Dichtezahlen auf Werte, wie sie in der Station Fischbach-Uttwil (Abb. 13) anfangs der sechziger Jahre vorkamen. Auffällig war die langsame Entwicklung der *Mesocyclops*-Bestände in der Bregenzer Bucht, wo schon zuvor viel geringere Jahresmittel erreicht worden waren.

Kontinuierlich nahmen dagegen die Bestandskurven von *C. abyssorum* ab, die in der für alle Stationen nahezu gleichen Größenordnung 1985 ihren bisherigen Tiefstand aufwiesen. Nach den Ergebnissen von 1986 (Seemitte) scheint sich die Population jedoch wieder zu erholen; die weitere Entwicklung ist nur schwer abzuschätzen.

Als zweiten Aspekt sollte man beachten, daß sich die Bestände einiger Gruppen in der Bregenzer Bucht im Laufe der 14 Jahre allgemein an die Größenordnungen der übrigen Obersee-Stationen angleichen, *Mesocyclops* ausgenommen. Die früher auffällige Sonderstellung des Crustaceenplanktons in der Bregenzer Bucht verflachte so für die meisten Arten, die Horizontalverteilung wies also nicht mehr die von früher gewohnten Ost-West-Gradienten auf.

Diese Erscheinung läßt sich mit den fortschreitenden Baumaßnahmen zur Vorstreckung der Mündungsbauwerke des Alpenrheins erklären. Die so erreichte Ablenkung bringt eine derartige Veränderung fast zwangsläufig mit sich.

6. DISKUSSION

Die Entwicklung des Crustaceenplanktons im Bodensee-Obersee in den vergangenen vierzig Jahren wird allgemein im Zusammenhang mit der bis zur Mitte der siebziger Jahre rasch zunehmenden, nach 1980 allmählich abklingenden Eutrophierung des Sees betrachtet. Im Sprachgebrauch der Limnologie verbindet sich mit diesem Begriff eine mehr oder weniger technisch geprägte Vorstellung. Als Merkmale gelten etwa der Anstieg der Nährstoffe, Verminderung des Tiefensauerstoffs, Zunahme der organischen Produktion. Dieser linear gedachte Prozeß kann beschleunigt verlaufen, kann stagnieren oder abfallen. Unter Restaurierung eines Sees versteht man schließlich die Rückkehr zu einer der Ausgangslage benachbarten Situation, die zwangsläufig mit dem - zufälligen - Beginn der limnologischen Erforschung des betreffenden Gewässers zusammenfällt.

Es liegt auf der Hand, daß die derart verstandene Dimension der Eutrophierung allenfalls ein Raster darstellt, das man über ein äußerst kompliziertes Bild einer Biotopveränderung legt. Der Versuch, einen in seinen Einzelheiten nicht überschaubaren Prozeß quantitativ zu beschreiben, muß dort an seine Grenzen stoßen, wo biologische, synökologische Zusammenhänge mit weitgehender Rückkoppelung vorliegen. Eine Biotopveränderung im Gewässer ist zunächst ein natürlicher Vorgang, der mit der Alterung eines Sees beschrieben wird. Sie kann ebenso ausgelöst werden durch ein plötzliches Ereignis (etwa Bergsturz) oder durch Katastrophen, wie sie neuerdings durch den Menschen verursacht werden. Ein solcher anthropogener Eingriff ist auch die allmähliche oder rasche Zunahme der Nährstoffe, eben die Eutrophierung. Die Quantifizierung einer "Gewässergüte" legt zudem Maßstäbe an, die nutzungsorientiertem Zweckdenken entspringen.

Für eine Biozönose bedeutet Biotopänderung in erster Linie eine Veränderung der Konkurrenzsituation in Abhängigkeit von der Toleranzgrenze. Bei größeren Gewässern wie dem Bodensee darf man davon ausgehen, daß bis Anfang des zwanzigsten Jahrhunderts der Prozeß der natürlichen Alterung die wesentliche Rolle spielte, daß die Mitglieder dieser Lebensgemeinschaft also in langen Zeiträumen eine optimale Anpassung an ihren Lebensraum erreichten. Die Populationen waren gegeneinander ausbalanciert, Ungleichheiten kurzfristig zu beheben.

Dieses biologisch ausgeglichene System wurde im Bodensee-Obersee insbesondere durch den Anstieg der Nährstoffe gründlich gestört, in manchen Bereichen (Uferflora) aber auch durch den Ausbau der Stauseen im Einzugsgebiet sowie für die Bregenzer Bucht durch die Baumaßnahmen an der Mündung des Alpenrheins (Durchstich bei Fußach, neuerdings Verlängerung des Dammes). Auf die tiefgreifenden Veränderungen im Flachwasserbereich durch Auffüllungen, Hafengebauten und andere Eingriffe sei hier nur am Rande verwiesen.

Auf diese Weise haben sich Biotopveränderungen eingestellt, die alle Lebensbereiche des Sees erfaßten. Betrachtet man lediglich einen dieser miteinander verflochtenen Bereiche, in der vorliegenden Arbeit das Pelagial, kann dies nur unter der Einsicht geschehen, daß man damit einen Teil des Ganzen untersucht, der in sich nicht alle Kausalitäten einschließt.

Nach diesen durchaus skeptischen Vorbemerkungen kann im folgenden lediglich diskutiert werden, ob sich auch innerhalb der Gruppe der Crustaceen Anhaltspunkte ergeben, die auf eine deutliche Wechselbeziehung zwischen verschiedenen Arten, also die gegenseitige Regulierung der Bestände, hinweisen. Es wurde bereits dargelegt, daß die absolute Höhe der Bestandsdichte nur gelegentlich auf Fortpflanzungsereignisse hinweist, daß die gefundenen Zahlen grundsätzlich als Nettobetrag zwischen Produktion und Verlusten anzusehen sind.

Der Habitus der Arten

Die Crustaceen sind gute Beispiele für phänotypische Veränderungen in Abhängigkeit von besonderen Außenbedingungen. Gerade die Ruderfußkrebse lassen oft schon von ihrer äußeren Erscheinung her erkennen, ob sie unter guten oder schlechten Ernährungsbedingungen leben; dies zeigt sich in der Körpergröße und -gestalt, im Ausmaß der Temporalvariation oder in der Anzahl der produzierten Eier. Auch die Daphnien reagieren mit der Zahl der Eier in ihrem Brutraum auf das Nahrungs-

angebot. Im Bodensee-Obersee hatte sich das Aussehen von *Mesocyclops* verändert, wobei noch taxonomische Grenzen ("bodanicola-Problem") berührt worden waren (Kiefer, 1978). In der Gattung *Cyclops* wuchs die ehemals typische Pelagial-Form *Cyclops abyssorum praealpinus* von der Körpergröße her in die Variationsbreite des *Cyclops abyssorum bodanus* hinein, so daß beide Ökotypen heute nicht mehr sicher zu trennen sind.

Sehr viel tiefergreifend waren die Veränderungen in der Gattung *Daphnia*, da hier neben phänotypischen Unterschieden auch genetisch bedingte Differenzierungen auftraten. Einige der immer wieder zu beobachtenden Einwanderer konnten sich in der Konkurrenz halten oder gar durchsetzen, durch nachfolgende Hybridisation entstand eine unübersehbare Formenfülle an Daphnien. Hier liegt ein geradezu klassisches Beispiel dafür vor, daß in kurzer Zeit durch genetische Plastizität eine Vielzahl von Phänotypen entstehen kann, die vorhandene oder rezent entstandene Nischen unverzüglich besetzen. Daß das durch die Eutrophierung veränderte Nahrungsangebot dafür die Voraussetzung war, darf angenommen werden. Die Ereignisse im Bodensee-Obersee sind jedoch sicher einzigartig, die Geschichte der Daphnien-Entwicklung in den vergangenen dreißig Jahren dürfte sich gleichartig wohl kaum in einem anderen Gewässer zutragen. Die Umschichtungen und Veränderungen bei der Gattung *Bosmina* ließen sich noch weniger verdeutlichen, da wie bei der "galeata"-Gruppe der Daphnien die subjektive Unsicherheit des Bearbeiters zugestandenermaßen zu groß war.

Die räumliche Verteilung

Bereits im Bericht Nr. 20 der IGKB wurden die teilweise großen Unterschiede in der horizontalen Verteilung der Crustaceen im Obersee erläutert und teilweise graphisch dargestellt. Ohne diese Befunde zu wiederholen, darf nochmals darauf hingewiesen werden, daß sich eine grundsätzliche Tatsache klar erhärtete: Die "Neuankömmlinge", also die nach 1950 eingewanderten (oder festgestellten) Arten zeigten eine eindeutige Bevorzugung des Ostteils des Obersees, besonders der Bregenzer Bucht; die "alteingesessenen" Crustaceen waren sehr viel gleichmäßiger verteilt und erreichten oft ihre höchsten Bestände im zentralen

Teil des Obersees. Da beim derzeitigen Stand der Untersuchungen über die ufernahe Verteilung der im Pelagial dominierenden Arten zu wenig bekannt ist, sollte man im Augenblick auch mit Mutmaßungen zurückhaltend sein. Immerhin fiel auf, daß sich die zahlenmäßigen Unterschiede in den Beständen im Verlauf der vierzehn Untersuchungsjahre weitgehend ausglich. In den Kurven der "nicht korrekt" gezeichneten Jahresmittelwerte wird diese Entwicklung deutlich; auf den möglichen Zusammenhang mit der fortschreitenden Umleitung des Rheinverlaufs im östlichen Obersee wurde an anderer Stelle hingewiesen.

In der vertikalen Verteilung des Crustaceenplanktons während eines Jahres dürften sich bei den ursprünglich vorhandenen Arten kaum nennenswerte Veränderungen ergeben haben. Wie die täglichen Vertikalwanderungen ist auch dieses Verhalten offenbar weitgehend artspezifisch festgelegt. Von der Verteilung der Biomasse her gesehen waren große Verschiebungen dadurch entstanden, daß die nach 1950 eingewanderten Arten bevorzugt im Epilimnion leben. Dadurch ergaben sich gegenüber früher in den Zeiten der jährlichen Höchstwerte (*Daphnia galeata*, *Cyclops vicinus*, *Acanthocyclops robustus*) weitaus größere Dichtezahlen in den oberen Wasserschichten. Eine der Folgen dieser starken Bestände war das zunehmend deutlicher ausgeprägte Auftreten des "Klarwasserstadiums" im Juni, das weitgehend auf die Population von *Daphnia galeata* zurückzuführen ist. Ob sich für die Fische neue Ernährungsbedingungen ergaben, ist denkbar, wurde jedoch noch nicht geprüft.

Ein für die Populationen der pelagisch lebenden Crustaceen bedeutsamer Faktor ist die Verlustrate durch Absinken. Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß unterhalb einer Tiefe von 40 bis 50 Metern häufig Tiere vorgefunden werden, die durch ihr Aussehen und ihren Erhaltungszustand vermuten lassen, daß sie an den täglichen Vertikalwanderungen nicht mehr teilnehmen und in der nahrungsarmen und kalten Tiefenzone allmählich absterben. Auch in den Schichtungsdiagrammen der Tageswanderungen (Publikation in Vorbereitung) zeigen sich diese hypolimnischen Ansammlungen meist recht deutlich. Auffallend sind gelegentlich höhere Dichtezahlen älterer Daphnien in der Tiefe, deren epilimnische Maxima einige Wochen zuvor beobachtet worden waren; durch den

raschen Gestaltswechsel der einzelnen Generationen lassen sich diese abgesunkenen Tiere gut wiedererkennen.

Der zahlenmäßige Anteil dieser Fraktionen ist schwer abzuschätzen. Da für die vorliegende Arbeit die Schließnetzfüge, die Bregenzer Bucht ausgenommen, bis zu einer Tiefe von mindestens 100 Metern ausgeführt wurden, enthalten die in den Kurven dargestellten Bestände sicher einen bemerkenswerten Anteil solcher Tiere (aller Altersklassen), die aus dem Entwicklungsprozeß weitgehend ausgeschieden sind.

Das Räuber-Beute Verhältnis

Die Verluste der Crustaceen durch Fischfraß sind im Bodensee-Pelagial quantitativ noch nicht erfaßt worden; nach den Magenuntersuchungen bei Blaufelchen dürften sie jedoch eine beträchtliche Rolle spielen, umso mehr, als Felchen bekanntermaßen als Nahrungsspezialisten die größeren Krebse (*Bythotrephes*, adulte *Daphnien*) gezielt aussuchen. Weitgehend unbekannt ist die Freßrate der jungen Felchen sowie der Barsche im Pelagial.

Als effektivster Räuber unter den Crustaceen steht *C. vicinus* im Vordergrund, der - wie bereits erwähnt - die Population von *Heterocope* innerhalb weniger Jahre völlig ausrottete. Auch auf die starken Zehrungen während seiner Massenentfaltung im Frühjahr wurde verwiesen, wenn das Crustaceenplankton für ein bis zwei Wochen fast nur noch aus *C. vicinus* und Cladoceren besteht.

Diese auffälligen Auswirkungen auf das übrige Crustaceenplankton fallen vor allem in die Zeit der Maxima an Adulten von *C. vicinus*. Aber auch die älteren Copepodidstadien leben vorzugsweise räuberisch; es ist jedoch außerordentlich schwierig, den Übergang von der vermutlich herbivoren Lebensweise der beiden ersten Stadien zu der überwiegend carnivoren Ernährung der älteren Copepodide abzugrenzen. Mit Sicherheit nehmen die Copepodide sowohl pflanzliche als auch tierische Nahrung zu sich, wie dies für *C. abyssorum*, die Adulten eingeschlossen, durch Darmuntersuchungen festzustellen war (Einsle 1964 b). Der Versuch, die Cyclopiden zahlenmäßig als herbivor lebenden Anteil der Lebensgemeinschaft zu erfassen, ist deshalb nur überschlagsmäßig möglich.

Auch die älteren Copepodide und die erwachsenen Tiere von *Mesocyclops* und *Acanthocyclops* nehmen vor allem tierische Nahrung auf; für *Mesocyclops* ließ sich dies am Plankton des Mindelsees zahlenmäßig belegen (Einsle 1969 b), wo der Cyclopide während des Sommers die Eudiaptomus-Population bis auf wenige Tiere pro Liter vernichten kann. Neben den Copepodiden von Eudiaptomus werden große Mengen von Nauplien sowie junge Stadien der Cyclopiden, auch der eigenen Art, erbeutet. Diese Feststellungen sind möglich, wenn man während des Auszählens die Beutetiere notiert, die noch in den Mundgliedmaßen der Cyclopiden festgehalten werden. Sicherlich lassen viele der Tiere ihre Beute bei der Fixierung mit Formalin fallen, doch erstaunt immer wieder der große Anteil an beutetragenden Cyclopiden. Auffällig ist dabei, daß sehr selten junge Daphnien als Nahrungstiere erscheinen; es muß jedoch offen bleiben, ob die Cladoceren nicht doch eine größere Rolle in der Nahrungsliste der Copepoden spielen, als die Befunde am fixierten Material vermuten lassen. Es ist durchaus denkbar, daß der Schalenpanzer der Cladoceren dem Zugriff der Mundgliedmaßen größeren Widerstand entgegengesetzt als die weichen Körper der Nauplien und jungen Diaptomiden.

Stellt man die Zeitabschnitte mit hohen Dichtezahlen räuberisch lebender Copepoden zusammen, so wird dieser Fraßdruck auf die potentiellen Beutetiere sehr plausibel:

Im April und Mai dominiert *C. vicinus* in seinen älteren Copepodidstadien und Adulten, unmittelbar gefolgt von *Mesocyclops*. In der Bregenzer Bucht erhöhten sich schon von August an die Zahlen von *Acanthocyclops robustus*, dessen Adulte bis in den Oktober hinein zumindest für einige Jahre hohe Bestände erreichten. Während des Winters waren diese Arten, die allmählich aufsteigenden vierten und fünften Copepodide von *C. vicinus* ausgenommen, weitgehend aus dem Pelagial verschwunden.

Man kann also feststellen, daß vom Frühjahr bis Spätherbst ständig ein großer Anteil räuberisch lebender Cyclopiden vorhanden ist, der sowohl auf die eigenen Jungtiere als auch auf die Diaptomiden einwirkt. Das Ausmaß der Zehrung kann modifiziert werden durch die unterschiedliche Tagestiefe und die Vertikalwanderungen, ebenso durch Phasen einer Diapause oder Entwicklungshemmung. Das beste Beispiel hierfür

ist wieder *C. vicinus*, der von Juni an als vierter Copepodid am Seeboden liegt und so der Dezimierung durch pelagisch lebende Tiere während der Sommer- und Herbstmonate entgeht.

Ein Einblick in die Dynamik zwischen Fortpflanzungs- und Verlustaten ist einigermaßen zu erlangen, wenn man etwa aus der Eiproduktion und der Wassertemperatur die Zeitpunkte errechnet, zu denen eine bestimmte Menge an Eiern als erste Copepodidstadien erscheinen müßten; vergleicht man damit die tatsächlich gefundenen Bestände dieser Stadien, ist dies ein Maß für die Verluste in der Naupliusphase. Das gleiche Verfahren kann man für die Copepodidreihe anstellen, doch haben die bisherigen Erfahrungen gezeigt, daß hierbei der Einfluß der Photoperiodik (Tageslänge) und damit das Auftreten von Entwicklungshemmungen berücksichtigt werden muß.

Diese Methoden, in Anlehnung an Elster als Populationsdynamik bezeichnet, wurden an Populationen des Buchensees und Mindelsees erprobt, da diese kleineren Gewässer auch mit einer einzigen Station einen halbwegs repräsentativen Bestand erfassen lassen. Auch diese Ergebnisse dürfen nur als größenordnungsmäßig richtig verstanden werden: Die Verluste allein in der Naupliusphase lagen meist zwischen etwa 80 und 99 Prozent.

Beim Material des Bodensee-Obersees wurden diese Analysen bisher noch nicht gewagt, da hier die kurzfristigen Wasserverfrachtungen derart groß sind, daß eine Serie an einer einzigen Untersuchungsstelle keine zusammenhängenden Entwicklungen einer Population erbringen würde. Dies war mit ein Grund dafür, möglichst viele Stationen im Obersee zu befahren, um evtl. in einem fundierten Mittelwert ein hinreichend zuverlässiges Zahlenmaterial zu erhalten. Mit der Anzahl der Untersuchungen wuchs jedoch auch die Überzeugung, daß die geschilderte Methode der Fortpflanzungs- und Verlustberechnungen im gesamten Obersee allenfalls zu Annäherungen an die bereits aus den kleineren Seen bekannten Verhältnisse führen wird. Trotzdem wird seit 1986 versucht, durch eine Serie möglichst wöchentlicher Probenahmen einer quantitativen Bestandsanalyse näher zu kommen.

Was also bleibt, sind relativ grobe Mutmaßungen über denkbare, gegenseitige Abhängigkeiten einiger Populationen: Der Anstieg der Jahres-

mittelwerte von *C. vicinus* bis 1978 fiel mit dem Rückgang der Werte für *Mesocyclops* zusammen; dies müßte jedoch auch für *Eudiaptomus* gelten, dem wichtigsten Beutetier der räuberisch lebenden Cyclopiden. Die Diagramme der Jahresmittel geben insgesamt durchaus Raum für derartige Spekulationen, doch reichen sie nicht aus, Zusammenhänge quantitativ zu beweisen.

Bei den Copepoden wird zudem deutlich, daß mit dem Jahr 1979 ein Einschnitt erreicht wurde, der für einige Arten neue Entwicklungen einleitete. Zwar erholte sich *C. vicinus* nochmals bis 1982, doch sanken von diesem Jahr an die Bestände der Crustaceen ab, mit der einzigen Ausnahme von *Mesocyclops*. Der Versuch, für das Jahr 1979 irgendwelche Besonderheiten zu finden, die möglicherweise den Einbruch der Bestände der Copepoden (bei den Cladoceren war dieser starke Rückgang nicht zu beobachten) erklären könnte, wäre außerordentlich interessant.

Wenn nach dem Abschluß eines derart langfristigen, großräumigen und intensiv bearbeiteten Programms als Ergebnis steht, daß die Veränderungen in der Entwicklung der Crustaceen-Population kaum oder nur mutmaßlich mit gegenseitigen Abhängigkeiten oder Beeinflussungen innerhalb der Gruppe erklärt werden können, ist dies natürlich ziemlich enttäuschend, war jedoch andererseits wohl zu erwarten.

Die Ausführungen über die genetischen Aspekte, die taxonomischen Grundlagen, die räumliche Verteilung sowie die endogen festgelegten Jahresrhythmen machten deutlich, wie fein verästelt die Abhängigkeiten und wie vielschichtig die äußeren Einflüsse wirken können. Da in der vorliegenden Arbeit lediglich die Crustaceen zu behandeln waren, darf nicht erwartet werden, damit das Verhalten der gesamten Lebensgemeinschaft erklären zu können.

7. DIE MONATSMITTELWERTE

Die besprochenen Jahresmittelwerte geben einen großen Überblick über die Tendenzen der Entwicklung der einzelnen Populationen, lassen jedoch die kurzfristigen Bestandsschwankungen außer Betracht. Zwar sind auch Monatsmittel erhebliche Vergrößerungen der Dynamik innerhalb der Populationen, doch gleichen sie extreme Einzelwerte einigermaßen aus und erleichtern so die Verständlichkeit der Jahreskurven.

In den Abbildungen 21 bis 32 sind die Monatsmittelwerte für die fünf Stationen sowie deren Mittelwert aufgezeichnet. Bei den Copepoden sowie bei *Bosmina* sind im unteren Teil der Säulen die Zahl der erwachsenen Tiere eingetragen, die gelegentlich nach oben offenen Säulen übersteigen die Skala, sind also unterschiedlich hoch. Die Zeichnungen allein dieser 54 Diagramme ergibt eine Vorstellung über den Informationsgehalt des bearbeiteten Materials, ebenso jedoch auch über die Problematik, kürzerfristige Korrelationen zu beschreiben.

Für den vorliegenden Bericht ist es nicht erforderlich, die Jahresdiagramme einzeln zu besprechen. Für das Verständnis der jährlichen Bestandsschwankungen der Arten ist es wichtig, die Grundzüge und Prinzipien des jahreszeitlichen Auftretens zu wissen; diese wurden im Verlauf dieser Bearbeitung ausführlich dargelegt.

8. UNTERSEE (GNADENSEE UND RHEINSEE)

Die Methoden der Probenahmen im Untersee wurden bereits erwähnt, ebenso die Problematik, daß die großen zeitlichen Abstände nur eine Darstellung der Einzelwerte zulassen. Dabei spielt die absolute Höhe eines Einzelwertes keine große Rolle, eher sind die Häufungen der Werte, also der rein optische Eindruck einer Verdichtung der Gruppen von Strichen zu beachten. Dieses nicht sehr befriedigende Ergebnis der aufwendigen Zählerarbeit war auch der Grund dafür, daß lediglich Gnadensee und Rheinsee dargestellt wurden; das Material des Zellersees ist bearbeitet.

Die naheliegende Frage war sicher, ob sich die im Obersee beobachteten Veränderungen auch im Untersee abspielten, gleichzeitig oder zeitlich verschoben. Dabei standen die Daphnien und *C. vicinus* im Vordergrund des Interesses, da bei diesen Gruppen am ehesten tendenzielle Verschiebungen in den Beständen zu erwarten waren.

