

Institut für Hydrobiologie, Technische Universität Dresden

**Bottom-up gesteuerte Anpassungen von *Daphnia galeata*
an die Nahrungsbedingungen in der biomanipulierten
Talsperre Bautzen**

Dissertation zur Erlangung des akademischen Grades

Doctor rerum naturalium (Dr. rer. nat.) an der

Fakultät Forst-, Geo- und Hydrowissenschaften

der Technischen Universität Dresden

vorgelegt von

Dipl.-Biol. Hanno Voigt

Tag der mdl. Prüfung: 05.04.2002

Gutachter: Prof. Dr. J. Benndorf, TU Dresden

Prof. Dr. D. Uhlmann, Sächs. Akademie der Wissenschaften

Dr. P. Kasprzak, IGB Berlin/Neuglobsow

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	2
2	Methodik	7
2.1	Untersuchungsgewässer und Probenahme	7
2.2	Nahrungsbedingungen der Daphnien	10
2.3	Morphologie des Filtrationsapparates	12
2.4	Schlagfrequenz der Filterbeine	15
2.5	Filtrierraten	16
2.6	Durchflußexperimente	17
2.7	Genetische Variabilität	21
2.8	Statistische Verfahren	22
3	Ergebnisse	23
3.1	Populationsentwicklung von <i>D. galeata</i> im Biomanipulations-Freilandexperiment	23
3.2	Abiotische Größen	23
3.3	Nahrungsbedingungen der Daphnien	27
3.4	Morphologie des Filtrationsapparates	33
3.5	Schlagfrequenz der Filterbeine	39
3.6	Filtrierraten	42
3.7	Juvenile Wachstumsraten	45
3.8	Durchflußexperimente mit adulten Daphnien	48
3.9	Genetische Variabilität	51
3.10	Komplexwirkung der Faktoren auf die Daphnien	53
4	Diskussion	61
4.1	Bottom-up Bedingungen und Anpassungsverhalten der Daphnien	61
4.1.1	Abiotische Faktoren	62
4.1.2	Nahrungsbedingungen - Einzelfaktorenwirkung	63
4.1.3	Nahrungsbedingungen - Komplexwirkung	68
4.1.4	Anpassungen der Daphnien	70
4.2	Bedeutung der Anpassungen für die Populationsentwicklung der Daphnien	85
4.3	Konsequenzen für die Biomanipulation	90
5	Zusammenfassung	92
6	Literatur	95

1 Einleitung

Aus wassergütewirtschaftlicher Sicht ist bezüglich der Qualität von Wässern ein niedriger Gehalt an kleinen Partikeln und damit eine hohe Transparenz von Gewässern erwünscht. Daphnien spielen in stehenden Binnengewässern die wichtigste Rolle bei der Biofiltration des Wassers und damit der Partikelelimination aus dem Gewässer (DE BERNARDI *et al.* 1987). Durch hohe Filtrationsleistungen der Daphnien hervorgerufene Klarwasserstadien, die erstmalig von UHLMANN (1954) beschrieben wurden, treten in vielen Gewässern auf und unterstreichen die Effizienz der Biofiltration. Bedingt durch die natürliche Sukzession innerhalb der Planktongemeinschaft eines Gewässers sind diese Klarwasserstadien jedoch oft auf kurze saisonale Perioden beschränkt (SOMMER *et al.* 1986).

Um eutrophierte Gewässer zu sanieren, wurden in den letzten Jahrzehnten zahlreiche Maßnahmen der externen und internen Steuerung entwickelt. Eine dieser internen Gewässersanierungsmaßnahmen ist die Nahrungsnetzsteuerung, die unter dem Begriff Biomanipulation bekannt geworden ist (HRBAČEK 1962, SHAPIRO *et al.* 1975, BENNDORF *et al.* 1984). Das Ziel besteht in der Reduzierung suspendierter Partikel und in der Erhöhung der Wassertransparenz über längere Zeiträume durch die Förderung des großen filtrierenden Zooplanktons. Um diesen Effekt zu erzielen, wurde auch das Nahrungsnetz der Talsperre Bautzen durch Erhöhung der Raubfischbestände so verändert, daß durch den top-down Einfluß die planktivoren Fische dezimiert wurden und damit eine indirekte Förderung der großen Zooplankter (vor allem der Gattung *Daphnia*) erreicht wurde (BENNDORF *et al.* 1988).

Seit nunmehr 19 Jahren wird die Biomanipulation in der Talsperre Bautzen praktiziert. Es handelt sich hierbei um eines der wenigen Langzeit-Ganz-See-Experimente, denen wegen der Möglichkeit zur Analyse von Langzeiteffekten besondere Bedeutung zukommt (MCQUEEN 1998). Bezüglich der Gewässersanierung konnten in der Talsperre Bautzen allerdings nur Teilerfolge erreicht werden (BENNDORF 1990, 1995). Der Raubfischanteil liegt seit 1995 bei über 50 % der gesamten Fischbiomasse, die Biomasse der planktivoren Fische ist dementsprechend gering. Der geringe Fraßdruck durch planktivore Fische führt in der Regel zu langanhaltenden Massenentwicklungen der dominierenden Zooplanktonart *Daphnia galeata*. Allerdings werden in den meisten Jahren im Sommer stark reduzierte Abundanzen dieser Art beobachtet (Sommerdepression). Nur in 6 von 19 Jahren trat keine Sommerdepression auf (BENNDORF *et al.* 2001). Da ein starker Rückgang der „Biofiltration“ gerade im Sommer die Nachhaltigkeit des

Sanierungserfolges beeinträchtigt, soll die vorliegende Arbeit einen Beitrag zur Klärung der Ursachen dieses Rückganges leisten.

In der Literatur werden vor allem zwei Faktoren als Ursachen der Sommerdepression der Daphnien diskutiert: Fraßverluste durch 0+ Fische (z.B. MILLS & FORNEY 1983) und Nahrungsmangel (z.B. THRELKELD 1979, 1985, LAMPERT *et al.* 1986, BOERSMA *et al.* 1996), wobei in jüngster Zeit vor allem die Bedeutung des zeitlichen Zusammentreffens beider Prozesse erkannt wurde (POST & KITCHELL 1997, MEHNER *et al.* 1998, HÜLSMANN & WEILER 2000, BENNDORF *et al.* 2001). Daneben kann auch das Auftreten von Krankheiten (EBERT 1995, STIRNADEL & EBERT 1997) die Entwicklung einer Daphnienpopulation beeinflussen, so daß zusammen mit den abiotischen Bedingungen vier Hauptfaktoren auf die Populationsentwicklung der Daphnien wirken (Abb. 1.1).

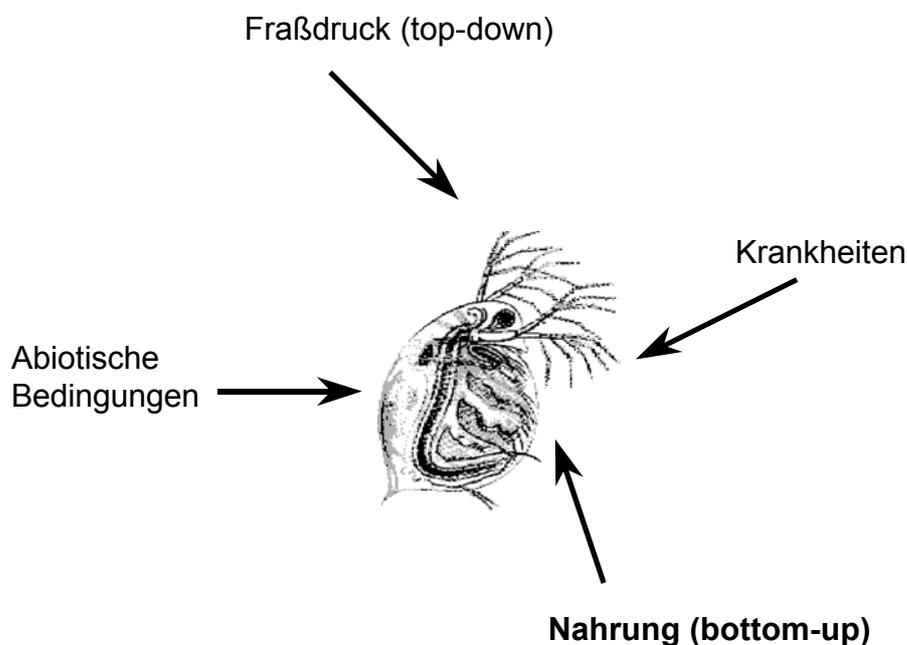


Abb. 1.1: Einflußfaktoren auf die Populationsentwicklung von Daphnien.

In der vorliegenden Arbeit soll vor allem auf den bottom-up Faktor Nahrung und die damit verbundenen Wechselwirkungen eingegangen werden. Da Massenentwicklungen von Daphnien zu einer starken Zehrung der Nahrungsressourcen führen, ist ein effizienter Nahrungserwerb für die Daphnien überlebenswichtig. Vor diesem Hintergrund sind die Strategien zur Optimierung des Nahrungserwerbs bei Daphnien von entscheidender Bedeutung. Bei der Nahrungsaufnahme kommt den Filterbeinen der Daphnien eine enorme Bedeutung zu, da diese die eigentliche Biofiltration durchführen (BRENDENBERGER *et al.* 1986). Schon aus Untersuchungen von BEHNING (1912) und STORCH (1926) geht hervor, daß diese Filterstrukturen der Daphnien einer

Variabilität hinsichtlich ihrer morphologischen Konstellation unterliegen können. Heute ist aus verschiedenen Untersuchungen bekannt, daß Daphnien die Morphologie ihres Filterapparates in Abhängigkeit von der verfügbaren Nahrung verändern.

Wichtige Merkmale der Filtermorphologie sind zum einen die Filterfläche, die die Größe des Filters und damit die Menge des gefilterten Wasservolumens bestimmt und zum anderen die Maschenweite der Filter (Intersetulae), durch die die Größe der abfiltrierbaren Partikel determiniert wird (GELLER & MÜLLER 1981, GOPHEN & GELLER 1984, BRENDENBERGER 1985, DEMOTT 1985).

Die Veränderung dieser beiden morphologischen Merkmale, d.h. der Filterfläche und der Intersetulae, unterliegt der Steuerung durch Menge und Größe der Nahrung, oder auch der Qualität (REPKA *et al.* 1999), die im Gewässer vorhanden ist und durch die Daphnien aufgenommen werden kann. Eine Anpassung an diese Faktoren führt demzufolge zu einer durch die Häutungsphasen bedingten, um einige Tage verzögerten phänotypischen Anpassung, die aus der unmittelbaren Vorgeschichte der Nahrungssituation resultiert (LAMPERT 1994) und bei Nahrungsknappheit (geringe Nahrungsmenge und kleine Partikel) zu großen Filterflächen mit kleinen Intersetulae (hydrodynamisch dichte Filter) führen kann.

So konnte in Laborexperimenten mit der Abnahme der Nahrungskonzentration eine Zunahme der Filterfläche beobachtet werden (KOZA & KOŘINEK 1985, POP 1991, STUHLIK 1991, LAMPERT 1994, LAMPERT & BRENDENBERGER 1996). Umgekehrt wurde auch eine Abnahme der Filterfläche bei einer Erhöhung der Nahrungskonzentration in Labor- und in Enclosure-Experimenten gezeigt (POP 1991). Untersuchungen im Freiland bezüglich der Veränderung der Morphologie des Filtrationsapparates sind aber eher selten (KOŘINEK *et al.* 1986, POP 1991).

Wesentlich schneller als morphologische können jedoch physiologische Anpassungen an veränderte Nahrungsbedingungen durch die Daphnien realisiert werden. So ist eine Veränderung der Schlagfrequenz der Filterbeine infolge veränderter Nahrungsbedingungen bekannt (BURNS 1968a, PORTER *et al.* 1982, PLATH 1998). Kommt es zu einer kurzfristigen Abnahme der Partikelmenge im Wasser, so wird die Beinschlagfrequenz erhöht und umgekehrt. LAMPERT & BRENDENBERGER (1996) wiesen aber nach, daß langfristig eine Vergrößerung der Filterflächen bei niedrigen Nahrungskonzentrationen energetisch günstiger ist als eine Erhöhung der Schlagfrequenz der Filterbeine, um eine vergleichbare Filtrierrate zu erreichen.

Aufbauend auf den beschriebenen Befunden war im Rahmen dieser Arbeit die folgende Hypothese zu prüfen: Morphologische Veränderungen des Filtrationsapparates der Daphnien (Ausbildung großer, hydrodynamisch dichter Filter), die als Reaktion auf die geringen Nahrungsmengen im Klarwasserstadium auftreten, können bei einer drastischen Erhöhung der Nahrungskonzentration zu einer „Überlastung“ der Filterbeine der Daphnien, zu hohen Energieausgaben und schließlich zu erhöhter Mortalität (Sommerdepression) führen. Parallel zu den Untersuchungen der Morphologie des Filterapparates wurden dazu wesentliche Größen zur Charakterisierung der Nahrungssituation (Quantität und Qualität) unter Freilandbedingungen in der Talsperre Bautzen gemessen und Effekte dieser Bedingungen anhand von Durchflußkultur-Experimenten untersucht (juvenile Wachstumsrate, Überlebensrate adulter Daphnien).

Die Analyse dieser Faktoren erfolgte entsprechend dem Ablaufschema in Abb. 1.2, wobei die Freiland-Messungen in den Jahren 1997 bis 1999 in der Talsperre Bautzen durchgeführt wurden. Die zeitliche Zuordnung der Laborexperimente ist dem Kap. 2.6 zu entnehmen.

Anhand der Ergebnisse in den ersten beiden Jahren (1997 und 1998) zeigte sich, daß der ursprünglich vermutete direkte negative Einfluß der Morphologie des Filterapparates bei rasch ansteigender Partikelmenge im Wasser auf das Überleben der Daphnien nicht nachweisbar war. Es deutete sich vielmehr an, daß indirekte Zusammenhänge zwischen der beobachteten Mortalität der Daphnien und der Morphologie des Filtrationsapparates bestehen, die über physiologische Veränderungen (Beinschlagfrequenz, Rejektionsrate) und den Einfluß der Nahrungsqualität am Ende bzw. nach dem Klarwasserstadium wirksam werden (VOIGT & HÜLSMANN 2001).

