

Das Hölloch: Ein Flohkrebs-Hotspot in der Schweiz

Le Hölloch : un Hot Spot des amphipodes en Suisse



Roman Alther, Cene Fišer, Marjeta Konec, Vid Švara, Florian Altermatt

Traduction : Jean-Louis Regez

Flohkrebse, bedeutende Bewohner der Gewässer

Dass die Schweizer Höhlenwelt auch im Jahr 2016 noch allerhand Neues zu bieten hat, beweist eine kürzlich veröffentlichte wissenschaftliche Arbeit (Fišer et al. 2017), die aus einer breit gefächerten Zusammenarbeit entstanden ist. Doch beginnen wir die Geschichte an ihrem Anfang. Im Jahr 2014 initiierten wir das Projekt Amphipod.CH. Ziel des Projektes ist es, die Verbreitung und Diversität der Flohkrebse in der Schweiz zu untersuchen. Flohkrebse (Amphipoda, Crustacea) gehören zu den am weitesten verbreiteten Krebstieren in Europa und sie übernehmen in den Gewässern eine wichtige ökologische Rolle. In der aquatischen Nahrungskette stellen sie das Bindeglied zwischen grobem organischem Material, das von aussen in die Gewässer gelangt, und höheren Organismen wie beispielsweise Fischen dar. Leider war das Wissen über diese ökologisch äusserst bedeutsame Ordnung bisher beschränkt, insbesondere auch in der Schweiz. Da Gewässer starken menschlichen Einflüssen ausgesetzt sind, beispielsweise durch Gewässerverbauungen, Wasserentnahmen, Einträgen aus der Landwirtschaft oder auch Verschmutzung durch Mikropartikel und pharmakologische Substanzen, sind aktuelle Kenntnisse bezüglich dem Zustand und Wandel der Ökosysteme besonders wichtig. Das Projekt Amphipod.CH soll eine Datengrundlage zu den Flohkrebsen in der Schweiz bereitstellen.

Verborgene Lebensräume

Für die Oberflächengewässer konnten wir relativ rasch eine gute Datenbasis erarbeiten, unter anderem in Zusammenarbeit mit dem BAFU und den von Bund und Kantonen durchgeführten Überwachungsprogrammen für die

Les amphipodes, des habitants marquants des eaux

Un article scientifique récent (Fišer et al. 2017), résultat d'une large collaboration, prouve que le monde souterrain de Suisse a toujours du nouveau à offrir. Mais commençons l'histoire à son début. En 2014 nous avons lancé le projet Amphipod.CH. L'objectif du projet est d'étudier la distribution et la diversité des amphipodes en Suisse. Les amphipodes (Amphipoda, Crustacea) sont les crustacés les plus répandus en Europe et ils endossent un rôle écologique important dans les eaux. Dans la chaîne alimentaire, ils sont le lien entre la matière organique qui est entraînée par l'eau et des organismes supérieurs tels que les poissons. Malheureusement les connaissances de cet ordre d'une importance écologiquement significative sont resté limitées, particulièrement en Suisse. Comme les eaux de surface sont fortement soumises aux effets provoqués par l'homme, comme par exemple les aménagement de cours d'eau, les prises d'eau, les activités de l'agriculture ainsi que les pollutions par les microparticules et les substances pharmaceutiques, un savoir actuel concernant les écosystèmes et leur évolution est particulièrement important. Le projet Amphipod.CH a pour but de constituer une base de données sur les amphipodes en Suisse.

Des espaces vitaux cachés

Pour les eaux de surface il nous a été possible de constituer assez rapidement un ensemble de données de qualité, cela en collaboration avec l'OFEV et le programme de surveillance des eaux effectué par la confédération et les cantons. En combinant nos données propres et la littérature existante, nous avons pu publier une première

Gewässer. Zusammen mit Daten aus eigenen Feldarbeiten und der Literatur konnten wir 2014 eine erste Übersicht der Amphipoden für die Schweiz publizieren (Altermatt et al. 2014). Der bedeutsame Lebensraum unterirdischer Gewässer blieb aber darin grösstenteils ausgeschlossen, da es aus Grundwasser-, Interstitial- oder Höhlenvorkommen kaum Angaben zu Flohkrebse gab. Sicher war nur, dass man auch in der Schweiz in diesen Lebensräumen Flohkrebse finden kann. Es handelt sich dabei vor allem um die Gattung *Niphargus*, wobei die Verbreitung der einzelnen Arten nur ungenau bekannt war. Die Gattung *Niphargus* besiedelt ausschliesslich unterirdische Lebensräume und ist in ganz Europa mit mehreren hundert Arten vertreten. Wie bei vielen unterirdisch lebenden Arten sind alle Arten der Gattung *Niphargus* blind und nicht pigmentiert. Da das Grundwasser einen grossen Teil des weltweit vorhandenen Süsswassers ausmacht und insbesondere auch in der Schweiz von eminenter Bedeutung ist, durfte die Biospeläologie und stygobionte Fauna natürlich im Projekt nicht ausgeklammert werden, sondern verlangte nach einer intensiven Auseinandersetzung.

Die Flohkrebsejagd

Da uns die Erfahrung im Bereich Höhlen- und Karstforschung fehlte, etablierten wir für die Erforschung dieser Lebensräume und der Verbreitung der Gattung *Niphargus* eine Zusammenarbeit mit dem SSKA und der SGH. In einem ersten Schritt stellten wir handliche Sets mit Netzen, Pinzetten und Alkoholröhrchen für das Flohkrebssammeln zusammen. Diese wurden über das SSKA an interessierte Forscher und Höhlenbegeisterte abgegeben. Damit sollte der Fang und das korrekte Konservieren von Proben erleichtert werden. Zusätzlich wurde das Projekt über verschiedene Kanäle beworben.