Betrachtet man nun die Darstellungen in den Abbildungen, so kann man lediglich mit halbwegs hinreichender Sicherheit sagen, daß im Gnadensee (Abb. 18, 19) von 1974 bis etwa 1977 ein Anstieg der Daphnia- und damit Cladocerenzahlen festzustellen war, dem zwischen 1979 und 1982 eine Periode verminderter Bestände nachfolgte. Auch *C. vicinus* ließ zwischen 1980 und 1982 relativ geringe Zahlen erkennen, während die Jahre 1974-1976 noch höhere Bestände erbracht hatten.

Beim Rheinsee (Abb. 20) ist eine einigermaßen begründete Aussage über eventuell abgelaufene Änderungen im Crustaceenplankton anhand des vorliegenden Materials nicht möglich.

9. **ZUSAMMENFASSUNG**

Die vorliegende Darstellung der Entwicklung des Crustaceenplanktons im Obersee, Rheinsee und Gnadensee ist zunächst die Fortschreibung des Berichtes Nr. 20 der IGKB. Während sich dieser im Obersee auf die Station Fischbach-Uttwil beschränkte, wurde das Programm seit 1972 auf fünf Stationen im Obersee ausgedehnt, die monatlich 2 bis 3 mal, jährlich also an 25 bis 26 Tagen befahren wurden.

Bei der Beurteilung der Veränderungen in der Plankton-Biozönose wurde zunächst als hypothetische Voraussetzung angenommen, daß sie in Zusammenhang mit dem ebenfalls wechselnden Trophiezustand des Obersees stehen. Dieser Bericht zeigt unter anderem, daß den mit anderen Kriterien festgestellten Trends der Eutrophierung bestimmte Tendenzen in der Entwicklung der Crustaceen-Biozönose zugeordnet werden können.

Um die Diagramme der Jahres- und Monatsmittel besser verstehen zu können, wurden in zufällig ausgewählten Jahreszyklen der einzelnen Arten die spezifischen Eigenheiten des jahreszeitlichen Auftretens anhand von Tagesdaten herausgestellt. Der Schwerpunkt der Betrachtung lag dabei auf den endogen festgelegten Prinzipien der Jahreskurven, vor allem auf Phasen von Diapausen oder weniger auffälligen Entwicklungsstagnationen. Zusätzlich war es angebracht, auf populationsgenetische Vorgänge hinzuweisen, die von sich aus eine Reihe tiefgreifender Veränderungen auslösten.

Als Beispiel für eine derartige Entwicklung bot sich die Gattung *Daphnia* an, die seit dem ersten Nachweis gehelmter Phänotypen im Jahr 1956 eine bemerkenswerte Entwicklung durchlief.

Eigene Untersuchungen über die taxonomischen Grundlagen in der Gattung *Daphnia* kamen ebenso wie neuere Arbeiten einiger Kollegen zu der Schlußfolgerung, daß die problematischen *Daphnien* des Bodensees als Produkte einer Bastardisierung anzusehen sind. Neben der nach wie vor als typisch erscheinenden *Daphnia hyalina* leben Phänotypen, die nach Ansicht von Muckle zunächst als *D. galeata* bezeichnet worden waren. Neuere Untersuchungen (Flössner) haben jedoch auf morphologischem Wege gezeigt, daß neben einer als typisch bezeichneten *D.*

D. galeata ein breites Band an Hybriden existiert, die Flössner auf Bastardisierungen zwischen *D. galeata* und *D. cucullata* zurückführt.

Vergleicht man die Bestände von *D. hyalina* und der Mischgruppe *D. galeata*, so zeigt es sich, daß die Bastardformen mengenmäßig stets die "alteingesessene" *D. hyalina* überwogen. Den höchsten Anteil im Jahresmittel wies dabei die Bregenzer Bucht auf; der geringste mit immerhin noch 45% wurde an den westlichen Stationen beobachtet. Bei der Vorstellung einiger Jahreszyklen der Adulten, getrennt in *D. hyalina* und *D. galeata*, wurde versucht, einen Zusammenhang zwischen den Daphnia-Beständen und dem Klarwasserstadium im Juni darzustellen. Diese kurze Periode relativ hoher Sichttiefen geht auf die mehr epilimnisch lebenden Populationen von *D. galeata* zurück, die ihre Jahreshöchstwerte meist im Frühsommer aufbauen, während *D. hyalina* Höchstwerte eher im Herbst erreicht.

Das Auftreten von *Daphnia pulicaria* im Untersee zeigte Schwankungen in einem mehrjährigen Zyklus. Die Herkunft dieser Population war nicht festzustellen. Die Artcharaktere gegenüber *D. pulex*-Formen benachbarter Vorkommen sind gut ausgeprägt.

Vergleichbare Probleme taxonomischer Art gab es auch in der Gattung *Bosmina*, für die wiederum der Rat des führenden Spezialisten (Lieder) eingeholt wurde. Im Obersee kamen demnach die Arten *Bosmina longirostris*, *Eubosmina longispina* und *E. mixta kessleri* vor. Die Jahreszyklen verliefen sehr unterschiedlich, doch wurden die verschiedenen Taxa der Bosminen bei der Zählerarbeit nicht getrennt.

Für die Beurteilung der Copepoden war es eine Voraussetzung, daß die fünf Copepodidstadien nach Arten getrennt ausgezählt wurden. Damit lassen sich Entwicklungsschübe und Perioden von totaler oder teilweiser Diapause eindeutig erkennen, unabhängig von den Bestandszahlen.

Eudiaptomus ist besonders der Zehrung durch die Cyclopiden unterworfen. Die Bestände geben deshalb meist keinen Hinweis auf die Intensität der Fortpflanzung, doch weist der prozentuale Anteil der jüngsten Stadien recht deutlich auf die Vermehrungswellen im Frühjahr und Spätsommer hin. Während des Sommers überwogen die Prozentwerte der vierten und fünften Stadien, was möglicherweise auf eine verborgene Entwicklungsverzögerung hinweist.

Von *Acanthodiaptomus denticornis* ist bekannt, daß die Tiere sowohl Latenz- als auch Subitaneier produzieren. Die Obersee-Population war auf den Ostteil des Sees begrenzt, wo sie 1985 recht hohe Zahlen erreichte.

Die Art *Mesocyclops leuckarti* zeigt eine winterliche Entwicklungsstagnation im fünften Copepodidstadium, die in die erste Frühjahrgeneration an Adulten mündet. Im Sommer und Herbst lebt die Population in den oberen Wasserschichten, von September an fungiert das fünfte Stadium als Sammelbecken für die nachfolgenden Entwicklungsstadien.

Der anfangs der fünfziger Jahre in den Obersee eingewanderte (bzw. erstmals nachgewiesene) *Cyclops vicinus* bestimmte als effizienter Räuber die übrige Crustaceen-Gesellschaft, da er in den Zeiten seiner Höchstwerte (Frühjahr) mit gewaltigen Bestandsdichten die übrigen Arten stark dezimiert, sich andererseits durch die sommerliche Diapause einer passiven Zehrung durch die anderen Cyclopiden entzieht. Die dargestellten Jahreszyklen zeigen dieses Verhalten recht deutlich, auch die Eigenheiten des Auftretens in der Bregenzer Bucht.

Eine ähnliche Vorkommensweise zeigt *Cyclops strenuus* im Untersee mit einer Wintergeneration adulter Tiere und einer sommerlichen Diapause im vierten Copepodidstadium. *Cyclops bohater* tritt monozyklisch auf mit einer Ruhephase im fünften Stadium.

Die früher einzige *Cyclops*-Art des Bodensees, *Cyclops abyssorum*, durchläuft nach einer Fortpflanzungsperiode im Frühjahr eine sommerliche Entwicklungsverzögerung im fünften Copepodidstadium. Die Adulten bauen während des Spätsommers und Herbstes eine Population auf, die allerdings in den vergangenen Jahren immer schwächer wurde. Seit Anfang der siebziger Jahre hatte sich *Acanthocyclops robustus* im östlichen Obersee sehr stark vermehrt; aus überwinterten vierten Copepodiden baute sich im Frühsommer eine zeitweise beachtliche Population auf, die im Dezember wieder aus dem Pelagial verschwand. *Diacyclops bicuspidatus* ist auf den Untersee beschränkt, *Megacyclops gigas* kommt monozyklisch im Obersee vor.

Abschließend wird nochmals auf die Entwicklung der Jahresmittelwerte hingewiesen. Als Vergleichsbasis standen die Ergebnisse der seit 1962 untersuchten Station Fischbach-Uttwil zur Verfügung, die damit einen Überblick über die Entwicklung der vergangenen 24 Jahre gibt. Die Bestände der Daphnien und von Eudiaptomus hatten sich bis anfangs der siebziger Jahre allgemein erhöht. Von dieser Zeit an nahmen sie wieder ab. Interessant war der Verlauf der Jahresmittel von Mesocyclops, die von 1965 an ständig abgenommen hatten, bis 1978/1979 ein bedenkliches Minimum im Jahresdurchschnitt verzeichnet wurde. Ab 1980 nahmen die Bestandszahlen wieder zu. Die Population zeigt heute wieder Werte wie anfangs der sechziger Jahre.

In der Diskussion wurde versucht, die mit anderen Parametern beschriebene Eutrophierung in ihren Auswirkungen auf die Crustaceen zu betrachten. Es erscheint wichtig, die Bestandsänderungen als komplexe Erscheinung zu sehen, die über die Nährstoffzunahme zunächst zu einem erhöhten Nahrungsangebot führte, das in erster Linie den herbivor lebenden Arten zugute kam. Bei den Daphnien ereigneten sich zudem noch genetische Umschichtungen, die von eingewanderten Genotypen über ein breites Band von Hybriden zu einer großen Flexibilität in der Besetzung bestehender oder rezent entstandener Nischen führten.

Die Bestände der Copepoden wurden durch die räuberisch lebenden Cyclopiden in sich reguliert, wobei besonders der in dieser Hinsicht sehr effiziente *Cyclops vicinus* für offensichtlich hohe Verlustraten sorgte. Eine quantitative Abschätzung dieser Einwirkungen steht für das bearbeitete Material noch aus.

Die Proben aus dem Untersee waren in zeitlich zu großem Abstand entnommen worden, um genauere Aussagen zuzulassen. Die Darstellung der Einzelwerte gibt aber zumindest einen groben Überblick über die Entwicklung der Populationen.

Abschließende Feststellungen

Als einfaches Merkmal zeigte der Vergleich der Absatzvolumina und der Sichttiefen, daß besonders nach 1982 tatsächlich eine Verminderung der Absatzvolumina, also der Gesamt-Biomasse, mit einer Erhöhung der mittleren Sichttiefe parallel lief.

Für die einzelnen Stationen ergaben sich erhebliche Abweichungen in der Entwicklung im Ostteil des Sees gegenüber dem zentralen und westlichen Abschnitt. Die Jahresmittel nahmen - *Mesocyclops* ausgenommen - kontinuierlich ab. Ebenso glichen sich die Unterschiede zwischen der Bregenzer Bucht und den übrigen Stationen im Lauf der 14 Jahre weitgehend aus.

Zu der vorhandenen *Daphnia hyalina* kamen anfangs der fünfziger Jahre gehelmte *Daphnia*-Formen, die als *D. galeata* bezeichnet wurden. Dieses Taxon umfaßt in dieser Arbeit eine Gruppe typischer *D. galeata*-Formen und eine vielgestaltige Schar unterschiedlicher Bastardformen. Das Jahr 1972 brachte einen überraschenden Anstieg der Anteile von *Daphnia*-Männchen, insbesondere in der Station Fischbach-Uttwil. Etwa im gleichen Zeitraum war das Auftreten neuer, sehr kleiner *Daphnia*-Phänotypen besonders im östlichen Obersee beobachtet worden, die sich in jährlich wechselnder Ausprägung bis 1985 gehalten haben. Ob es sich dabei um die Manifestierung neu entstandener Genotypen handelte (worauf die Welle der Männchen-Bildung hindeuten kann), läßt sich ohne weitere Untersuchungen zunächst nicht klären.

Die Mittelwerte von *Daphnia* und der Gesamtzahl der Cladoceren nahmen bis Mitte der siebziger Jahre insgesamt zu, blieben bis 1984 mehr oder weniger in der gleichen Höhe, um 1985 stark abzufallen. Die Jahresmittel von *Bosmina* und *Leptodora* stiegen bis 1981 leicht an, *Bythotrephes* pendelte über die Jahre hinweg um vergleichbare Werte. *Eudiaptomus* hatte die höchsten Jahresmittel zwischen 1970 und 1975 erreicht, die Bestände 1984/85 lagen unter dem Wert von 1962. *Mesocyclops* andererseits hatte 1979 ein tiefes Minimum gezeigt, inzwischen jedoch wieder die früheren Bestände aufgebaut.

Auch *Cyclops vicinus* nahm bis 1970 ständig zu, hielt sich - abgesehen vom Einbruch 1979 - bis 1982 in vergleichbarer Größenordnung, und fiel von 1983 an stark ab.

Cyclops abyssorum nahm seit 1972 fortwährend ab. Die Werte von 1985 waren außerordentlich gering.

Die Gesamtzahl der Copepoden enthält unterschiedliche Trends, zeigt jedoch trotz der kräftigen Erholung der *Mesocyclops*-Population insgesamt eine abnehmende Tendenz. Die Werte von 1984/1985 liegen deutlich unter jenen von 1962-1965.

Betrachtet man schließlich insgesamt den Verlauf der Jahresmittelwerte für die Station Fischbach-Uttwil von 1962 bis 1985, so stellt man fest, daß die meisten Werte heute wieder in den Größenordnungen liegen, wie sie anfangs der sechziger Jahre gefunden wurden.

10. LITERATUR

- Auerbach, M., Maerker, W. und Schmalz, J. 1924: Hydrographisch-biologische Bodensee-Untersuchungen. I. Ergebnisse der Jahre 1920-1922.
Arch. Hydrobiol. Suppl. 3: 597-738.
- Auerbach, M., Maerker, W. und Schmalz, J. 1926: Hydrographisch-biologische Bodensee-Untersuchungen. II.
Verh. naturwiss. Ver. Karlsruhe 30: 1-128.
- Bayersdoerfer, F. 1924: Beiträge zur Frage der Horizontalverteilung des Zooplanktons im Bodensee.
Int. Revue ges. Hydrobiol. 12: 60-89.
- Einsle, U. 1964 a: Larvalentwicklung von Cyclopiden und Photoperiodik.
Die Naturwiss. 51. Jg. 14: p. 345.
- Einsle, U. 1964 b: Die Gattung Cyclops im Bodensee.
Arch. Hydrobiol. 60: 133-199.
- Einsle, U. 1965: Ökologische Studien an einer pelagisch lebenden Population von *Diacyclops bicuspidatus* (Crust. Cop.).
Gewässer und Abwässer H. 39/40: 102-117.
- Einsle, U. 1966 a: Die Buchenseen bei Radolfzell (Bodensee) und ihr Zooplankton.
Mitt. bad. Landesver. Naturk. Naturschutz N.F. 10: 27-63.
- Einsle, U. 1966 b: Einige Beobachtungen und Hypothesen zur Taxonomie der Gattung *Daphnia*.
Schr. V.G. Bodensee 84: 1-17.
- Einsle, U. 1967 a: Die äußeren Bedingungen der Diapause planktisch lebender *Cyclops*-Arten.
Arch. Hydrobiol. 63: 387-403.

- Einsle, U. 1967 b: Über einige Auswirkungen der Eutrophierung des Bodensee-Obersees auf seine planktisch lebenden Copepoden-Population.
Schweiz. Z. Hydrol. 29: 305-310.
- Einsle, U. 1968: Die Gattung *Mesocyclops* im Bodensee.
Arch. Hydrobiol. 64: 131-169.
- Einsle, U. 1969 a: Zur Frage der horizontalen Verteilung des Crustaceenplanktons im Bodensee-Obersee.
Das Gas- und Wasserfach 110 (4): 108-111.
- Einsle, U. 1969 b: Populationsdynamische und synökologische Studien am Crustaceen-Plankton zweier Kleinseen.
Beitr. naturk. Forsch. SW-Deutschl. 28: 53-73.
- Einsle, U. 1969 c: Untersuchungen zur systematischen Stellung von *Cyclops abyssorum* forma *tatricus* (KOZMINSKI).
Arch. Hydrobiol. 66: 161-168.
- Einsle, U. 1969 d: Untersuchungen zur Vertikalwanderung planktischer Crustaceen im Bodensee-Obersee.
Schr. V.G. Bodensee 87: 177-187.
- Einsle, U. 1970: Weitere Ergebnisse limnologischer Untersuchungen an den Buchenseen (bei Radolfzell/Bodensee).
Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 38: 95-112.
- Einsle, U. 1975: Revision der Gattung *Cyclops* s. str., speziell der *abyssorum*-Gruppe.
Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 32: 57-219.
- Einsle, U. 1977: Untersuchungen zum Auftreten von *Acanthocyclops robustus* (Crust. Cop.) im Bodensee-Obersee.
Arch. Hydrobiol. 79: 382-396.
- Einsle, U. 1978 a: Qualitative und quantitative Änderungen im Crustaceenplankton des Bodensee-Obersees.
Arch. Hydrobiol. 82: 300-315.

- Einsle, U. 1978 b: Das Crustaceenplankton im Gnadensee (Bodensee-Untersee) 1963/64.
Schr. V.G. Bodensee 96. Heft: 217-240.
- Einsle, U. 1980 a: Weitere Untersuchungen (1976/77) über das Crustaceenplankton des Gnadensees (Bodensee-Untersee).
Schr. V.G. Bodensee 98. Heft: 195-218.
- Einsle, U. 1980 b: Systematic Problems and Zoogeography in Cyclopids.
Evol. Ecol. Zoopl. Communities. The University Press of New England: 679-684.
- Einsle, U. 1982: Die Entwicklung und Männchenbildung der Daphnia-Population im Bodensee-Obersee 1956-1980.
Schweiz. Z. Hydrol. 45: 321-332.
- Einsle, U. 1983: Long-term changes in planktonic associations of crustaceans in Lake Constance and adjacent waters and their effects on competitive situations.
Hydrobiologia 106: 127-143.
- Elster, H.J. 1954: Über die Populationsdynamik von Eudiaptomus gracilis SARS und Heterocope borealis FISCHER im Bodensee-Obersee.
Arch. Hydrobiol./Suppl. 20 (Falkau-Schriften I) 487-523.
- Elster, H.J. und Schwoerbel, J. 1970: Beiträge zur Biologie und Populationsdynamik der Daphnien im Bodensee.
Arch. Hydrobiol./Suppl. 38 (Falkau-Arbeiten 7): 18-72.
- Flößner, D. und Kraus, K. 1986: On the taxonomy of the Daphnia hyalina-galeata complex (Crustacea: Cladocera).
Hydrobiologia 137: 97-115.
- Geller, W. 1980: Stabile Zeitmuster in der Planktonsukzession des Bodensee-Überlinger Sees.
Verh. Ges. Ökol. 8: 373-382.

- Geller, W. 1986: Diurnal vertical migration of zooplankton in a temperate great lake (L. Constance): A starvation avoidance mechanism? Arch. Hydrobiol./Suppl. 74: (Monographische Beiträge) 1-60.
- Hebert, P. 1980: The genetics of Cladocera. In Kerfoot, W.C. (ed.) Evol. Ecol. Zoopl. Communities. University Press of New England: 329-336.
- Internationale Gewässerschutzkommission für den Bodensee: Ber. Int. Gewässerschutzkomm. Bodensee 20, 1977.
Die Entwicklung des Crustaceenplanktons im Bodensee-Obersee (1962-1974) und Rheinsee (1963-1973).
Bearbeiter: U. Einsle.
- Internationale Gewässerschutzkommission für den Bodensee: Jber. Int. Gewässerschutzkomm. Bodensee 10, 1985.
Limnologischer Zustand des Bodensees.
Bearbeiter: H. Müller.
- Internationale Gewässerschutzkommission für den Bodensee: Ber. Int. Gewässerschutzkomm. Bodensee 23, 1979.
Die langjährige Entwicklung des Phytoplanktons im Bodensee (1965-1975). Teil 2: Obersee.
Bearbeiter: H.R. Bürgi, H. Lehn.
- Kiefer, F. 1929: Zur Kenntnis einiger Artengruppen der Süßwasser-Cyclopiden. Z.wiss.Zool. 133: 1-56.
- Kiefer, F. 1938: Beiträge zur Copepodenkunde (XIX) 56. Zwei Mesocyclops-Arten im Bodensee. Zool. Anz. 124: 150-153.
- Kiefer, F. 1939: Zur Kenntnis des Cyclops "strenuus" aus dem Bodensee. Arch. Hydrobiol. 36: 94-117.
- Kiefer, F. 1954: Zur Kenntnis der freilebenden Ruderfußkrebse des Bodensees. I. Das Genus Cyclops O.F. MÜLLER. Beitr. naturk. Forsch. SW-Deutschl. 13: 86-92

- Kiefer, F. 1978: Freilebende Ruderfußkrebse des Planktons.
Die Binnengewässer, Bd. 26, 2. Teil: 1-343.
E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung Stuttgart.
- Kiefer, F. 1981: Beitrag zur Kenntnis von Morphologie, Taxonomie und geographischer
Verbreitung von *Mesocyclops leuckarti* auctororum.
Arch. Hydrobiol. 62: 148-190.
- Kiefer, F. und Muckle, R. 1959: Beobachtungen am Crustaceenplankton des
Überlinger Sees (Bodensee) 1952-1957. 1. Auftreten der Arten
im Jahresverlauf.
Beitr. naturk. Forsch. SW-Deutschl. 18: 5-41.
- Kiefer, F. und Einsle, U. 1962: Über das Vorkommen verschiedener Arten
der Gattung *Cyclops* (s. str.) in schweizerischen Seen.
Schweiz. Z. Hydrol. 24: 44-48.
- Lampert, W. und Schober, U. 1978: Das regelmäßige Auftreten von Frühjahrs-
Algenmaximum und "Klarwasserstadium" im Bodensee als Folge
von klimatischen Bedingungen und Wechselwirkungen zwischen
Phyto- und Zooplankton.
Arch. Hydrobiol. 82: 364-386.
- Lehn, H. 1968: Sichttiefen im Überlinger See (Bodensee) 1953-1962.
Schweiz. Z. Hydrol. 30: 67-74.
- Lieder, U. 1983: Revision of the genus *Bosmina* BAIRD, 1845
(Crustacea, Cladocera).
Int. Revue ges. Hydrobiol. 68: 121-139.
- Mort, M.A. and Wolf, H.G. 1986: The genetic structure of large-lake *Daphnia*
populations.
Evolution 40 (4): 756-766.
- Muckle, R. 1972: Beobachtungen am Crustaceenplankton des Überlinger
Sees (Bodensee) 1952-1962. II. Das jahreszeitliche Auftreten
der Arten 1957-1962 und Tiefenverteilung.
Beitr. naturk. Forsch. SW-Deutschl. 31: 103-131.

- Muckle, R. und Dillmann-Vogel, H. 1976: Die bisexuelle Fortpflanzung in der *Daphnia longispina*-Gruppe des Bodensee-Obersees.
Beitr. naturk. Forsch. SW-Deutschl. 35: 81-94.
- Muckle, R. und Muckle-Rottengatter, G. 1976: Einige Tabellen und Bemerkungen zur Soziologie des Crustaceenplanktons im Überlinger See (Bodensee).
Arch. Hydrobiol. 78: 415-455.
- Müller, H. 1985: The niches of *Bosmina coregoni* and *Bosmina longirostris* in the ecosystem of Lake Constance.
Verh. Internat. Verein. Limnol. 22: 3137-3143.
- Stich, H.B. and Lampert, W. 1981: Predator evasion as an explanation of diurnal vertical migration by zoöplankton.
Nature 293, No. 5831: 396-398.
- Wolf, H.G. 1982: A comparison of different electrophoretic techniques for the detection of isoenzymes in single Daphnids.
Arch. Hydrobiol. 95: 521-531.