Deshalb bestand das Ziel der Untersuchungen im dritten Jahr in der komplexen Analyse dieser Wirkfaktoren mit folgender Hypothese: Infolge bottom-up gesteuerter, rascher Veränderungen der Nahrungsverhältnisse unter eu- und hypertrophen Bedingungen kommt es zu einer durch die Häutungsphasen bedingten zeitverzögerten Anpassung der Filterstrukturen von *D. galeata*. Bei erneuten starken Veränderungen der Nahrungsbedingungen tritt dann aufgrund einer unmöglichen Kompensation über physiologische Steuerfaktoren des Filtrationsprozesses eine verringerte Reproduktion und eine erhöhte Mortalität bei adulten Daphnien auf. Es wird davon ausgegangen, daß die Kombination dieser Effekte wesentlich zum Auftreten einer Sommerdepression beiträgt.

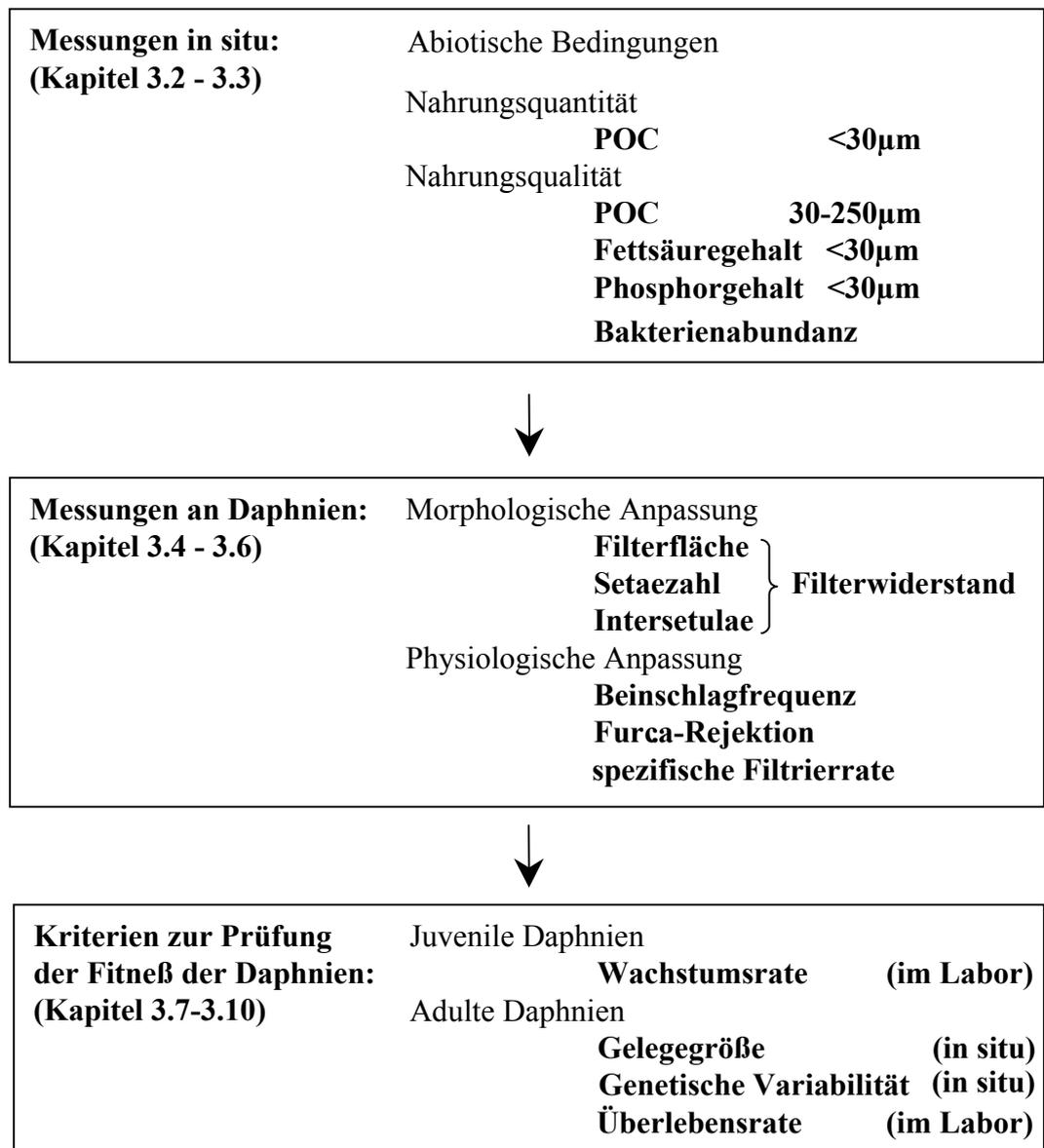


Abb. 1.2: Schema der Erfassung verschiedener bottom-up-Faktoren und ihrer Wirkung auf *D. galeata*.

Ziel war dabei die Klärung der Frage, ob bottom-up gesteuerte schnelle Veränderungen im Nahrungsangebot, wie sie für geringe bottom-up Limitation (Hypertrophie) typisch sind, zu erhöhter Mortalität bei Daphnien führen können. Die Beantwortung dieser Fragestellung ist wichtig, um die Effizienz der top-down Steuerung (Biomaniipulation) als ökotechnologische Maßnahme zur Gewässersanierung zu erhöhen.

2 Methodik

2.1 Untersuchungsgewässer und Probenahme

Die Talsperre Bautzen befindet sich etwa 70 Kilometer nordöstlich von Dresden. Sie wurde 1974 errichtet. Das Gewässer ist ein typischer Flachlandspeicher mit geringer mittlerer Tiefe und einer großen Windangriffsfläche. Das führt zu einer instabilen Schichtung des Gewässers, dennoch sind kurze Phasen stabiler Schichtung keine Seltenheit.

Bedingt durch ein dicht besiedeltes und zum Großteil landwirtschaftlich genutztes Einzugsgebiet kam es in der Vergangenheit über den Hauptzufluß Spree zu einer hohen externen (seit 1991 rückläufigen) Nährstoffbelastung, welche durch die Vorsperre allein nicht zurückgehalten werden konnte. Der daraus resultierende hohe interne Nährstoffgehalt bedingt häufig extreme Phytoplankton-Massenentwicklungen, die besonders in den Sommermonaten auftreten. Diese beeinträchtigen in starkem Maße die Erholungsfunktion der Talsperre (geringe Sichttiefe), lediglich die hydrologische Funktion der Talsperre (Hochwasserschutz und Niedrigwasseraufhöhung) bleibt davon unberührt.

Um diesen Nutzungseinschränkungen entgegenzuwirken, werden in der Talsperre ökotechnologische Maßnahmen durchgeführt. Seit 1981 ist das Gewässer biomanipuliert (Erhöhung des Raubfischanteils am Fischbestand auf über 50 % Biomasseanteil der Raubfische ab 1995, BENNDORF & SCHULTZ 2000). Von 1996 bis 1998 wurde versucht, die kritische Phosphorbelastung für eine wirksame Biomanipulation (BENNDORF 1987) mittels einer Phosphatfällung durch Eisensalze und eine CO₂-Einmischung im Zulaufbereich des Gewässers zu unterschreiten (DEPPE *et al.* 1999, DEPPE 2000).

Einige charakteristische Kenngrößen der Talsperre Bautzen sind im folgenden dargestellt (nach BENNDORF 1995):

• Volumen (m ³)	39.2 * 10 ⁶
• Oberfläche (ha)	533
• Mittlere Tiefe (m)	7.4
• Mittlere theoretische Verweilzeit (d)	193
• Windexposition	extrem exponiert
• Schichtungstyp	dimiktisch, instabil
• Trophie	eu- bis hypertroph
• Biomanipulationsperiode	seit 1981

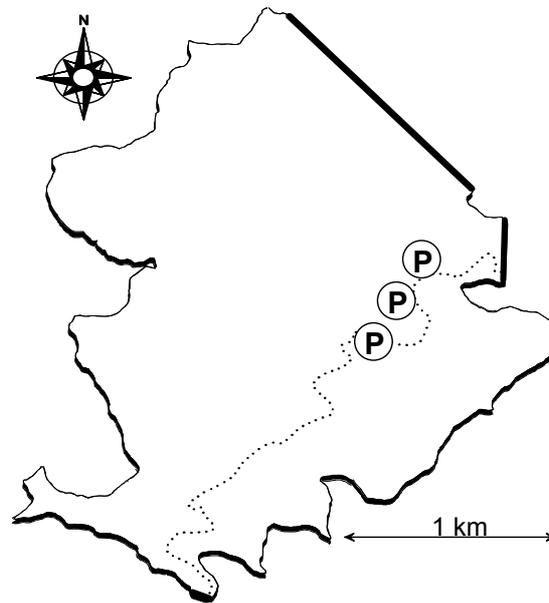


Abb. 2.1: Übersichtsskizze der Talsperre Bautzen mit den drei pelagischen Probenahmestationen, die Punktlinie veranschaulicht den ehemaligen Verlauf der Spree.

Die Probenahmen zu den vorliegenden Untersuchungen fanden im Bereich der größten Tiefe (Pelagial) der Talsperre an drei Einzelstationen statt (Abb. 2.1), wobei die Proben gepoolt wurden. Die Untersuchungsperiode lag in allen drei Jahren (1997-1999) im Zeitraum von Mai bis Juli. Eine Übersicht aller in der vorliegenden Untersuchung erfaßten Größen ist der Tabelle 2.1 zu entnehmen.

Mittels Sondenmessungen (Fa. WTW) wurden die Temperatur, der pH-Wert und der Sauerstoffgehalt bei jeder Probenahme in Meter-Schritten von der Oberfläche bis zum Grund gemessen. Der Phosphatgehalt wurde 1997 und 1998 im Rahmen anderer Untersuchungen (vgl. Tabelle 2.1) als vertikaler Mittelwert aus den Tiefen 0, 3, 5, 8 und 10 m ermittelt, 1999 mit der gleichen Methode (Molybdänblaumethode nach DEV 1993) im Rahmen der eigenen Untersuchungen als vertikaler Mittelwert in Meter-Schritten von der Oberfläche bis zum Grund bestimmt.

In den Jahren 1997 und 1998 wurde parallel zu den vorliegenden Untersuchungen der top-down-Einfluß potentieller Prädatoren (Fische, besonders 0+ Fische, invertierte Räuber wie *Leptodora*, *Chaoborus* und Hydracarina) in der Talsperre Bautzen auf die Daphnien untersucht (BOLLENBACH 1998, DÖRNER *et al.*, 2001, WAGNER *et al.*, submitted).

Die Bestimmung der Abundanz und der Populationsstruktur der Daphnien erfolgte durch HÜLSMANN (2001). Dazu wurden an den drei Probestellen der Talsperre (Abb. 2.1) im Pelagial in vertikalen Meter-Schritten mit einem 2 Liter-Friedinger-Schöpfer (Fa. Limnos) Proben entnommen, über eine 30 µm-Gaze angereichert und gepoolt, fixiert und am Lichtmikroskop ausgewertet (HÜLSMANN 2001).

Tabelle 2.1: Übersicht und Häufigkeit aller im Zeitraum der vorliegenden Untersuchung (jeweils Mai bis Juli) erfaßten Größen, die für die Entwicklung von *D. galeata* in der Talsperre Bautzen von Bedeutung sind (* Arbeitsgruppe Limnologie, Inst. f. Hydrobiol., TU Dresden; ** in Zusammenarbeit mit W.WEILER, IGB Berlin; *** HÜLSMANN (2001); **** BENNDORF *et al.* (2000), wö. wöchentlich)

	1997	1998	1999
Abiotische Größen			
Sichttiefe	2x wö.	2x wö.	2x wö.
Temperatur	2x wö.	2x wö.	2x wö.
Sauerstoff	2x wö.	2x wö.	2x wö.
pH-Wert	2x wö.	2x wö.	2x wö.
SRP (soluble reactive phosphate)	1x 14tägig*	1x 14tägig*	1x wö.
Nahrungsbedingungen			
POC <30 µm	2x wö.	2x wö.	2x wö.
POC 30-250 µm	2x wö.	2x wö.	2x wö.
Fettsäuregehalt	2x wö.**	1x wö.**	1x wö.**
part. Phosphor <30 µm	-	1x wö.	1x wö.
Bakterienabundanz	2x wö.	2x wö.	2x wö.
Filtrationsvorgang von <i>D. galeata</i>			
Morphologie	2x wö.	2x wö.	2x wö.
Physiologie (im Labor)	-	1x wö.	1x wö.
Filtrierrate (in situ)	1x wö.	1x wö.	1x wö.
Fitneßkriterien			
Populationsentwicklung	2x wö.***	2x wö.***	2x wö.***
Gelegegröße	2x wö.***	2x wö.***	2x wö.***
juvenile Wachstumsrate (im Labor)	1x wö.**	1x wö.	1x wö.
Überlebensrate adulter Daphnien (im Labor)	-	1x wö.	1x wö.
Genetische Variabilität	-	-	1x wö.
Top-down-Faktoren			
Invertebrate Prädation	1x wö.****	1x wö.****	1x wö.****
Fischprädation	1x wö.****	1x wö.****	-

2.2 Nahrungsbedingungen der Daphnien

Zur Charakterisierung der Nahrungsbedingungen für die Daphnien in der Talsperre Bautzen wurden sowohl quantitative als auch qualitative Faktoren verwendet, die Auflistung der Einzelfaktoren ist Tabelle 2.1 zu entnehmen.

Um möglichst nur eine Größe zur Beurteilung der Nahrungsbedingungen für die Daphnien zu erhalten, erfolgte eine Verknüpfung des gemessenen POC (Nahrungsquantität) und der Nahrungsqualitätsmerkmale (Phosphorgehalt, Fettsäuregehalt) zu einem Nahrungswertindex in verschiedenen Stufen. Aufgrund der Neuheit des Verfahrens wird dieses im Ergebnisteil näher erläutert.