Durch den grossen Einsatz und die Begeisterung vieler Höhlenforscher erhielten wir schnell einige Dutzend Proben aus unterirdischen Lebensräumen der Schweiz, und wir profitierten von der guten Vernetzung und der Offenheit der Karstforscher. Die schwierige morphologische Bestimmung der *Niphargus*-Arten und nur spärlich vorhandenes Wissen über die Schweizer Vertreter dieser Gruppe bedingten eine gründliche Herangehensweise an die Artbestimmung. Durch die Zusammenarbeit mit der Forschungsgruppe von Cene Fišer aus Ljubljana konnten wir die Arten sowohl morphologisch als auch genetisch bis auf das Artniveau bestimmen, was mehrere Monate Arbeit bedeutete.

Unerwartete Vielfalt im Hölloch

Relativ bald legten wir ein besonderes Augenmerk auf die Flohkrebsefauna des Höllochs im Kanton Schwyz. Denn die Anzahl Proben aus dieser Höhle übertraf alle Erwartungen. Das Hölloch ist das zweitgrösste Höhlensystem in Europa, geologisch betrachtet aber relativ jung und nicht älter als drei Millionen Jahre (Wildberger et al. 2010). Aber nicht nur aus geologischer Sicht ist das Hölloch äusserst spannend: In den Proben aus dem Hölloch konnten wir drei für die Wissenschaft bisher unbekannt Arten von Flohkrebse finden. Eine frühere Publikation erwähnt bereits *Niphargus* aus der Höhle (Moeschler, 1989).

vue d'ensemble des amphipodes en Suisse (Altermatt et al. 2014). Mais l'important habitat des eaux souterraines est pour l'essentiel resté exclu, il n'y avait pas de données concernant les amphipodes des eaux phréatiques, interstitielles et dans les grottes. Il est question ici principalement du genre *Niphargus*, pour lequel la distribution des différentes espèces n'est connue que de manière imprécise. Le genre *Niphargus* colonise exclusivement les espaces souterrains et présente plusieurs centaines d'espèces en Europe. Comme pour d'autres espèces vivant sous terre, toutes les espèces du genre *Niphargus* sont aveugles et dépigmentées. Sachant que les eaux souterraines représentent une grande partie de l'eau douce mondiale et sont éminemment importantes aussi en Suisse, la biospéléologie et la stygofaune (faune peuplant les eaux souterraines) sont à prendre naturellement en considération pour le projet, et le sujet demande une étude intensive.

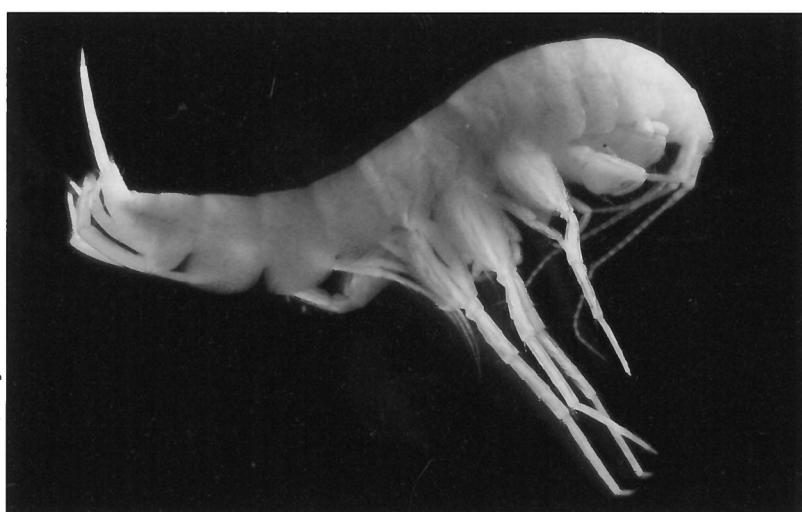


Photo: R. Alther, Eawag

La chasse aux amphipodes

Vu notre manque d'expérience de la spéléologie et de l'étude du karst, nous avons établi une collaboration avec la SSS et l'ISSKA pour étudier ces biotopes et la dissémination du genre *Niphargus*. Un premier pas fut de préparer des kits avec des filets, des brucelles et des éprouvettes à alcool pour la collecte des amphipodes. Ces kits furent distribués par l'ISSKA aux spéléologues intéressés. Ceci dans le but de faciliter la capture et la conservation correcte des échantillons. De plus le projet fut rendu public via différents canaux.

Grâce à l'important engagement et l'enthousiasme de nombreux spéléologues, nous avons reçu rapidement quelques douzaines d'échantillons provenant de biotopes souterrains en Suisse, et nous avons pu bénéficier du bon réseau et de l'ouverture d'esprit des chercheurs du karst. La difficulté de la détermination par la morphologie des espèces de *Niphargus* et le savoir très limité concernant les espèces de ce groupe présentes en Suisse nous ont obligé de procéder de manière approfondie pour la détermination des espèces. En collaboration avec le groupe de recherche de Cene Fišer à Ljubljana nous avons pu déterminer les espèces via la morphologie et la génétique au cours d'un travail de plusieurs mois.

Niphargus cf. stygius
aus der Tropfstein-
höhle (BE).

Niphargus cf.
stygius capturé dans la
Tropfsteinhöhle (BE).



Photo: F. auf der Maur

Beim Sammeln eines Flohkrebsses mit handlichen Sets mit Netzen, Pinzetten und Alkoholröhrchen.

Lors de la collecte d'un amphipode avec le kit comprenant filets, brucelles et éprouvettes d'alcool.