Artenliste 1972-1985

Obersee:

Cladoceren:

Leptodora kindtii
Daphnia hyalina
Daphnia galeata
Daphnia galeata x cucullata
Eubosmina longispina
Eubosmina mixta kessleri
Bosmina longirostris
Bythotrephes longimanus
Selten:
Daphnia parvula
Daphnia cucullata

Copepoden:

Eudiaptomus gracilis
Acanthodiaptomus denticornis
Mesocyclops leuckarti
Cyclops abyssorum
Cyclops vicinus
Cyclops bohater
Acanthocyclops robustus
Megacyclops gigas

Untersee:

Cladoceren:

Leptodora kindtii
Daphnia hyalina
Daphnia galeata
Daphnia galeata x cucullata
Daphnia cucullata
Eubosmina longispina
Eubosmina mixta kessleri
Ceriodaphnia quadrangularis
Bythotrephes longimanus

Copepoden:

Eudiaptomus gracilis
Acanthodiaptomus denticornis
Mesocyclops leuckarti
Cyclops abyssorum
Cyclops vicinus
Cyclops strenuus
Cyclops bohater
Acanthocyclops robustus
Diacyclops bicuspidatus

Tabelle 1:

<u>Absetzvolumina</u>	<u>cm³/m²</u>							
	72/73	74/75	76/77	78/79	80/81	82/83	84/85	72-85
Bregenzer B.	324	446	423	374	396	248	257	353
Lang.-Arbon	324	450	410	369	396	311	230	356
Fischb.-Utt.	360	387	360	360	333	297	243	335
Hagn.-Altnau	311	392	320	347	257	342	225	314
Süßenmühle	266	333	342	392	320	329	189	311

Absetzvolumen: Das Rohvolumen des Netzfanges, umgerechnet auf cm³/m². Jeweils 2 Jahre gemittelt.

<u>Sichttiefen</u>	<u>(Meter)</u>							
	72/73	74/75	76/77	78/79	80/81	82/83	84/85	72-85
Bregenzer B.	4,4	4,2	4,1	3,9	3,5	3,7	4,0	4,0
Lang.-Arbon	5,8	7,1	6,4	6,6	6,4	6,1	6,4	6,4
Fischb.-Utt.	7,2	7,3	7,3	7,3	7,0	7,0	7,5	7,3
Hagn.-Altnau	7,0	7,6	7,5	7,4	7,0	7,2	7,8	7,4
Süßenmühle	7,6	7,4	7,5	7,0	7,0	7,1	8,1	7,4

Sichttiefe: Durchsichtigkeit des Wassers: Eine weiße Scheibe (Secchi-Scheibe) wird in das Wasser hinabgelassen, bis sie aus der Sicht verschwindet.

Tabelle 2:

Prozentanteile von *Daphnia "galeata"* an der Gesamtpopulation (Adulte)

	1973	74/75	76/77	78/79	80/81	82/83	84/85	73-85
Bregenzer B.	91,8	82,5	86,8	85,4	72,0	83,2	90,0	84,0
Lang.-Arbon	78,4	59,8	60,6	68,2	59,9	71,0	78,5	67,2
Fischb.-Utt.	68,1	45,1	47,9	52,7	44,6	69,5	63,9	55,0
Hagn.-Altnau	73,5	60,4	55,0	51,5	44,8	52,3	68,3	56,8
Süßenmühle	75,2	45,7	62,5	55,0	46,0	60,2	66,7	57,5

Die *Daphnia "galeata"* wanderte anfangs der fünfziger Jahre in den Obersee ein. Sie muß als Mischgruppe verschiedener Bastardformen verstanden werden. Die restlichen Prozente entfallen auf die ursprünglich alleine vorhandene *D.hyalina*.

Tabelle 3:

Daphnia-Männchen: Prozentanteil an Adulten

	70/71	72/73	74/75	76/77	78/79	80/81	82/83	84/85	72-85
Bregenzer B.		4,4	3,6	3,2	4,0	3,5	3,0	1,2	3,3
Lang.-Arbon		5,9	1,7	2,0	4,7	1,6	0,8	1,5	2,6
Fischb.-Utt.	1,7	13,4	2,3	1,7	3,0	1,4	1,2	0,9	3,4
Hagn.-Altnau		5,6	1,5	1,8	2,3	2,2	1,4	1,0	2,3
Süßenmühle		6,9	1,5	2,2	1,9	1,8	1,2	2,5	2,6

Die relative Anzahl der Männchen ist ein Maß für die Intensität der Sexualphase der Daphnia-Population und damit ein Hinweis auf Bastardisierungsmöglichkeiten. 1972/1973 erhöhten sich plötzlich die Prozentwerte der Männchen, besonders stark an der Station Fischbach-Uttwil.

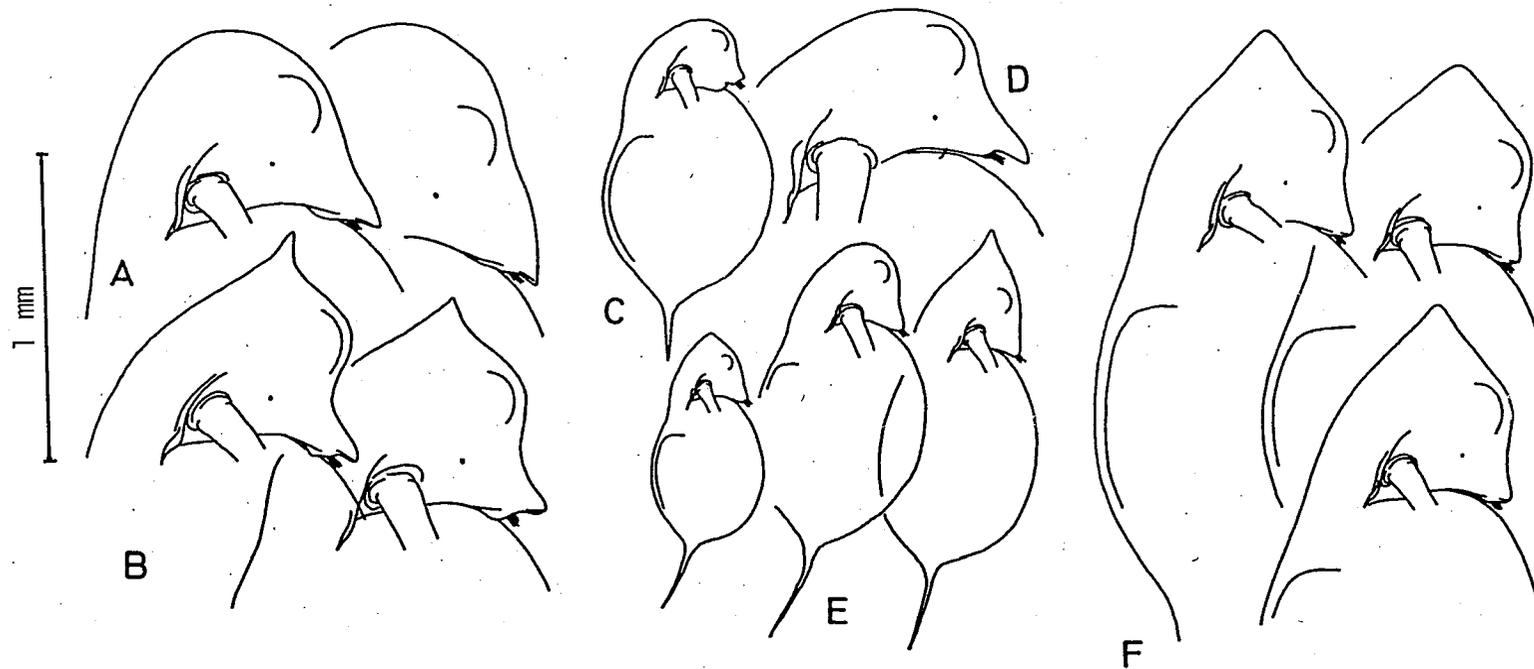


Abb. 1: Daphnia-Formen des Bodensees

- A. Die ursprünglich vorhandene *D. hyalina* (spitzes Rostrum)
- B. Eine dem Typus entsprechende *D. galeata* (abgeschrägtes Rostrum, Helmbildung während der Zyklomorphose)
- C. *Daphnia parvula* (östlicher Seeteil)
- D. *Daphnia pulex* (Untersee)
- E. *Daphnia cucullata* (abgerundetes Rostrum, zeitweise Helmbildung)
- F. Erste, am 18.7.1956 im Überlinger See gefundene gehelmte Daphnia

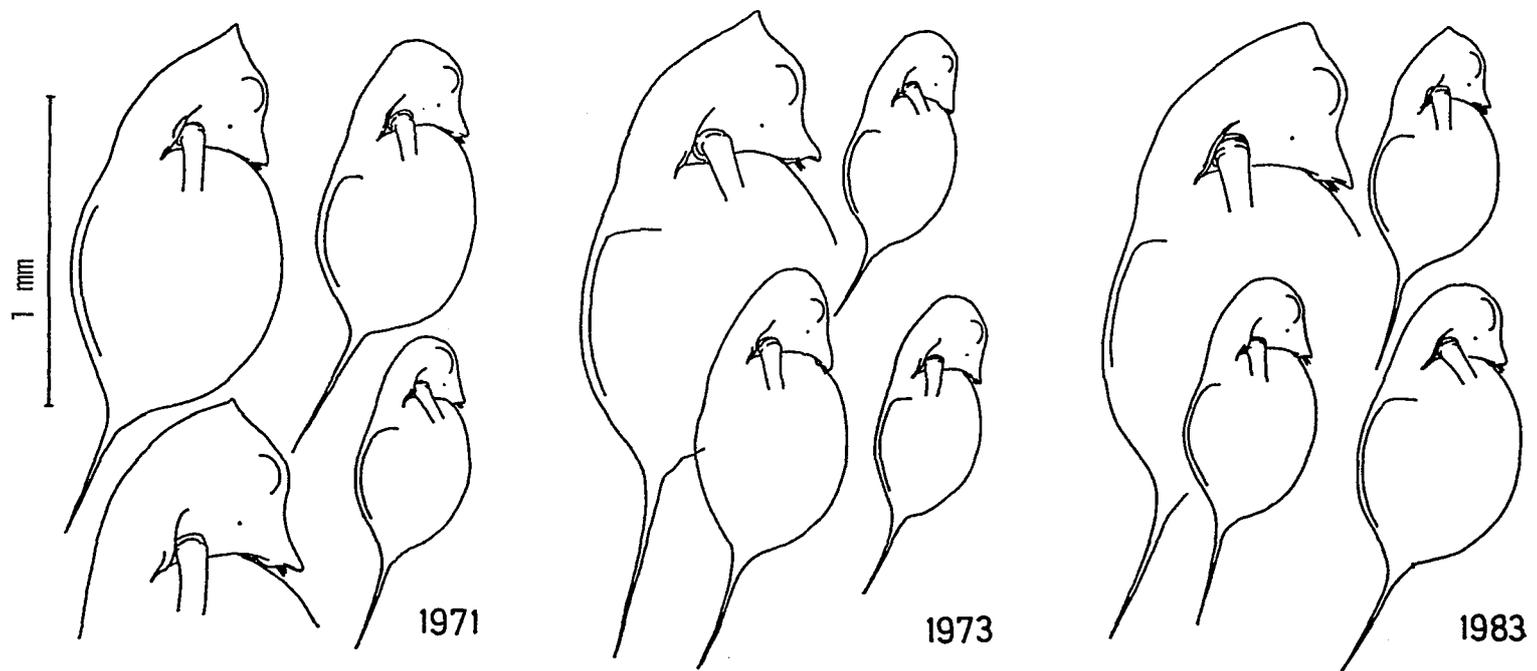


Abb. 2: Daphnia-Formen des Bodensees

Eine kleine Auswahl der nach 1970 vor allem im östlichen Obersee aufgetretenen sehr kleinen Daphnien, die während der Zyklomorphose nur gelegentlich einen Helm ausbilden. Die größeren Tiere vom "galeata"-Typ zeigen eine unterschiedliche Form des Rostrums (links sehr schwach entwickelt, Mitte annähernd "typisch", rechts stark zugespitzt).

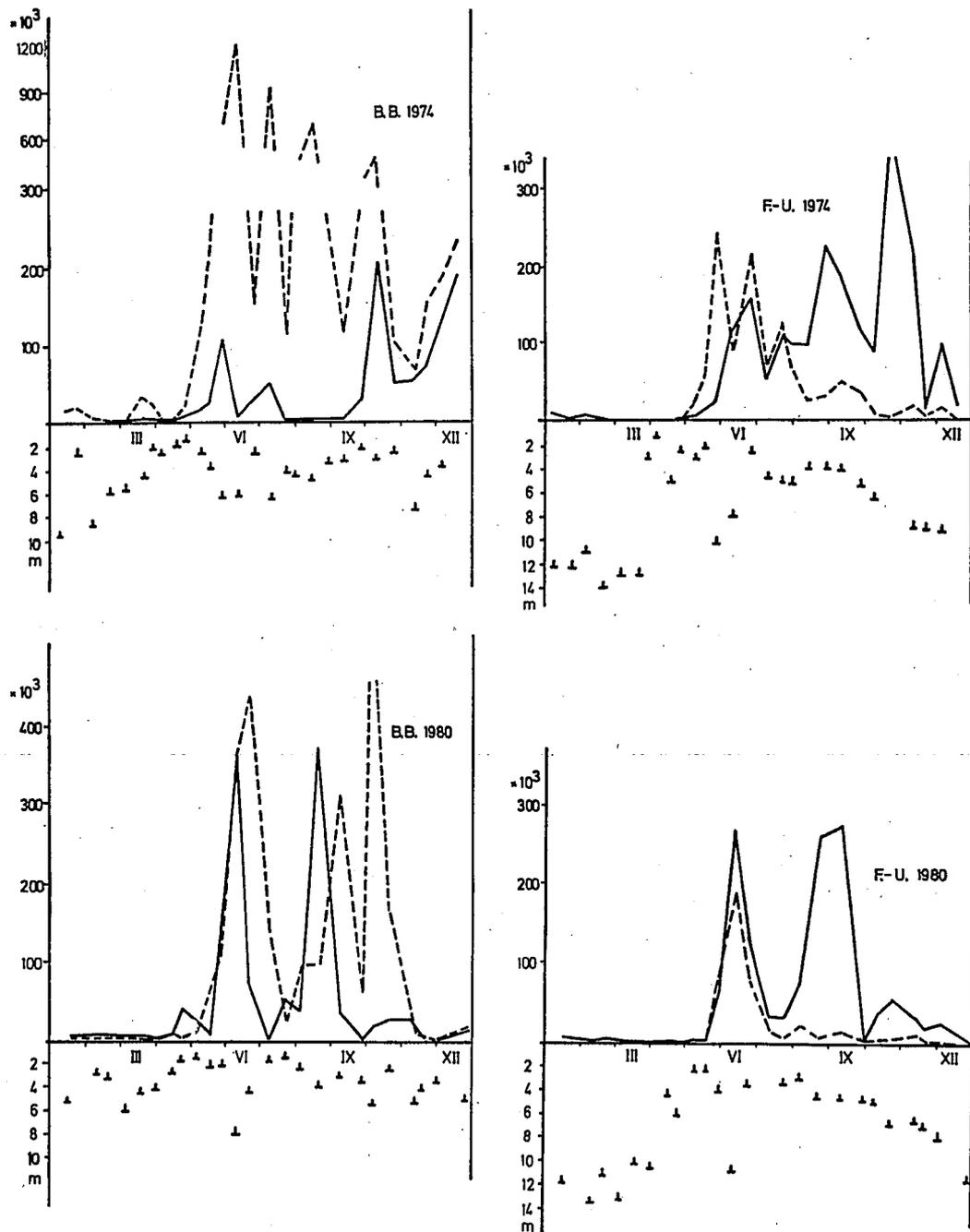


Abb. 3: Auftreten von *Daphnia hyalina* (durchgezogene Linie) und *Daphnia "galeata"* (gestrichelte Linie) in der Bregenzer Bucht (B.B.) und an der Station Fischbach-Uttwil (F.-U.) 1974 und 1980 (Tiere je m^2). Darunter die jeweils gemessenen Sichttiefen. Das Klarwasserstadium anfangs Juni ist gut erkennbar (F.-U.).

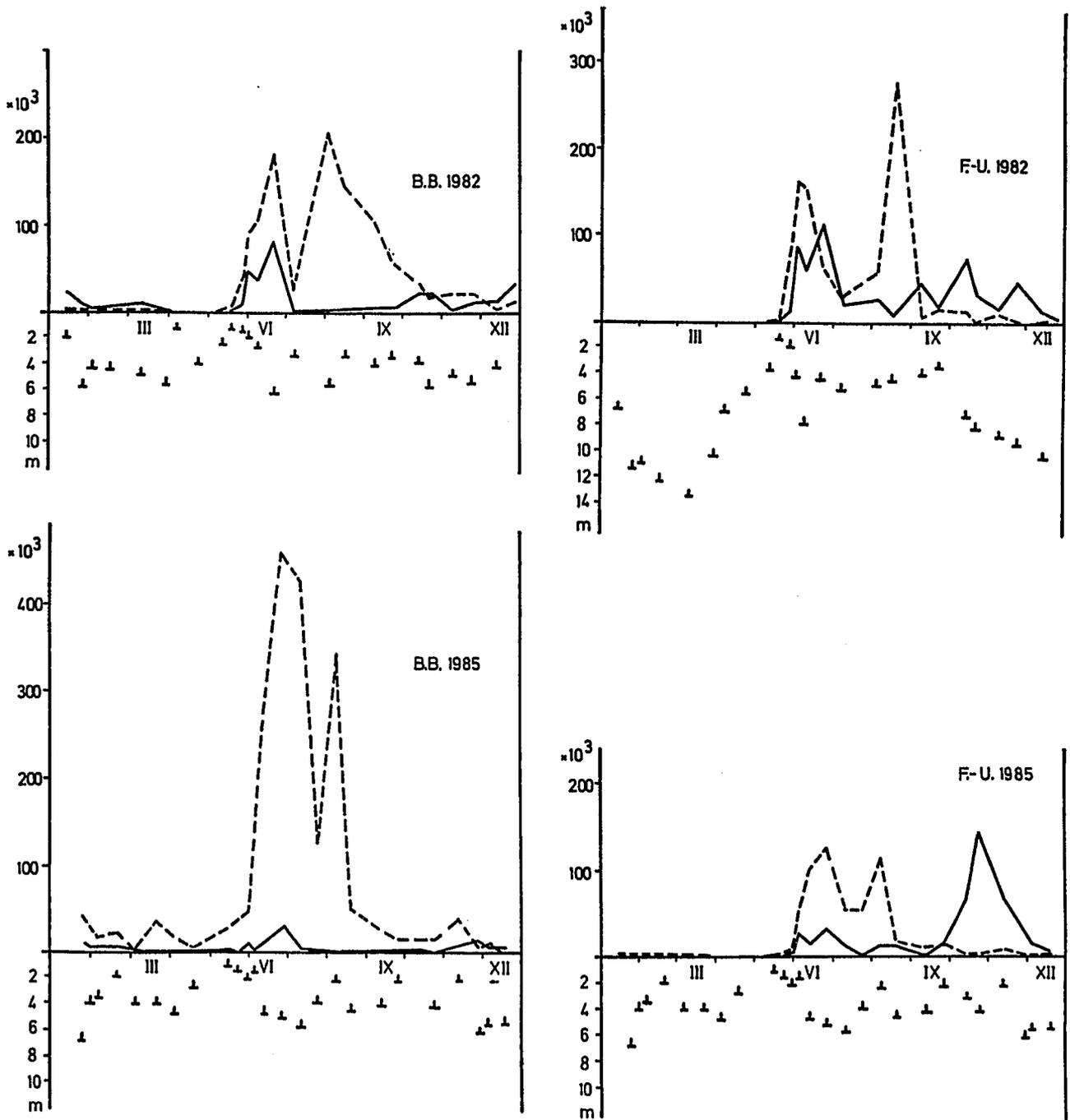


Abb. 4: Auftreten von *Daphnia hyalina* (durchgezogene Linie) und *Daphnia "galeata"* (gestrichelte Linie) in der Bregenzer Bucht (B.B.) und an der Station Fischbach-Uttwil (F.-U.) 1982 und 1985 (Tiere je m²). Darunter die jeweils gemessenen Sichttiefen. Die Klarwasserstadien sind schwach ausgeprägt.

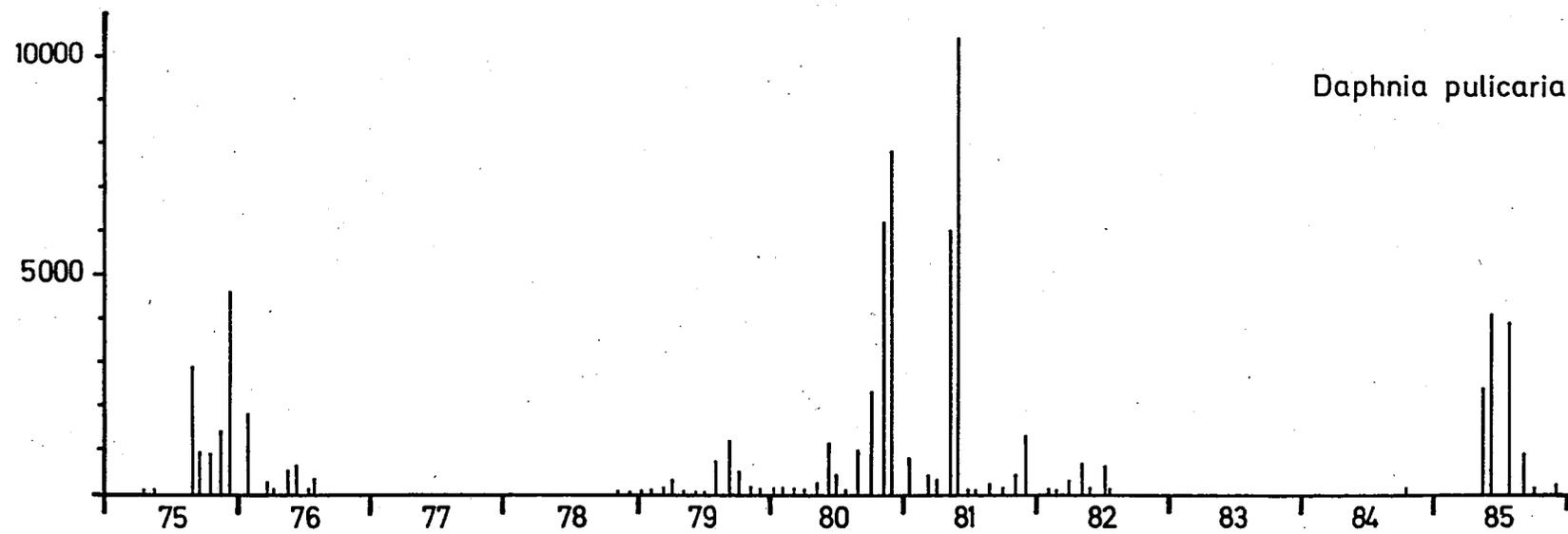


Abb. 5: Auftreten von *Daphnia pulicaria* im Gnadensee (Tiere je m³).