Die Proben für die Bestimmung der Nahrungsfaktoren wurden in vertikalen Meter-Schritten an den drei Probestellen im Pelagial der Talsperre mit einem 2 Liter-Friedinger-Schöpfer (Fa. Limnos) entnommen und gepoolt. Über eine 30 µm-Gaze erfolgte dann die Filtration einer Teilprobe, um die flüssige Fraktion mit den für die Daphnien ingestierbaren Partikeln zu erhalten. Aus dieser wurden dann die drei Nahrungsfaktoren POC-Gehalt, Fettsäuregehalt und Phosphorgehalt (alle <30 µm) nach Filtration (0.2 bar) auf Glasfaser-Filtern mit einer Partikelretention größer 0.7 µm (Fa. FILTRAK, GMF 5) bestimmt. Für einen weiteren Teil der Probe erfolgte eine Filtration über eine 250 µm-Gaze und anschließend ebenfalls über eine 30 µm-Gaze. Für das Filtrieren des Partikelspektrums der Größenklasse 30-250 µm (nicht ingestierbare, aber abfiltrierbare Partikel für Daphnien) fanden dann ebenfalls die genannten Glasfaserfilter Anwendung, um diese Fraktion für die Bestimmung des POC 30-250 µm vorzubereiten. Für die spätere Erfassung der Bakterienabundanz wurde eine unfiltrierte Teilprobe (40 ml) der vertikalen Mischprobe entnommen und mit 5 ml 37%igem Formol fixiert.

POC-Bestimmung

Es wurden je nach Partikelgehalt der Probe 50 bis 600 ml in drei Parallelen filtriert und die Filter dann bis zur Gewichtskonstanz im Trockenschrank bei 60°C getrocknet. Anschließend erfolgte die Messung des Kohlenstoffgehalts durch Verbrennung der Probe im Kohlenstoff-Analyzer (Fa. LECO, C-200).

Bestimmung des Fettsäuregehalts

Da für die Bestimmung des Fettsäuregehalts sehr große Partikelmengen notwendig waren, wurde vor der Filtration über die Glasfaserfilter eine Einengung der Wasserprobe von 10 bis 18 Liter auf ca. 2 Liter mit einer Durchflußzentrifuge (Fa. HERAEUS, Contifuge 17RS) bei 20°C und 3000 U min⁻¹ vorgenommen. Das Überlaufwasser und die verbleibenden 2 Liter wurden dann nacheinander über die Glasfaserfilter (Fa. FILTRAK, GMF 5, je nach Partikelgehalt 3-7 Stück) filtriert und diese sofort bei -75°C eingefroren. Die Analyse wurde dann am IGB in Berlin durch W. WEILER vorgenommen. Vor der Extraktion wurde eine Fettsäure (23:0) als interner Standard hinzugefügt. Die Extraktion erfolgte dann in Anlehnung an BLIGH & DYER (1959). Die Filter wurden zur Förderung der Extraktion mit Ultraschall behandelt. Die Methylierung bzw. Transmethylierung in Fettsäuremethylester wurde mit einer Lösung aus Methanol und konz. Schwefelsäure im Verhältnis 95:5 (V/V) bei 80°C für 4 Stunden vorgenommen. Die Analyse der Fettsäuremethylester erfolgte dann am Gaschromatographen (HP 5890). Es kam eine polare Kapillarsäule (Omegawax 320) zur Anwendung, Trägergas war Helium (Details in KRIENITZ *et al.* 2000).

Bestimmung des Phosphorgehalts

Je nach Partikelgehalt der Probe erfolgte eine Filtration von 50 bis 600 ml in drei Parallelen über Glasfaser-Filter (Fa. FILTRAK, GMF 5). Die Filter wurden anschließend mit 40 ml aqua-dest. versetzt. Daran schloß sich die Bestimmung des Phosphatgehalts der Probe entsprechend der DIN-Methode (DEV 1993) zur Bestimmung des Gesamtphosphorgehalts einer Wasserprobe an.

Bakterienabundanz

Die Abundanz der Bakterien wurde nach Färbung mit 4,6-Diamidino-2-Phenylindol (DAPI) mit geringen Veränderungen nach der Methode von PORTER & FEIG (1980) bestimmt. Nach einer Anfärbezeit von 20 min mit dem Farbstoff (1 µg DAPI je 1 ml Probe) erfolgte eine Filtration von 1 ml der Probe über Polycarbonat-Filter (Fa. NUCLEPore, PC MB 0.2 µmB). Die Filter wurden anschließend am Epifluoreszenzmikroskop (Fa. ZEISS, Jenalumar, 10 x 100) bei Ölimmersion und einer Anregung von 365 nm ausgewertet. Die Erfassung der Bakterien erfolgte in zwei Größenklassen (< 0.3 µm und > 0.3 µm).

2.3 Morphologie des Filtrationsapparates

Die Untersuchungen zur Morphologie des Filtrationsapparates erfolgten an drei verschiedenen Größenklassen von *D. galeata*. Dazu wurden an jedem Probenahmetermin zunächst aus einem vertikalen 335 µm-Netzzug im Pelagial Tiere folgender Körperlängen im fixierten Zustand (Zuckerformol nach HANEY & HALL 1973) aussortiert: 1.00, 1.50 und 1.75 mm. Die Festlegung dieser Größen resultierte aus folgenden Überlegungen: 1.00 mm als untere Grenze, da Filterbeine dieser Tiere noch präpariert werden können, die Tiere aber überwiegend noch nicht adult sind; 1.50 mm und 1.75 mm, da Daphnien dieser Längen in der Talsperre Bautzen immer adult sind. Hier wurden jedoch zur Sicherheit zwei Längen gewählt, da bei Auftreten einer Sommerdepression meist die größten Daphnien verschwinden.

Zur Analyse der Morphologie der Filterkämme erfolgte die Bestimmung der Filterfläche eines Filterkammes des dritten Beines, die Zählung der Setae und die Messung der Intersetulae. Aus diesen Größen wurde dann nach einer selbst entwickelten Methode der relative Filterwiderstand der Filterkämme ermittelt.

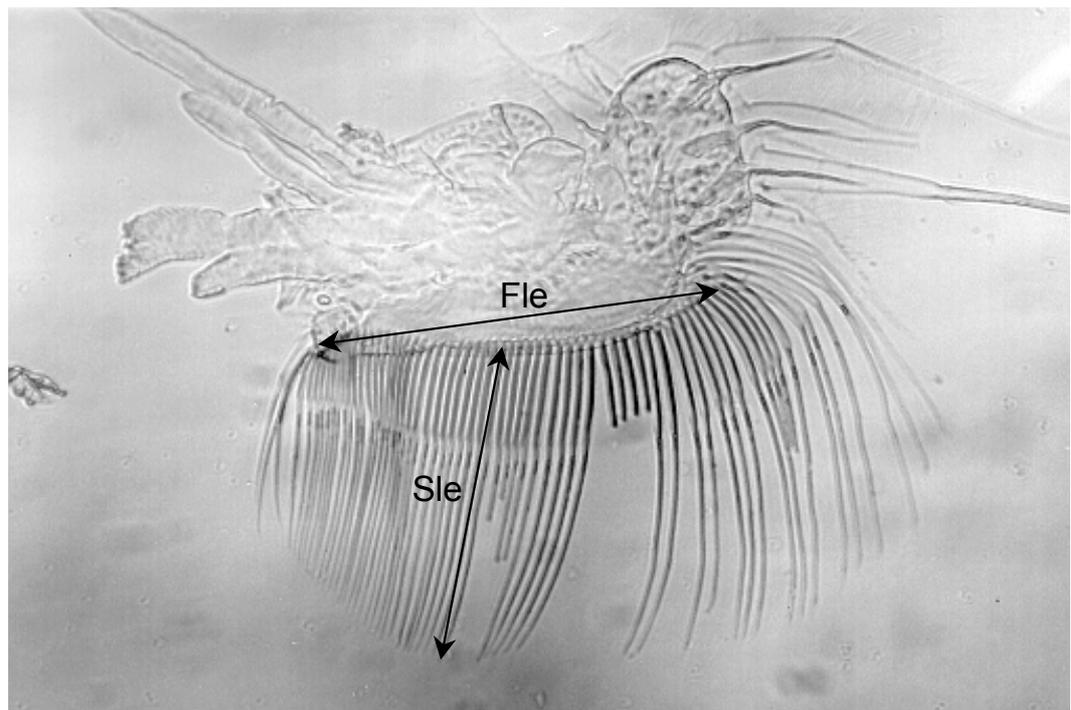


Abb. 2.2: Lichtmikroskopische Aufnahme (200fach) eines Filterkammes des dritten Beines von *D. galeata* (Fle = Filterkammlänge und Sle = Setalänge).

Filterfläche, Setaanzahl

Aus jeder der aussortierten Längengruppen erfolgte, soweit genügend Individuen vorhanden waren, die Präparation von jeweils sechs Tieren. Zunächst wurde am Lichtmikroskop (Fa. ZEISS, Jenalumar, 10 x 10) die Körperlänge der Daphnien gemessen (Kopfoberkante bis Ansatz der Spina), dann unter einem Kombistereo (Fa. ZEISS) bei einer Vergrößerung von 10 x 4 ein drittes Filterbein abpräpariert und auf einem Objektträger ausgebreitet (Abb. 2.2). Bei großen Filterbeinen erfolgte für eine bessere Handhabung die Präparation des Filterkammes vom Bein. Das war bei kleinen Filterbeinen nicht möglich. Anschließend fand am Lichtmikroskop (Fa. ZEISS, Jenalumar, 10 x 40) die Bestimmung der Setaanzahl (S_n) und die Messung der Setalänge sowie der Filterkammlänge statt. Die Setalänge (Sle) ergab sich aus fünf Einzelmessungen an jedem Filterkamm als arithmetisches Mittel, die Filterkammlänge (Fle) wurde an der Basis der Setae (Basislänge) gemessen.

Lichtmikroskopisch nicht möglich war die genaue Vermessung der Setabreite (Sdm) und des Setaabstandes (Sps), die bei BRENDENBERGER & GELLER (1985) in die Gleichung zur Berechnung der Filterfläche (PFA) eingehen:

$$PFA = \left(\sum Sle \cdot Sps\right) + \left(\sum Sle \cdot Sdm\right) \quad (1)$$

Dabei ist PFA die zweidimensionale Projektion der tatsächlichen Filterflächen (BRENDENBERGER & GELLER 1985). Aus o. g. Gründen wurde die Filterfläche unter der Annahme:

$$Fle = \sum Sps + \sum Sdm \quad (2)$$

vereinfacht wie folgt berechnet:

$$PFA = Sle \cdot Fle \quad (3)$$

Die Angaben für die Filterfläche PFA in der vorliegenden Arbeit beziehen sich immer nur auf die Filterfläche eines Filterkammes eines dritten Beines.

Intersetulae

Zur Ermittlung der Intersetulae (IS), Synonyme dazu sind Setulaabstand und Filtermaschenweite, wurden am Lichtmikroskop (Fa. ZEISS, Jenalumar) bei Ölimmersion (12.5 x 100) an drei verschiedenen Ausschnitten des Filterkammes (Basis, mittlerer Bereich und Spitze) Messungen vorgenommen. Pro Filterkamm wurden zehn zufällig gewählte Intersetulae

(als Summe über mehrere Setulae) in den ebenfalls zufällig ausgewählten drei Filterbereichen vermessen und anschließend durch die Setulaanzahl geteilt und um die jeweilige Setulabreite korrigiert. Die Setulabreite war bei den verschiedenen Größengruppen unterschiedlich, was ausgewählte Messungen an einzelnen Tieren ergaben (die Schärfe der Abbildung am Lichtmikroskop erlaubte nur selten eine exakte Bestimmung der Setulabreiten). Deshalb wurden aus Einzelmessungen bestimmte Setulabreiten über die Projektion von Diapositiven (Details in VOIGT 1996) für die einzelnen Größengruppen verwendet (Tabelle 2.2).

Tabelle 2.2: Setulabreiten für die ausgewählten Größengruppen von *D. galeata*

Körperlänge	Setulabreite
1.00 mm	0.12 μm
1.50 mm	0.15 μm
1.75 mm	0.17 μm

Filterwiderstand

Um die drei wesentlichen Meßgrößen (Filterfläche (PFA), Setaanzahl (S_n) und Intersetulae (IS)) zusammenzufassen, wurde ein dimensionsloses Maß als Filterwiderstand (R) bzw. relativer Filterwiderstand (R_{rel} , bezogen auf den Maximalwert (R_{max}) für jede Daphniengröße) der Filterbeine definiert. Die Berechnung erfolgte nach folgenden Gleichungen:

$$R = \frac{PFA * S_n}{IS} \quad (4)$$

$$R_{\text{rel}} = \frac{R}{R_{\text{max}}} \quad (5)$$

Durch die Verknüpfung der Fläche (PFA) und der sie mehr oder weniger starr strukturierenden Setaanzahl (S_n) mit einem Merkmal, das die Poren- bzw. Maschenweite des Filters charakterisiert (IS), konnte eine vergleichbare Größe, der Filterwiderstand (R), gebildet werden. Es handelt sich dabei um eine Größe, die als Maßeinheit entsprechend Gleichung (4) eine Längendimension (m) aufweisen würde. Zum besseren Vergleich der Werte unterschiedlich großer Daphnien erfolgte zusätzlich die Bildung von R_{rel} nach Gleichung (5), welcher sich gleichzeitig als dimensionslose Größe angeben läßt. Damit wurde eine Größe gefunden, die die

durch die Daphnien im Wasser bewegte Filterstruktur hinsichtlich Filtergröße und -dichte in einem quantitativ erfaßbaren Maß vereint.

Die bei BRENDELBERGER *et al.* (1986) verwendete Angabe zur absoluten offenen Fläche eines Filterkammes wurde für die vorliegende Auswertung als ungeeignet erachtet. Diese Größe resultiert einerseits aus einer komplizierten Berechnung und andererseits wird der geschlossene Teil des Filters, also die Filterstruktur an sich, nicht in dieser Größe eingeschlossen. Um diese aber in die Betrachtung einzubeziehen, wurde die genannte Größe R_{rel} eingeführt.