Doch die damaligen Bestimmungen sind wohl alle als Fehlidentifikationen einzuordnen, da wir keine dieser einst erwähnten Arten bestätigen konnten und alle Bestimmungen in dieser Artgruppe ohne Absicherung durch genetische Analysen als zweifelhaft angesehen werden müssen. Dank der Mitarbeit der versierten Niphargiden-Forscher aus Slowenien stellte sich schnell heraus, dass die Funde aus dem Hölloch morphologische Abweichungen von allen bisher bekannten Arten zeigten. Eine phylogenetische Untersuchung basierend auf den genetischen Daten der gefundenen Individuen bestätigte den ersten Befund. Es handelte sich also um für die Wissenschaft bisher unbekannte und neue Arten.

Neue biologische Arten?

Um eine neue biologische Art zu beschreiben, müssen verschiedenste Fragen geklärt werden und es muss nach einem klaren Schema vorgegangen werden. Zuerst stellt sich aus wissenschaftlicher Sicht die Frage, wann eine Art als eine eigenständige biologische Einheit gilt. Hier gibt es verschiedene mögliche Antworten, doch häufig wird auf das Artkonzept von Ernst Mayr verwiesen. Arten sind demnach Gruppen von Populationen, die sich untereinander kreuzen können, von anderen Gruppen aber reproduktiv isoliert sind (Mayr, 1942). Von klassischen Taxonomen werden zudem häufig morphologische Unterschiede verwendet, die deutlich ausgeprägt und vor allem stabil sind. Es müssen also alle Individuen einer Art dieselbe Ausprägung dieses Merkmals zeigen, und alle Individuen, die nicht dieser Art angehören, eine klar abgrenzbare Ausprägung desselben Merkmals. Durch die Etablierung von genetischen Methoden werden vermehrt molekulare Unterschiede zur Artdefinition verwendet. Auch hier kann dasselbe Prinzip angewendet werden. Alle Individuen einer Art sollten die gleiche genetische Ausprägung zeigen und sich in dieser von allen anderen Arten unterscheiden. Die neuen Arten aus dem Hölloch wurden sowohl aufgrund von morphologischen als auch von genetischen Unterschieden als neue Arten beschrieben.

Une diversité inattendue dans le Hölloch

Assez rapidement nous avons concentré notre travail sur la faune amphipode du Hölloch dans le canton de Schwyz. Le nombre d'individus récoltés dans cette grotte a en effet dépassé toutes nos espérances. Le Hölloch est la deuxième plus grande grotte en Europe, relativement jeune du point de vue géologique et pas plus ancienne que trois millions d'années (Wildberger et al. 2010). Mais le Hölloch n'est pas seulement intéressant par sa géologie: parmi les exemplaires capturés dans le Hölloch nous avons pu identifier trois espèces inconnues jusqu'alors. Une publication antérieure fait mention de *Niphargus* dans la grotte (Moeschler, 1989). Mais il faut déclarer ces déterminations comme des erreurs, car nous n'avons pu confirmer aucune des espèces passées, et toutes les identifications de ce groupe d'espèces restent douteuses sans confirmation par analyse génétique. Avec la collaboration des chercheurs de *Niphargus* de Slovénie il est apparu que les découvertes au Hölloch présentent des différences par rapport à toutes les espèces connues. Une étude phylogénétique basée sur les individus découverts a confirmé le premier résultat. Il s'agit donc d'espèces inconnues et nouvelles pour la science.

De nouvelles espèces vivantes

Pour décrire une nouvelle espèce vivante, il faut éclaircir diverses questions et procéder selon un schéma bien défini. Premièrement, d'un point de vue scientifique se pose la question de savoir quand une espèce représente une entité biologique propre. Cette question a plusieurs réponses possibles, mais on se réfère à la notion d'espèce de Ernst Mayr. Les espèces sont des groupes de population, qui peuvent se croiser entre eux, mais sont isolés d'autres groupes pour leur reproduction (Mayr, 1942). Les taxonomistes ont quant à eux souvent pris en compte des différences morphologiques, qui sont bien marquées et surtout stables. Donc tous les individus d'une même espèce doivent présenter la même modalité de cette caractéristique, et tous les individus n'appartenant pas à cette espèce présentent une modalité de cette caractéristique clairement démarquée. Avec la disponibilité de méthodes génétiques celles-ci sont plus souvent prises en compte pour la définition des espèces. Aussi dans ce cas le même principe est applicable. Tous les individus d'une espèce doivent présenter la même empreinte génétique, et se distinguer par celle-ci de toutes les autres espèces. Les nouvelles espèces trouvées dans le Hölloch ont été identifiées en tant que telles tant par leur morphologie que par leur génétique.

Le baptême

Des règles bien définies, qu'il faut respecter, servent à décrire une espèce. C'est ainsi qu'il faut fixer un holotype pour toute nouvelle espèce, c'est-à-dire un individu qui sera conservé pour la postérité dans une collection et qui servira de témoin pour l'espèce lors de recherches futures. Les travaux doivent être publiés et être accessibles au public. Des règles bien définies s'appliquent pour fixer le