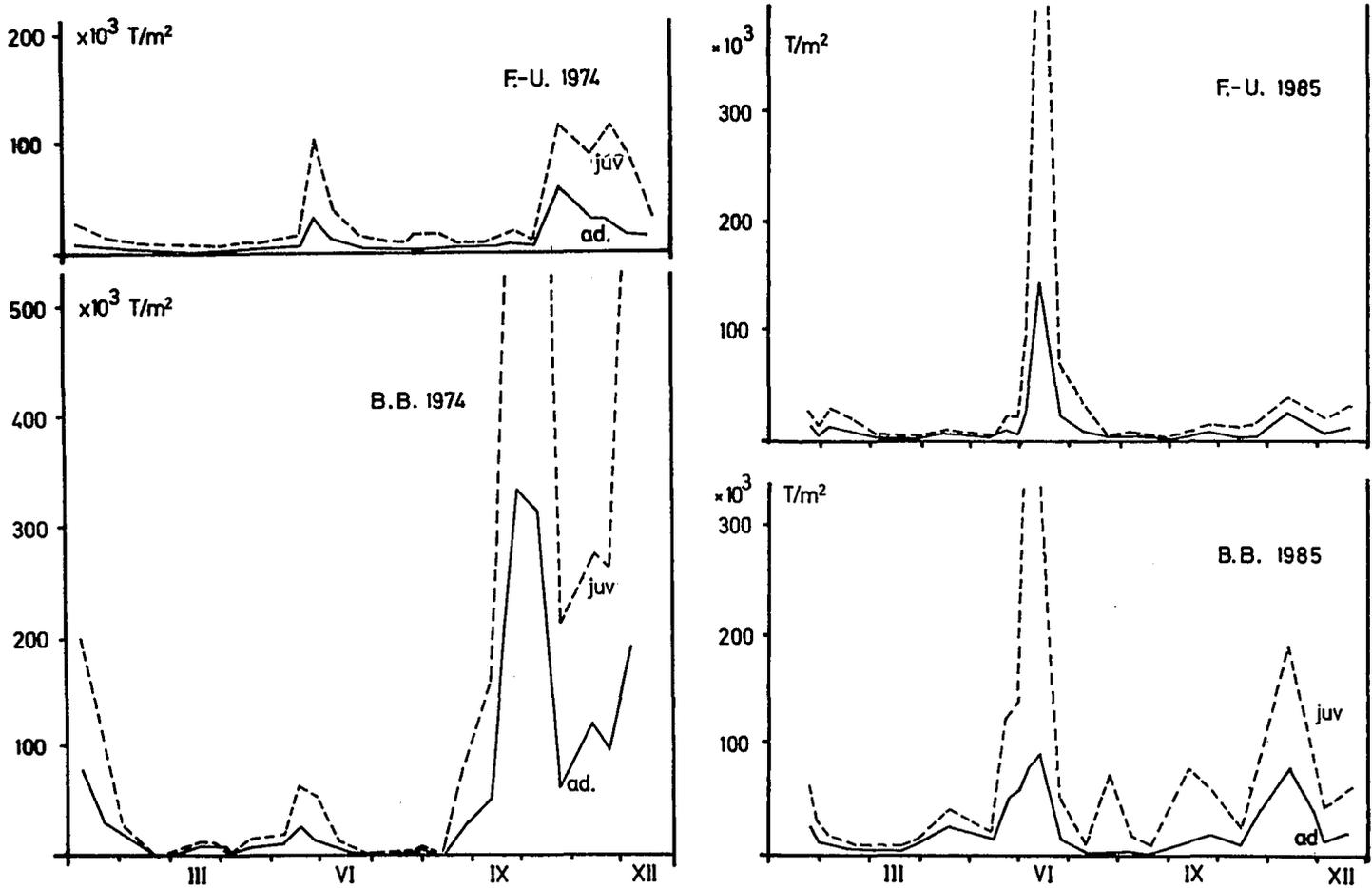


Abb. 6: Auftreten der Bosminen in der Bregener Bucht (B.B.) und an der Station Fischbach-Uttwil (F.-U.), nicht nach Arten getrennt (Tiere je m²).

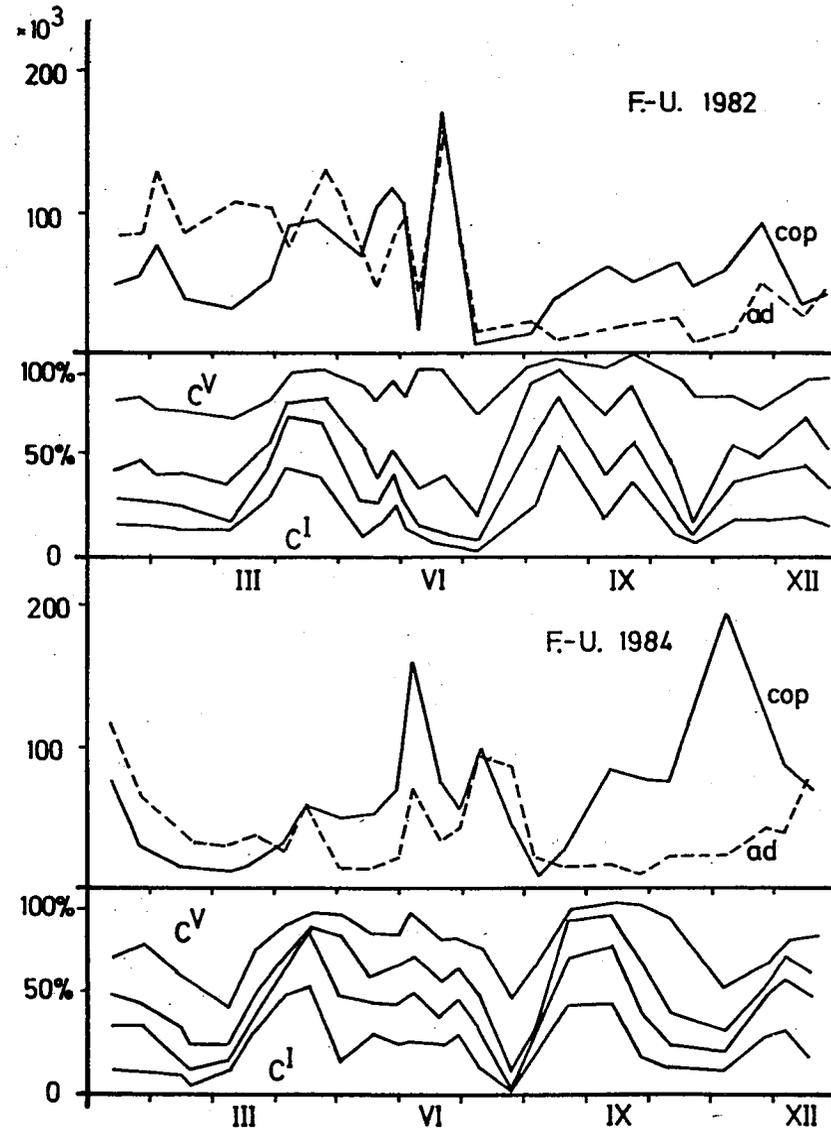
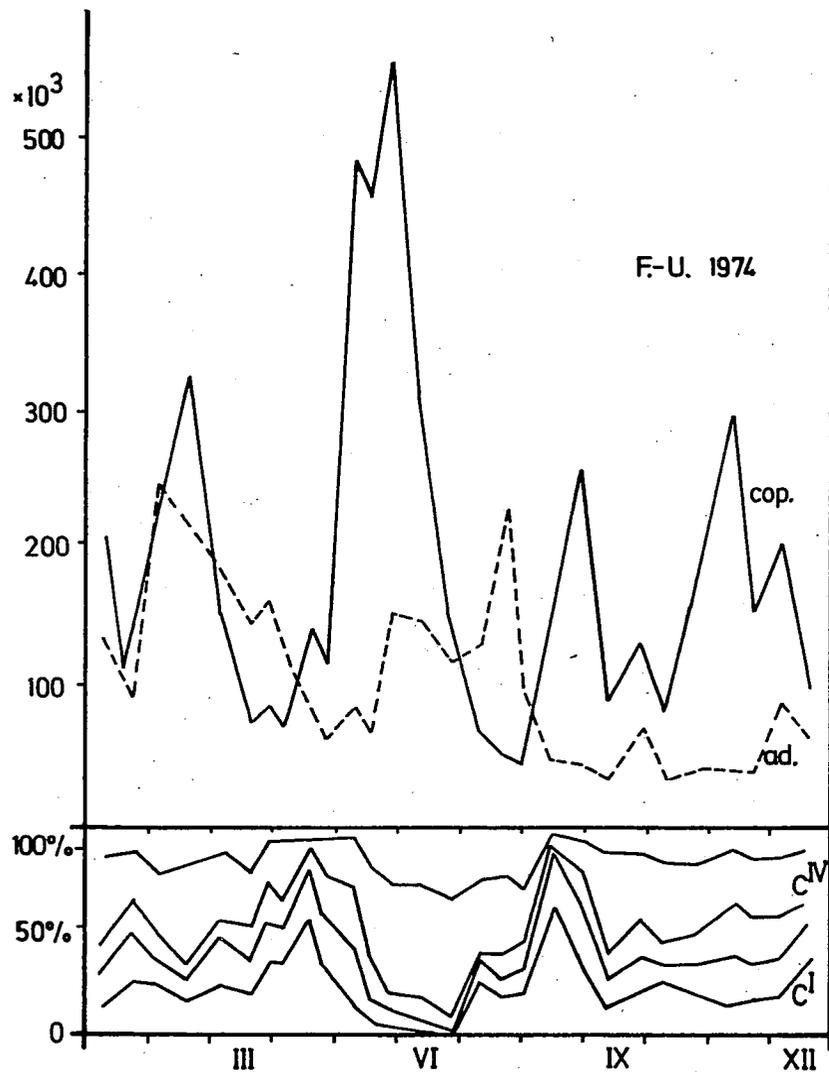


Abb. 7: Auftreten von Eudiaptomus gracilis an der Station Fischbach-Uttwil 1974, 1982 und 1984 mit Darstellung der prozentualen Verteilung der fünf Copepodidstadien (CI unteres, CV oberes Feld), (Tiere je m²).

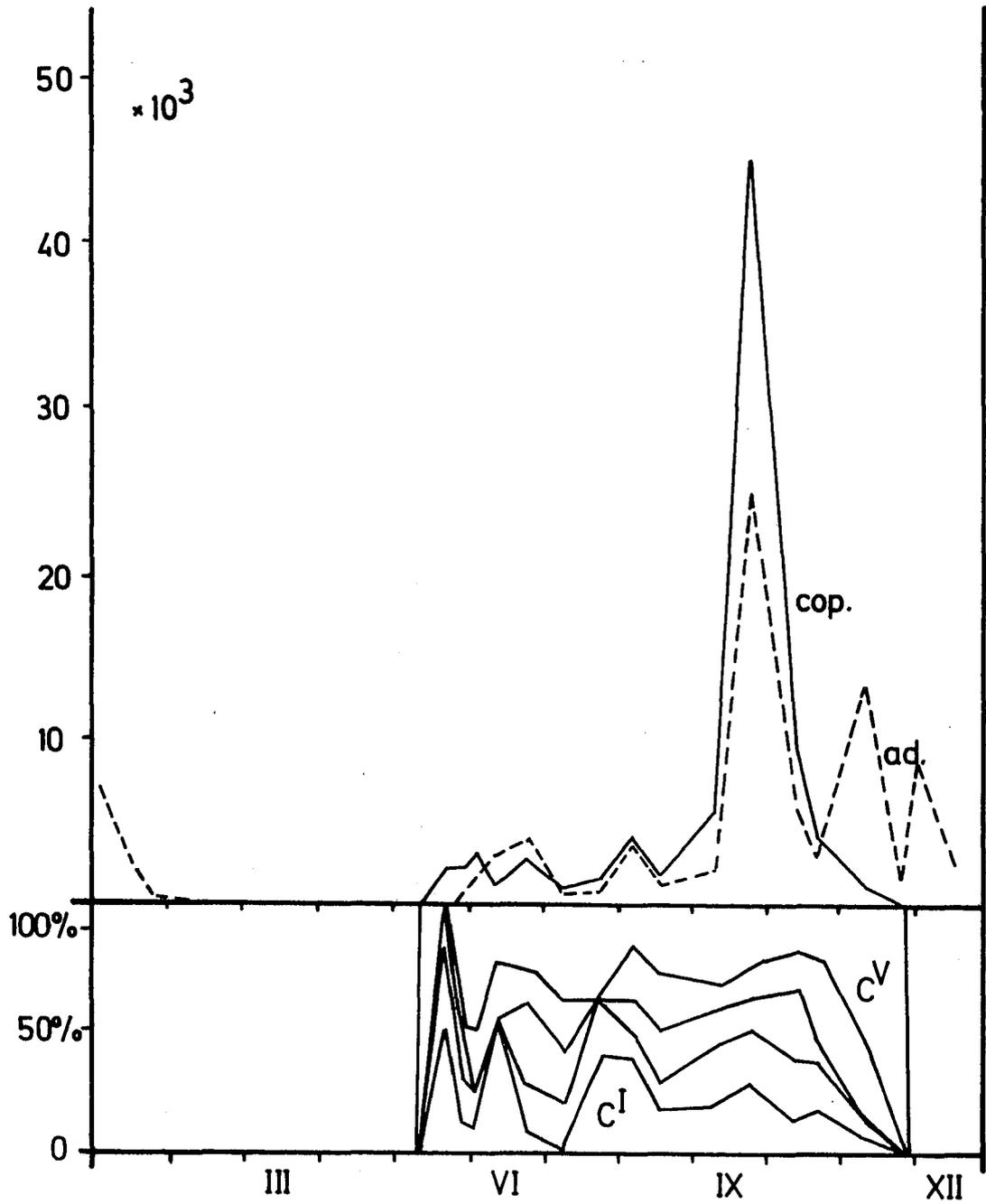


Abb. 8: Auftreten von *Acanthodiaptomus denticornis* in der Bregener Bucht 1985 mit Darstellung der prozentualen Verteilung der fünf Copepodidstadien (CI unteres, CV oberes Feld), (Tiere je m^2).

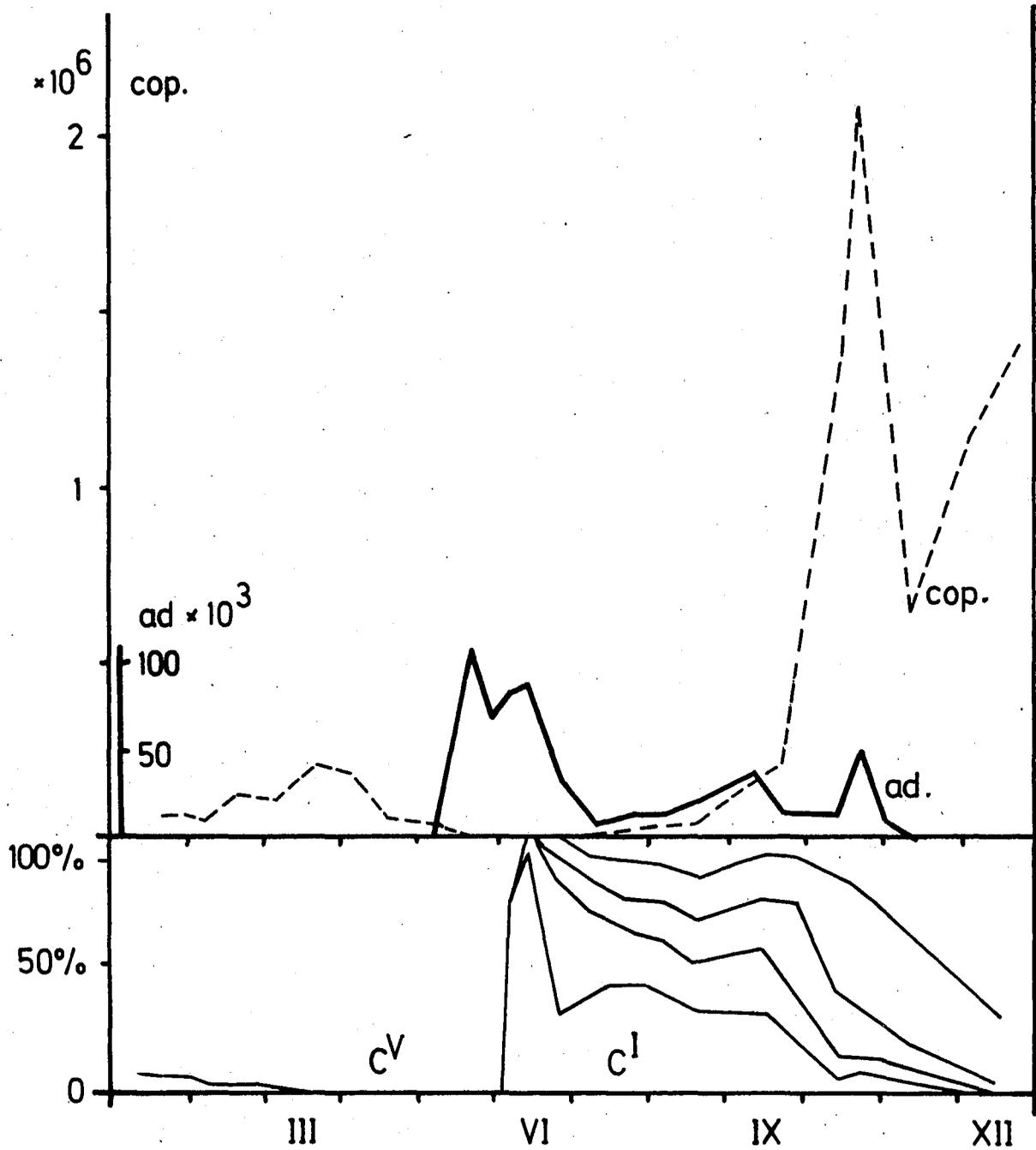


Abb. 9: Auftreten von *Mesocyclops leuckarti* an der Station Fischbach-Uttwil 1985 mit Darstellung der prozentualen Verteilung der fünf Copepodidstadien (CI unteres, CV oberes Feld), (Tiere je m²).

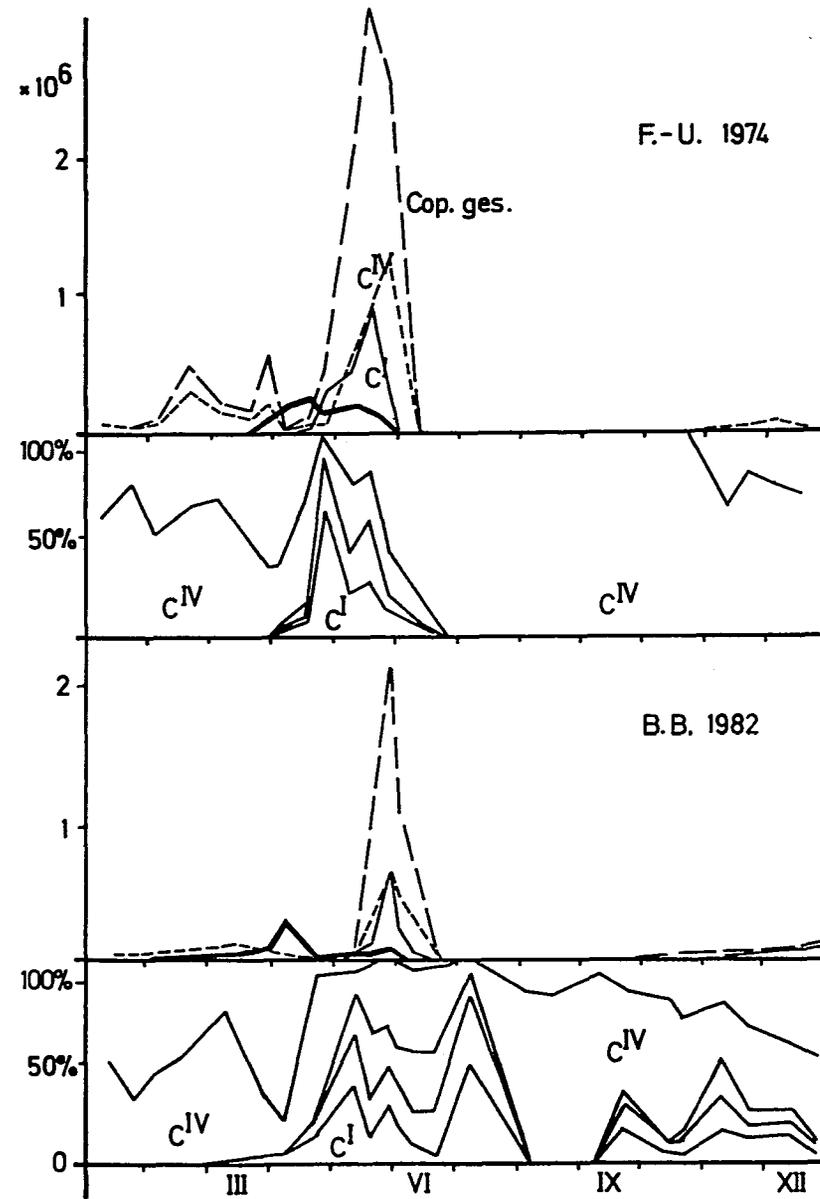
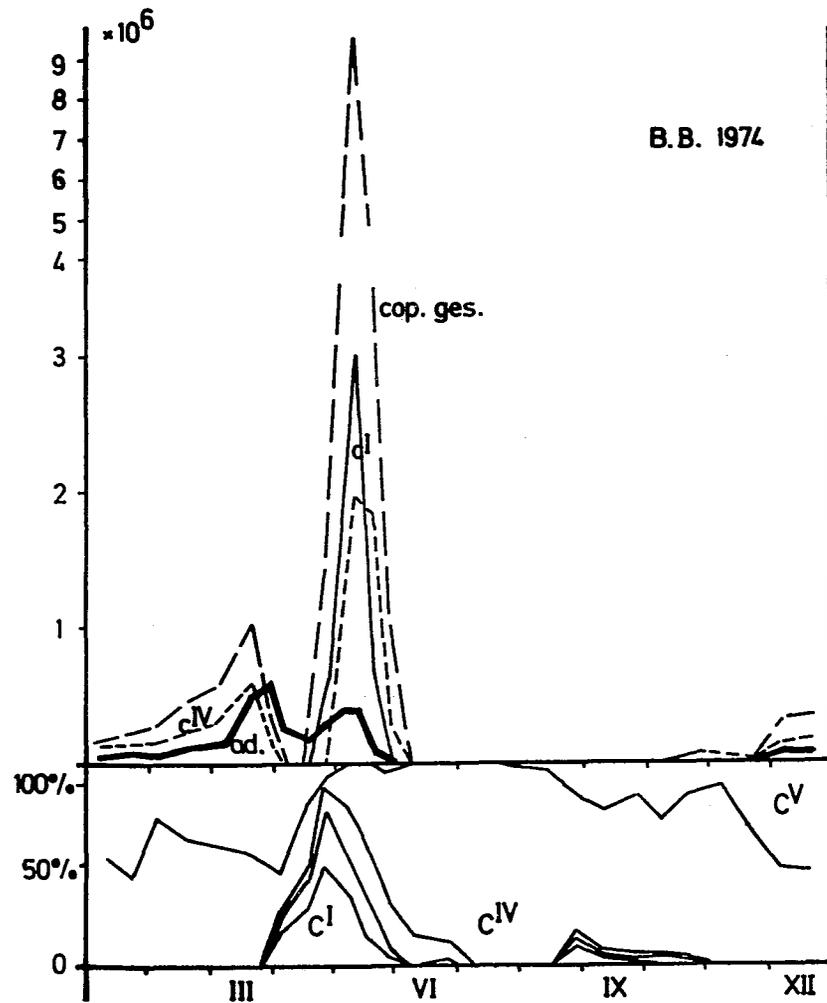


Abb. 10: Auftreten von *Cyclops vicinus* in der Bregener Bucht (B.B.) und an der Station Fischbach-Uttwil (F.U.) 1974 und 1982 mit Darstellung der prozentualen Verteilung der fünf Copepodidstadien (CI unteres, CV oberes Feld), (Tiere je m^2).