2.4 Schlagfrequenz der Filterbeine

In den Jahren 1998 und 1999 wurden an Daphnien aus der Talsperre Bautzen zusätzlich Messungen der Beinschlagfrequenz (verändert nach PLATH 1998) unter freilandähnlichen Bedingungen im Labor durchgeführt. Diese Messungen erfolgten am Lichtmikroskop (Fa. ZEISS, Jenalumar) unter Verwendung eines Infrarotfilters mittels Aufzeichnung durch eine Videokamera und anschließender Auswertung der Bildsequenzen (1998) bzw. durch online-Auswertung mittels einer geeigneten Software (Fa. MEDEASOFT, MedeaLab) (1999).

Zunächst wurden die aus der Talsperre Bautzen entnommenen Tiere (750 μm -Vertikalnetzzug im Pelagial) unter freilandähnlichen Bedingungen (Wasser und Temperatur) ins Labor transportiert. Durch einen Vaseline-Tropfen am Boden der Durchflußkammer (Eigenbau, Institut für Hydrobiologie) konnte die jeweils zu untersuchende Daphnie fixiert werden. Anschließend wurde aus einem permanent gerührten Vorratsgefäß mittels einer Peristaltikpumpe (Fa. ISMATEC, IPN-4) Talsperrenwasser (über 250 μm vorfiltriert) durch diese Kammer gepumpt. Für die Einstellung der Wassertemperatur am Mikroskop fand ein Temperiertisch (Fa. THALHEIM, Spezialanfertigung) Verwendung. Die Messungen fanden bei der Temperatur statt, bei der in der Talsperre Bautzen am gleichen Tag die Filtrierate bestimmt wurde (1998) bzw. immer bei einer Standardtemperatur von 18°C (1999), die auch bei den Durchflußexperimenten (Kap. 2.6) verwendet wurde.

Nach einer Akklimatisationszeit von 15 Minuten erfolgte die Aufzeichnung mehrerer Sequenzen (5 x 16 á 1 s) pro Daphnie. Dabei konnten Meßsequenzen, die durch Auswurfbewegungen der Furca-Kralle beeinflusst wurden, nicht verwendet werden. Die Furca-Bewegungen wurden über ein längeres Zeitintervall (0.5-2 min) ebenfalls für jede Daphnie erfaßt. Je Probenahmetermin wurden auf diese Weise innerhalb von 15 Stunden nach der Probenahme sechs bis acht adulte Daphnien untersucht.

2.5 Filtrierraten

Die Filtrierraten der Daphnien wurden unter Verwendung von Polystyrol-Kugeln mittels einer HANEY-Chamber (2.6 Liter, Eigenbau, Institut für Hydrobiologie) nach WAGNER (1998) in-situ gemessen. Dabei kamen $5.751 \pm 0.262 \mu\text{m}$ -Polystyrol-Kugeln (Fa. POLYSCIENCE, Fluoresbrite Microspheres) zur Anwendung, die mit destilliertem Wasser auf eine Konzentration von etwa 10^6 ml^{-1} eingestellt wurden. Die Bestimmung der Filtrierrate erfolgte in der Tiefe im Pelagial, wo die überwiegende Anzahl der Daphnien festgestellt wurde, meist in 3 – 6 Meter Tiefe. Während bei Daphniendichten über 20 Ind. L^{-1} das Experiment bei der natürlichen Daphniendichte durchgeführt werden konnte, fand bei geringeren Individuenzahlen (Sommerdepression) zur Anreicherung der Daphnien ein $335 \mu\text{m}$ -Planktonnetz Anwendung. Entsprechend den Nahrungsbedingungen in der Talsperre wurden dann 0.5 bis 2 ml der Kugelsuspension im Experiment zugegeben, so daß gemäß der zu erwartenden Filtrierleistung der Daphnien eine Anzahl von ca. 20-50 Kugeln ingestiert werden konnten. Aus diesem Grund erfolgten mehrere Experimente mit unterschiedlichen Kugelkonzentrationen. Die Dauer des Experiments lag zwischen 3 und 5 Minuten und damit immer unter der Darmpassagezeit, um Verluste der ingestierten Kugeln auszuschließen. Nach Beendigung des Experiments wurden die Daphnien über eine $250 \mu\text{m}$ -Gaze von der Suspension getrennt, mit CO_2 narkotisiert und anschließend mit Zuckerformol (HANEY & HALL 1973) fixiert. Zur Bestimmung der exakten Kugelkonzentration der Suspension erfolgte die Entnahme einer Teilprobe (10 ml), um diese nach Verdünnung durch Zählung am Fluoreszenzmikroskop in 1 ml-Sedimentationskammern zu bestimmen.

Die Auswertung der fixierten Daphnien erfolgte ebenfalls am Fluoreszenzmikroskop (Fa. ZEISS, Jenalumar) bei einer Anregung im Bereich von 510-520 nm. Zunächst wurde die Daphnienlänge bestimmt und dann die Kugelanzahl im Darm und außerhalb des Darmes in der Daphnie durch Zählung ermittelt. Es wurden pro Experiment zwischen 50 und 100 der Probe zufällig entnommene Daphnien in die Auswertung einbezogen.

Die Berechnung der spezifischen Filtrierrate (SFR in $\text{ml mgFM}^{-1} \text{ min}^{-1}$) erfolgte nach WAGNER (1998), wobei diese Größe auch als ingestionswirksame Filtrierrate bezeichnet wird, da nur die Kugeln im Darm beachtet werden:

$$SFR = \frac{K_{Da}}{K_{Su} \cdot \Delta t \cdot FM} \quad (6)$$

K_{Da} Kugeln im Darm einer Daphnie

K_{Su} Kugelkonzentration der Suspension in ml^{-1}

Δt Dauer des Experiments in min

FM Frischmasse von *D. galeata* in mg Ind^{-1} (bei einer Dichte von 1 mg mm^{-3}) nach der Biovolumenformel von HOPP & HORN (1984): $BV = 0.074 \cdot KL^{2.92}$

KL Körperlänge der Daphnie in mm

Aus den für jede einzelne untersuchte Daphnie berechneten Werten für die SFR wurde dann für jeden Probenahmetermin eine exponentielle Funktion (Gleichung 7) in Abhängigkeit von der Körperlänge der Daphnien ermittelt (HOPP & HORN 1984, WAGNER 1998), um für standardisierte Daphniengrößen (1.00, 1.50 und 1.75 mm) die SFR für den jeweiligen Probenahmetermin berechnen zu können und damit einen Vergleich zwischen den Probenahmen zu ermöglichen.

$$SFR = a \cdot e^{-b \cdot KL} \quad (7)$$

2.6 Durchflußexperimente

Zur Analyse der Wirkung der Nahrungsbedingungen auf das Daphnienwachstum (juvenile Daphnien) und zur Ermittlung der nicht-prädativen Mortalität (adulte Daphnien) wurden unter freiland-ähnlichen Bedingungen Durchflußexperimente in einem Durchflußkultursystem nach STICH & LAMPERT (1984) durchgeführt.

Alle Experimente wurden jeweils montags nach der Probenahme gestartet und sonntags beendet (Dauer: 6 Tage). Je Parallele erfolgte der Besatz mit 10 Daphnien (entweder juvenile oder adulte), die aus der Talsperre Bautzen entnommen wurden. Zusätzlich fand die Fixierung von 5-20 Daphnien aus der gleichen Probe zur Bestimmung der Startparameter statt. Alle Versuche fanden bei $18 \pm 0.5^\circ\text{C}$ und Kunstlicht (16h hell : 8h dunkel) statt. Die Wasservorratsgefäße

(10 L) wurden bei $4 \pm 0.5^\circ\text{C}$ im Dunkeln permanent gerührt. Das Pumpen des Mediums in die jeweils 250 ml großen Durchflußröhren erfolgte mittels einer Peristaltikpumpe (Fa. ISMATEC, IPN-8) mit einem Durchlauf von 1 L d^{-1} pro Röhre (Wassererneuerungsrate: 4 d^{-1}). Nach Beendigung der Experimente wurden die Daphnien über eine $250 \mu\text{m}$ -Gaze vom Medium getrennt und mit Zuckerformol (HANEY & HALL 1973) fixiert.

Der ingestierbare POC ($<30 \mu\text{m}$) wurde jeweils zu Beginn und Ende der Verwendung der einzelnen Suspensionen für die Experimente in zwei Parallelen nach der Methode in Kap. 2.2 bestimmt.

Juvenile Daphnien

Das Medium für die Durchflußexperimente mit juvenilen Daphnien wurde montags und donnerstags jeweils aus der Talsperre als vertikale Mischprobe (1 Meter-Schritte) entnommen und über $30 \mu\text{m}$ (1997, Ergebnisse von W. WEILER, IGB Berlin) bzw. über $250 \mu\text{m}$ (1998 und 1999) filtriert.

In der Talsperre Bautzen erfolgte mittels eines $750 \mu\text{m}$ -Netzzuges die Entnahme adulter Daphnien, die in einem Gefäß mit Talsperrenwasserfiltrat $<30 \mu\text{m}$ ins Labor transportiert wurden. Je Parallele (zwei) erfolgte dann der Besatz mit 10 Neonaten von *D. galeata* (entspricht etwa $40 \text{ Daphnien L}^{-1}$), welche alle innerhalb von 12 Stunden nach der Entnahme der Adulten aus der Talsperre im Labor geboren worden waren. Zusätzlich wurden aus der gleichen Probe 5-20 neonate Tiere zur Bestimmung der Länge bei Geburt mit Zuckerformol (HANEY & HALL 1973) fixiert.

Zur Auswertung erfolgte die Messung der Körperlänge der Daphnien am Lichtmikroskop (Fa. ZEISS, Laboval) und nachfolgend die Bestimmung der Biomasse am Ende (m_e) bzw. Start (m_s) mittels einer Längen-Gewichts-Beziehung für *D. galeata* (KASPRZAK 1984). Die Wachstumsrate (g) der juvenilen Daphnien wurde dann nach folgender Gleichung (z.B. LAMPERT & TRUBETSKOVA 1996) berechnet:

$$g = \frac{\ln(m_e) - \ln(m_s)}{\Delta t} \quad (8)$$

Adulte Daphnien

In den Jahren 1998 und 1999 wurden neben den Durchflußexperimenten zur Bestimmung der juvenilen Wachstumsrate auch wöchentlich Durchflußkulturen mit adulten Daphnien im gleichen Durchflußsystem, aber bei verschiedenen Nahrungsbedingungen (Tabelle 2.3) durchgeführt.

Im Jahr 1998 kamen entsprechend der zu testenden Hypothese drei verschiedene Medien zum Einsatz, 1999 beschränkten sich die Experimente dann auf den Vergleich von zwei verschiedenen Versuchs-Ansätzen.

Das sowohl 1998 als auch 1999 eingesetzte Medium „LAKE“ entsprach dem Medium, welches auch bei den Durchflußexperimenten mit juvenilen Daphnien verwendet wurde (über 250 µm-Gaze filtriertes Talsperrenwasser). Dieses wurde zu Beginn des Experiments und nach drei Tagen jeweils aus der Talsperre als vertikale Mischprobe (1 Meter-Schritte) entnommen.

Zur Prüfung der Hypothese, ob es bei einer drastischen Erhöhung der Nahrungskonzentration zu einer „Überlastung“ der Filterbeine der Daphnien kommt, die zu hohen Energieausgaben und schließlich zu erhöhter Mortalität führen kann, wurde 1998 der Ansatz „HIGH“ gewählt. Dazu erfolgte mittels einer Durchflußzentrifuge eine Partikelanreicherung des über 250 µm filtrierten Talsperrenwassers, um ungefähr die doppelte Partikelkonzentration von „LAKE“ zu erhalten.

Tabelle 2.3: Übersicht der verwendeten Versuchsansätze und Medien bei Durchflußexperimenten mit adulten Individuen von *D. galeata*.

Jahr	Bezeichnung	Anzahl		Medium
		Versuche	Parallelen	
1998	LAKE	6	3	vertikale Mischprobe Talsperrenwasser, filtriert über 250µm
	HIGH	6	3	wie LAKE, mit Partikelanreicherung etwa auf das Zweifache von LAKE
	LOW	6	2	Quellwasser plus <i>Scenedesmus spec.</i> , geringer C-Gehalt (0.3 – 0.5 mg L ⁻¹)
1999	LAKE	8	4	vertikale Mischprobe Talsperrenwasser, filtriert über 250µm
	CONST	8	4	Quellwasser plus <i>Scenedesmus spec.</i> , konstanter C-Gehalt bei ca. 1 mg L ⁻¹

Als Kontrolle möglicher unbekannter Einflüsse des Talsperrenwassers wurde ein natürliches Quellwasser (Artesischer Brunnen, Dresden) mit einer von *Scenedesmus spec.* dominierten Nahrungssuspension versetzt. Dieses Quellwasser ist nach eigenen Erfahrungen ein geeignetes Medium für Daphnienkulturen. Die zugefügte Nahrungssuspension stammte von einer aller drei Tage mit Nährstoffen gut versorgten und über 30 µm filtrierten Labormischkultur. Dabei wurde durch Zugabe der Nahrungssuspension zum Quellwasser ein POC <30 µm von 0.3 – 0.5 mg L⁻¹ eingestellt, der den in der Talsperre Bautzen niedrigsten gemessenen Nahrungskonzentrationen entspricht (Ansatz „LOW“).

Im Jahr 1999 erfolgte dann eine Veränderung der verwendeten Medien. Während das Medium „LAKE“ wie im Vorjahr zur Anwendung kam, wurde als zweite Suspension ein hinsichtlich des POC-Gehaltes möglichst konstantes Medium „CONST“ mit einem POC <30 µm von ca. 1 mg L⁻¹ aus dem genannten Quellwasser und der *Scenedesmus*-Suspension hergestellt. Ziel war dabei, indirekte Zusammenhänge zwischen der bereits 1998 beobachteten Mortalität adulter Daphnien und der Morphologie des Filtrationsapparates erklären zu können, die möglicherweise über physiologische Veränderungen (Beinschlagfrequenz, Rejektionsrate) und den Einfluß der Nahrungsqualität wirksam werden, nicht aber über die Quantität der Nahrung.