Die Taufe

Für die Beschreibung einer Art gibt es genau definierte Regeln, die eingehalten werden müssen. So muss für jede neue Art ein sogenannter Holotypus festgelegt werden, also ein Individuum, das in einer wissenschaftlichen Sammlung für die Nachwelt konserviert wird und für zukünftige Forschung als Beleg für die neue Art dient. Die Arbeit muss ausserdem wissenschaftlich und für die Öffentlichkeit zugänglich publiziert werden. Und auch für die Namensgebung der neuen Art bestehen genau definierte Regeln. Da die Mitglieder der Arbeitsgemeinschaft Hölllochforschung (AGH), denen das Projekt Amphipod.CH die entsprechenden Proben verdankt, sowohl den Fundort als auch die Geschichte des Hölllochs viel besser kennen und allenfalls auch spannende Anekdoten, beschlossen wir, für die Namensgebung der neuen Arten die AGH um Vorschläge anzufragen. Aus diesen Vorschlägen wählten wir dann die drei neuen, offiziellen Namen für die drei Arten. Die bisher nur im Höllloch nachgewiesenen Arten heissen *Niphargus styx*, benannt nach der Fundstelle Styx (Flanke Jochgang) im Höllloch und der Göttin Styx aus der griechischen Mythologie, *Niphargus murimali*, ebenfalls benannt nach der Fundstelle unterhalb der Bösen Wand, und *Niphargus muotae*, benannt nach der Muota und dem Muotatal. Da die Arten bisher nur im Höllloch und nur wenige Individuen gefunden wurden, können über deren Ökologie nur eingeschränkt Schlussfolgerungen gezogen werden.

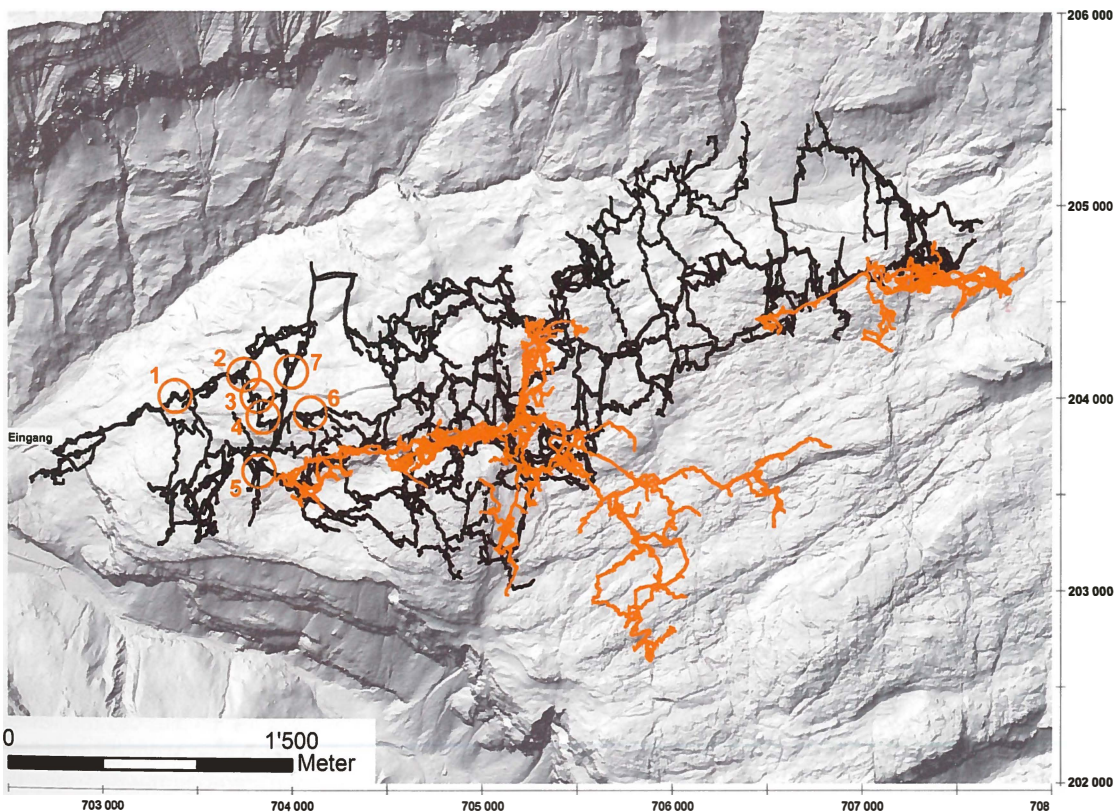
nom de l'espèce. Le projet Amphipod.CH est redevable aux membres de l'AGH (groupe de travail pour l'exploration du Höllloch) pour les captures de spécimens. De plus ces spéléologues connaissent les lieux des trouvailles, l'histoire du Höllloch ainsi que des anecdotes captivantes. C'est pourquoi nous avons décidé de leur demander de faire des propositions de noms pour ces trois espèces. Nous avons ensuite choisi les trois noms d'espèces officiels parmi ceux proposés. Les trois espèces découvertes jusqu'à ce jour dans le Höllloch s'appellent *Niphargus styx*, d'après l'endroit de la découverte Styx (versant Jochgang) dans le Höllloch et la déesse Styx de la mythologie grecque, *Niphargus murimali*, d'après le lieu de découverte au bas de la Böse Wand (la méchante paroi ndt.), et *Niphargus muotae*, d'après la rivière Muota et sa vallée, le Muotatal. Vu que seuls un petit nombre d'individus ont été trouvés, et ceci uniquement dans le Höllloch, il n'est possible de tirer que des conclusions sommaires sur l'écologie de ces espèces.