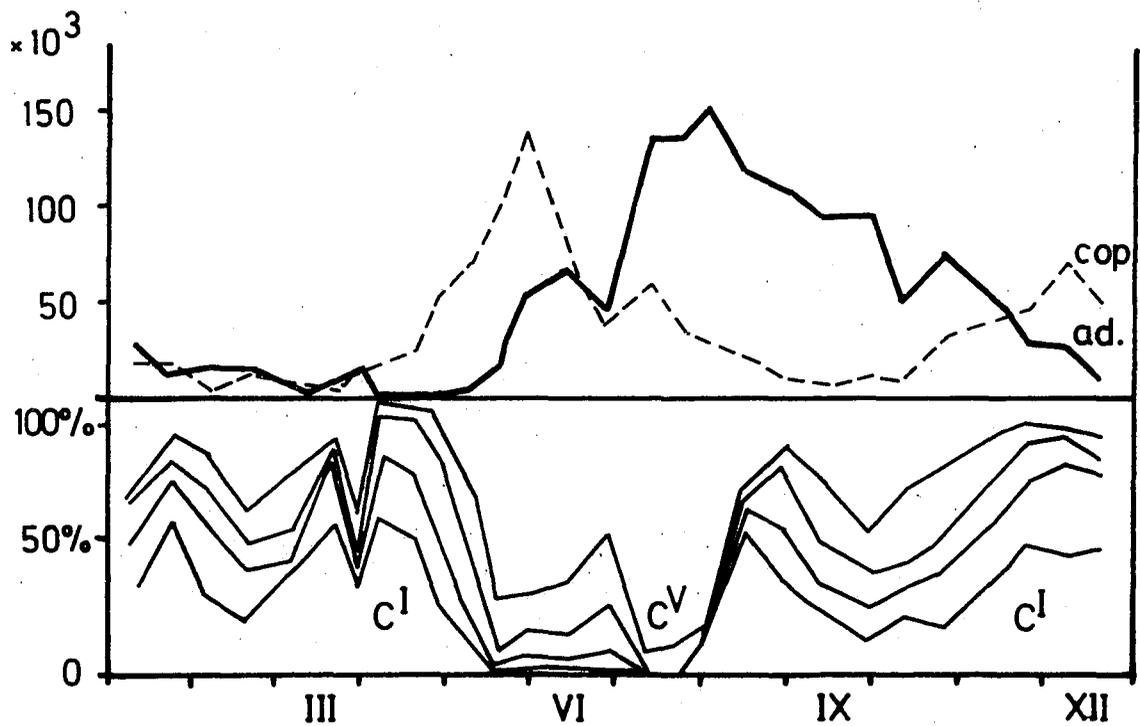


Abb. 11: Auftreten von *Cyclops abyssorum* an der Station Fischbach-Uttwil 1974 mit Darstellung der prozentualen Verteilung der fünf Copepodidstadien (CI unteres, CV oberes Feld), (Tiere je m^2).

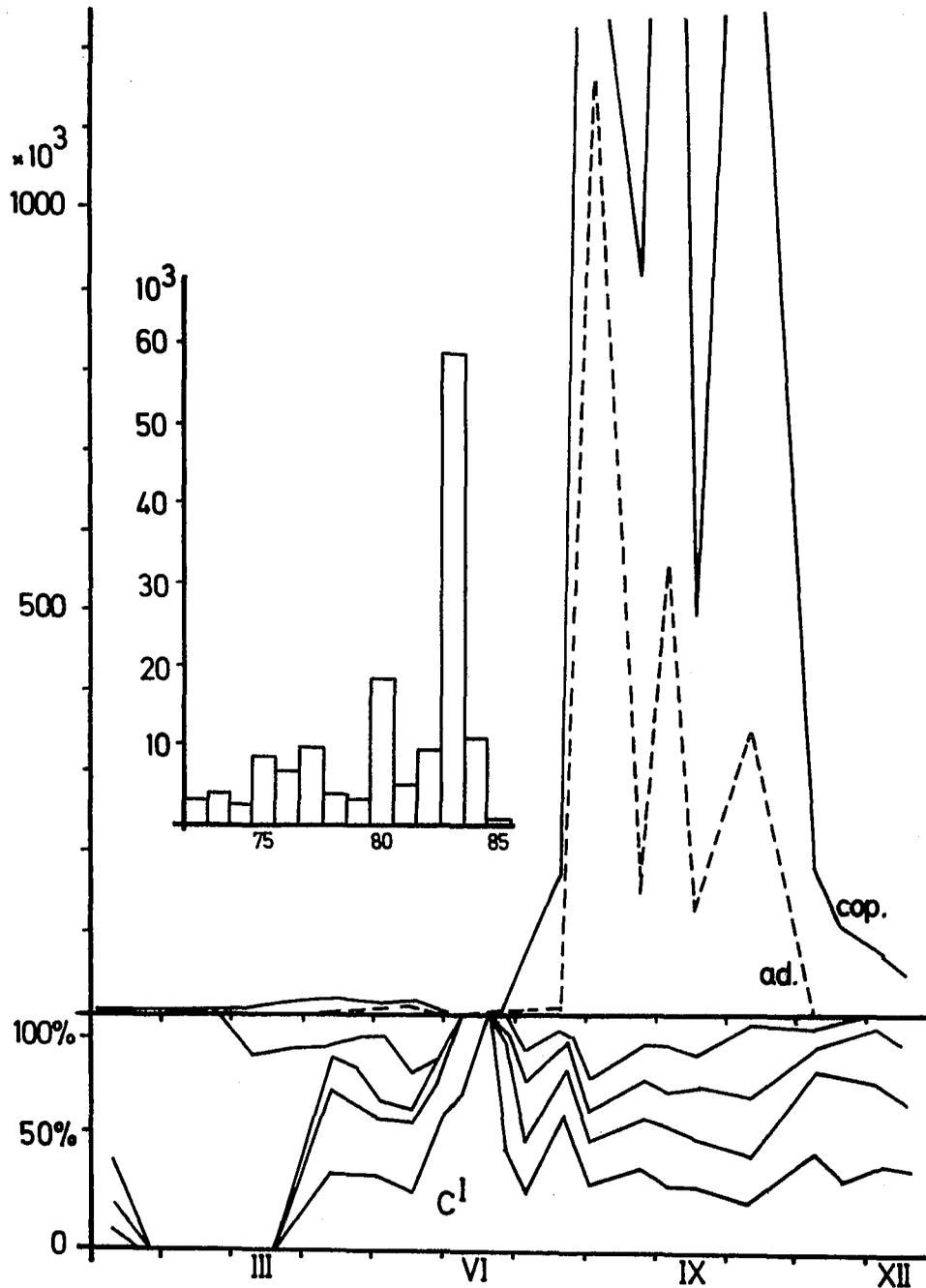


Abb. 12: Auftreten von *Acanthocyclops robustus* in der Bregenzener Bucht 1983 (Tiere je m^2).
Dazu wurden die Jahresmittelwerte der Jahre 1972 - 1985 - ermittelt an der gleichen Station - eingezeichnet.
Darunter wird die prozentuale Verteilung der fünf Copepodidstadien (CI unteres, CV oberes Feld) angegeben.

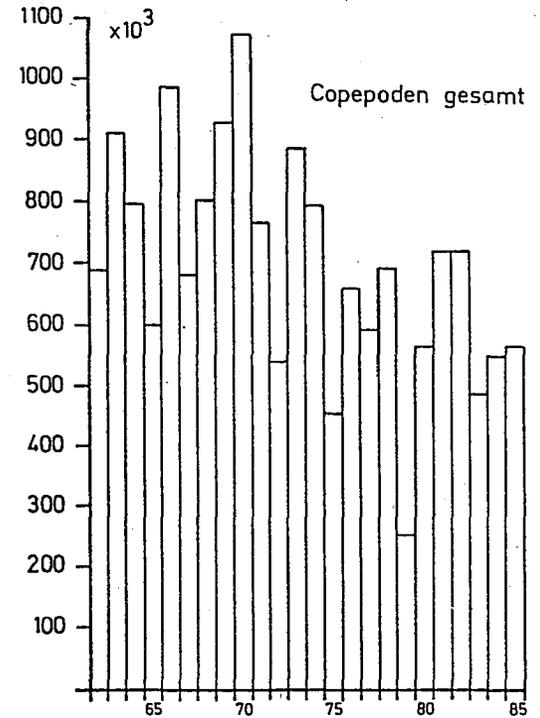
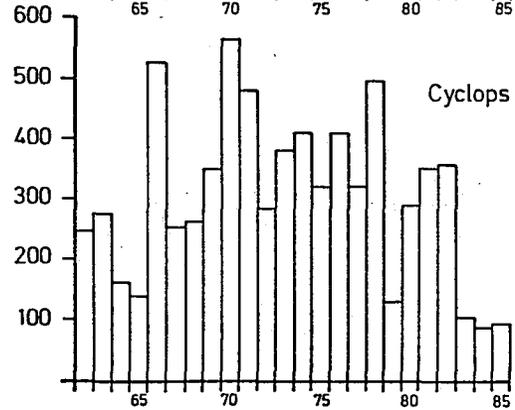
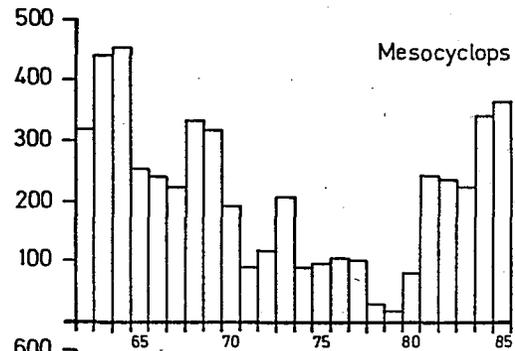
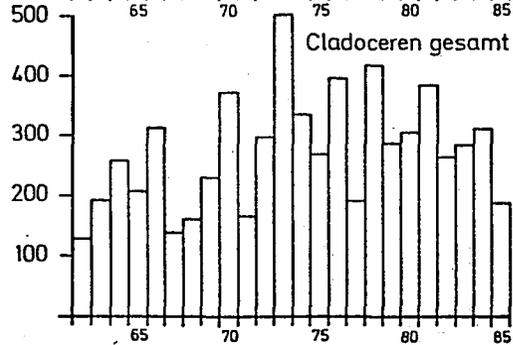
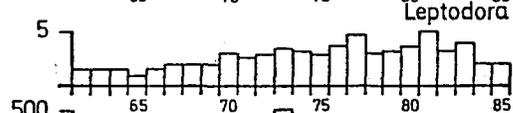
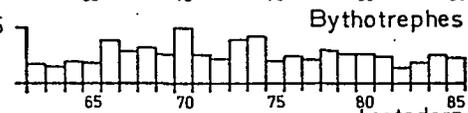
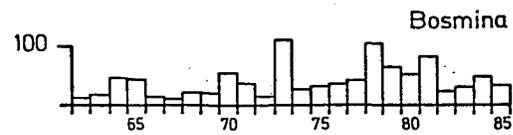
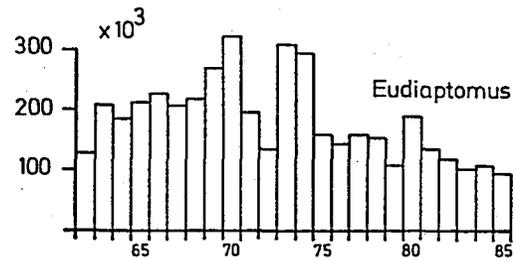
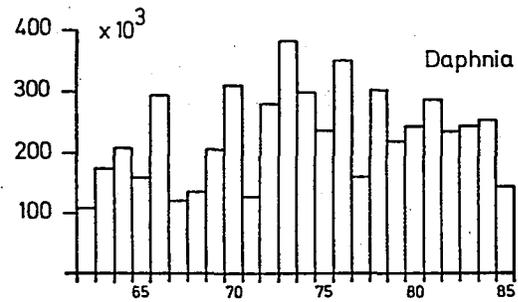


Abb. 13: Jahresmittelwerte an der Station Fischbach-Uttwil der Jahre 1962 - 1985 (Tiere/m²)

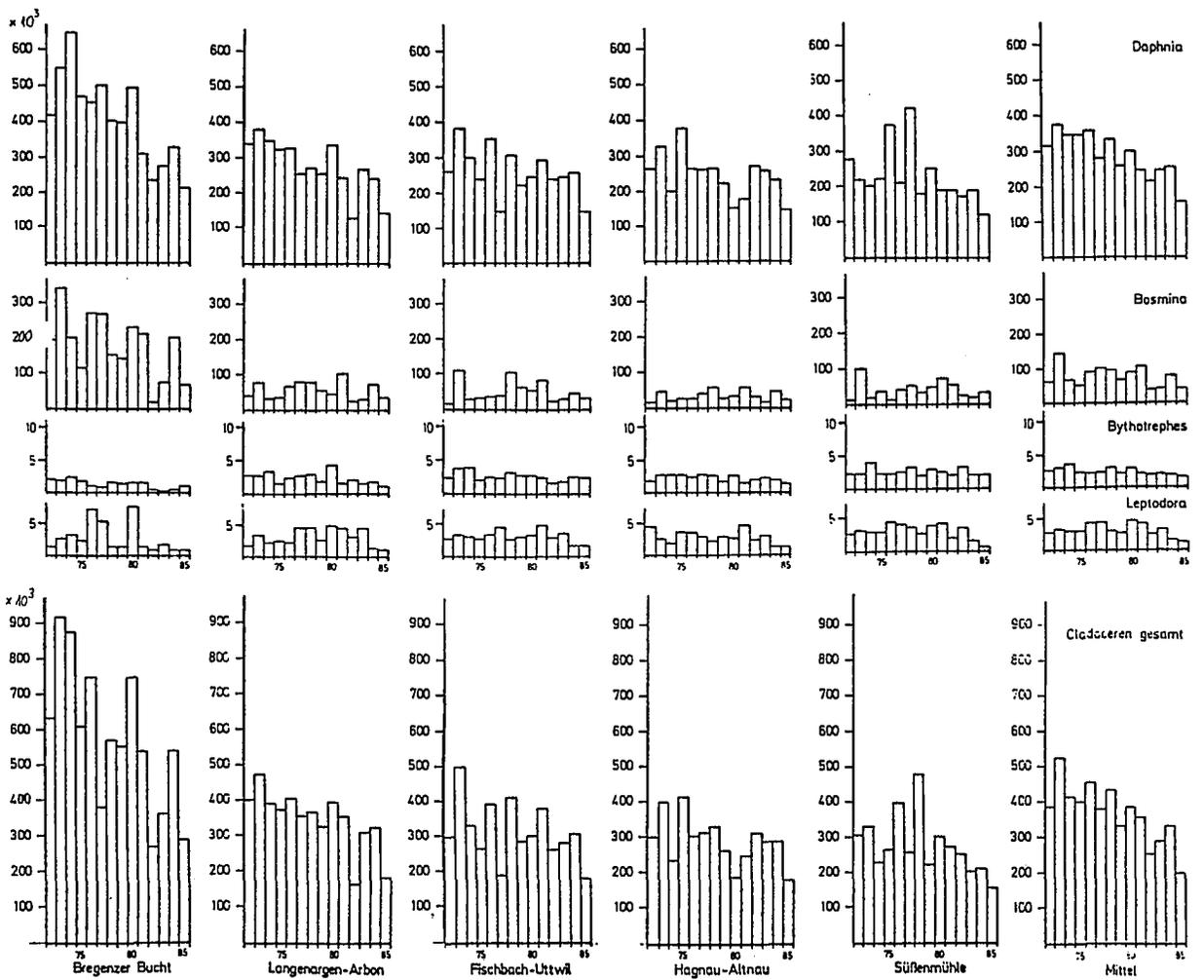


Abb. 14: Jahresmittelwerte der Jahre 1972 - 1985 an den untersuchten Stationen - Cladoceren - (Tiere je m²)

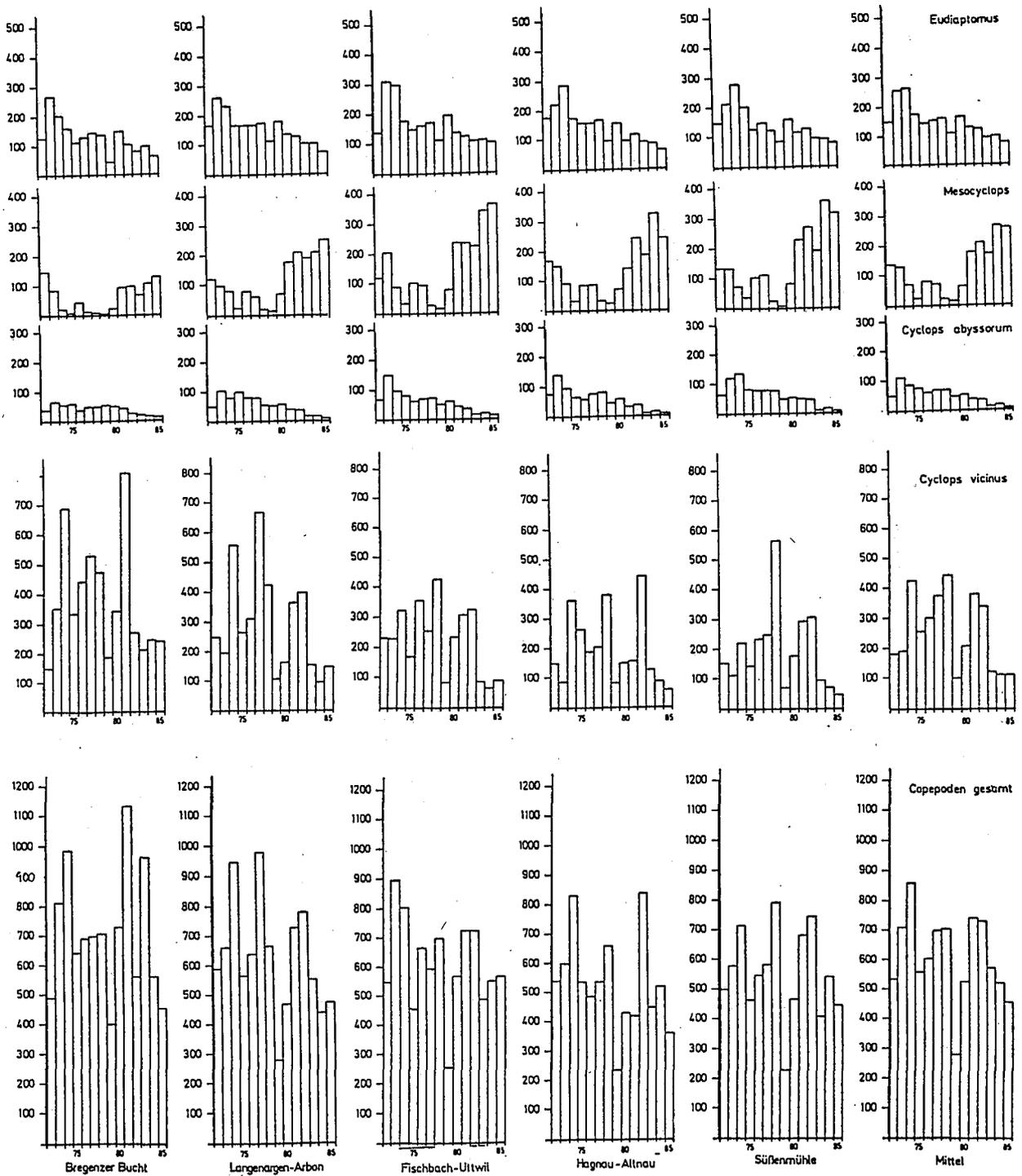


Abb. 15: Jahresmittelwerte der Jahre 1972 - 1985 an den untersuchten Stationen - Copepoden - (Tiere je m²)

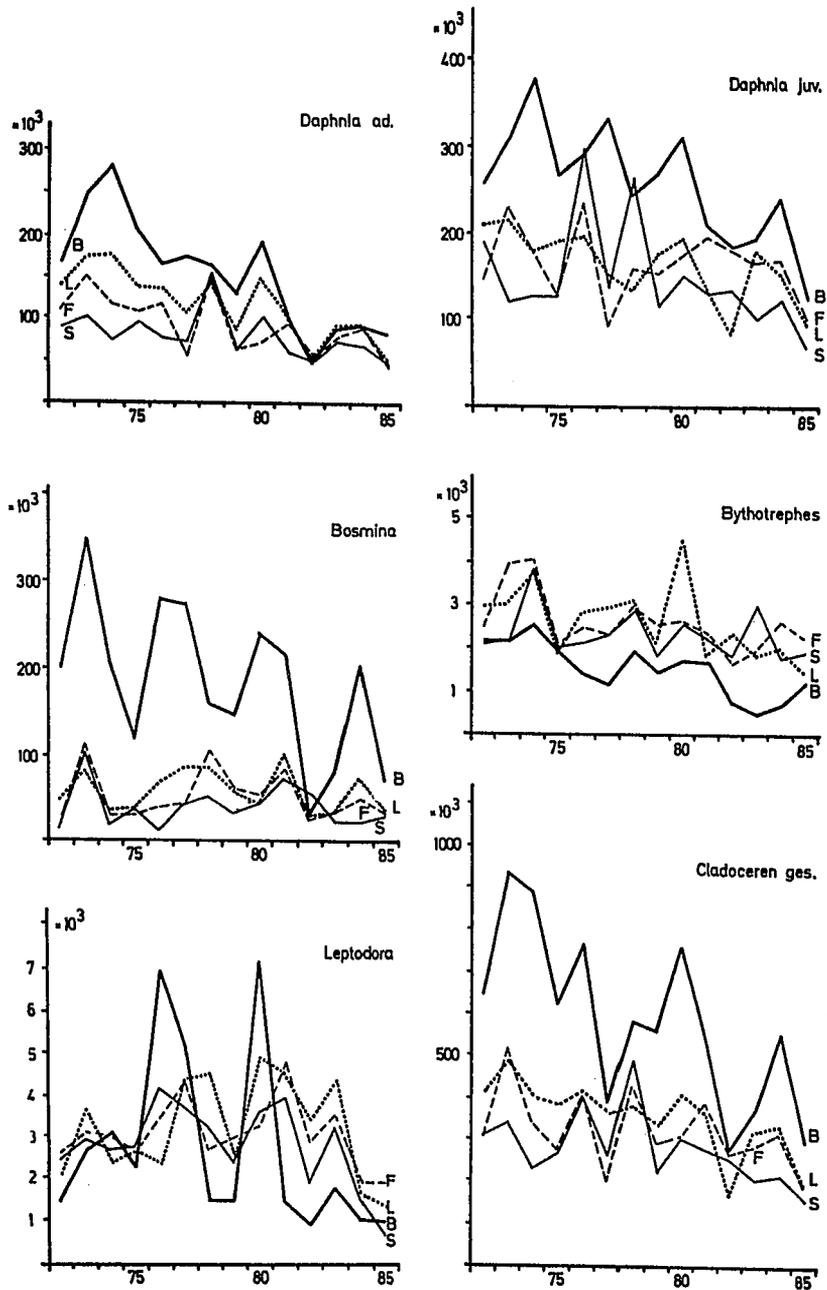


Abb. 16: Der "nicht korrekt" gezeichnete Verlauf (Zahlen punktuell miteinander verbunden) der Jahresmittelwerte - Cladoceren -.
B = Bregener Bucht, L = Langenargen-Arbon, F = Fischbach-Uttwil, S = Süßenmühle (Tiere je m^2).

