

# Die Tiefenfauna des Vierwaldstätter-Sees.

Von Prof. Dr. F. ZSCHOKKE, Basel.

Vor 21 Jahren, am 16. September 1884, krönte die an dieser Stelle in Luzern versammelte schweizerische naturforschende Gesellschaft die Abhandlungen der Herren *F. A. Forel* und *Du Plessis* über die Tiefenfauna der Schweizer-Seen mit dem Preis der Schläfli-Stiftung. Seit-her erst wandte sich die allgemeine Aufmerksamkeit der Zoologen auf die kleine und unscheinbare Bevölkerung der großen Tiefen der Seen des Alpenrands, und eine beträchtliche Zahl schweizerischer Forscher suchte den faunistischen Bestand jener an so entlegener Stelle des Erdballs und unter so eigentümlichen Bedingungen lebenden Tiergesellschaft festzustellen.

Von Anbeginn an aber verfolgte die biologische Tiefseeuntersuchung im Süßwasser nach zwei Richtungen weit höhere Ziele, als die bloße Aufstellung von Tierlisten. Fragen der Tiergeographie und der Descendenz-Theorie drängten sich immer wieder vor, führten dem jungen Wissenszweig fortwährend neue Säfte zu und bewahrten ihn vor Dahinwelken und Verkümmern, den unausweichlichen Folgen einseitig begrenzter Faunistik.

Woher stammen die Bewohner der tiefen Gründe unserer Seen, seit wann haben sie ihre heutige Heimat bezogen und in welcher genetischen Beziehung stehen sie zur Bevölkerung anderer Bezirke des Süßwassers und anderer geographischer Zonen, so etwa lautet die eine Reihe der immer wieder gestellten Fragen. Und an sie schließt sich unmittelbar die zweite an, die nach der

Entstehung von Varietäten und Arten im Lauf der Generationen und unter dem Druck der ungewöhnlichen am Seegrund herrschenden, physikalischen und chemischen Bedingungen. Vermochte die Außenwelt in langen Zeiträumen umgestaltend auf die Organismen der Tiefen einzuwirken, stellt der Abgrund jedes Seebeckens ein Schöpfungscentrum dar?

Fragen der Tiergeographie vor allem lieferten auch den Maßstab zur Beurteilung der Tiefenfauna des Vierwaldstätter-Sees. Die Zusammensetzung jener Tierwelt, ihr faunistischer Charakter, ihre Verteilung im See sollte für ihren Ursprung, ihren Zusammenhang mit anderen Tiergesellschaften, für das woher und seit wann sprechen. Nach den klassischen Methoden *Forels* wurden die Tiefenorganismen in hunderten über den ganzen See regelmäßig verteilten Fängen in den Sommermonaten des Jahres 1901 erbeutet und auf dem Landgut zum „Rebstock“ bei Luzern, das sein Besitzer, Herr Dr. *Nager*, in äußerst verdankenswerter und liberaler Weise der Seeuntersuchung zur Verfügung stellte, vorläufig gesichtet und bestimmt.

Früher hatten nur *Asper* und *Forel* ihre Schlamm-schöpfer zu wenigen Fängen vor Stansstad und Beckenried in den See versenkt, und hatte *Surbeck* die Tiefen der verschiedenen Becken nach Mollusken abgesucht.

Die Bewohnerschaft des Seegrundes steht an Reichtum von Arten kaum, an Fülle von Individuen dagegen nicht unbeträchtlich hinter der Tiefenfauna des Genfer-Sees zurück. Wenn sich aber auch die Fänge an Zahl der erbeuteten Tiere nicht mit denjenigen *Forels* vor Ouchy und Morges vergleichen lassen, so gelang doch der Nachweis, daß der Grund des Vierwaldstätter-Sees an manchen Stellen bis zu den größten Tiefen sich mit Rasen und Wäldern von Moostierchen (*Fredericella Duplessisi*) bedeckt, daß sich in seinem Schlamm zahlreiche, blinde

Asseln und Flohkrebse aufhalten, daß fast überall die Tiefenmuschel *Pisidium clessini* zu Hause ist, während rote Hydren und eine sehr artenreiche Fauna von Borstenwürmern sich nur an engbegrenzten Lokalitäten, dort aber um so massenhafter einstellen.

Gewisse Tiergruppen, die im Genfer-See eine bedeutende Rolle spielen, fehlen dem von uns untersuchten Wasserbecken als Tiefenbewohner ganz. Umsonst durchstöberten wir den Schlamm nach Cladoceren und ohne Erfolg suchten *Surbeck* und ich auch für den Vierwaldstätter-See die merkwürdige Tatsache festzustellen, daß Lungenschnecken hunderte von Metern unter der Oberfläche noch ihr Leben zu fristen vermögen. Schon im Bereiche des Ufers, bei 5 bis 20 Meter Tiefe, leben die letzten Schnecken. Dem Seegrund gehört ein einziges Weichtier, die schon genannte Muschel, *Pisidium clessini* in zwei Größen- und Standorts-Varietäten an. Sie bleibt klein und durchsichtig an den meisten Stellen, sie wird dagegen größer und kräftiger und inkrustiert sich mit Schlamm und Detritus vor dem Delta der Reuß, vor der Einmündung der Muota und des Wildbaches der Engelberger Aa, überall da somit, wo kaltes, aber auch nahrungsreiches Wasser in die Tiefe stürzt.