Je Versuch und Parallele erfolgte der Besatz mit 10 adulten Daphnien, die aus der Talsperre Bautzen entnommen wurden (vertikaler 750 µm-Netzzug). Zusätzlich fand die Fixierung von 5-20 Daphnien aus der gleichen Probe zur Bestimmung der Startparameter (Körperlänge und Eizahl) statt.

Zur Auswertung wurde die Körperlänge der Daphnien am Lichtmikroskop (Fa. ZEISS, Laboval) gemessen sowie die Anzahl der Eier und der bereits während des Versuches geschlüpften juvenilen Daphnien bestimmt. Anhand des Vergleiches der Körpergröße der Daphnien zum Ende des Experimentes mit den Startwerten konnte außerdem die Anzahl der überlebenden adulten Daphnien festgestellt werden, welche zu Beginn des Experiments eingesetzt wurden.

Zum Vergleich der Versuche und Ansätze untereinander erfolgte dann die Bestimmung folgender Größen:

- Überlebensrate der eingesetzten Daphnien
- Nachkommen je adulte Daphnie (Anzahl Juvenile + Eier je eingesetzte Daphnie)

2.7 Genetische Variabilität

Die Untersuchungen zur genetischen Vielfalt von *D. galeata* in der Talsperre Bautzen wurden mittels Allozymelektrophorese durchgeführt. Diese erfolgten im Rahmen der vorliegenden Arbeit nur im Jahr 1999. Dazu wurden wöchentlich an jedem Probenahmetermin zwischen 50 und 100 lebende Tiere aus einem 500 µm-Netzzug aussortiert, in aqua dest. gewaschen und sofort bei -75°C eingefroren. Diese niedrige Temperatur ist wichtig, damit die Enzyme erhalten bleiben, anhand derer die Analyse der genetischen Vielfalt durchgeführt wurde. Ausgewählt wurden zwei Enzyme: Aldehydoxidase (AO) und Phosphoglucomutase (PGM). Diese Allozyme weisen nach Untersuchungen von VOIGT (1996) und RITTER (1997) in der Population von *D. galeata* der Talsperre Bautzen eine interklonale Diversität auf. Mittels horizontaler Cellulose-Acetat-Elektrophorese wurden für jedes Individuum die Allelkombinationen der beiden Enzyme nach Anfärben mit speziellen Farbstoffmischungen (Tabelle 2.4) ermittelt.

Für die Elektrophorese fanden Cellulose-Acetat-Platten (76 x 76 mm) Anwendung, auf die der zermörserte Extrakt (in aqua dest.) von 10 Individuen jeweils einzeln aufgetragen wurde. Nach einer Elektrophoreselaufzeit von 35 bis 40 min bei 12°C (Laufpuffer: Tris-Glycin) und 250 V erfolgte die Anfärbung der aufgetrennten Enzymloci und deren Auswertung.

Tabelle 2.4: Farbstoffmischungen zum Anfärben der beiden Enzyme Aldehydoxidase (AO) und Phosphoglucomutase (PGM), Angaben für eine Cellulose-Acetat-Platte (verändert nach HEBERT & BEATON 1993); MTT: Dimethylthiazolyl-Diphenyltetrazolium-Bromid, PMS: Phenazin-Methosulfat, NAD: Nicotin-amid-Adenin-Dinucleotid.

Aldehydoxidase (AO)	Phosphoglucomutase (PGM)
0.5 ml Tris HCl, pH 8.0	1.0 ml Tris HCl, pH 8.0
4 Tropfen MTT	4 Tropfen MTT
4 Tropfen PMS	4 Tropfen PMS
1.5 ml NAD-Lösung (2 mg ml ⁻¹)	1.5 ml NAD-Lösung (2 mg ml ⁻¹)
1 Tropfen Benzaldehyd	5 Tropfen MgCl ₂
2 ml Agar	1 Spatelspitze Glucose-1-Phosphat
	5 µl Glucose-6-Phosphat-Dehydrogenase
	2 ml Agar

Dabei traten verschiedene Kombinationen der Enzymloci bzw. Allele auf, anhand derer dann Aussagen über relative genetische Unterschiede erfolgten. Auf jeder Cellulose-Acetat-Platte wurde ein Klon mit bekanntem Enzymaktivitätsmuster (Marker-Klon H 70) mitgeführt.

In Abhängigkeit der Quartärstruktur (Aldehydoxidase (AO) ist ein Dimer, Phosphoglucomutase (PGM) ein Monomer) des Enzyms und der vorhandenen Allelzahlen können verschiedene Kombinationen auftreten. Diese werden als jeweils verschiedene Klongruppen bezeichnet, da weitere Unterschiede innerhalb der Klongruppe vorhanden sein können, so daß diese auch mehrere Einzelklone einschließen kann.

2.8 Statistische Verfahren

Für die statistischen Auswertungen der Datensätze wurde STATSOFT, INC. (1995) verwendet, einfache Korrelationen und Regressionen wurden mit Excel 97 (Fa. MICROSOFT) berechnet. Soweit nicht anders angegeben, wurde eine Irrtumswahrscheinlichkeit von $p = 0.05$ als Signifikanzgrenze verwendet.

Bei der Auswertung der unterschiedlichen Ansätze der Durchflußkulturen wurde eine 2-Wege-ANOVA durchgeführt, als post-hoc Test fand der Tukey-Test Anwendung.

3 Ergebnisse

3.1 Populationsentwicklung von *D. galeata* im Biomanipulations-Freilandexperiment

Im Mittelpunkt der vorliegenden Untersuchungen stand die Phase der Entwicklung der Population von *Daphnia galeata* im Übergang vom Frühjahrs-Klarwasserstadium zum Sommeraspekt. Aus diesem Grund erfolgte die Probenahme in der biomanipulierten Talsperre Bautzen in den Untersuchungsjahren 1997, 1998 und 1999 jeweils im Zeitraum von Mai bis Juli.

In allen drei untersuchten Jahren trat im Mai eine Massenentwicklung von *D. galeata* auf. Mitte Juni (1997) bzw. Anfang Juni (1998) fand ein Zusammenbruch der Population (Sommerdepression) statt, der durch eine drastische Abnahme der Abundanz und das Fehlen großer Daphnien gekennzeichnet war. Im Jahr 1999 trat dagegen trotz einer starken Abundanzabnahme großer Individuen Mitte Juni (Abb. 3.20) keine Sommerdepression auf (Abb. 3.1).

3.2 Abiotische Größen

Die untersuchten drei Frühsommerentwicklungen der Jahre 1997, 1998 und 1999 wiesen bezüglich der für Daphnien bedeutsamen abiotischen Größen sowohl Unterschiede als auch Gemeinsamkeiten auf (Abb. 3.2). Insgesamt war jedoch die Entwicklung der abiotischen Verhältnisse in allen drei Jahren sehr ähnlich. Anhand der Darstellung der Sauerstoffkonzentration in 8 m Tiefe wird deutlich, daß in jedem Jahr Phasen einer stabilen Schichtung des Wasserkörpers (geringe Sauerstoffgehalte in 8 m) aufgetreten sind (Abb. 3.2).

Die Ähnlichkeit der Jahre spiegelt sich ebenfalls in der Entwicklung der Orthophosphat-Konzentration (SRP) wider, die in allen drei Jahren im Klarwasserstadium zunahm. Im Jahr 1999 war aber nachfolgend im Sommer eine stetige Abnahme der SRP-Konzentration zu beobachten, während diese 1997 und 1998 im Juli erneut anstieg (Abb. 3.3). Im Klarwasserstadium (Sichttiefe größer als 2,5 Meter) traten in allen drei Jahren hohe Sichttiefen auf (Abb. 3.3), im Sommer konnten diese nur 1999 beobachtet werden. Dadurch war die Sichttiefe in der Talsperre 1999 insgesamt deutlich höher, als in den beiden vorangegangenen Jahren (Abb. 3.4).

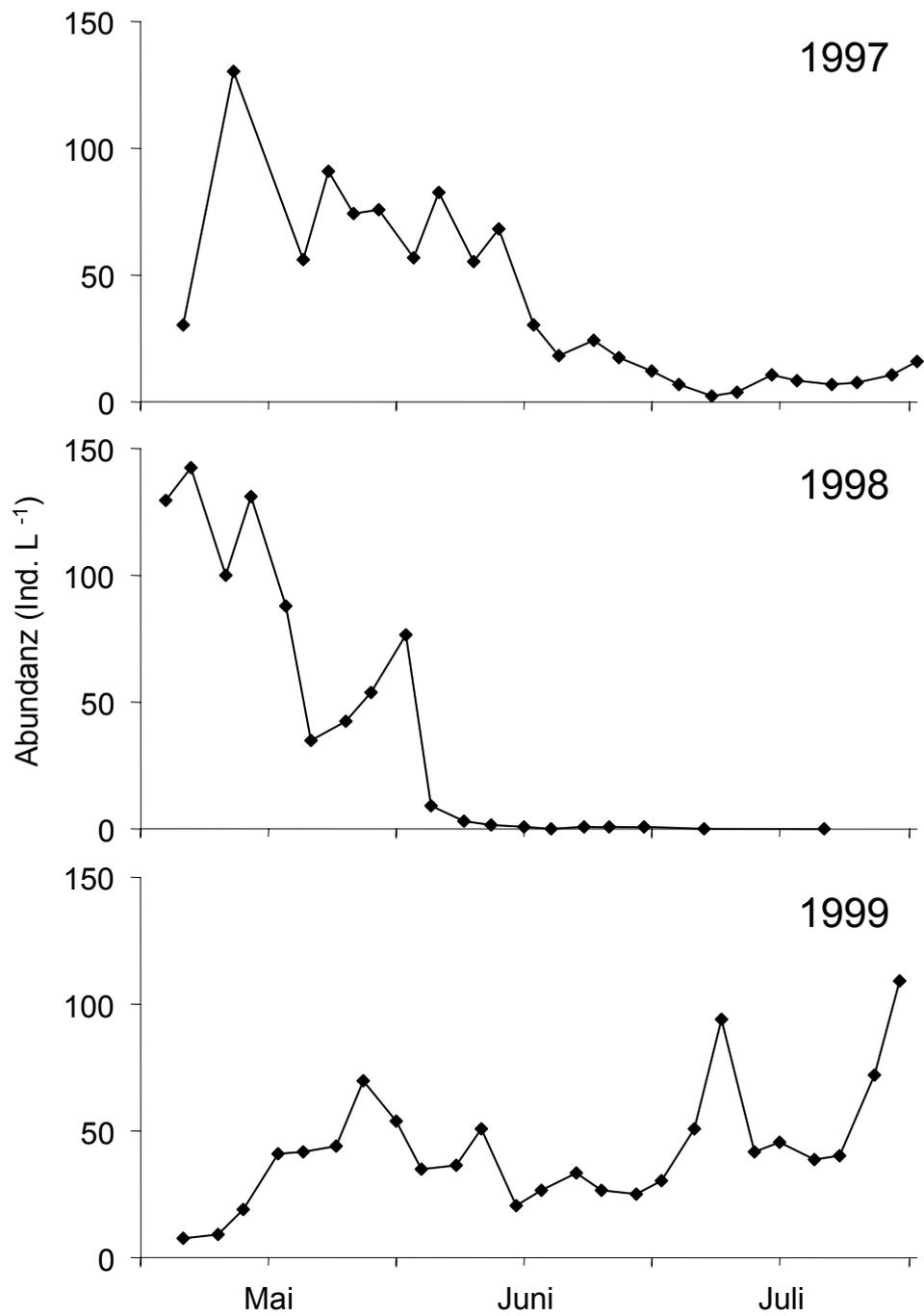
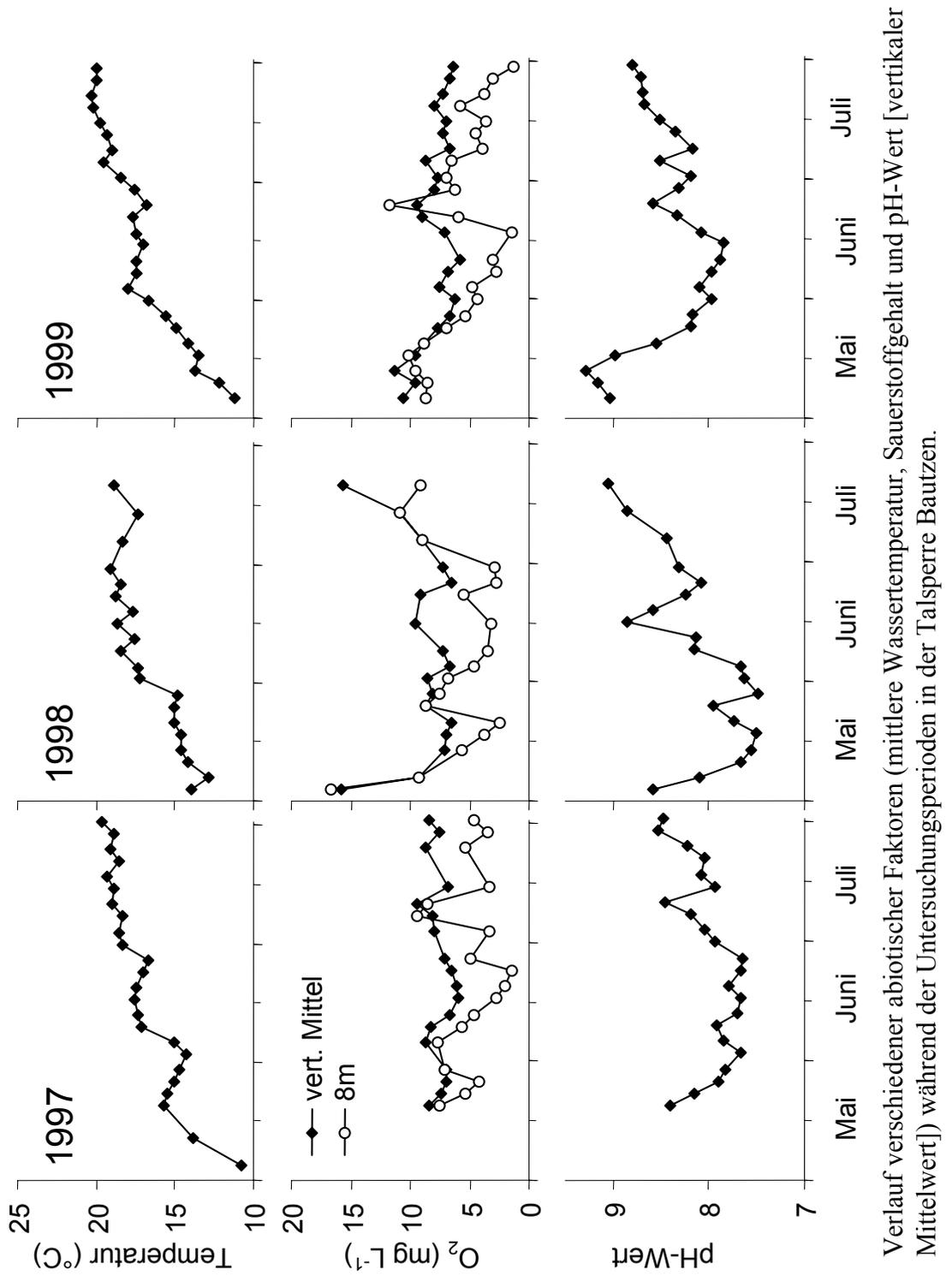


Abb. 3.1: Abundanzentwicklung von *D. galeata* in der Talsperre Bautzen, Daten von HÜLSMANN (2001).