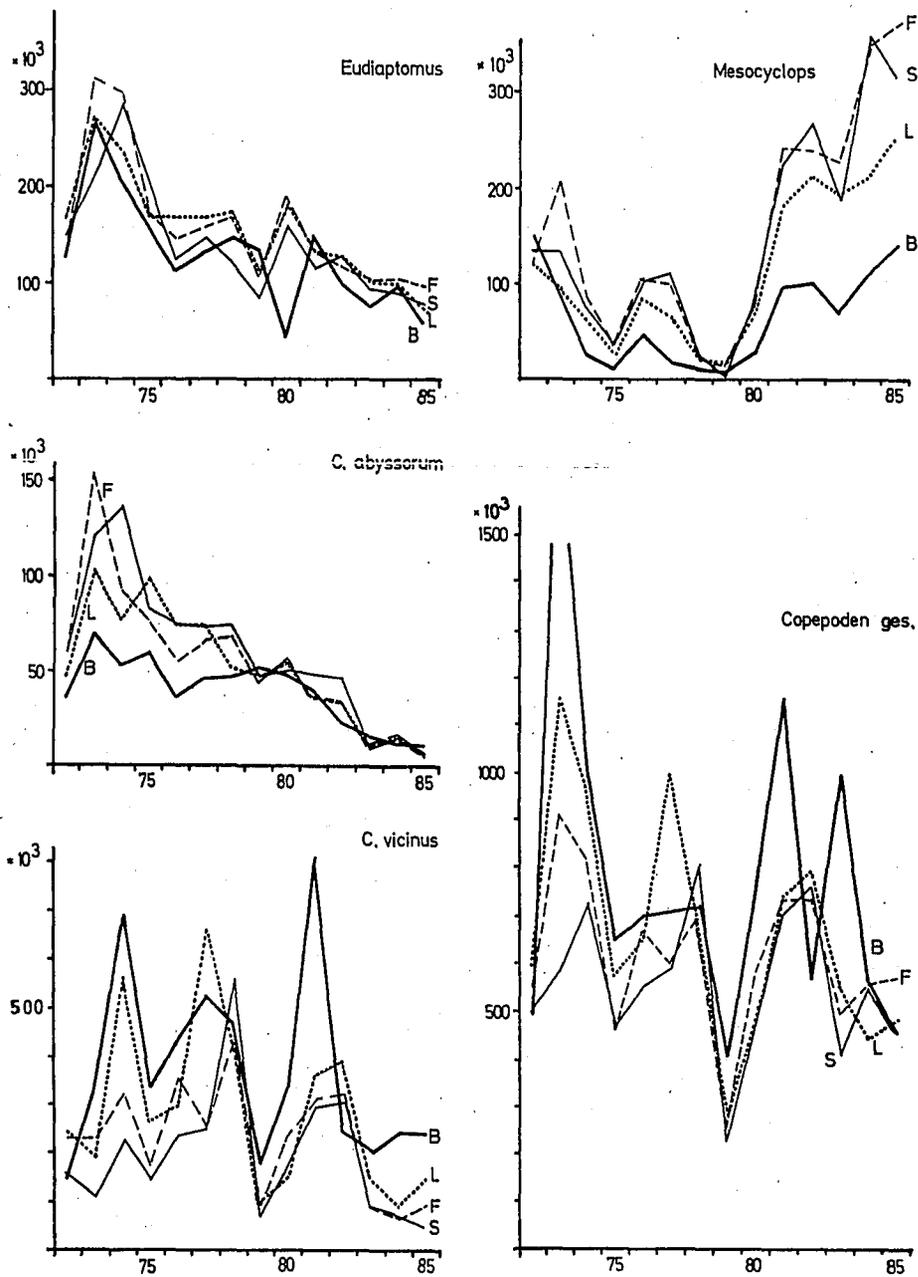


Abb. 17: Der "nicht korrekt" gezeichnete Verlauf (Zahlen punktuell miteinander verbunden) der Jahresmittelwerte - Copepoden -.
B = Bregenzener Bucht, L = Langenargen-Arbon, F = Fischbach-Uttwil, S = Süßenmühle (Tiere je m^2).

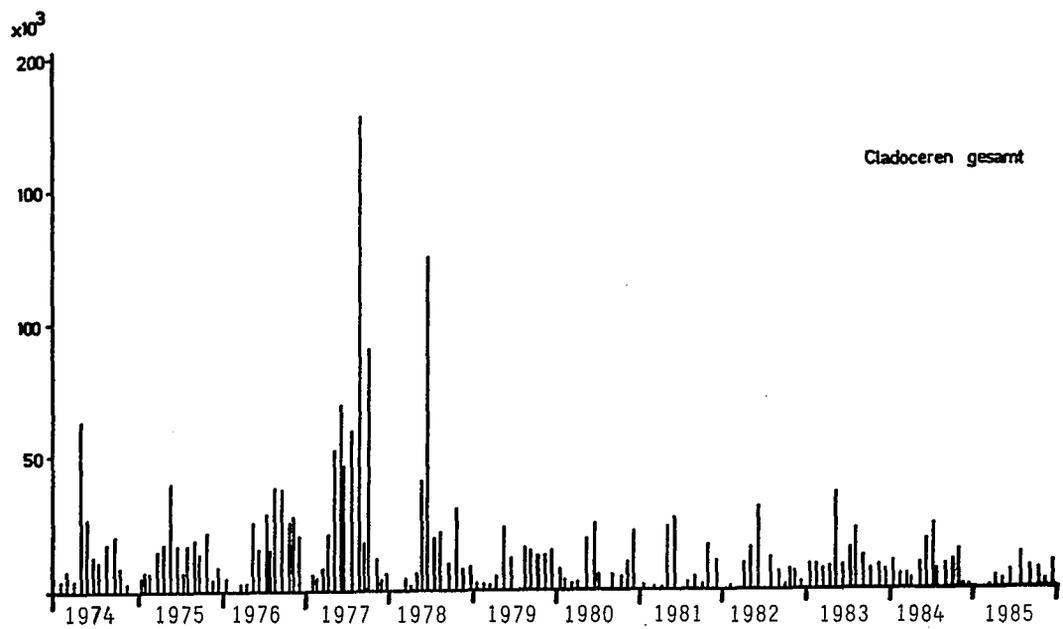
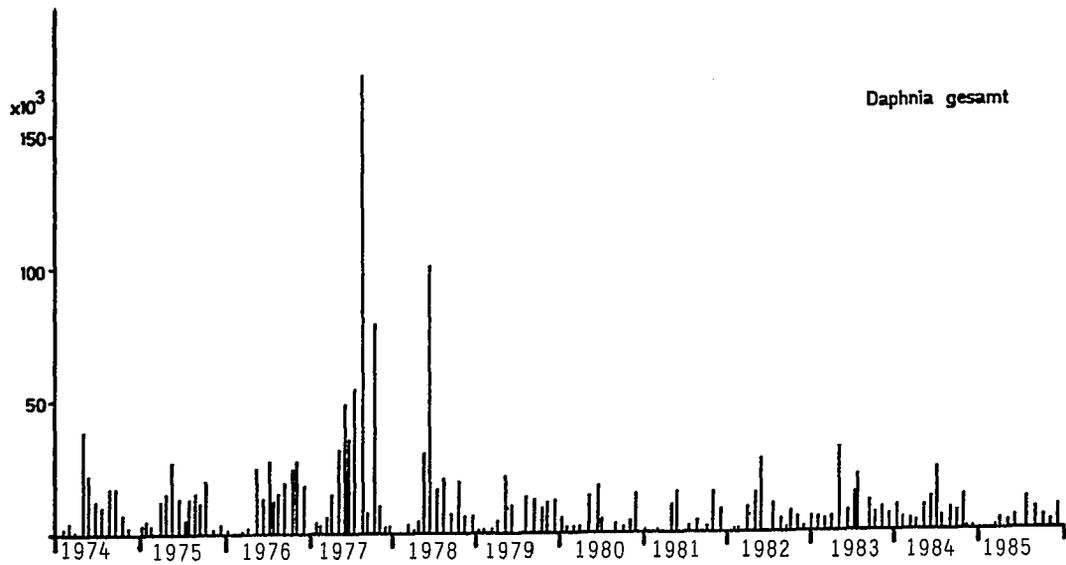


Abb. 18: Crustaceen im Gnadensee 1974 - 1985 (Tiere je m³)

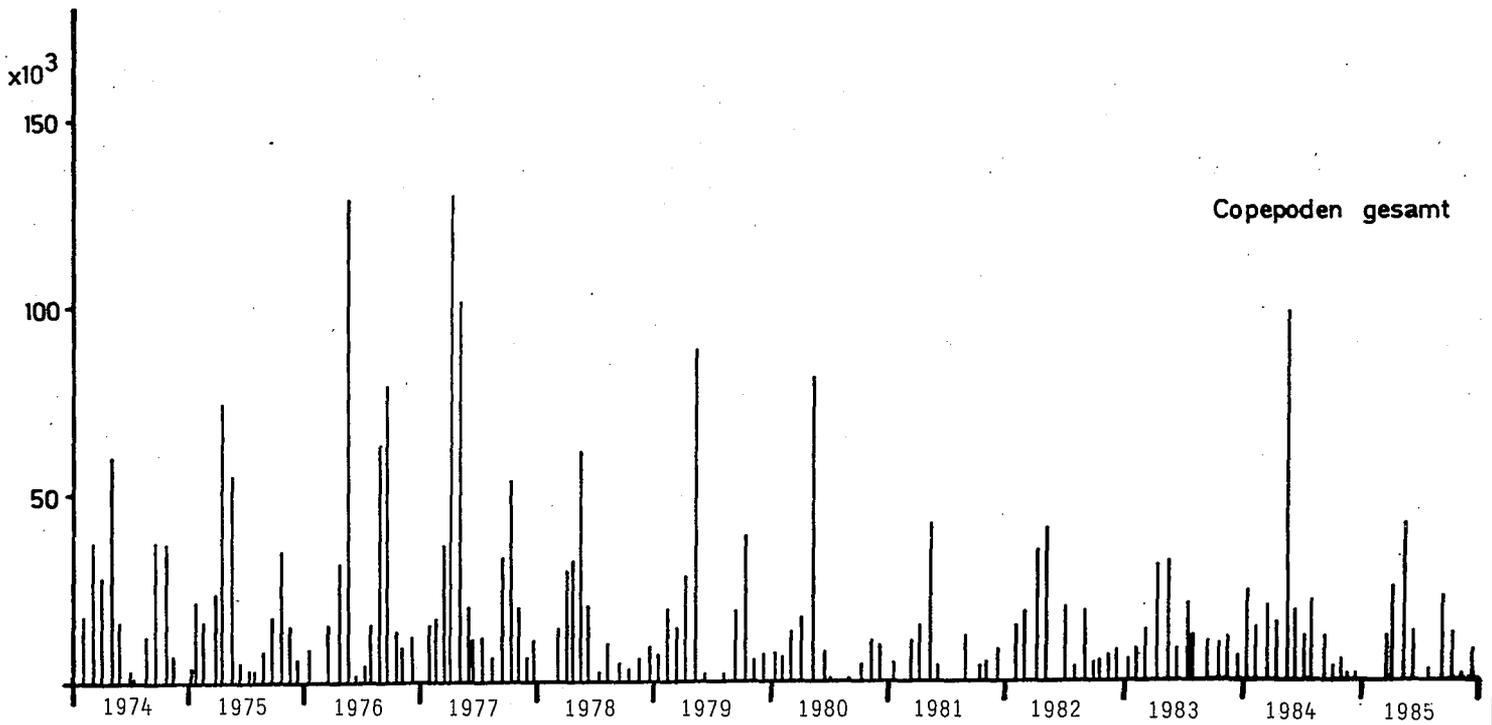
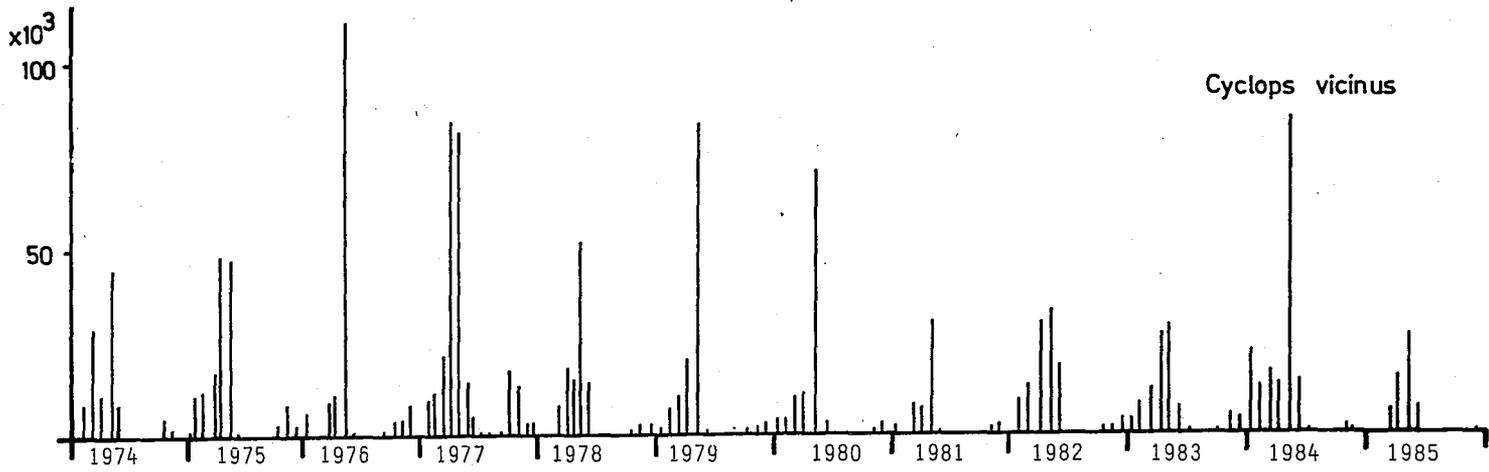


Abb. 19: Crustaceen im Gnadensee 1974 - 1985 (Tiere je m³)

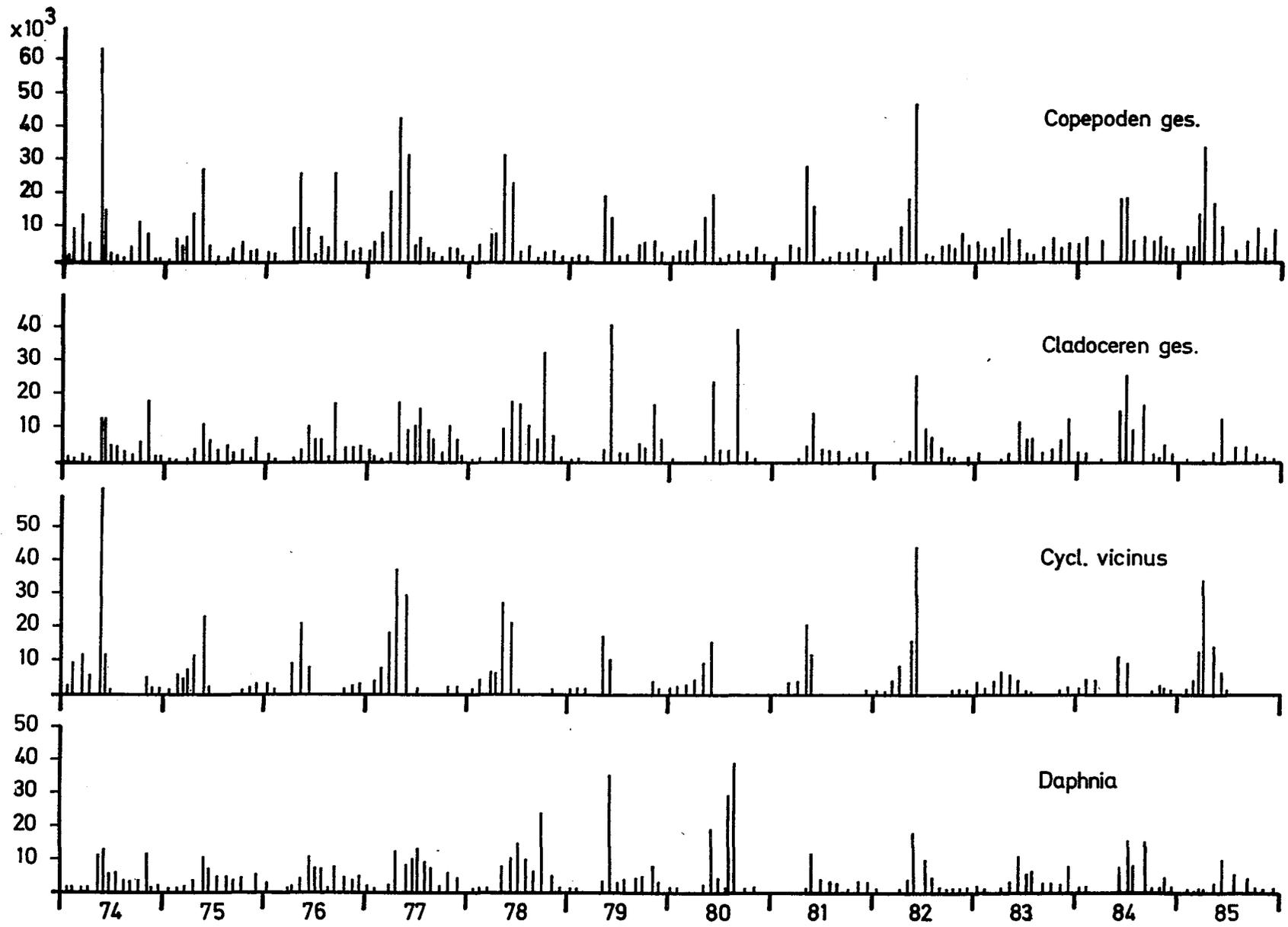


Abb. 20: Crustaceen im Rheinsee 1974 - 1985 (Tiere je m^3)

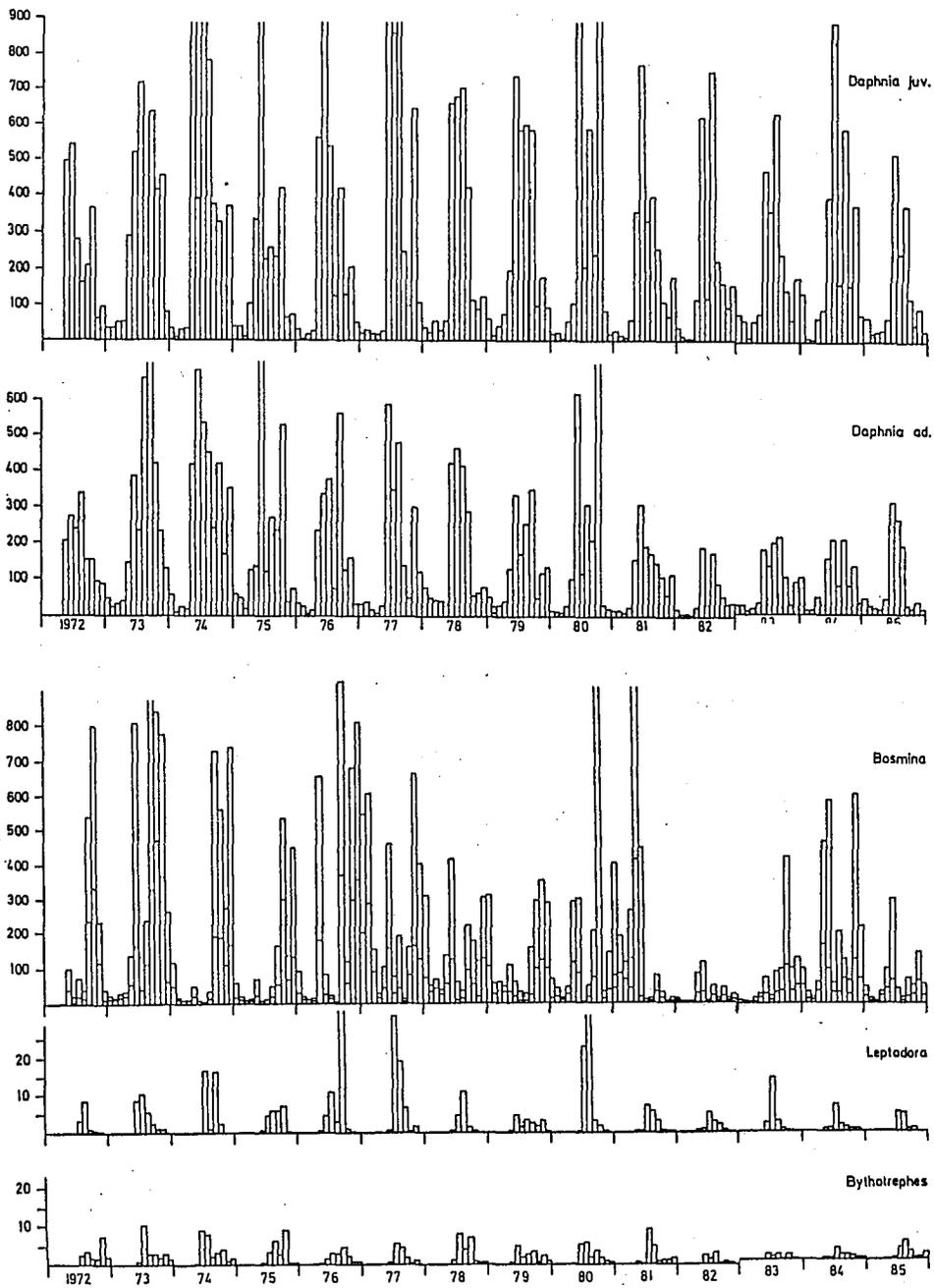


Abb. 21: Monatsmittelwerte in der Bregenzener Bucht (Tiere je m²)