Vertikal steigen die Vertreter der Tiefenfauna bis in die Abgründe von 214 Meter vor Gersau, von 200 Meter im Urner-Becken hinab. Die großen Tiefen zwischen Beckenried und Gersau lieferten eine ziemlich bunte Tiergesellschaft. Neben Pisidien und Cytheriden (*Cytheridea lacustris*), typischen Formen der abyssalen Fauna des Süßwassers, leben dort Infusorien, Rhizopoden und Mückenlarven (*Chironomus*), die jeder flache Tümpel und Teich unserer nächsten Umgebung in ungezählten Exemplaren beherbergt. Besonders stellen sich in dieser lichtlosen und kalten, unter schwerem Wasserdruck ruhenden Tiefe

noch zwei anpassungsfähige Borstenwürmer ein. Der eine, *Tubifex tubifex*, kommt überall und immer vor, im Bach, wie im Torfsee, in den kleinen Wasserbecken des Hochgebirges, wie am Ufer der großen subalpinen Seen; der andere *Psammoryctes plicatus*, verbreitet sich ebenfalls weit, wenn auch mehr sporadisch an recht verschiedenartigen Lokalitäten. Er lebt im Tiefenschlamm des Züricher-Sees, wie in der fließenden Limmat, er fühlt sich zu Hause am Littoral des Lago Maggiore, wie in kleinen hochgelegenen Wasserbehältern, die nur ein kurzer Alpensommer von der Eiskruste befreit.

Mit dem faunistischen Ergebnis der Fänge in der Seetiefe von Gersau deckt sich ziemlich genau das Resultat der Durchsuchung des Schlammes, den die kleine Metall-dredge vor dem Rütli, vor Sisikon, zwischen Bauen und Tellsplatte in 195—200 Meter Tiefe schöpfte. Dieselben resistenten Tierarten wie vor Gersau ließen sich sammeln, dieselbe Mischung der Fauna aus typischen Bewohnern der Tiefe und aus fast kosmopolitisch verbreiteten Insassen des Ufers, der Tümpel und Teiche, ja des mäßig stark fließenden Wassers kehrte wieder.

Manche Vertreter der Teich-, Sumpf- und Uferfauna allerdings wagen sich nicht bis in die größten Seetiefen. So macht, um nur wenig zu nennen, die braunrote *Hydra fusca* schon bei 45 Meter unter dem Wasserspiegel Halt, Larven des am Ufer in ungeheuren Mengen schwärmenden Insekts *Sialis lutaria*, des gemeinen Uferaaes, sinken zufällig bis zu 30 Meter Tiefe hinab, und bei 50 Meter lebt noch die seltene und eigentümliche Larve einer Köcherfliege, die ihre Röhren aus dem feinen Tiefenschlamm aufbaut. Interessant verhalten sich die Muschelkrebse, die Ostracoden. Sie senden im Vierwaldstätter-See vier widerstandsfähige Kosmopoliten, die sich

jeder Wassermenge und jeder Wasserbeschaffenheit anzupassen verstehen und die sich vom Tal bis auf das höchste Gebirge verschleppen lassen, bis zu einer Tiefe von 70 Meter hinab. (*Cypria ophthalmica*, *Cyclocypris laevis*, *Candona candida* und *C. neglecta*). Bei 70 Meter verschwinden die Uferbewohner, um typischen Tiefen-Ostracoden von marinem und nordischem Anstrich, den Cytheriden, den Platz zu überlassen (*Cytheridea lacustris* und *Limnocythere St. Patricii*).

Anders wieder tragen die Copepoden mit ihrer umfangreichen Gattung *Cyclops* zur Belebung der Tiefenzone des Vierwaldstätter-Sees bei. Sie verfügen über keine für den Seegrund charakteristischen Arten. Dafür schicken sie zwei systematisch sich nahestehende Formen von verschiedener Lebensweise in die Tiefe, *Cyclops strenuus* und *C. viridis*. Der erste ist ein Kaltwassertier, das freies, pelagisches Schwimmen bevorzugt. Der Krebs verschwindet im Sommer aus den flachen, überhitzten Gewässern der Ebene, die er unter dem winterlichen Eis massenhaft bevölkert. Er erfüllt in ungezählten Schwärmen und strahlend rot gefärbt auch während der warmen Jahreszeit die glacialen Alpenseen, wo er sich bis zur höchsten Grenze, den Eisseen des Orny-Gletschers bei 2700 Meter, erhebt. Horizontal reicht sein Verbreitungsbezirk von Portugal bis nach Moskau, von Island, Norrland und der arktischen Halbinsel Kola bis nach der Auvergne und an die Pyrenäen, von Triest und Ungarn bis nach Sibirien und Turkestan, aber auch bis nach Syrien und Algier. Selten fehlt *C. strenuus* in einem Gewässer Deutschlands, oder der Schweiz. Den Vierwaldstätter-See bewohnt der Copepode pelagisch in der ungeheuren Häufigkeit des Planktontiers. Er bequemt sich aber auch dem Leben auf dem Grund bis zu Tiefen von mehr als 100 Meter an.

Vorliebe für kaltes Wasser, Häufigkeit des Auftretens, weite Verbreitung, Vordringen hoch in die Alpen und in den äußersten Norden teilt mit *C. strenuus* der verwandte *C. viridis*. Im Sommer verschwindet auch er aus den sich überhitzenden Gewässern. Lebt indessen *C. strenuus* vorzugsweise pelagisch, so neigt *C. viridis* zu kriechender Lebensweise am Ufer und auf dem Grund der Seen, Teiche und Brunnen. Besonders stellt er das Charaktertier der mit kaltem Quellwasser sich füllenden Brunnenröge der Jura-Bergwiesen dar. Dort traf ihn *Graeter*, wie er in seiner vorzüglichen Arbeit über die Copepoden von Basels Umgebung berichtet, regelmäßig an. Hohe Anpassungsfähigkeit an heterogenste, äußere Bedingungen erlaubt es demselben Krebs, den Grundschlamm des Vierwaldstätter-Sees bis zur größten Tiefe von über 200 Meter als Wohnort zu wählen.