Verlauf verschiedener abiotischer Faktoren (mittlere Wassertemperatur, Sauerstoffgehalt und pH-Wert [vertikaler Mittelwert]) während der Untersuchungsperioden in der Talsperre Bautzen.

Abb. 3.2

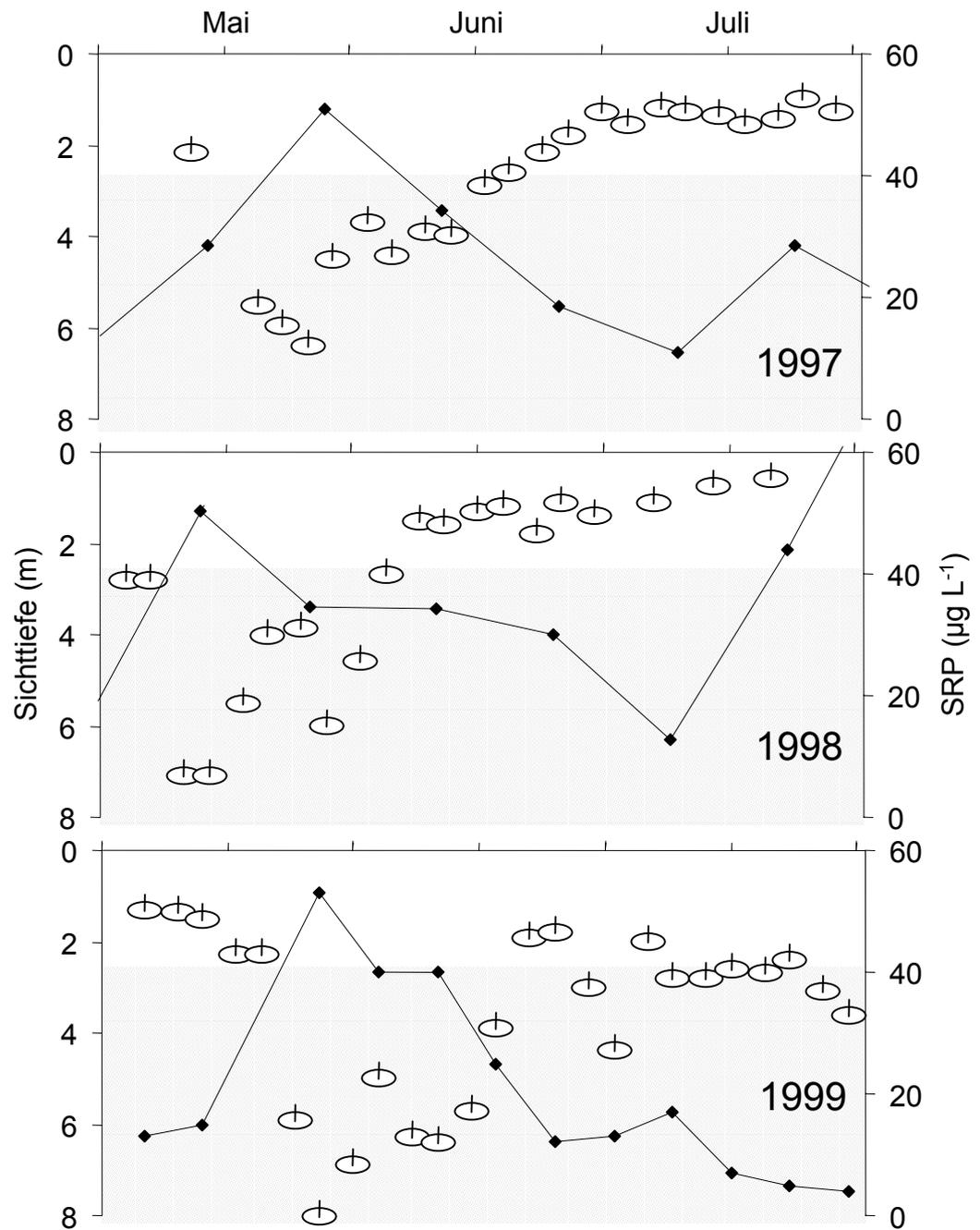


Abb. 3.3: Sichttiefen und mittlerer Orthophosphatgehalt (SRP) während der Untersuchungsperioden in der Talsperre Bautzen. Schattierte Flächen markieren den Sichttiefenbereich > 2.5 m, der als Klarwasserstadium definiert wurde. Orthophosphatwerte für 1997 und 1998 von der Arbeitsgruppe Limnologie, Inst. f. Hydrobiol., TU Dresden.

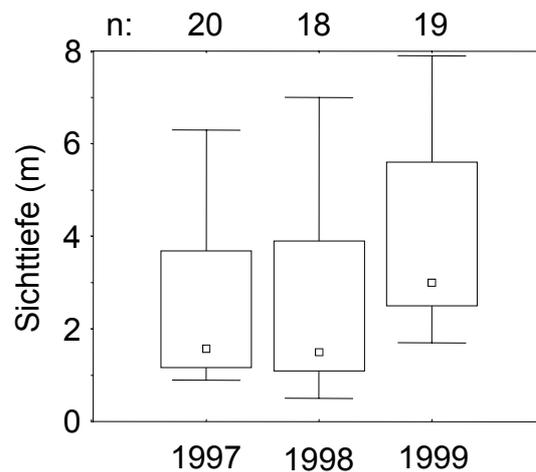


Abb. 3.4: Vergleich der Sichttiefen (Median, 25-75 % Bereich sowie Maximal- und Minimalwert) der drei Untersuchungsjahre (Betrachtungszeitraum: Zeitpunkt des Maximums der Sichttiefe bis Ende Juli, n: Anzahl der Meßwerte).

3.3 Nahrungsbedingungen der Daphnien

POC-Gehalt des Sestons

In allen drei Jahren war zunächst nach der Frühjahrsmassenentwicklung der Diatomeen (Ende April/Anfang Mai) eine Abnahme des POC $<30 \mu\text{m}$ auf etwa $0,4 - 0,6 \text{ mg L}^{-1}$ zu beobachten (Klarwasserstadium). In den Jahren 1997 und 1998 kam es dann im Juni zu einem starken Anstieg des POC $<30 \mu\text{m}$ auf über 1 mg L^{-1} , der von einem Anstieg des POC $30-250 \mu\text{m}$ begleitet wurde. Dieser Anstieg des POC $30-250 \mu\text{m}$ trat auch 1999 Mitte Juni auf, setzte sich dann aber nicht fort, lediglich Mitte Juli kam es zu einem kurzzeitigen Anstieg (Abb. 3.5).

Anfang Juli 1997 und 1998 trat im Phytoplankton der Taslsperre eine kurzzeitige Massenentwicklung von *Aulacoseira* spp. auf, danach dominierte 1997 *Microcystis* spp. und 1998 kam es zu einer Massenentwicklung von *Plankthotrix agardhii*. Die Kurzfäden der letztgenannten Art fanden sich aufgrund ihrer Form und Größe in beiden gemessenen Fraktionen des POC wieder. Im Jahr 1999 waren die Phytoplanktonbiomassen insgesamt gering, es traten auch keine nennenswerten Mengen von Cyanobakterien auf. Im Sommer kam es dann zu einer Massenentwicklung von *Ceratium hirundinella*.

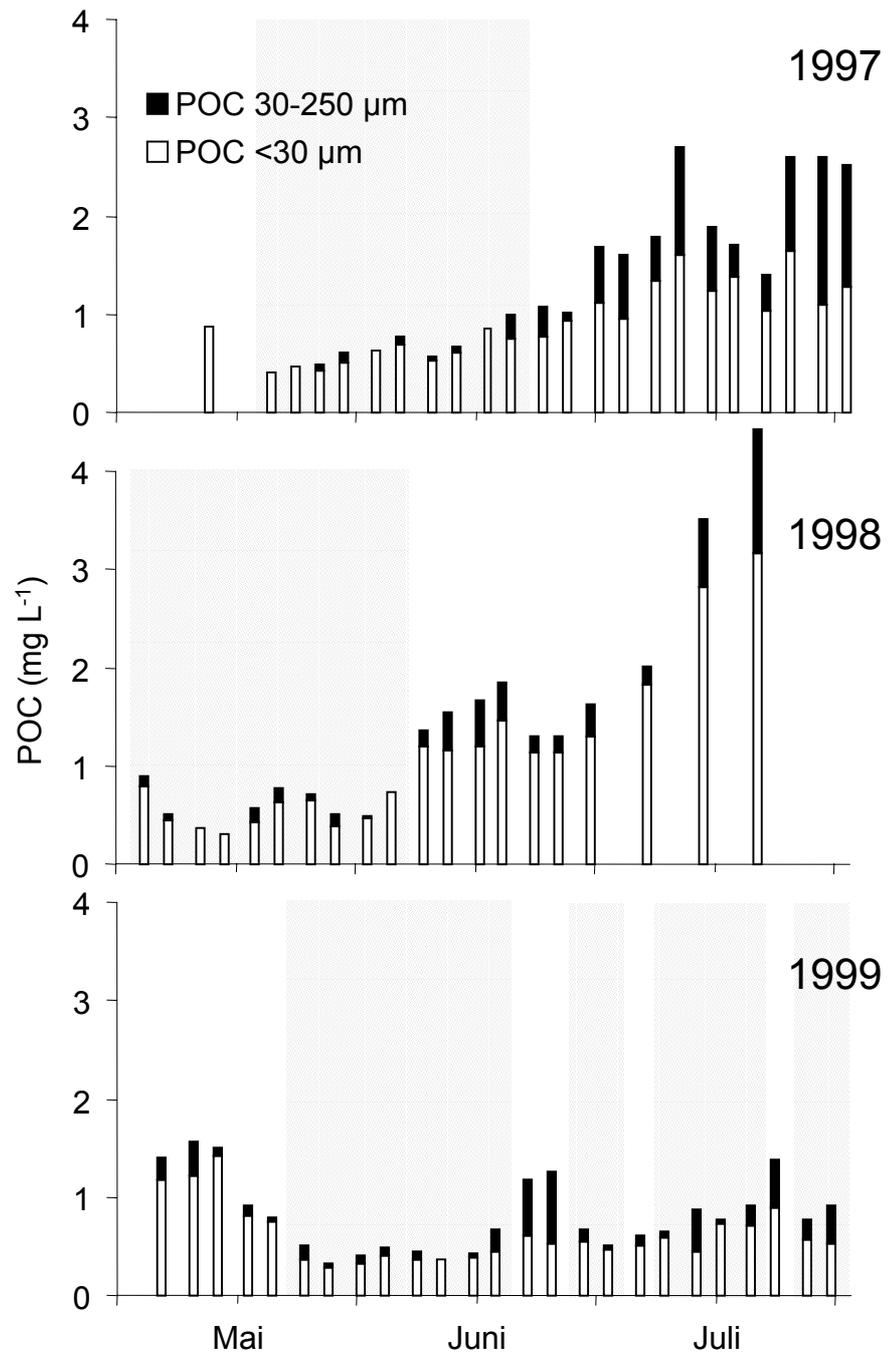


Abb. 3.5: POC-Gehalt in der Talsperre Bautzen in zwei verschiedenen Fraktionen. Schattierte Flächen markieren Klarwasserphasen mit Sichttiefen > 2.5 m.

Fettsäuregehalt des Sestons

Ein Vergleich der absoluten Fettsäuregehalte im Seston $<30\ \mu\text{m}$ zwischen den Untersuchungsjahren zeigt, daß ein wesentlicher Unterschied zwischen 1999 und 1998 darin bestand, daß Anfang bis Mitte Mai 1999 der Gesamtfettsäuregehalt höher als im vergleichbaren Zeitraum 1998 war, während Ende Juli in beiden untersuchten Jahren hohe Werte auftraten (Abb. 3.6).

Der Anteil der Eicosapentaensäure, einer wichtigen ungesättigten Fettsäure, am Gesamtfettsäuregehalt war ebenfalls sehr verschieden (Abb. 3.6). So trat 1998 ein ausgeprägtes Maximum Anfang Juni auf, im Jahr 1999 wurden dagegen Anfang Mai maximale Werte für den Eicosapentaensäuregehalt des Sestons gefunden, die nachfolgend deutlich geringer waren und erst Ende Juli wieder deutlich anstiegen. Charakteristisch für das Jahr 1999 war zudem der ähnliche Verlauf des Gesamtfettsäuregehaltes und der Eicosapentaensäure im Seston, der 1998 nicht beobachtet werden konnte.