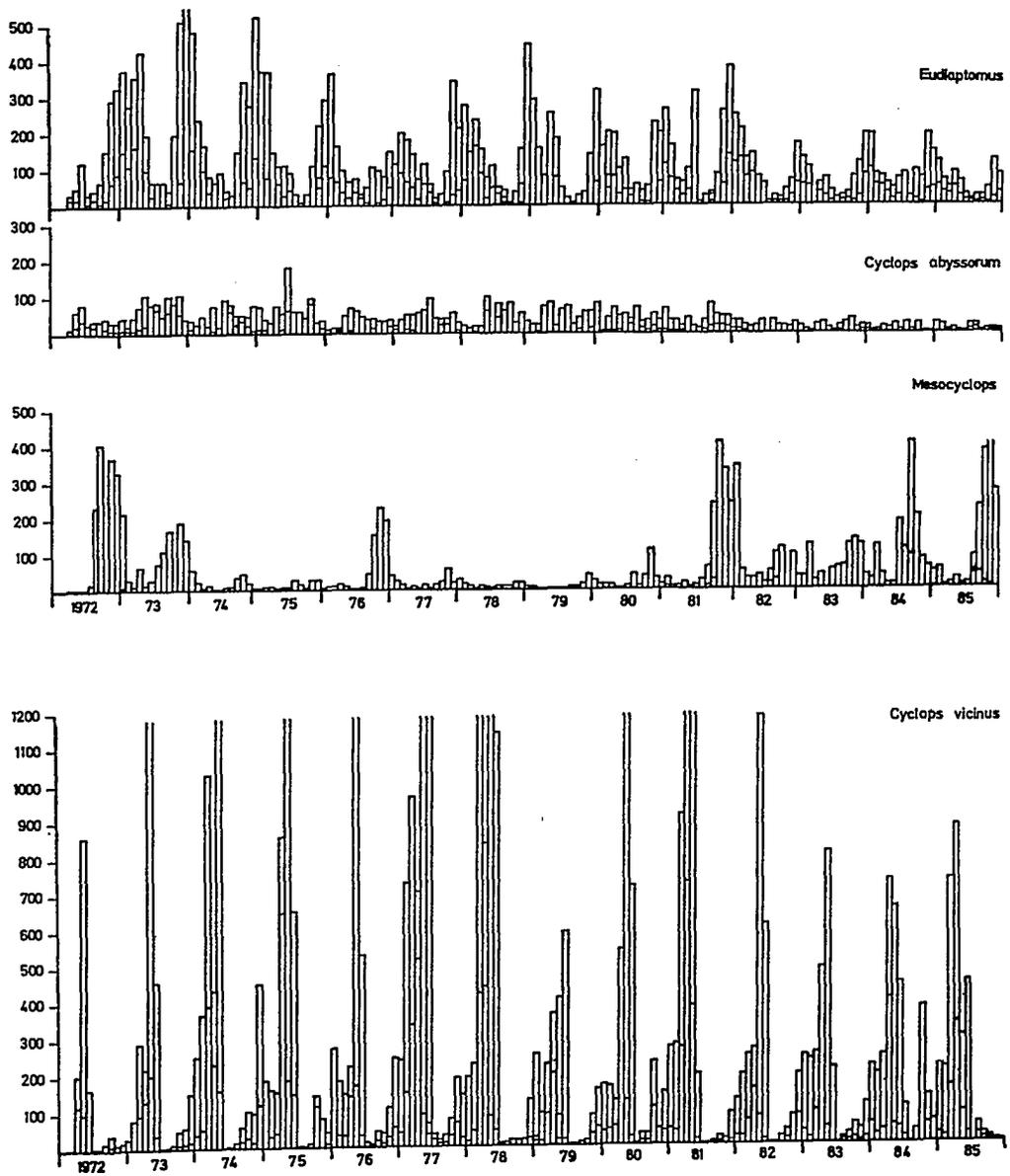


Abb. 22: Monatsmittelwerte in der Bregenzener Bucht (Tiere je m²)

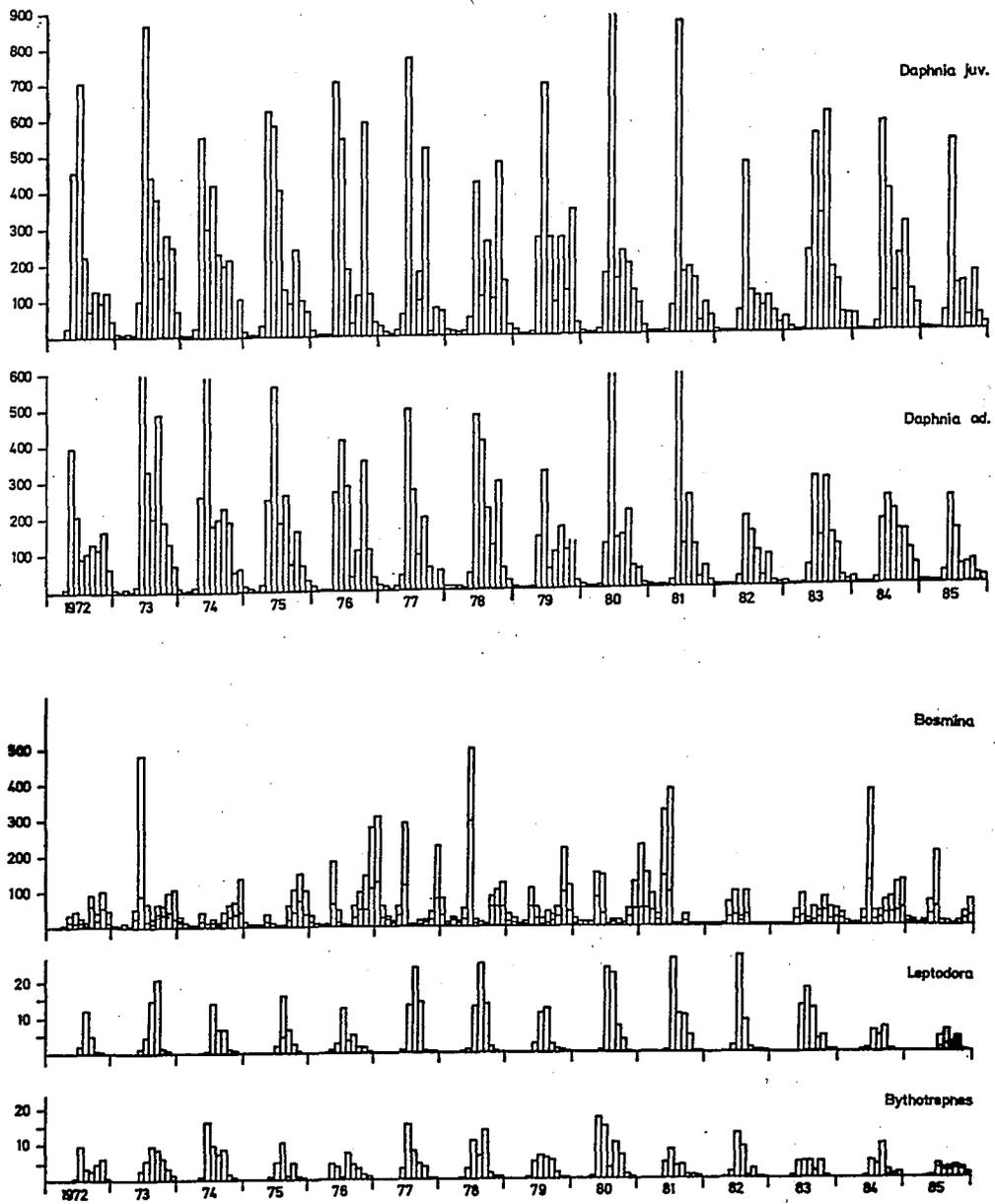


Abb. 23: Monatsmittelwerte an der Station Langenargen-Arbon
(Tiere je m²)

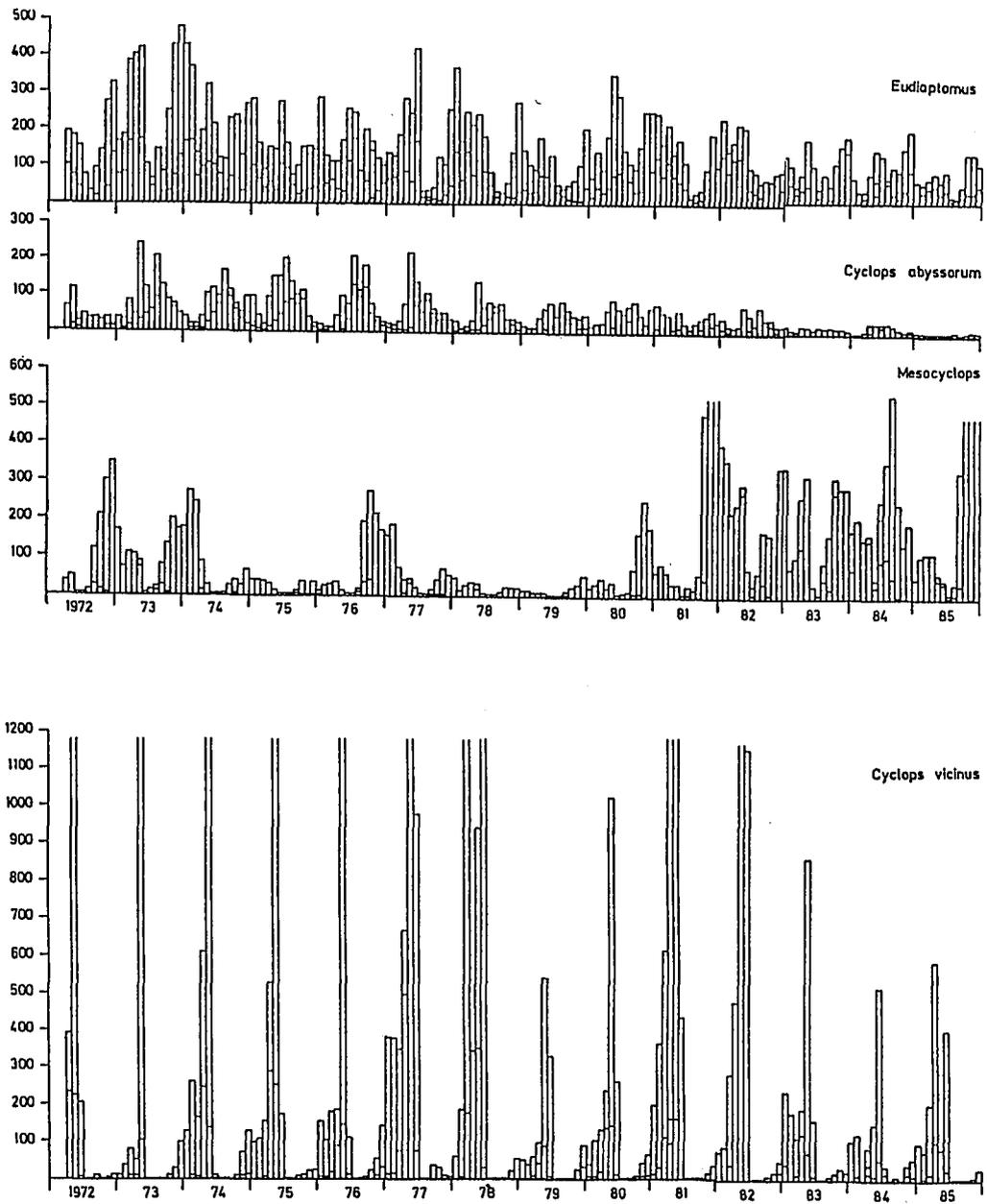


Abb. 24: Monatsmittelwerte an der Station Langenargen-Arbon (Tiere je m²)

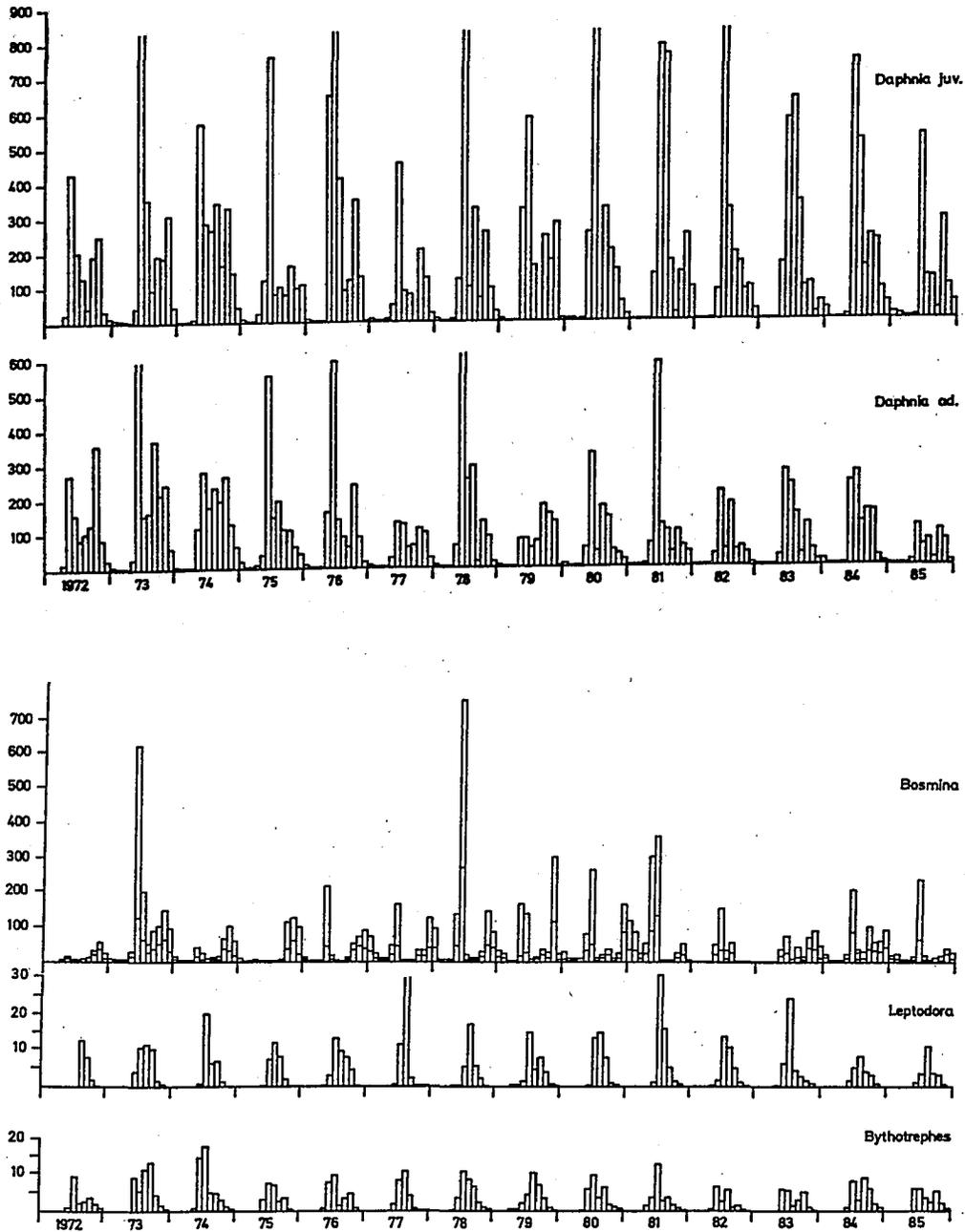


Abb. 25: Monatsmittelwerte an der Station Fischbach-Uttwil (Tiere je m²)

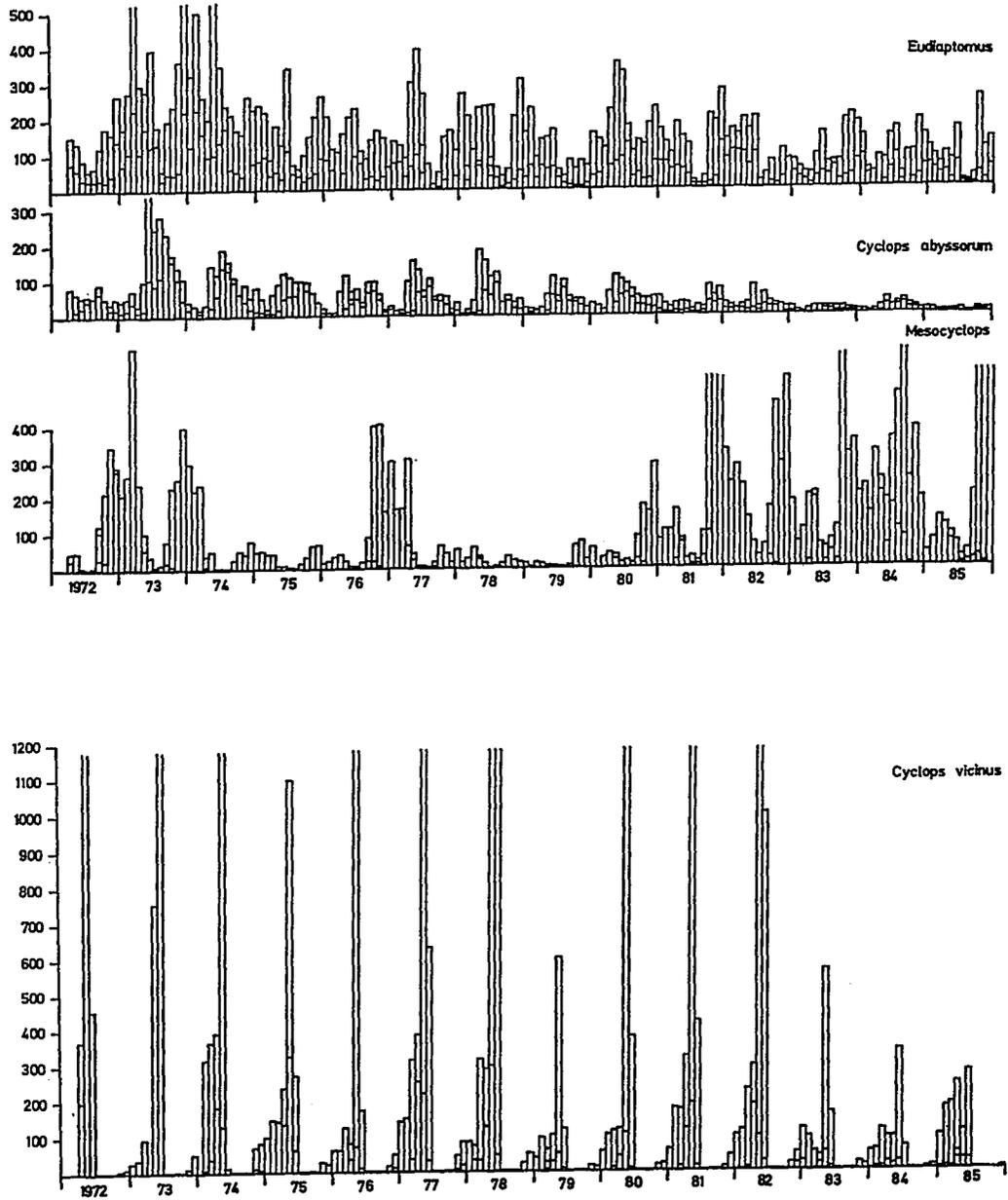


Abb. 26: Monatsmittelwerte an der Station Fischbach-Uttwil
(Tiere je m²)

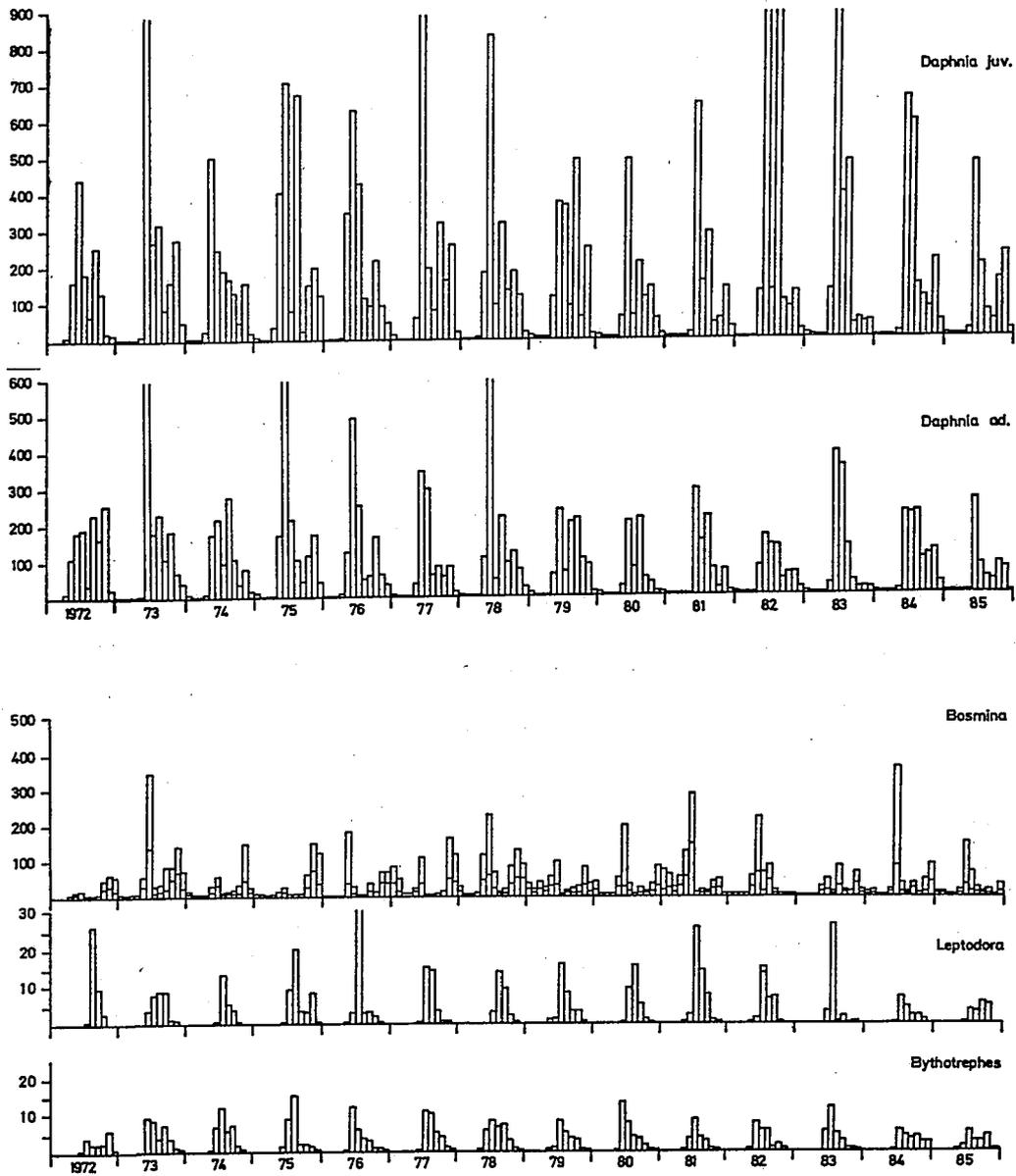


Abb. 27: Monatsmittelwerte an der Station Hagnau-Altnau (Tiere je m²)