Trois nouvelles espèces d'amphipodes

Niphargus styx est un grand *Niphargus* dont le corps peut atteindre 23 mm. Il ressemble à plusieurs autres espèces, mais il possède des pinces fortement agrandies. Il est l'espèce la plus répandue dans le Höllloch, ou du moins l'espèce avec le plus grand nombre de découvertes. La constitution du corps conduit à la conclusion qu'il vit dans les cours d'eau et les eaux souterraines libres et qu'il

Karte des Hölllochs mit den Fundorten der neuen Niphargidenarten: 1) Senke unter Böser Wand, 2) Versickerung im Seengang, 3) Drahtsee im Seengang, 4) Seengang in der Nähe des Krebsstollens, 5) Rückseite Wasserdom, 6) Styx (Seite Jochgang), 7) Riesengang bei Abzweigung Spaltenschloss. Niphargus styx wurde bei 1, 3, 4, 6, 7 gefunden, Niphargus murimali bei 1 und 4. Niphargus muotae wurde an den Stellen 2 und 5 entdeckt.

Plan du Höllloch avec les endroits de découverte des nouvelles espèces de Niphargus: 1) Cuvette sous la Böse Wand, 2) Perte dans le Seengang, 3) Drahtsee dans le Seengang, 4) Seengang près du Krebsstollen, 5) Partie arrière du Wasserdom, 6) Styx (côté Jochgang), 7) Bifurcation Spaltenschloss au Riesengang. Niphargus styx a été trouvé aux endroits 1, 3, 4, 6, 7, Niphargus murimali à 1 et 4. Niphargus muotae à 2 et 5.



Drei neue Flohkrebsarten

Niphargus styx ist ein grosser Niphargide mit einer Körperlänge bis 23 mm, der mehreren anderen Arten ähnelt, aber stark vergrösserte Greifarme (Propoden an den Gnathopoden) besitzt. Im Hölloch stellt sie die verbreitetste Art dar, zumindest wurde sie bisher am häufigsten gefunden. Der Körperbau lässt darauf schliessen, dass sie in Höhlenbächen und offenen Gewässern innerhalb von Höhlen wohnt und sich räuberisch ernährt. Vom Aussehen erinnert die Art am ehesten an *Niphargus rhenorhodanensis*.

Niphargus murimali ist ein mittelgrosser Niphargide von ungefähr 12 mm und etwa halb so gross wie *Niphargus styx*. Die Art ist relativ kompakt gebaut und kann am ehesten mit dem bisher bekannten *Niphargus caspary* verwechselt werden kann. Der Bau der Mundwerkzeuge lässt vermuten, dass sich die Art von Bakterienfilmen auf Oberflächen ernährt und daher Stellen mit solchen Aufwüchsen bewohnt.

Niphargus muotae ist mit einer Körperlänge um 10 mm ein kleiner Niphargide und deutlich schlanker als *Niphargus murimali*. Die Art ähnelt am ehesten *Niphargus thienemanni* oder *Niphargus auerbachi*. Die sicherste Bestimmung gelingt durch genetische Analysen. Der wahrscheinlichste Lebensraum aufgrund der Morphologie sind Interstitialräume und Felsspalten im Deckenbereich der Höhle und Ritzen. Daher kann die Art wahrscheinlich am einfachsten in Wasserstellen gefunden werden, die von tropfendem Wasser aus der Höhlendecke gespeist werden.

Wissenschaftliche Bedeutung

Die drei Arten sind nur sehr entfernt miteinander verwandt, was aus biogeographischer und evolutionsbiologischer Sicht sehr spannend ist. Es bedeutet nämlich, dass sie von drei unabhängig ins Hölloch eingewanderten Vorfahren abstammen. Auch morphologisch sind sie relativ divers. Da auch in den Oberflächengewässern selten mehr als drei Flohkrebsarten zusammen vorkommen, kann das Hölloch zumindest aus Sicht der Flohkrebse als biospeläologischen Hotspot bezeichnet werden. Unsere Daten lassen Schlussfolgerungen über die mögliche Besiedlungsrouten des Höllochsystems durch Flohkrebse zu: Die drei Arten haben biologisch verwandte Arten nördlich (*N. murimali*), westlich (*N. rhenorhodanensis*) und südlich (*N. cf. thienemanni*) der Schweiz und das Höhlensystem wurde demzufolge wahrscheinlich dreimal unabhängig von Flohkrebsen besiedelt. Da die Arten aber morphologisch noch sehr ähnlich zu ihren Schwesterarten sind, haben sie sich wahrscheinlich schon in ihren Ursprungsgebieten als eigene Art abgespalten. Zusammengefasst kann man sagen, dass das Hölloch die Niphargidendiversität der Schweiz bezüglich genetischer und morphologischer Sicht in miniaturisierter Form abbildet.

Was hält die Höhlenwelt noch bereit?

Obwohl die neuen Arten bisher nur aus dem Hölloch bekannt sind, ist es nicht auszuschliessen, dass man sie auch andernorts in der Schweiz finden kann, wobei vor

se nährt in prädateur. De par son aspect il rappelle plutôt *Niphargus rhenorhodanensis*.

Niphargus murimali est un Niphargus de taille moyenne atteignant 12 mm soit environ la moitié de la taille de *Niphargus styx*. L'espèce a une constitution relativement trapue et peut être confondue avec *Niphargus caspary* déjà connu. La morphologie des mâchoires laisse à penser qu'il se nourrit de films de bactéries à la surface de l'eau et donc privilégie des endroits correspondants.

Niphargus muotae est un petit Niphargus nettement plus mince et plus petit que *Niphargus murimali* avec ses 10 mm. L'espèce ressemble plutôt à *Niphargus thienemanni* ou *Niphargus auerbachi*. La détermination la plus fiable se fait par analyses génétiques. Au vu de la morphologie, le milieu vital est probablement l'espace interstitiel et les fentes de rochers dans les plafonds des galeries. C'est pourquoi les meilleures chances de le découvrir sont les pièces d'eau qui se forment par l'eau qui goutte des plafonds des grottes.