Phosphorgehalt des Sestons

Die Menge des partikulären Phosphors im Seston $<30\ \mu\text{m}$, die 1998 und 1999 parallel zur Bestimmung des partikulären Kohlenstoffes (POC $<30\ \mu\text{m}$) analysiert wurde, wies während des Klarwasserstadiums in beiden untersuchten Jahren geringe Werte auf (Abb. 3.7). Während aber das Minimum der Konzentration des partikulären Phosphors im Wasser 1998 erst nach dem Klarwasserstadium auftrat, konnte es 1999 bereits zu Beginn des Klarwasserstadiums beobachtet werden. Das führte 1998 in Verbindung mit der starken Zunahme des partikulären Kohlenstoffes (POC $<30\ \mu\text{m}$) zu sehr geringen Phosphorgehalten der Sestonpartikel im Vergleich zum Kohlenstoffgehalt, so daß das gewichtsspezifische P:C-Verhältnis am Ende der Klarwasserphase stark abnahm. Daraus resultierte eine Qualitätsminderung des Sestons als Nahrungsgrundlage der Daphnien, da bezüglich des P:C-Verhältnisses der Schwellenbereich von $6.7\text{-}12\ \mu\text{g mg}^{-1}$ (URABE & WATANABE 1992) über längere Zeit erreicht bzw. unterschritten wurde (Abb. 3.7). Im Jahr 1999 war demgegenüber ein Erreichen dieses Bereiches nur kurzzeitig zu beobachten. Die 1998 beobachtete starke Abnahme des P-Gehaltes im Seston zwischen dem 04.06.1998 und dem 11.06.1998 trat genau in der Zeit auf, in der die Abundanz von *D. galeata* in der Talsperre Bautzen deutlich zurückging (Abb. 3.1).

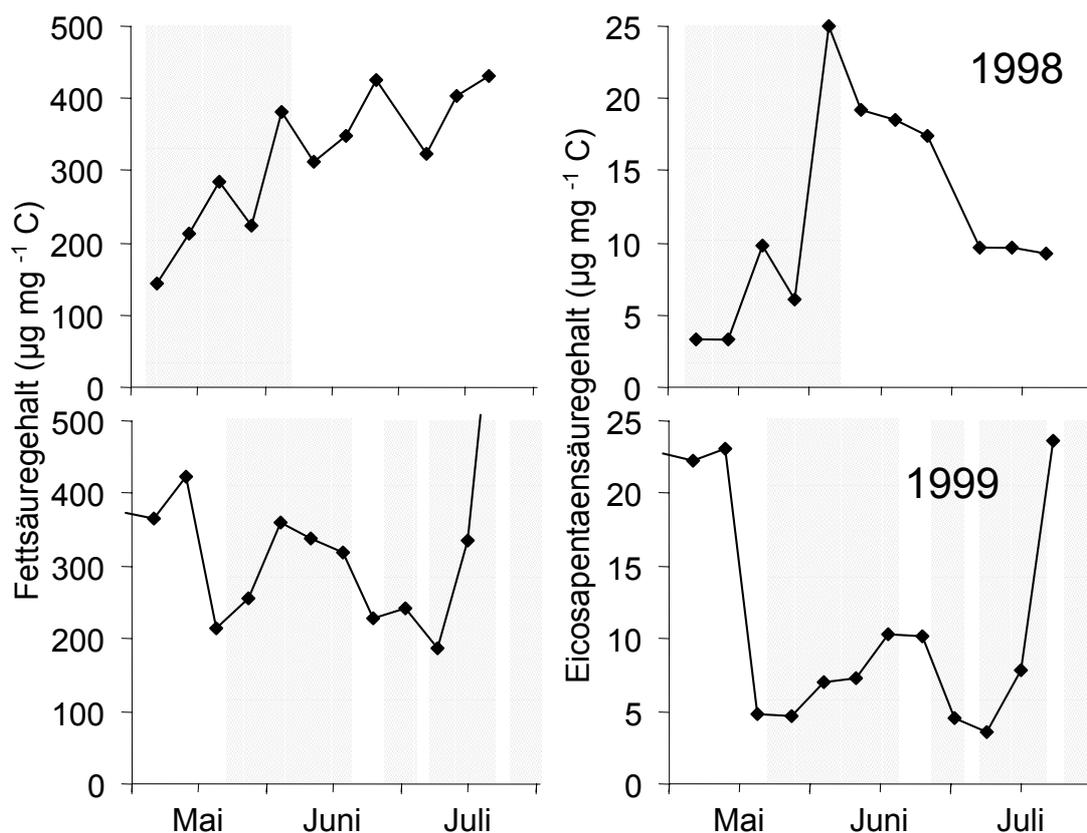


Abb. 3.6: Gesamtfettsäure-Gehalt (links) und Eicosapentaensäuregehalt (rechts) im Seston ($<30 \mu\text{m}$) der Talsperre Bautzen. Schattierte Flächen markieren Klarwasserphasen mit Sichttiefen > 2.5 m. Datenerhebung durch W. Weiler, IGB Berlin.

Bakterienabundanz

Bei der Erfassung des POC liegt entsprechend der verwendeten Filter (vgl. Kap. 2) die Untergrenze der zurückgehaltenen Partikel im Bereich von $0.7 \mu\text{m}$. Dadurch ist die Berücksichtigung kleinerer Partikel, zu denen auch Bakterien gehören, nicht gegeben. Aus diesem Grund wurde die Bakterienabundanz in der Talsperre Bautzen als potentielle Nahrungskomponente der Daphnien durch Zählung erfasst (Abb. 3.8). Während des gesamten Untersuchungszeitraumes dominierten im Freiwasser Bakterien mit einer Größe $<0.3 \mu\text{m}$. In diesem Größenbereich konnten 1997 zeitweilig über 10 Mio. Zellen ml^{-1} festgestellt werden. Im Jahr 1998 war das erreichte Maximum geringer, 1999 wurden maximal noch etwa 6 Mio. Zellen ml^{-1} gefunden. Dagegen war die Abundanz der Bakterien $>0.3 \mu\text{m}$ (bis etwa $1.0 \mu\text{m}$) 1997 sehr gering, während 1998 Mitte Juni und 1999 zum Anfang des Untersuchungszeitraumes ein

deutliches Maximum auftrat. Die geringste Abundanz wurde in dieser Größengruppe 1999 während der Klarwasserphase beobachtet, 1997 dagegen lag in dieser Phase das Maximum. 1998 war eine nahezu kontinuierliche Zunahme der Abundanz großer Bakterien im Klarwasserstadium zu verzeichnen.

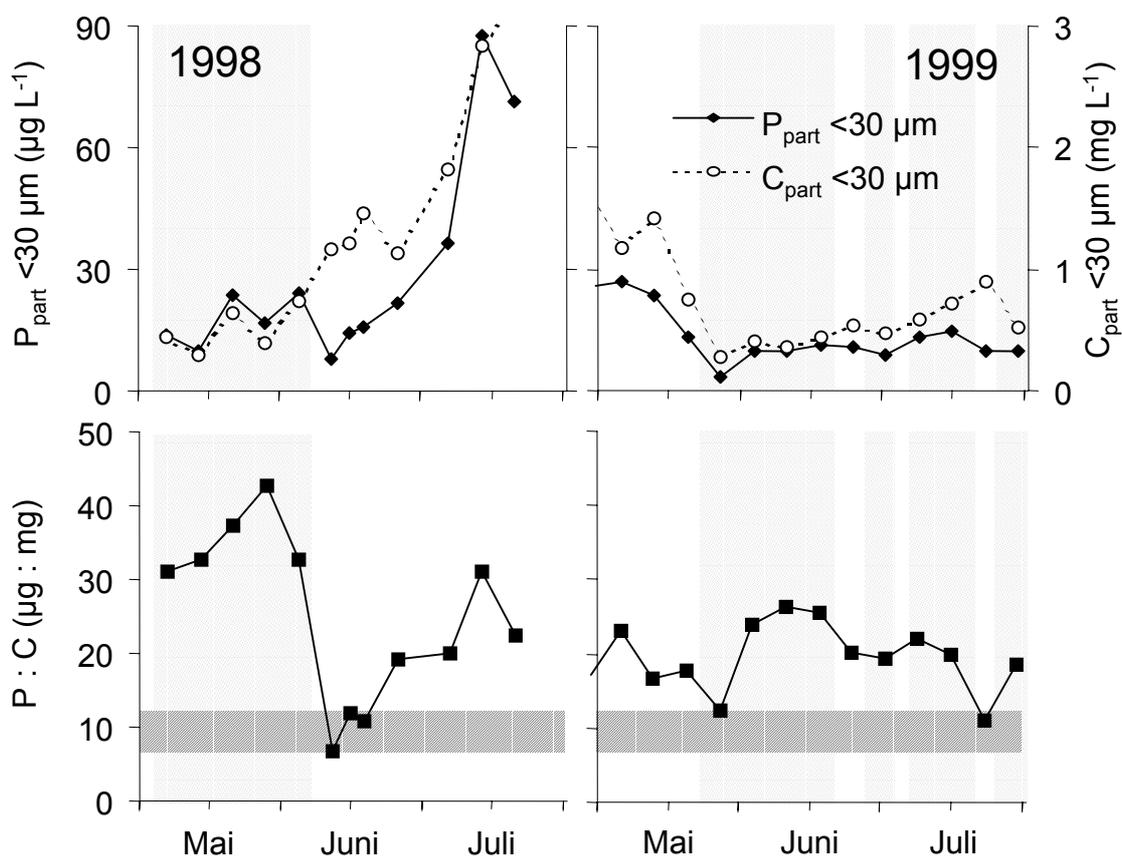


Abb. 3.7: Partikulärer Phosphorgehalt ($P_{\text{part}} < 30 \mu\text{m}$) in der Talsperre Bautzen im Vergleich mit dem partikulären C-Gehalt ($C_{\text{part}} = \text{POC} < 30 \mu\text{m}$, oben) und gewichtsspezifisches Verhältnis von P:C im Seston $< 30 \mu\text{m}$ (unten). Schattierte Flächen markieren Klarwasserphasen mit Sichttiefen $> 2.5 \text{ m}$. Das graue Band (unten) markiert den Phosphorlimitationsgrenzbereich für *D. galeata* ($6.8\text{--}12 \mu\text{gP mgC}^{-1}$ nach URABE & WATANABE 1992).

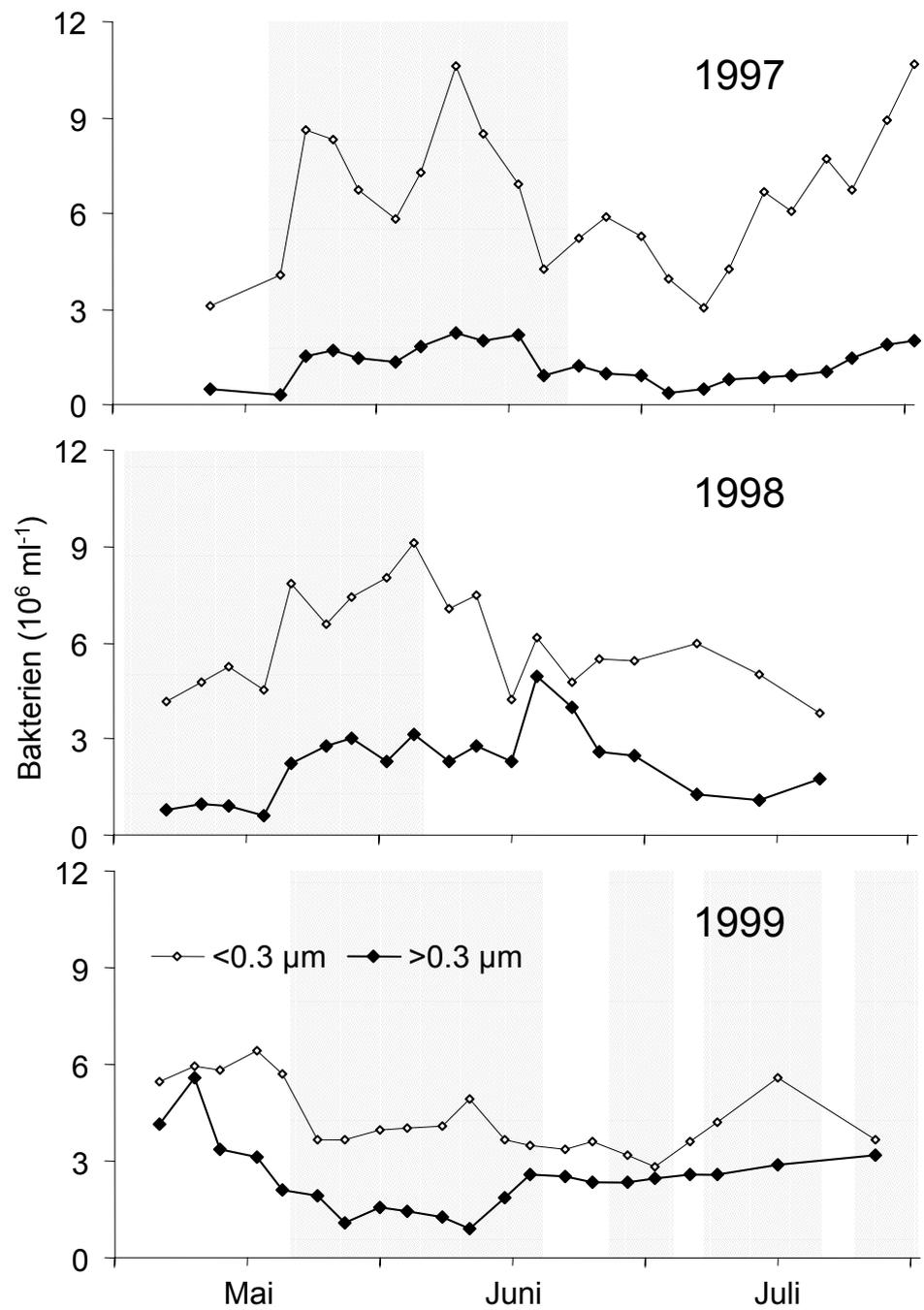


Abb. 3.8: Vertikaler Mittelwert der Bakterienabundanz in zwei Größengruppen in der Talsperre Bautzen. Schattierte Flächen markieren Klarwasserphasen mit Sichttiefen $> 2.5 \text{ m}$.