Auch aus der Gruppe der Strudelwürmer wagen sich einige Formen vom Ufer tief nach dem Seegrund hinab, und abermals sind es weitverbreitete Arten, wie *Dendrocoelum lacteum* und *Microstoma lineare*. Andere aber (*Monotus morginiensis*, *Plagiostoma lemani*), die wieder ihre nähere Verwandtschaft in nordischen Meeren zu suchen haben, werden erst in den größeren Tiefen unseres Sees häufig. Sie leben viel seltener am Ufer oder sogar in kleinen stagnierenden Gewässern der Ebene, ohne indessen dort zu voller Größe auszuwachsen. *Monotus* tritt noch einmal in großer Zahl an entlegener Stelle in den littoralen Algenwiesen hochalpiner Schmelzwasserseen auf. So bekunden sich diese Turbellarien als eigentliche Bestandteile der Tiefenfauna.

Erwähnung mag endlich finden, daß die blinde Assel (*Asellus foreli*) im Vierwaldstätter-See die Tiefengrenze von 170 Meter erreicht, daß der in der Regel ebenfalls augenlose Flohkrebs, *Niphargus foreli*, schon bei 125

Meter Halt macht, während Rasen der so typischen, im Schlamm steckenden Bäumchen des Moostierchens *Fredericella Duplessisi* von 30 – 170 Meter Tiefe üppig gedeihen.

Genug der Beispiele, um zu zeigen, daß sich das vertikale Vorkommen der einzelnen Tiefenbewohner des Vierwaldstätter-Sees höchst ungleich gestaltet und um vorausahnen zu lassen, daß die profunde Bevölkerung aus verschiedenen Elementen besteht, aus mancherlei Quellen zusammenfließt.

Auffallender noch mag der Umstand erscheinen, daß auch in horizontaler Richtung, von Becken zu Becken des Sees, ja oft in einem Becken von Station zu Station der faunistische Charakter der Tiefenbevölkerung wechselt, daß Lokalitäten, die scheinbar denselben äußeren Bedingungen unterworfen sind, die unter demselben Wasserdruck stehen, dieselben Lichtmengen erhalten, deren Temperatur im Jahreslauf sich in denselben engegezogenen Grenzen bewegt, eine anders zusammengesetzte Tiergesellschaft beherbergen.

Nur wenige Tiere, gewisse Rhizopoden etwa und besonders die Muschel *Pisidium clessini*, streuen sich regelmäßig über den Grund des ganzen Sees aus. Zu diesen allgemein verbreiteten Organismen mögen auch zählen die Krebse *Cypria ophthalmica*, *Candona neglecta* und wohl auch der resistente *Cyclops viridis*.

Andere Tiefentiere dagegen lokalisieren sich an einer Stelle des Sees oder leben sporadisch ausgesäet an einzelnen, weit auseinander gerissenen Standorten. So fand sich *Hydra* nur zweimal, im Küssbacher-See und vor Vitznau, und so lebt *Fredericella*, wie ihre geringe Beweglichkeit es zum voraus vermuten ließ, in größeren und kleineren, weit zersprengten Beständen oder Kolonien.

Die größte Unregelmäßigkeit in der Verteilung, den reichsten faunistischen Wechsel also, selbst für einander

nächstliegende Lokalitäten, zeigen die Borstenwürmer. Die meisten Arten besetzen nur kleinste Bezirke, die sich in bunter, schwer zu deutender Reihe ablösen. Was *Bretscher* für die Oligochaeten der seichten Gewässer erkannte, die Tendenz einzelner Arten zur Lokalisation, gilt in vollem Umfang für die Vertreter der Gruppe in der Tiefsee.

Viel schwerwiegender als die Ungleichheit des Auftretens und der horizontalen Verteilung mancher Tiefenbewohner des Vierwaldstätter-Sees, die sich durch Verschiedenheit des Untergrunds, der Ernährung und wohl auch durch den Zufall aktiver Wanderung und passiver Uebertragung wenigstens teilweise erklären mag, erscheint die Tatsache, daß in der Seetiefe, oft in unerwarteten Linien, faunistische Grenzen verlaufen, die wesentlich verschieden zusammengesetzte Tiergesellschaften scharf von einander trennen. So setzt sich, wie in anderer Beziehung, auch in Bezug auf die Tiefenfauna der Vierwaldstätter-See aus ungleichen Bestandteilen zusammen.

Zwei solcher faunistischer Schranken verdienen besonderes Interesse; die Existenz der einen kann als selbstverständlich gelten, die Gegenwart der anderen wirkt umso überraschender, als der betreffende Grenzstrich sich mitten durch den See scharf gezeichnet verfolgen läßt.

Fast selbstverständlich erscheint die biologische Sonderstellung des Alpnacher-Sees. Das Becken weicht in seiner Hydrographie, sowie in den physikalischen und chemischen Eigenschaften seines Wassers weit von den übrigen Bezirken des Vierwaldstätter-Sees ab; es bildet einen Annex von besonderem Charakter, der durch eine 150 Meter breite und nur 4 Meter tiefe Lücke gegen den nach Stansstad sich erstreckenden Seearm offen steht. Seine Tiefe fällt nur zu 35 Meter ab, und die großen Mengen des von der Alpnacher-Aa jahrein jahraus mitgeführten Gesteinschuttes sorgen dafür, daß die Sedimentie-

rung rasche Fortschritte macht und daß das Wasser undurchsichtig bleibt.