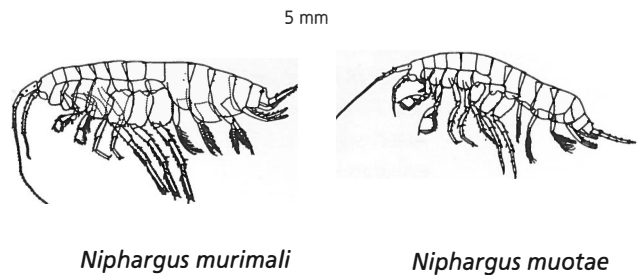
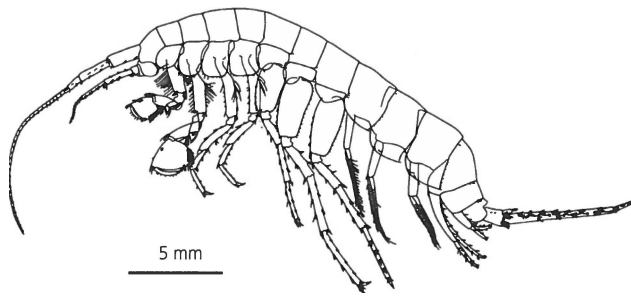
Valeur scientifique

Les trois espèces sont peu apparentées, ce qui est intéressant du point de vue de la biogéographie et de l'évolution. Cela veut en effet dire que les trois espèces descendent d'ancêtres qui ont immigré indépendamment dans le Hölloch. Ils sont morphologiquement relativement divers. Comme il est aussi rare de trouver ensemble plus de trois espèces d'amphipodes dans les eaux de surface, on peut considérer que le Hölloch est un *Hot Spot* de la biospéléologie question amphipodes. Nos données permettent de tirer des conclusions au sujet des voies de colonisation du système par les amphipodes : les trois espèces sont apparentées au nord (*N. murimali*), à l'ouest (*N. rhenorhodanensis*) et au sud (*N. cf. thienemanni*) de la Suisse et la grotte a par conséquent probablement été colonisée indépendamment à trois reprises par les amphipodes. Comme les espèces sont morphologiquement encore très semblables à leurs espèces sœurs, elles se sont probablement différenciées comme propres espèces dans leurs domaines d'origine. En résumé on peut dire que le Hölloch est une miniature de la diversité des Niphargus de Suisse de par leurs caractéristiques génétiques et morphologiques.

Que nous réservent encore les grottes ?

Bien que les nouvelles espèces ne soient jusqu'à présent connues que dans le Hölloch, il n'est pas exclu que l'on puisse les trouver ailleurs en Suisse, mais il s'agirait en premier lieu de grottes situées en Suisse centrale. Cependant les membres de l'AGH peuvent montrer fièrement les petits animaux qui ont été découverts en premier dans le Hölloch et ont trouvé leur chemin dans notre laboratoire grâce à l'œil attentif des spéléologues. En plus des trouvailles intéressantes venant du Hölloch nous avons pu examiner des échantillons provenant d'autres grottes de Suisse. Ils élargissent de manière marquante notre compréhension des Niphargus en Suisse.

Avec ces trois nouvelles espèces, 20 espèces de Niphargus ont été trouvées en Suisse jusqu'à ce jour. D'autres



Niphargus styx

alle weiteren Höhlensysteme in der Zentral- und Inner-schweiz in Frage kämen. Trotzdem können die Mitglieder der AGH in Zukunft stolz auf die Tierchen verweisen, welche weltweit erstmals im Hölloch gefunden wurden und nur dank den aufmerksamen Blicken der Höhlenforscher überhaupt den Weg in unser Labor gefunden haben. Neben diesen interessanten Funden aus dem Hölloch konnten wir auch weitere Proben aus anderen Höhlen in der Schweiz untersuchen. Sie erweitern das Verständnis über die Niphargiden der Schweiz bedeutend.

Zusammen mit den drei neuen Arten wurden in der Schweiz bisher 20 Niphargidenarten nachgewiesen. Allenfalls stellen auch einige der weiteren Proben für die Wissenschaft komplett neue Arten dar. Doch aufgrund von einzelnen Tieren ist es schwierig, diese Einschätzung zu bestätigen. Nichtsdestotrotz waren unter den Proben sechs weitere Arten, die bisher noch nie in der Schweiz nachgewiesen worden waren. Es sind dies *Niphargus brixianus* aus dem Tessin, *Niphargus fontanus* aus dem Grundwasser bei Winterthur, *Niphargus inopinatus* aus der hyporheischen Zone bei Basel, zwei Arten von *Niphargus cf. stygius* aus der Zentralschweiz (Wolfenschiessen, Muotathal, Menzingen und Habkern) sowie *N. cf. thienemanni* aus Zwischbergen im Wallis. Die Abkürzung „cf.“ beschreibt Arten, die zwar morphologisch ähnlich zur ursprünglichen Art sind, aber wohl eigene Arten darstellen. Hier ist noch weitere Forschung nötig, um ein besseres Verständnis zur Taxonomie und der Verbreitung der Arten zu erhalten.