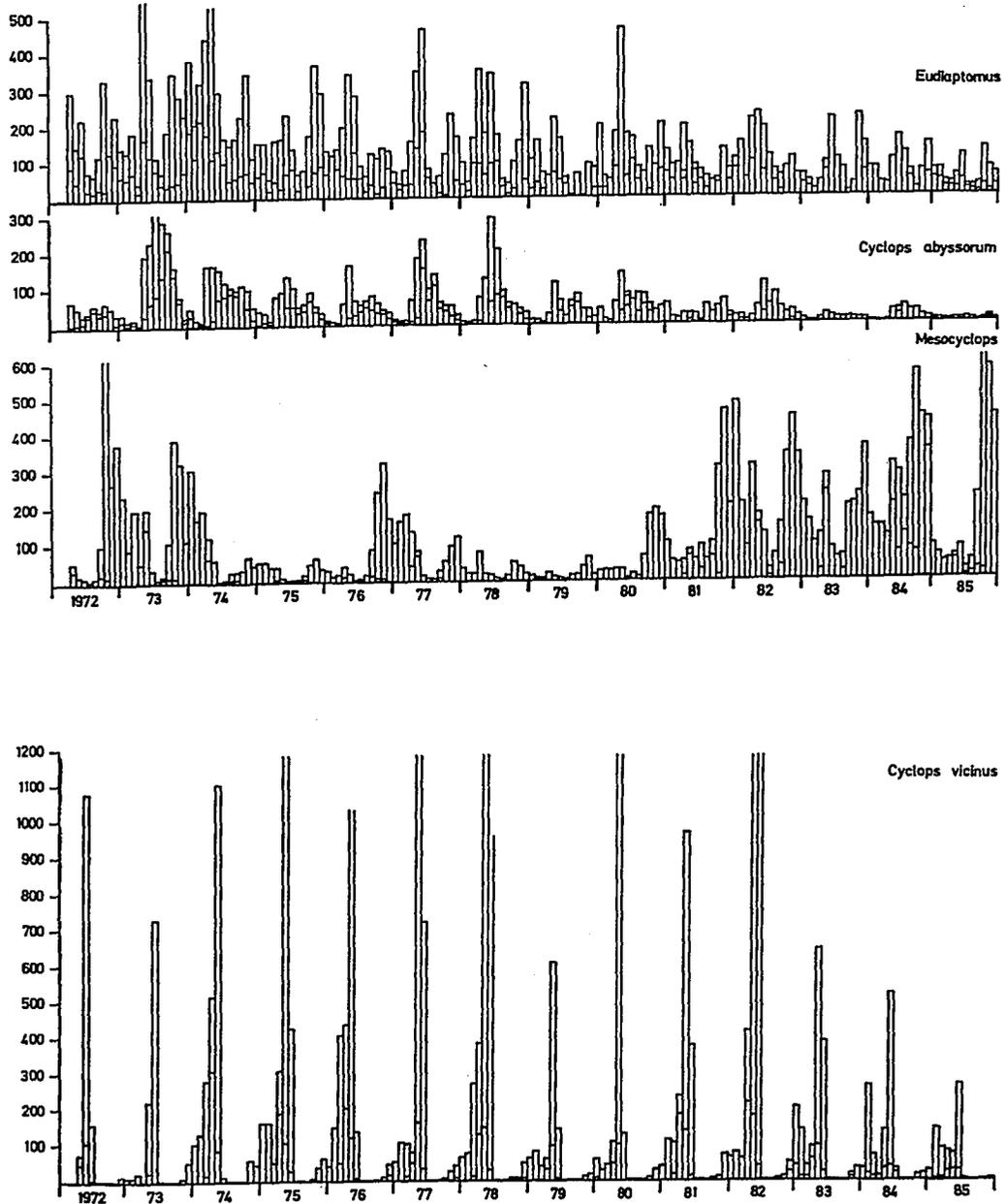


Abb. 28: Monatsmittelwerte an der Station Hagnau-Altnau
(Tiere je m²)

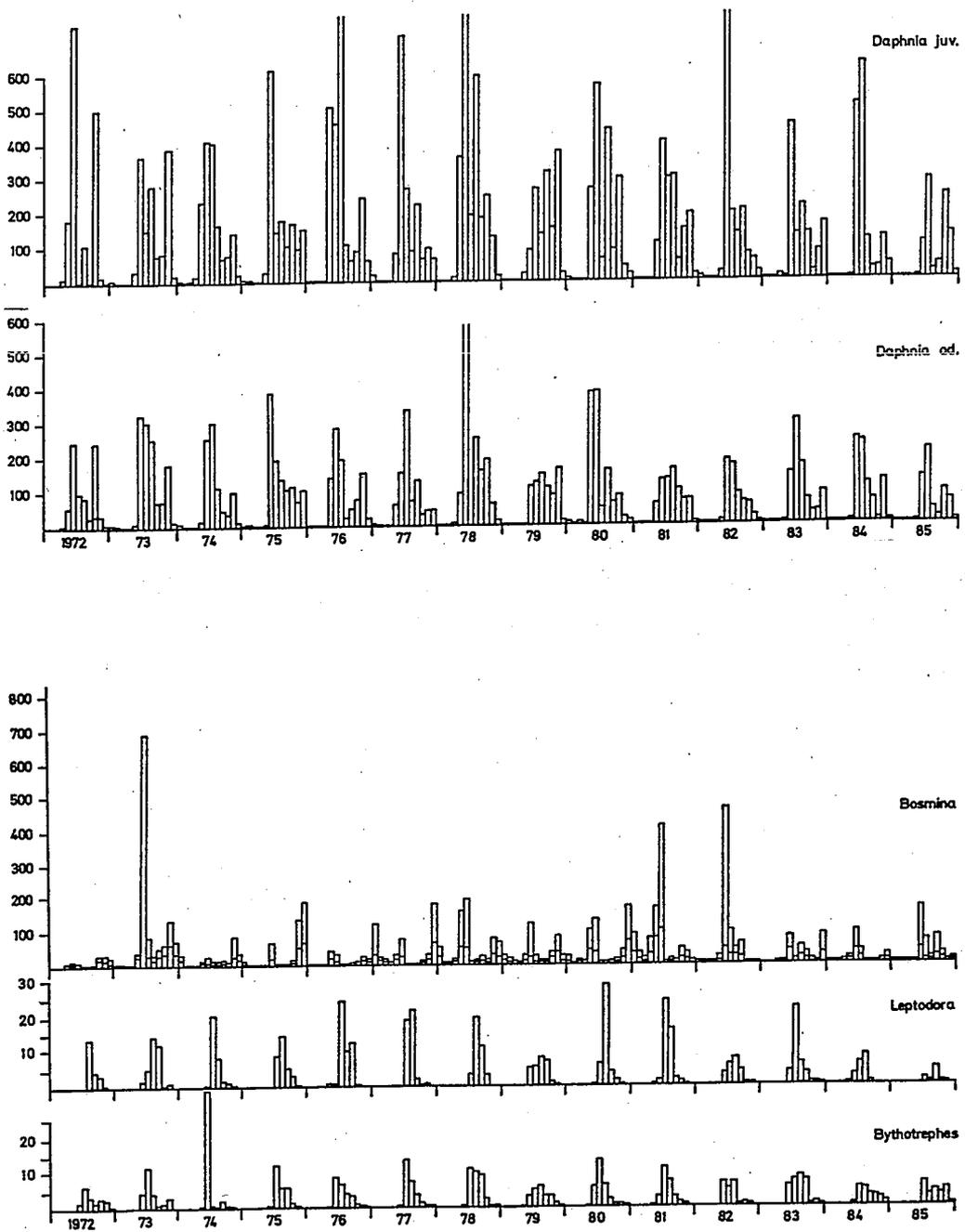


Abb. 29: Monatsmittelwerte an der Station Süßenmühle (Tiere je m²)

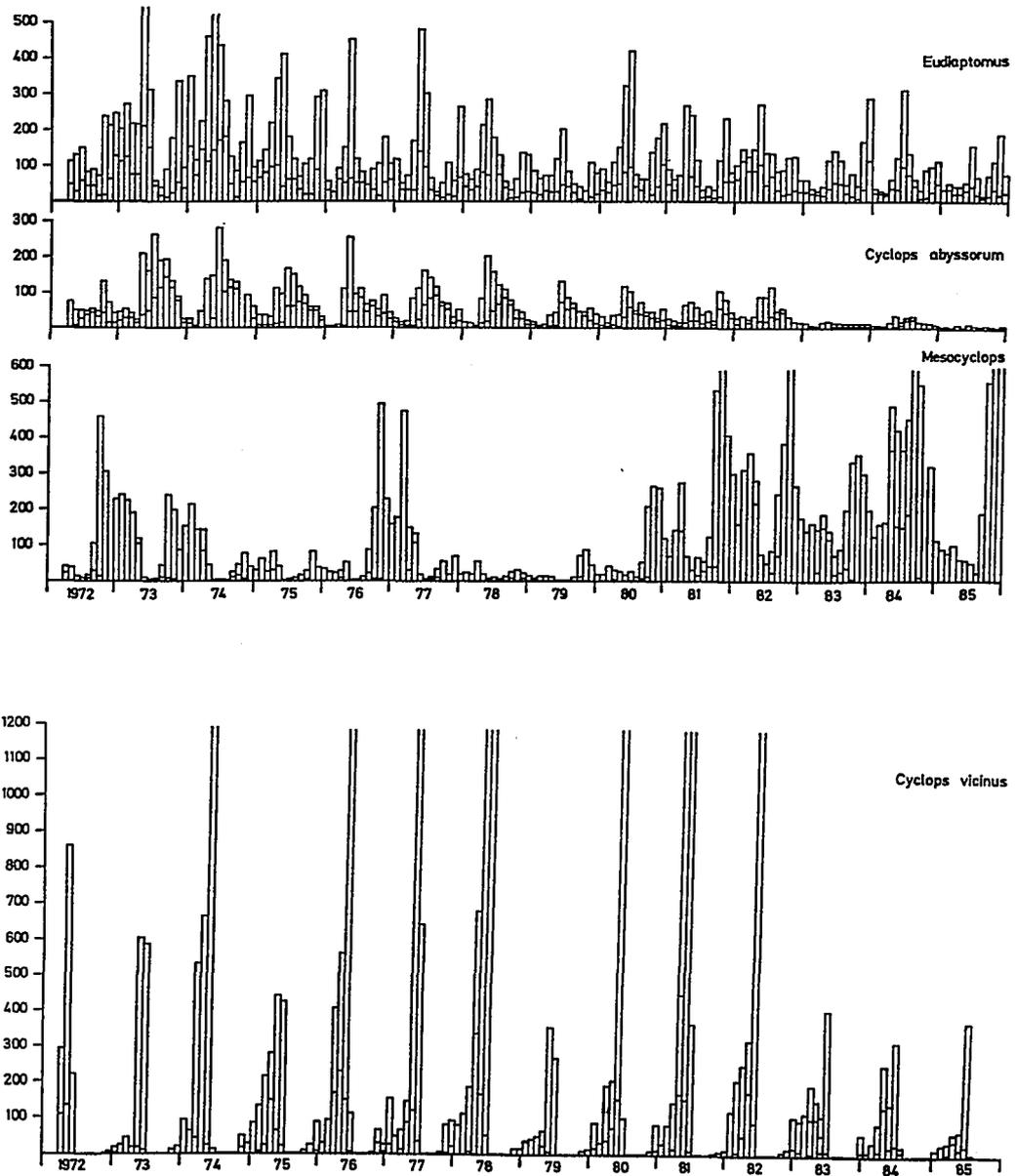


Abb. 30: Monatsmittelwerte an der Station Süßenmühle (Tiere je m²)

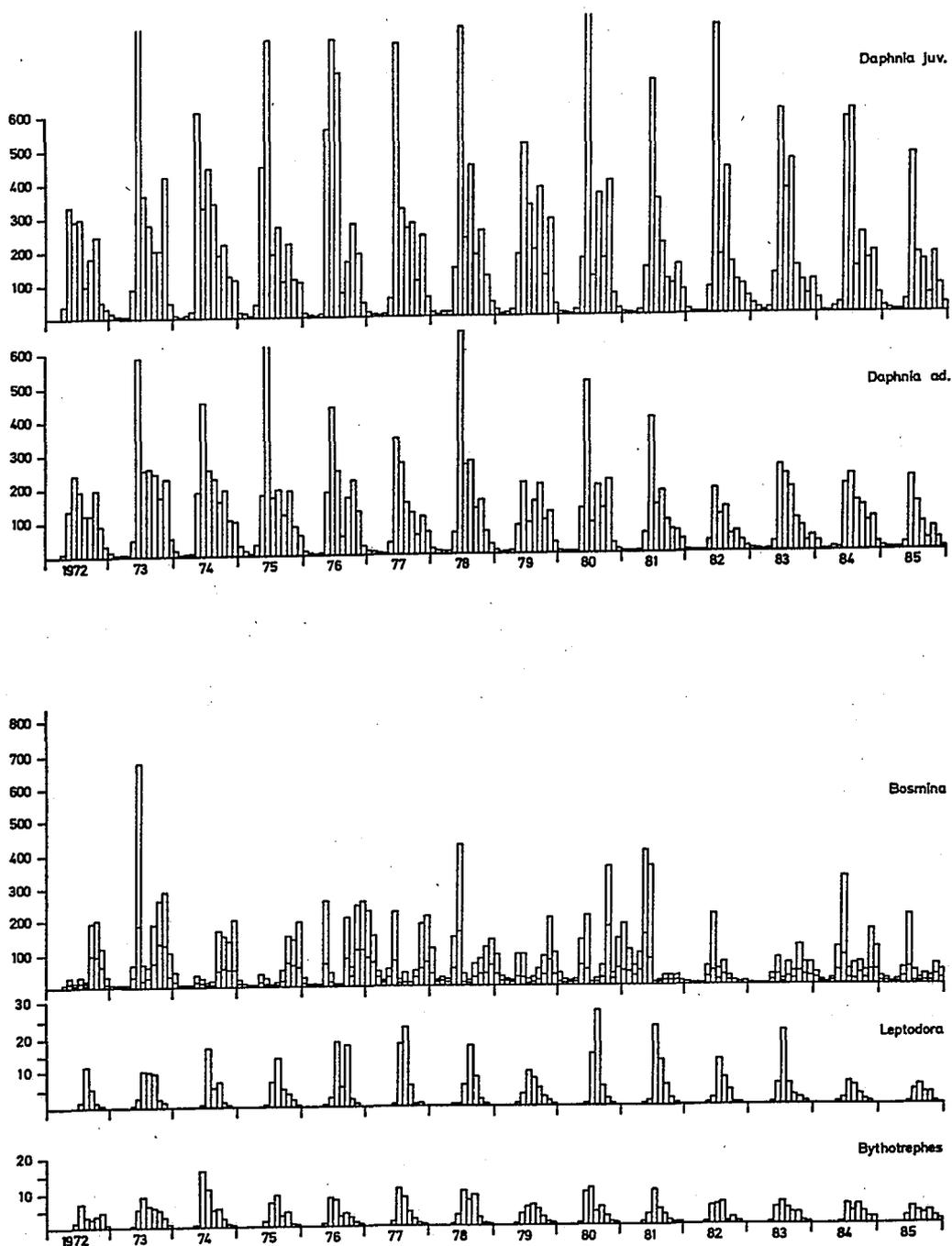


Abb. 31: Monatsmittelwerte aus dem Mittel über alle fünf Stationen (Tiere je m²)

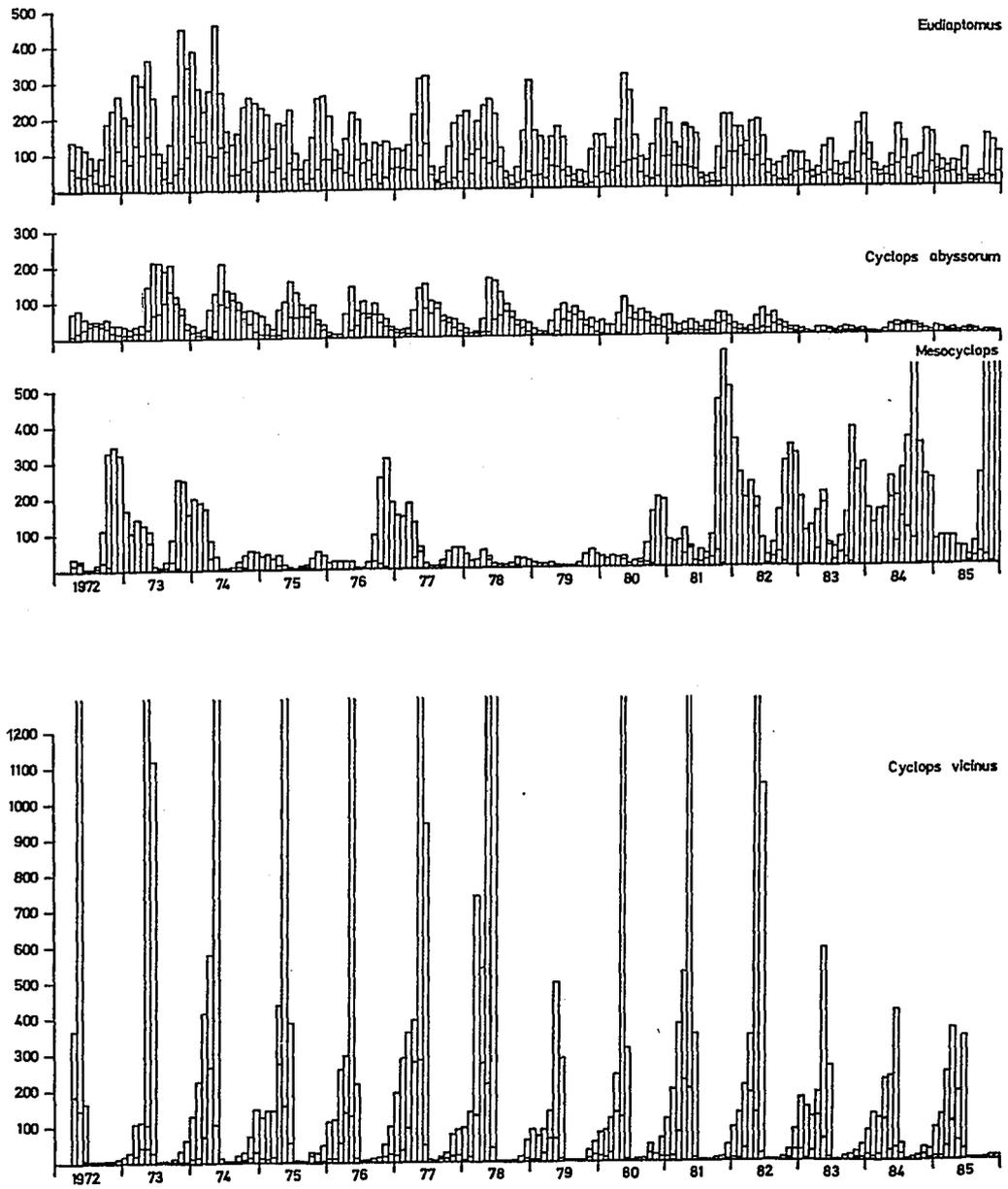


Abb. 32: Monatsmittelwerte aus dem Mittel über alle fünf Stationen (Tiere je m²)

Veröffentlichungen der Internationalen Gewässerschutzkommission für den Bodensee

- Richtlinien für die Reinhaltung des Bodensees vom 1. Juni 1967 - überarbeitete Fassung vom 9. Mai 1972
 - Schutz dem Bodensee
Jubiläumsschrift: 15 Jahre Internationale Gewässerschutzkommission für den Bodensee 1974
 - Jahresberichte über den limnologischen Zustand des Bodensees, seit 1976
 - Schutz dem Bodensee
Faltblatt: 25 Jahre Internationale Gewässerschutzkommission für den Bodensee 1984
-
- Nr. 1 Zustand und neuere Entwicklung des Bodensees 1963
 - Nr. 2 Die Abwasserbelastung der Uferzone des Bodensees 1964
 - Nr. 3 Die Sauerstoffschichtung im tiefen Hypolimnion des Bodensee-Obersees 1963/64 mit Berücksichtigung einiger Untersuchungsergebnisse aus früheren Jahren 1964
 - Nr. 4 Gewässerschutzvorschriften der Bodensee-Anliegerstaaten 1966
 - Nr. 5 Die Temperatur- und Sauerstoffverhältnisse des Bodensees in den Jahren 1961 bis 1963 1967
 - Nr. 6 Untersuchungen zur Feststellung der Ursache für die Verschmutzung des Bodensees 1967
 - Nr. 7 Stellungnahme der Sachverständigen zur Frage einer Bodensee-Ringleitung 1967
 - Nr. 8 Die Sauerstoffbilanz des Bodensee-Obersees 1967
 - Nr. 9 Bodensee-Sedimente 1971
 - Nr. 10 Bericht über den Bodensee 1971
 - Nr. 11 Die Berechnung von Frachten gelöster Phosphor- und Stickstoffverbindungen aus Konzentrationsmessungen in den Bodenseezuflüssen 1973
 - Nr. 12 Die Makrophytenvegetation in der Uferzone des Bodensees 1973
 - Nr. 13 Bau- und Investitionsprogramm - Stand der Abwasserbeseitigung 1973
 - Nr. 14 Regenentlastungsanlagen - Bemessung und Gestaltung 1973
 - Nr. 15 Strömungsverhältnisse im Bodensee-Untersee und der Wasseraustausch zwischen den einzelnen Seebecken 1974
 - Nr. 16 Zustand und neuere Entwicklung des Bodensees 1975

- Nr. 17 Die Belastung des Bodensees mit Phosphor-, Stickstoff- und organischen Verbindungen im Seejahr 1971/72 1976
- Nr. 18 Die Phytoplanktonentwicklung im Bodensee in den Jahren 1961 bis 1963 1976
- Nr. 19 Stand der technischen Möglichkeiten der Phosphorelimination aus kommunalen Abwässern 1977
- Nr. 20 Die Entwicklung des Crustaceenplanktons im Bodensee-Obersee (1962-1974) und Rheinsee (1963-1973) 1977
- Nr. 21 Die langjährige Entwicklung des Phytoplanktons im Bodensee (1963-1973). Teil 1 Untersee 1977
- Nr. 22 Chemismus des Freiwassers des Bodensee-Obersees in den Jahren 1961 bis 1974 1979
- Nr. 23 Die langjährige Entwicklung des Phytoplanktons im Bodensee (1965-1975). Teil 2 Obersee 1979
- Nr. 24 Bau-und Investitionsprogramm, Stand der Abwasserbeseitigung im Einzugsgebiet des Bodensee - Obersees und des Untersees
Planungszeitraum 1978 - 1985 1981
- Nr. 25 Zum biologischen Zustand des Seebodens des Bodensees in den Jahren 1972 bis 1978 1981
- Nr. 26 Die submersen Makrophyten des Bodensees - 1978 im Vergleich mit 1967 - 1981
- Nr. 27 Die Veränderungen der submersen Vegetation des Bodensees in ausgewählten Testflächen in den Jahren 1967 bis 1978 1981
- Nr. 28 Die Belastung des Bodensees mit Phosphor- und Stickstoffverbindungen und organischem Kohlenstoff im Abflussjahr 1978/79 1982
- Nr. 29 Limnologische Auswirkungen der Schifffahrt auf den Bodensee 1982
- Nr. 30 Die Auswirkungen der Reinhaltmassnahmen auf die limnologische Entwicklung des Bodensees (Lagebericht) 1982
- Nr. 31 Schadstoffe in Bodensee-Sedimenten 1984
- Nr. 32 Quantitative Mikroanalyse flüchtiger, organischer Verbindungen im Bodenseewasser 1985

- Nr. 33 Bau- und Investitionsprogramm, Stand der Abwasser-
beseitigung im Einzugsgebiet des Bodensee-Obersees
und des Untersees
Planungszeitraum 1986-1995 1985
- Nr. 34 Die Zukunft der Reinhaltung des Bodensees
Weitergehende und vorbeugende Massnahmen
- Denkschrift - 1987
- Nr. 35 Zur Bedeutung der Flachwasserzone des Bodensees 1987
- Nr. 36 Die Entwicklung der Radioaktivität im Bodensee
nach dem Unfall Tschernobyl 1987