Auch die gelbgrüne oder gelbbraune Wasserfarbe des Alpnacher-Sees entfernt sich beträchtlich vom blaugrünen Kolorit der übrigen Becken und nähert sich den für den ebenfalls mit Geschiebe beladenen Briener-See in dieser Beziehung geltenden Verhältnissen. Nach *Forels* Farbenskala müßte der Alpnacher-See in die Stufe X eingereiht werden, während die anderen Seebecken unter IV und V ihren Platz finden.

Thermisch behauptet der See von Alpnach nicht minder seinen eigenen Charakter. Seine Temperatur steigt im Sommer höher und fällt im Winter tiefer, als die des eigentlichen Vierwaldstätter-Sees; die Monate Oktober und März bringen den Wärme-Ausgleich. Ufer und freie pelagische Fläche zeigen beinahe dieselben Wärmegrade, und auch im Temperaturregime der Tiefe herrschen mancherlei Anomalien. Wenn wieder *Forels* Nomenklatur Anwendung finden soll, so zählt das Alpnacher-Becken zu den temperierten Seen von geringer Tiefe, deren abyssale Temperatur variiert und mehr oder weniger als 4° betragen kann und in denen sich das Wasser thermisch bald normal, bald invers schichtet. Dagegen gehören die tiefen Becken von Flüelen und Gersau zu den Wasserbehältern von tropischem Typus. Ihre Tiefentemperatur fällt nie unter 4°, die thermische Schichtung bleibt stets normal. Der äußere See, die Buchten und Arme von Luzern, Küßnach, Hergiswil, der See von Weggis und Vitznau schieben sich in verschiedener Weise als thermische Zwischenglieder zwischen den oberen Gersauer-Flüeler-See und den isolierten Arm von Alpnach ein. In zwei sich folgenden Beobachtungsjahren sank die Tiefentemperatur des Flüeler-Beckens nie unter 5°, diejenige der übrigen Hauptbecken nie unter 4,7°. Nur zweimal, soweit beglau-

bigte Notizen reichen, in den Wintern 1684 und 1685, konnte der Gersauer-See auf fester Eisdecke überschritten werden; nicht selten frieren die Seeteile von Luzern, Hergiswil und Küßnach zu; das Flüeler-Becken bedeckte sich noch nie vollkommen mit Eis, während jeder etwas kalte und lange Winter seine Brücke über den Alpnacher-See schlägt.

Allen diesen physikalischen Besonderheiten des Alpnacher-Beckens, die durch die Herren *Arnet* und *Amberg* sorgfältig festgelegt wurden, entsprechen auch eigentümliche, chemische Wasserverhältnisse. Herr Dr. *E. Schumacher-Kopp* berichtet über einen im Vergleich zu den anderen Seebecken sehr bedeutenden Gehalt des Wassers an kohlensaurem Kalk und an Gips; er weist auch auf die Gegenwart vieler warmen Quellen, sogenannter „Kochbrunnen“ hin, die sich am Ufer und am Grund in den See ergießen.

Es wäre zu verwundern, wenn alle diese eigentümlichen äußeren Bedingungen des Alpnacher-Sees nicht biologisch ihren Widerhall finden würden. Zoologisch spricht sich das in der Zusammensetzung und im Leben der Tierwelt von Ufer, freier Fläche und Seetiefe aus. Die allgemeine faunistische Signatur heißt Dürftigkeit und Armut, Gegenwart von wenig Arten und relativ wenig zahlreichen Individuen, ausschließliches Vorkommen von resistenten Formen, deren Widerstandsfähigkeit ihnen auch sonst weite, ja kosmopolitische Verbreitung sichert.

Dies fiel *G. Surbeck* auf, als er die Ufer des Alpnacher-Sees nach Mollusken absuchte. Wenn der ganze Vierwaldstätter-See 23 Arten und Varietäten von Schnecken und Muscheln beherbergt und davon im Gersauer-Becken z. B. nicht weniger als 20 Formen leben, bringen es nur seltene Individuen von 8 weit verbreiteten Weichtieren fertig, sich im Alpnacher-See anzusiedeln.

Ununterbrochene Ablagerung von Schlamm, Schutt und Geschiebe, und Mangel an geeigneten Wohnstätten mag die in dieser Hinsicht anspruchsvollen Mollusken vom Vormarsch in das Alpnacher-Becken abhalten. Keine einzige typische Weichtierart ist in dem unwirtlichen Gewässer zu Hause, während z. B. einzig das pflanzenreiche Delta der Muota drei nur diesem Seeabschnitt eigene Schnecken beherbergt.

Selbständigkeit gegenüber allen anderen Seebecken, auffallende quantitative und qualitative Armut kennzeichnet, nach *G. Burckhardt*, auch das Plankton, die Tiergesellschaft, welche freischwimmend die fast immer vom Wind bewegte Fläche des Alpnacher-Sees belebt. Aber nicht nur die Zahl der Arten freier Schwimmer und die Menge ihrer Individuen steht weit hinter den für alle übrigen Seeteile in dieser Beziehung festgelegten Verhältnissen zurück; auch der jährliche Entwicklungsgang der einzelnen Formen, ihr Erscheinen, ihr quantitatives Aufsteigen, Blühen und ihr Niedergang folgt im Alpnacher-See eigenen, für die benachbarten großen Becken nicht gültigen Gesetzen. Die im Vierwaldstätter-See verbreitete *Daphnia hyalina* z. B. besitzt im Wasserbehälter von Alpnach eine Kolonie, die biologisch eine vollkommen eigene Stellung einnimmt.