Niphargiden in der Schweiz

Zum Abschluss soll hier noch ein kurzer Überblick über die häufigsten und am weitesten verbreiteten Niphargidenarten der Schweiz gegeben werden. Die häufigste Art ist der *N. rhenorhodanensis* Komplex. Dabei handelt es sich um mehrere morphologisch nicht voneinander unterscheidbare Arten, die aber genetisch klar getrennt werden können. In der Schweiz können mindestens drei *N. rhenorhodanensis* Arten nachgewiesen werden. Die Funde beschränken sich in der Schweiz auf den Jura und seine Ausläufer. Auch andere Arten der Schweiz stellen sogenannte Artkomplexe dar (siehe auch vorhergehenden Abschnitt). Ebenfalls nur aus dem Jura bekannt ist *Niphargus virei*. *Niphargus setiferus* ist in der Schweiz lediglich aus der Westschweiz bekannt. *Niphargus thienemanni* wurde in der Schweiz bisher nur in den zentralen und östlichen Alpen gefunden und ist der typische Niphargide der Berge. *Niphargus puteanus* ist nur aus der Nordwestschweiz im Raum Basel-Solothurn-Aargau bekannt. *Niphargus foreli*

échantillons présentent éventuellement des représentants de nouvelles espèces. Mais il est difficile de confirmer cette supposition sur la base d'individus isolés. Néanmoins il y avait parmi les échantillons six autres espèces qui n'ont jamais été décelées en Suisse. Ce sont *Niphargus brixianus* au Tessin, *Niphargus fontanus* venant des eaux souterraines à Winterthur, *Niphargus inopinatus* de la zone sous-rhénane à Bâle, deux espèces de *Niphargus cf. stygius* de Suisse centrale (Wolfenschiessen, Muotathal, Menzingen et Habkern) ainsi que *N. cf. thienemanni* de Zwischbergen en Valais. L'abréviation «cf» désigne des espèces dont la morphologie est semblable à l'espèce première mais qui sont des espèces propres. Il va falloir procéder à de plus amples recherches pour mieux comprendre la taxonomie et la dissémination de ces espèces.

La famille des Niphargus en Suisse

Pour terminer voici encore une courte vue d'ensemble des espèces de Niphargus les plus répandues en Suisse. L'espèce la plus répandue est le complexe *N. rhenorhodanensis*. Il s'agit de plusieurs espèces morphologiquement identiques, mais génétiquement clairement distinctes. Au moins trois espèces de *N. rhenorhodanensis* ont été identifiées en Suisse. Les découvertes sont localisées dans le Jura et ses contreforts. D'autres espèces en Suisse forment aussi des soi-disant complexes d'espèces. De même *Niphargus virei* n'est connu que dans le Jura. *Niphargus setiferus* ne se trouve qu'en Suisse romande. *Niphargus thienemanni* n'est présent que dans les Alpes centrales et orientales et il est le Niphargus typique des montagnes. *Niphargus puteanus* n'est connu que dans la Suisse du nord-ouest, soit la région Bâle-Soleure-Argovie. *Niphargus foreli* est une espèce habitant les lacs, mais elle n'a plus été vue depuis quelques décennies et elle a peut-être été éradiquée suite à l'eutrophisation des lacs au milieu du vingtième siècle. Deux autres espèces ne sont présentes que localement. *N. fontanus* évoqué plus haut ne se trouve que dans les eaux phréatiques près de Winterthur. Et *N. auerbachi* a été décrit après une découverte à Schaffhouse (Schellenberg, 1934) et n'a plus été vu en Suisse depuis. On voit donc bien que les schémas de dissémination des Niphargus en Suisse sont différenciés et que beaucoup reste littéralement dans l'ombre. Nous préparons actuellement une monographie sur tous les amphipodes de Suisse, qui doit prochainement paraître comme volume de la série de livres „Fauna Helvetica“.

Grâce à la collaboration et l'obligeance des spéléologues de grands progrès ont été accomplis par la science des amphipodes en Suisse. Sûrement que beaucoup de

Zeichnungen der neuen Niphargidenarten. Gut sichtbar sind die Grössenunterschiede zwischen den Arten. Die unterschiedliche Morphologie der Extremitäten und der variierende Habitus lassen Rückschlüsse auf die Lebensweise der einzelnen Arten zu.

Dessins des nouvelles espèces de Niphargus. On voit bien les différences de taille entre les espèces. La différence de morphologie des extrémités et de l'habitat permettent de tirer des conclusions sur le mode de vie de chaque espèce.

wiederum ist eine seenbewohnende Art, die aber seit einigen Jahrzehnten nicht mehr nachgewiesen wurde und vielleicht durch die Eutrophierung der Gewässer Mitte des 20. Jahrhunderts ausgerottet wurde. Zwei weitere Arten sind nur sehr lokal zu finden. Der bereits oben erwähnte *N. fontanus* wurde bisher nur aus dem Grundwasser bei Winterthur nachgewiesen. Und *N. auerbachi* wurde ursprünglich durch einen Fund aus Schaffhausen beschrieben (Schellenberg, 1934) und seither nicht mehr in der Schweiz gefunden. Man sieht also, dass auch innerhalb der kleinräumigen Schweiz sehr unterschiedliche Verbreitungsmuster der Niphargiden bestehen und weiterhin vieles wortwörtlich im Dunkeln liegt. Wir bereiten momentan eine Monographie zu allen Amphipoden der Schweiz vor, welche in naher Zukunft als ein Band der Buchreihe „Fauna Helvetica“ erscheinen sollte.

Durch die Zusammenarbeit und das Entgegenkommen der Höhlenforscher konnten grosse Fortschritte bezüglich der Flohkrebsswissenschaft in der Schweiz gemacht werden. Mit Sicherheit gibt es noch viel zu entdecken und das Wissen über die Ökologie und Lebensweise dieser spannenden Tiere ist noch lange nicht erschöpft. Wir sind jedenfalls weiterhin an zusätzlichen Belegtieren von Niphargiden aus Schweizer Höhlen interessiert, denn es ist gut möglich, dass sich darunter noch weitere unbeschriebene Arten befinden könnten.