Faunistische Armut herrscht auch in der Tiefe des Alpnacher-Sees, und zwar so, daß von einer typischen, profunden Tierwelt nicht die Rede sein kann. Es fehlen dem an Detritus reichen Grundschlamm alle irgendwie charakteristischen Tiefenbewohner. Kein Rasen von *Fredericellen* breitet sich aus, die blinden Asseln und Flohkrebse sind aus der benachbarten Hergiswiler-Bucht nicht eingewandert, die an marine Verwandte anklingenden Cytheriden und Turbellarien finden keine Vertreter. Aber auch manche Ufertiere, die an vielen Stellen des Vier-

waldstätter-Sees zur Tiefe wanderten, Hydren, Cyclopiden, Planarien, zahlreiche Oligochaeten bleiben dem Grund des Alpnacher-Sees fern. Kümmerlich setzt sich die von Schuttablagerung und Sedimentierung bedrohte Tiefenfauna aus spärlichen Fliegenlarven, wenigen Borstenwürmern, schwachen und kleinen Exemplaren des genügsamen *Pisidium clessini* und vom Ufer zugewanderten Muschelkrebsechen (*Cypria ophthalmica*, *Cyclocypris laevis*, *Candona neglecta*) zusammen. Kaum eine Tierform kennzeichnet den Grund des Alpnacher-Beckens gegenüber der Tiefe der Arme und Buchten des Vierwaldstätter-Sees. Es bildet das Alpnacher-Becken eine allerdings fast nur negativ umschriebene faunistische Einheit.

So selbstverständlich eine biologische Sonderstellung des Alpnacher-Sees sich voraussehen ließ, ebenso unerwartet kam die Entdeckung einer scharfgezogenen faunistischen Grenze, die das Gersauer-Becken quer durchzieht und diesen Seeteil in zwei Abschnitte, einen größeren westlichen und einen kleineren östlichen, trennt. Die Scheidelinie fällt mit einer unterseeischen Barriere zusammen, welche etwa von der Kapelle beim Kindlimord am Nordufer des Sees ausgehend sich bis in die Nähe der am südlichen Gestade gelegenen Höfe von Schwibogen erstreckt. Auf diesem Wege senkt sich der Wall, wohl eine sublakustrische Moräne, zu einem Sattel von 81 Meter Tiefe unter den Wasserspiegel und erhebt sich zweimal zu Hügeln, deren Gipfel nur 50 und 70 Meter unter dem mittleren Seeniveau liegt. Die Schwelle scheidet von einander das kleine östliche Becken von Folligen, mit 125 Meter Maximaltiefe, vom großen westlichen Gersauer-Becken im engeren Sinn, in dem das Lot erst bei 214 Meter Grund findet. Sie bedeutet für die Fauna des ganzen Sees eine genau abgesteckte Verbreitungslinie, deren Gegenwart von uns mit aller Sorgfalt konstatiert

wurde. Tiere, die alle westlich gelegenen Seeabschnitte, die Buchten und Arme von Luzern, Küßnach, Hergiswil und Stansstad, den Trichter, die Becken von Weggis und Gersau beleben und zum Teil massenhaft erfüllen, wagen sich nicht über die Schwelle am Kindlimord, oder werden östlich derselben selten.

Eine zweite, vielleicht nicht ganz so scharf ausgeprägte Tiergrenze durchquert den See nördlich von den beiden Nasen. Wieder entspricht ihr ein unterseeischer Höhenzug, ebenfalls eine Moräne vielleicht, der halbkreisartig den See überquert, an einer Stelle bis 27 Meter unter den Wasserspiegel heranreicht und im Maximum zu nur 47 Meter Tiefe sich hinabsenkt.

Es stellen sich somit der Tiefenbevölkerung, die sich etwa aus den westlichen Teilen des Sees nach Osten ausbreiten möchte, zwei Wälle entgegen, der unterseeische Damm bei den Nasen und derjenige am Kindlimord. Schon das erste Hindernis gebietet mancher, besonders schwerer beweglichen Tierform Halt, andere Arten nehmen dort an Häufigkeit des Auftretens beträchtlich ab. Die zweite Schwelle hält auch das Vordringen mehr mobiler Geschöpfe nach Osten auf.

So fehlen, um beim Auffallendsten zu bleiben, blinde Asseln und Flohkrebse in keinem Fang in den Seeteilen westlich der Nasen; die Tiere beleben den Schlamm oft in großer Menge. Sie treten im eigentlichen Gersauer-Becken an Häufigkeit und regelmäßigem Vorkommen zurück; aus der Tiefe des Urner-Sees und des Beckens von Folligen endlich hob sie der Schlammeschöpfer nie empor, die Ostgrenze der Verbreitung fällt genau mit der unterseeischen Moräne von Kindlimord zusammen. Ähnlich verhalten sich die Cytheriden und die Tiefenturbellarien *Plagiostoma* und *Monotus*. Erstere ließen sich östlich der Schwelle von Folligen nicht nachweisen, letztere gehören

schon von der See-Enge der Nasen an zu den großen Seltenheiten, trotzdem sie als fast überall vorkommende Charaktertiere des äußeren oder unteren Sees zu betrachten sind. Endlich sei noch erwähnt ein Borstenwurm, der aus mancherlei Gründen als Überrest einer Glacialfauna aufgefaßt worden ist, *Haplotaxis gordioides*. Auch er hat den Moränenwall, der in weitem Halbbogen die Nasen unterseeisch verbindet, in östlicher Richtung noch nicht überstiegen, während er sich im westlichen Vierwaldstätter-See ausgiebig verbreitet.

Genug der Einzelheiten um zu beweisen, daß die sublakustrischen Moränenzüge sich in unserem See dem Vordringen der Tiere nach Osten hemmend entgegenstellen und daß in ihrer Wanderung hauptsächlich echte Tiefentiere, blinde Krebse, Turbellarien und Ostrakoden von marin-nordischem Habitus, glaciale Oligochaeten, aufgehalten werden. Für alle diese verschwindenden Tiere bieten die Seebecken von Folligen und Flüelen kaum einen Ersatz; sie kennzeichnen sich gegenüber den westlichen Abschnitten des Sees durch Armut besonders an eigentlichen, tiefenbewohnenden Organismen.

So ergibt sich der bestimmte Eindruck, die Einwanderung jener faunistischen Elemente, die wir vor allem als charakteristische Tiefenbewohner betrachten dürfen, sei im Vierwaldstätter-See von Nordwesten her erfolgt. Sie sei von der Seite ausgegangen, die zuerst der Vereisung und dem Einfluß der Gletscher entrückt wurde. Die Wanderung machte Halt vor dem großen mit Gesschiebe beladenen Teich oder Tümpel des Alpnacher-Sees. Sie fand ernstliche Hindernisse in den unterseeischen Moränenwällen südlich von Vitznau und östlich von Gersau. Bis zum heutigen Tag ist es kaum einem echten Tiefenbewohner, denn Pisidien und Fredericellen zählen, wie das an anderer Stelle auseinandergesetzt werden soll, wohl

nicht hieher, gelungen, die unterseeischen Mauern nach Osten hin zu übersteigen.

Wenn der reichgegliederte Vierwaldstätter-See hydrographisch in wohl gesonderte Abschnitte zerfällt, und wenn sich das Gewässer physikalisch und chemisch aus getrennten, scharf charakterisierten Teilen zusammenfügt, so liegt heute der weitere Beweis vor, daß der See faunistisch-biologisch ebenfalls keine Einheit bildet. Dies fand *Surbeck* für die Mollusken, *G. Burckhardt* für das Plankton. Die freischwimmende Tierwelt der einzelnen Seeteile geht nach Zusammensetzung und Biologie so sehr auseinander, wie sonst nur in weit voneinander abliegenden, stehenden Gewässern, die als Vertreter eigener Kategorien von Seen gelten können. Der Vierwaldstätter-See setzt sich faunistisch aus heterogenen Teilen in einem solchen Grad zusammen, wie das für kein anderes Seebecken bekannt ist.

Dieser Satz behält seine Gültigkeit für die Tierwelt der Tiefe. Auf dem Seegrund mit seinen überall ähnlichen Bedingungen aber bestimmen die Tierverbreitung in erster Linie nicht physikalische Verhältnisse, sondern vor allem Grenzwälle der Geologie.

Aus den vorangehenden Auseinandersetzungen ergab sich wiederholt, daß der Ursprung der Tiefenfauna des Vierwaldstätter-Sees kaum auf eine einheitliche Quelle zurückgeführt werden kann. Für einen großen Teil der Bewohner der dunklen Tiefe liegt die Herkunft klar auf der Hand; die Quelle, welche diese profunden Tiere lieferte, fließt heute noch weiter; sie heißt littorale Fauna, Bewohnerschaft der sonnenbestrahlten und pflanzendurchwachsenen Ufer.

Aktives Hinabwandern oder passives Hinabsinken entrückte und entrückt immer noch die littoralen Geschöpfe ihrer ursprünglichen Heimat, dem Gestade des Sees. Die widerstandsfähigsten Auswanderer, die gerade

wegen ihrer Resistenzkraft weitverbreitete Kosmopoliten geworden sind, vermögen auch den fremden Bedingungen der Tiefsee zu trotzen; sie leben im Grundschlamm weiter und vermehren sich in der neuen Heimat. So bevölkert sich der dunkle Seeboden mit den Hydren und Planarien des Ufers, mit littoralen Borstenwürmern, Cyclopiden und Cypriden, mit weitverbreiteten Infusorien und Wurzelfüßern, sogar mit Larven von Köcherfliegen und Uferfliegen, kurz mit einer Gesellschaft, die das Seeufer belebt und anpassungsfähig Tümpel und Teiche, Brunnen und Gräben, ja langsam fließende Bäche und Ströme bevölkert. Manche dieser Ufertiere dringen bis in die größten Seetiefen vor, andere machen in ihrer nach unten gerichteten Fahrt früher Halt. Eine heute noch ununterbrochene Wanderung führt der Tiefenfauna immer frische Ankömmlinge, immer neue Elemente vom Ufer aus zu. Sie erstreckt sich über sämtliche Becken des Vierwaldstätter-Sees, über die seichte Bucht von Luzern so gut, wie über den tiefen Urnerarm, über den Alpnacher-See, wie über das Gersauer Becken und liefert dem Grundschlamm überall eine Bewohnerschaft von kosmopolitischem Anstrich.

Einige der littoralen Ankömmlinge mögen sich im Lauf der Generationen und unter dem Druck der neuen, fremden Umgebung verändert haben. Es entstanden vielleicht die frei im Schlamm steckenden Moostierchen (*Fredericella Duplessisi*), die kümmerformen der Tiefseepisidien. So gilt *Forels* Ansicht vom recenten, littoralen Ursprung der Tiefenfauna der großen Süßwasserseen auch für einen guten Teil der profunden Tierwelt des Vierwaldstätter-Sees. *Forel* wird vielleicht auch Recht behalten mit der Annahme, daß den Seetiefen tierische Elemente aus unterirdischen Gewässern, aus Höhlen und Grotten zugewandert seien. Die Höhlenplanarie (*Planaria cavatica*), die blinden Asseln und Flohkrebse des Vierwaldstätter-

Sees zählen zu dieser Gruppe cavicoler Tiere. Für die augenlosen Krebse allerdings, die mit besonderer Regelmäßigkeit die kalten Quellen der Gebirge bewohnen, möchte ich aus mancherlei Gründen in letzter Linie glacialen Ursprung annehmen. Sie wären zugleich Höhlen- und Gletschertiere.