Dank

Unser Dank geht an alle beteiligten Personen, insbesondere an Franz Auf der Maur, Michel Blant, Markus Bur, S. Buser, Roberto Dello Toffola, Jacques Farine, Ueli Fischer, Markus Flury, M. Freiburghaus, Philipp Häuselmann, Beatrice Jann, Oliver Knab, Daniel Küry, E. Scherrer, Heide Stein, Pascal Stucki, Cécile Vuilleumier, A. Weidner und Andres Wildberger für die zur Verfügung gestellten Tiere. Der Arbeitsgemeinschaft Höllochforschung danken wir herzlich für die Namensvorschläge für die neuen Arten. Teo Delić und Valerija Zakšek sei für die genetischen Analysen gedankt. ◆

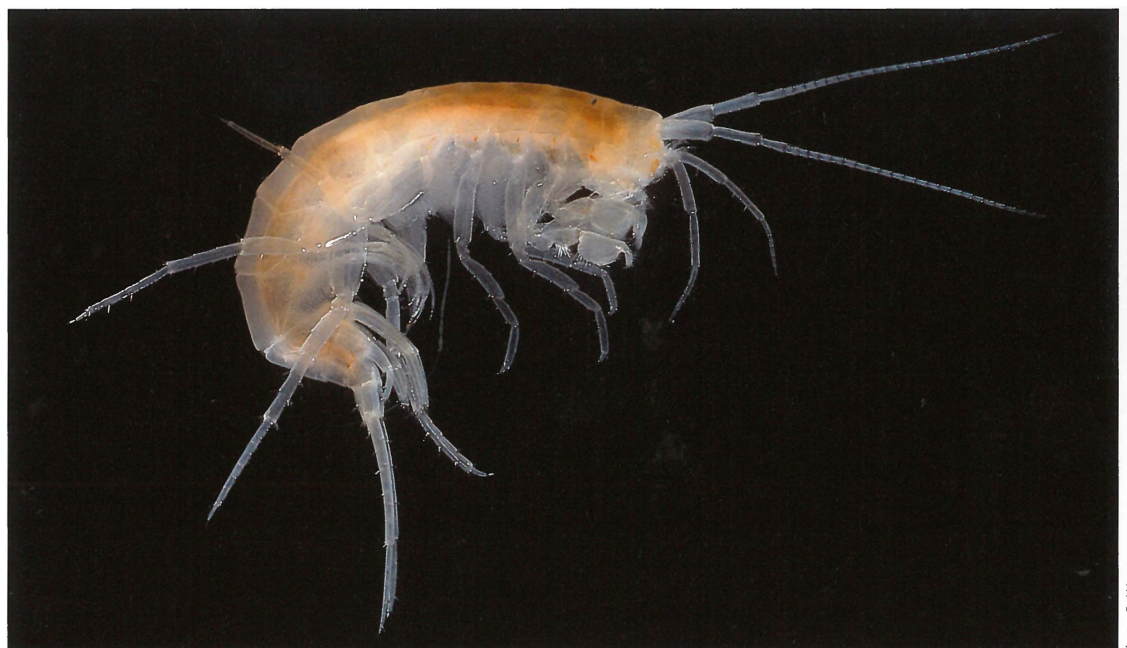
découvertes sont encore à faire et les connaissances de l'écologie et du mode de vie de ces passionnants animaux sont loin d'être épuisées. Nous sommes toujours intéressés de recevoir de nouveaux échantillons de *Niphargus* venant de grottes de Suisse, car il est bien possible qu'il s'y trouve encore d'autres espèces non décrites.

Remerciements

Nous remercions toutes les personnes ayant participé au projet, en particulier Franz Auf der Maur, Michel Blant, Markus Bur, S. Buser, Roberto Dello Toffola, Jacques Farine, Ueli Fischer, Markus Flury, M. Freiburghaus, Philipp Häuselmann, Beatrice Jann, Oliver Knab, Daniel Küry, E. Scherrer, Heide Stein, Pascal Stucki, Cécile Vuilleumier, A. Weidner et Andres Wildberger pour les animaux mis à disposition. Nous remercions le groupe de travail exploration du Hölloch pour les propositions de noms pour les nouvelles espèces. Nous remercions Teo Delić et Valerija Zakšek pour les analyses génétiques. ◆

Bibliographie

- FIŠER CENE, KONEC MARJETA, ALTHER ROMAN, ŠVARA VID, & ALTERMATT FLORIAN. 2017. "Taxonomic, Phylogenetic and Ecological Diversity of *Niphargus* (Amphipoda: Crustacea) in the Hölloch Cave System (Switzerland)." *Systematics and Biodiversity* 15(3): 218-237.
- ALTERMATT, F., R. ALTHER, C. FIŠER, J. JOKELA, M. KONEC, D. KÜRY, E. MÄCHLER, P. STUCKI, AND A. M. WESTRAM. 2014. Diversity and distribution of freshwater amphipod species in Switzerland (Crustacea: Amphipoda). *PLoS ONE* 9:e110328.
- WILDBERGER, A., GEYH, M.A., GRONER, U., HÄUSELMANN, P., HELLER, F., & PLOETZE, M. 2010. "Dating Speleothems from the Silbernen Cave System and Surrounding Areas: Speleogenesis in the Muota Valley (Central Switzerland)." *Zeitschrift für Geomorphologie, Supplementband* 54 (2): 307–328.
- MOESCHLER, P. 1989. "Biospeläologische Untersuchungen im Hölloch." *Stalactite* 39: 73–77.
- MAYR, E. 1942. *Systematics and the Origin of Species*. New York, USA: Columbia University Press.
- SCHELLENBERG, A. 1934. "Amphipoden aus Quellen, Seen und Höhlen." *Zoologischer Anzeiger* 106: 200–209.



Niphargus sp.

Photo: R. Wengler