Neben den neuen Einwanderern aber vom Ufer und aus der Höhle bietet der Seegrund noch einer weit älteren, heute durch Zufluß sich nicht mehr erneuernden Bürgerschaft Obdach. Auch sie entstammt der Uferbevölkerung, aber derjenigen weit zurückliegender Zeiten. Heute verbreitet sich dieses alte Element der profunden Tierwelt über beschränkte Bezirke; seine Vertreter leben fast ausschließlich in den beträchtlichen Tiefen der subalpinen Süßwasserseen. Im Vierwaldstätter-See haben sie allerdings einstweilen die größten Tiefen nicht oder nur teilweise erreicht. Sie werden selten oder fehlen gerade da, wo man sie am ersten erwarten würde, im Tiefenschlamm des Gersauer-Beckens und des Urner-Sees. Sublakustrische Moränenwälle stellen sich ihrem Vormarsch als Hindernis entgegen. Andere Gewässer aber, der Genfer-See etwa, beherbergen diese eigentlichste und älteste Tiefenfauna in voller, vertikaler Ausdehnung.

Diese alte Bewohnerschaft der Seetiefen setzt sich aus mannigfaltigen Bestandteilen zusammen. Zu ihr zählen eine Reihe von charakteristischen Wurzelfüßern, die Vertreter der Cytheriden aus dem Stamme der Muschelkrebse, die blinden Asseln und Flohkrebse, mehrere Strudelwürmer, deren nächste Verwandte, wie die Angehörigen der Cytheriden, die nordischen Meere bevölkern, und wahrscheinlich auch einige Wassermilben und Borstenwürmer.

*Penard* zeigte zuerst, daß in den Tiefen der Schweizer-Seen eine besondere, in den flachen Gewässern und am Ufer sich nicht findende Rhizopodenfauna neben allgemein

verbreiteten, in den Grundschlamm hinabgesunkenen Arten des Littorals lebt. Von diesen an das tieflakustrische Medium gebundenen, niederen Organismen zählt auch der Vierwaldstätter-See eine stattliche Reihe. Leider läßt sich über die geographische Verbreitung dieser typischen Tiefen-Rhizopoden außerhalb der Schweiz einstweilen nur wenig oder nichts sagen.

Viel besser steht es um unsere Kenntnisse über die Cytheriden und Turbellarien der Tiefe. Die Cytheriden galten lange als eine rein marine Gruppe. Nach neuen Untersuchungen spannt sich ihr Verbreitungskreis weiter aus, über das Brackwasser der westlichen Ostsee, über die nordischen Süßwasserseen in Skandinavien, England, Schottland und Irland und über die Tiefenzone der Seen des Alpenrands in der Schweiz und in Österreich. An diesen weit auseinander gerissenen Wohnstätten leben die Cytheriden in nahe verwandten Formen, ja oft in identischen Arten. Sie suchen im Süßwasser ausschließlich die Tiefe auf und fehlen dem warmen Tümpel und Teich, dem lichtdurchstrahlten Ufer.

Auch die Strudelwürmer der Tiefe weisen nach Ursprung und Verwandtschaft auf die Meere des Nordens. Zwei von ihnen, *Monotus* und *Plagiostoma*, genießen in der Tiefenregion aller Seen die weiteste Verbreitung. Seltener und nur sporadisch zerstreut leben sie etwa auch in Tümpeln, Lachen und langsam fließenden Gewässern. *Monotus* steigt empor in den hochalpinen Gletschersee. Auf den Grund des Genfer-Sees dagegen beschränkt sich *Macrorhynchus lemani*, auf die Tiefe des Neuenburger-Sees der jüngst von *Fuhrmann* entdeckte *Hyporhynchus neocomensis*. Beide stellen sich als einzige Vertreter rein mariner Gattungen im Süßwasser dar.

Unter den Hydrachniden mag der nordische *Hygro-bates albinus* und *Lebertia tau-insignita* der alt-profunden

Fauna angehören. Ihren Tummelplatz bildet vor allem der tiefe Seegrund; selten fristet die letztgenannte Milbe in seichten Gewässern der Ebene und am Ufer ihr Leben; erst im Schmelzwasser der Hochalpen wird sie mit ihren nächsten Verwandten wieder häufig.

Den Seegrund, die eisigen Bergquellen, die niedrig temperierten, subterranean Wasseradern charakterisieren die blinden Asseln und Flohkrebse. Auch sie stellen sich wohl zur echten Tiefenfauna mit nordisch-glacialen Beziehungen. Ähnliches gilt vielleicht für einige Borstenwürmer.

Alle die genannten Faunen-Elemente verbinden sich durch eine Reihe gemeinsamer Eigenschaften des Vorkommens, der Verbreitung und der Biologie. Alle sind stenotherme, an tiefe, eisige Temperaturen gebundene Bewohner des kalten Wassers. Sie bevölkern die Tiefsee und fehlen heute ganz oder fast ganz dem warmen Ufer-saum. Alle breiten sich weit und vorherrschend nach Norden aus; viele suchen ihre nächsten Verwandten in den nordischen Meeren; manche haben eine zweite Heimat am Gletscherrand der Hochalpen, im Schmelzwassersee, im Eistümpel, in der Bergquelle gefunden.

Die Einwanderung dieser echten, heute am Ufer fehlenden Tiefenbewohner in den Seegrund muß nach der Vergangenheit zurückdatieren. Gleichzeitig aber spricht das Vorkommen derselben Tierformen in den Tiefen aller Seen für einstigen gemeinsamen Ursprung der profunden Fauna.

Rhizopoden und Cytheriden, Turbellarien und augenlose Krebse, Hydrachniden und Borstenwürmer der Tiefe aller Seen müssen auf demselben Weg eingewandert sein. Mag sich der betretene Pfad für einzelne Tiergruppen kaum noch nachweisen lassen, so liegt er dafür bei anderen Abteilungen klarer vor den Augen. Die mannigfaltige

Zusammensetzung der Tiefenfauna gerade erlaubt uns Schlüsse über den Ursprung ihrer Gesamtheit.

Die gemeinschaftliche Quelle aber zur ersten Besiedelung der Seetiefen nach dem Rückgang der großen Eismassen möchte ich zunächst in der Fauna suchen, die zur Zeit der letzten weiten Vergletscherung die flachen, kalten Gewässer der vom Eis freigebliebenen Teile des mitteleuropäischen Flachlandes belebte. Zu diesen Glacialtieren gesellten sich gegen den Schluß der Eiszeit, als gewaltige Ströme von Schmelzwasser die Meere weithin aussüßten, marine, nordische Zuwanderer. Das reiche System von Lagunen, Kanälen, Seen, Wasserstraßen mag ihnen stufenweises Vordringen vom Salzwasser in das süße Element gestattet und gleichzeitig die Bahn zu allmählichem Vormarsch in das Herz des Binnenlandes geöffnet haben. Damals traten wohl die heute in die Seetiefen verbannten Strudelwürmer und Muschelkrebse ihre Reise aus der Meerheimat an, begleitet von den wandernden Salmoniden, den nun stabil gewordenen Felchen, Forellen und Saiblingen und dem kräftigen, wanderlustig gebliebenen Lachs.

Wie nach *Lovén* und, um Neuere zu nennen, nach *Wesenberg*, *Samter* und *Weltner* die Seebecken des Nordens, von Skandinavien, Norddeutschland und Rußland im Anschluß an die Eiszeit marine Organismen aufnahmen, so existieren auch in den Seen des Alpenfußes ursprünglich dem Meer entstammende Glacialrelikte weiter. Nicht Relikte allerdings im Sinne *Pavesis*, als Bewohner abgetrennter, zu Seen gewordener Meeresarme.

So lebte wohl gegen Ende der Glacialzeit im flachen Schmelzwasser eine stenotherme, an tiefe Temperaturen gebundene Mischfauna, zusammengesetzt aus Süßwassertieren, die sich am Eisrand widerstandsfähig gehalten hatten und aus marinen Zuwanderern. Diese Tierwelt

folgte den rückweichenden Eismassen nach Norden, sie stieg mit den Gletschern hinauf in die Gebirge, sie sank in die große und kalte Tiefe der Seen und flüchtete sich in das eisige Wasser der Höhlen, um dort wohl erst das Augenlicht einzubüßen.

Vier Refugien öffneten sich, wie schon früher ausgeführt wurde, bei uns den Trümmern der glacialen und postglacialen Mischfauna, als sich das bewohnte Medium allmählich durchwärmte: der schäumende Bergbach, der Hochalpensee, in den noch heute der Gletscher abtropft, die unterirdische Wasserader und die kalte Tiefe der großen subalpinen Seebecken.

Manche der glacialen und marinen Tiere verschwanden allmählich ganz aus dem Flachwasser und wurden reine Tiefenbewohner; andere hielten sich anpassungsfähig noch da und dort am Ufer, ja im Teich und Tümpel. Gerade ihr so sporadisches Vorkommen im Wasser der Oberfläche kennzeichnet sie in der Jetztzeit als Fremdlinge, als zerstreut lebende Überreste der Fauna einer vergangenen Epoche. Einige besonders anpassungsfähige marin-glaciale Tierrelikte gehören noch heute in weiter Verbreitung dem Plankton oder sogar der Uferfauna unserer Seen an.

Die Tiefenfauna des Vierwaldstätter-Sees, und damit der übrigen subalpinen Wasserbecken, fließt aus zwei Hauptquellen zusammen, stellt sich dar als das Resultat von zwei verschiedenen großen Einwanderungen. Sie entstammt zum Teil der Jetztzeit und bezieht ihre Elemente heute noch vom reichbelebten Littoral; und zugleich lebt in ihr das Andenken an die geologische Vergangenheit, an allgemeine Eisbedeckung und Vergletscherung weiter. In letzter Linie aber entspringen beide Quellen der Tiefenfauna, die der Gegenwart und die der Vergangenheit, am sonnigen Ufer.

Wenn die postglaciale Epoche uns die nordischen Salmoniden schenkte und wenn auch die freischwimmende Organismenwelt des Süßwassers, nach dem Ergebnis der Untersuchungen von *Sven Ekman* in Skandinavien, von *Wesenberg* in Dänemark und von *G. Burckhardt* in der Schweiz, im Anschluß an allgemeine Eisbedeckung aus dem Norden in die Alpenseen einzog, so spricht nicht minder die Tiefenfauna derselben Seebecken für die biologische Kraft der Eiszeit. Ein geologisches Ereignis, das scheinbar das Leben vernichtete, legte zugleich den Grund zu Neubelebung und frischer Blüte.