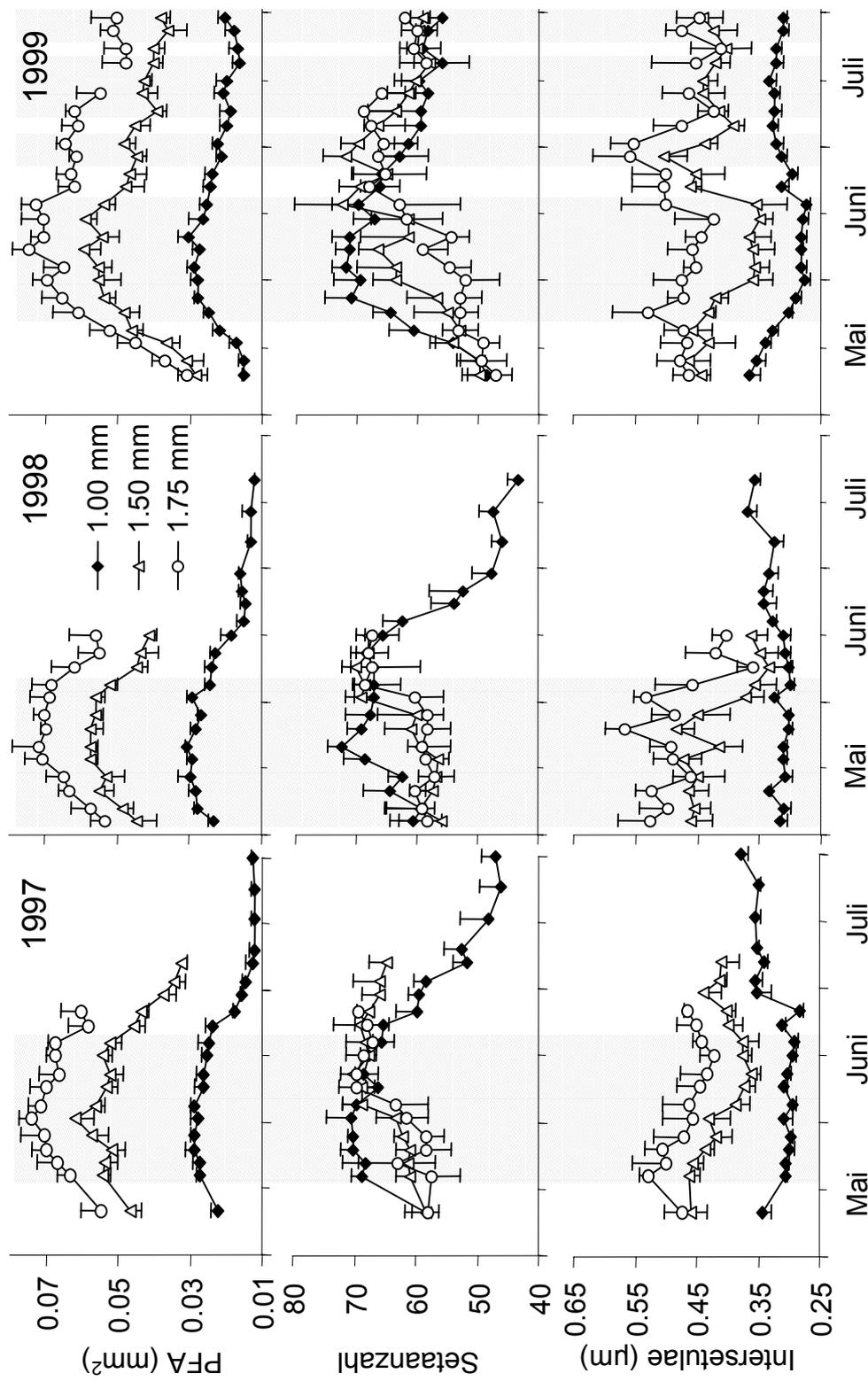
3.4 Morphologie des Filtrationsapparates

Die bisher gezeigten Veränderungen der Nahrungsbedingungen lassen erwarten, daß die Daphnien sich diesen Gegebenheiten anpassen. Entsprechend der überwiegend ähnlichen Änderung der Nahrungsmenge während des Eintretens des Klarwasserstadiums waren in allen drei Jahren auch die morphologischen Veränderungen der Filterbeine sehr ähnlich, wobei in Abhängigkeit von der Daphniengröße bzw. vom Daphnienalter verschiedene charakteristische Muster hinsichtlich der morphologischen Veränderungen beobachtet wurden. Nach dem Eintreten der Sommerdepression 1997 und 1998 war aufgrund des Fehlens großer Daphnien nur die Analyse von Daphnien der Größe 1.00 mm möglich.

Filterfläche, Setaanzahl

Während nach anfänglich guten Nahrungsbedingungen in der Zeit der Frühjahrmassenenentwicklung der Algen geringe Filterflächen und Setaanzahlen bei allen untersuchten Größenklassen vorlagen, kam es in der Phase der Ausbildung des Klarwasserstadiums generell zu einer Zunahme der Filterflächen und Setaanzahlen (Abb. 3.9). Während kleine Daphnien (1.00 mm) in allen Jahren maximale Setaanzahlen nahezu zeitgleich mit den maximalen Filterflächen im Klarwasserstadium aufwiesen, traten die Maxima der Setaanzahl bei den größeren Daphnien (1.50 mm und 1.75 mm) generell etwa 2-3 Wochen nach dem Erreichen der maximalen Filterflächen erst zum Ende des Klarwasserstadiums auf. Dieser Anstieg der Setaanzahlen verlief 1997 und 1998 sprunghaft, während 1999 eine allmähliche Zunahme beobachtet wurde (Abb. 3.9).

Zeitgleich mit den steigenden Nahrungspartikelmengen im Wasser nach dem Klarwasserstadium nahmen dann Filterflächen und Setaanzahlen bei allen Größengruppen der Daphnien ab. Entsprechend des Zeitpunktes des Einsetzens der Sommerdepression fehlen die Werte für große Daphnien für 1997 und 1998. Anhand des Vergleiches der Kurvenverläufe bei den kleinen Daphnien (1.00 mm) wird aber deutlich, daß die Verringerung der Filterflächen und Setaanzahlen 1999 nach dem Klarwasserstadium deutlich geringer war als in den beiden Jahren mit Sommerdepression (1997 und 1998, Abb. 3.9).



Filtermorphologie (Filterfläche (PFA), Setaanzahl und Interseptulae) für drei untersuchte Größengruppen von *D. galeata* (1.00, 1.50 und 1.75 mm) +/-Standardabweichung aus der Talsperre Bautzen. Schattierte Flächen markieren Klarwasserphasen mit Sichttiefen > 2.5 m.

Abb. 3.9

Interseptulae

Ein weniger einheitliches Muster zwischen den Jahren konnte bei der Entwicklung der Interseptulae beobachtet werden (Abb. 3.9). Während 1997 und 1999 die Interseptulae bei den größeren Daphnien im Verlauf des Klarwasserstadiums zunächst abnahmen und erst am Ende dieser Phase anstiegen, trat 1998 bereits während der Klarwasserphase eine Zunahme der Interseptulae auf. Zum Ende des Klarwasserstadiums kam es dann 1998 zu einer deutlichen Abnahme der Interseptulae. Bei den kleineren Daphnien (1.00 mm) waren gegenüber den adulten Daphnien die Veränderungen der Interseptulae insgesamt weniger stark ausgeprägt, generell wurden hier während der Frühjahrs-Klarwasserphase geringere Werte als im übrigen Zeitraum gemessen.

Filterwiderstand

Um eine ganzheitliche Betrachtung der bisher gezeigten Veränderungen der Filtermorphologie zu ermöglichen, erfolgte eine Verknüpfung der einzelnen Größen zur Charakterisierung des Filterwiderstandes. Entsprechend der Gleichung zur Berechnung dieser Größe (Gleichung 4) bewirkt eine Vergrößerung der Filterfläche und eine Erhöhung der Setaanzahl eine Zunahme des Filterwiderstandes, während eine Vergrößerung der Interseptulae zu einer Verringerung des Filterwiderstandes beiträgt, da sich die offene Fläche des Filters vergrößert.

Bei geringen Nahrungskonzentrationen im Klarwasserstadium ($\text{POC} < 30 \mu\text{m} < 0.6 \text{ mg L}^{-1}$) nahm der relative Filterwiderstand aufgrund der Vergrößerung der Filterflächen und steigender Setaanzahlen schnell zu (Abb. 3.10). Während kleine Daphnien (1.00 mm) den maximalen relativen Filterwiderstand besonders 1997 und 1998 deutlich früher aufwiesen, traten die Maxima bei den größeren Daphnien etwa 2-3 Wochen später auf. Das ist zum einen auf das spätere Erreichen maximaler Setaanzahlen und zum anderen auf eine Abnahme der Interseptulae zum Ende des Klarwasserstadiums zurückzuführen.

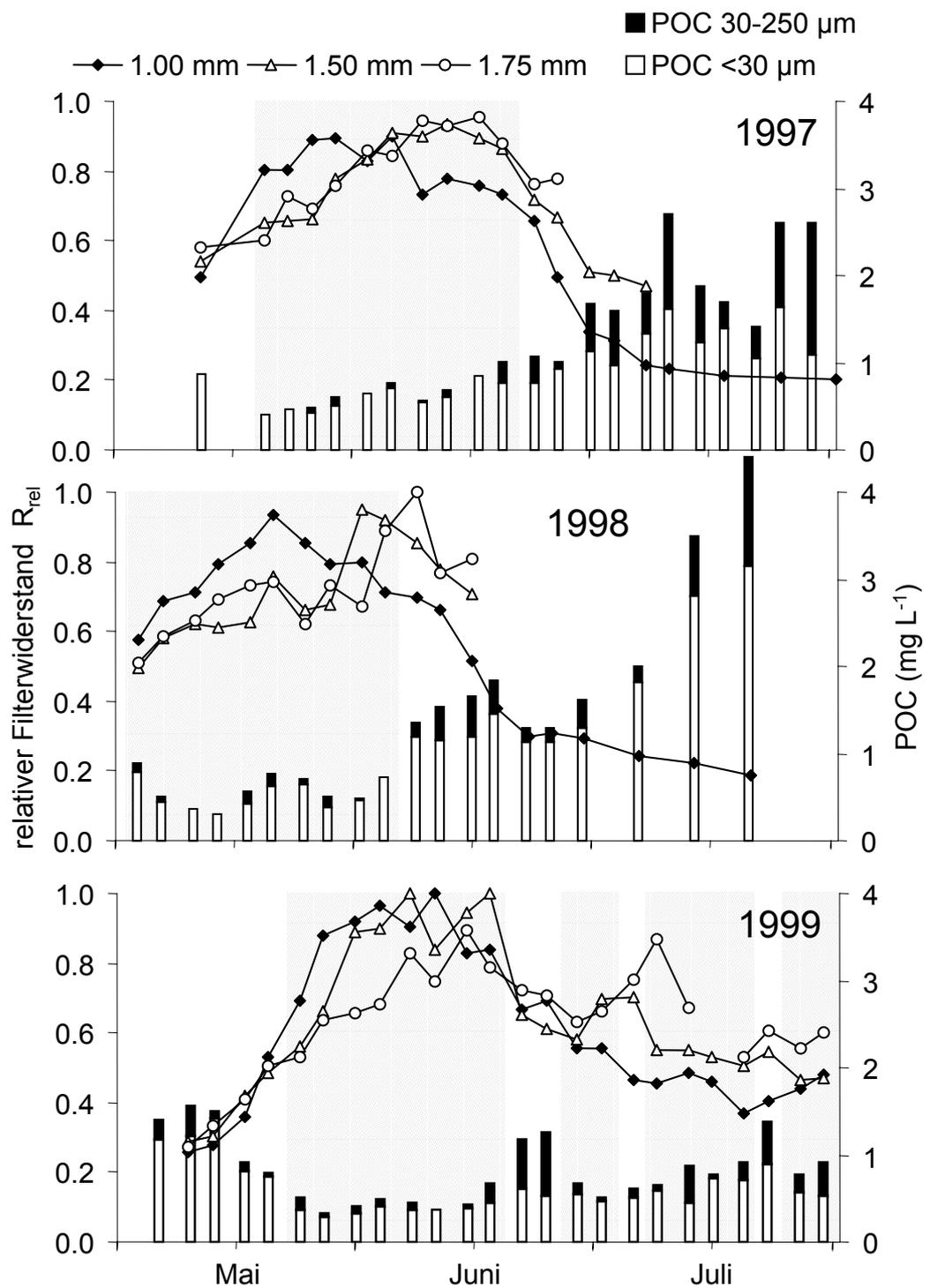


Abb. 3.10: Relativer Filterwiderstand (R_{rel}) für die drei untersuchten Größengruppen von *D. galeata* (1.00, 1.50 und 1.75 mm) aus der Talsperre Bautzen. Schattierte Flächen markieren Klarwasserphasen mit Sichttiefen > 2.5 m. (POC-Werte aus Abb. 3.5 sind zur Orientierung angegeben).

Bei kleinen Daphnien (1.00 mm) waren große relative Filterwiderstände (> 0.75) immer bei POC-Werten in der Gesamtfraktion 0.7 - 250 μm unter 1 mg L^{-1} zu verzeichnen, bei den größeren Daphnien traten auch bei höheren POC-Konzentrationen ($> 1 \text{ mg L}^{-1}$ nach Klarwasserstadium 1998) große relative Filterwiderstände auf (Abb. 3.10 und Abb. 3.11, Tabelle 3.1). Diese größere morphologische Plastizität der kleinen Daphnien (1.00 mm) gegenüber den Adulten (1.50 mm und 1.75 mm) in Bezug zur Veränderung der Sestonkonzentration ist vor allem auf den nahezu synchronen Verlauf der Veränderung der Setaanzahlen und Filterflächen während der Klarwasserphase und einen deutlichen Anstieg der Intersetulae nach dem Klarwasserstadium zurückzuführen (Abb. 3.9).

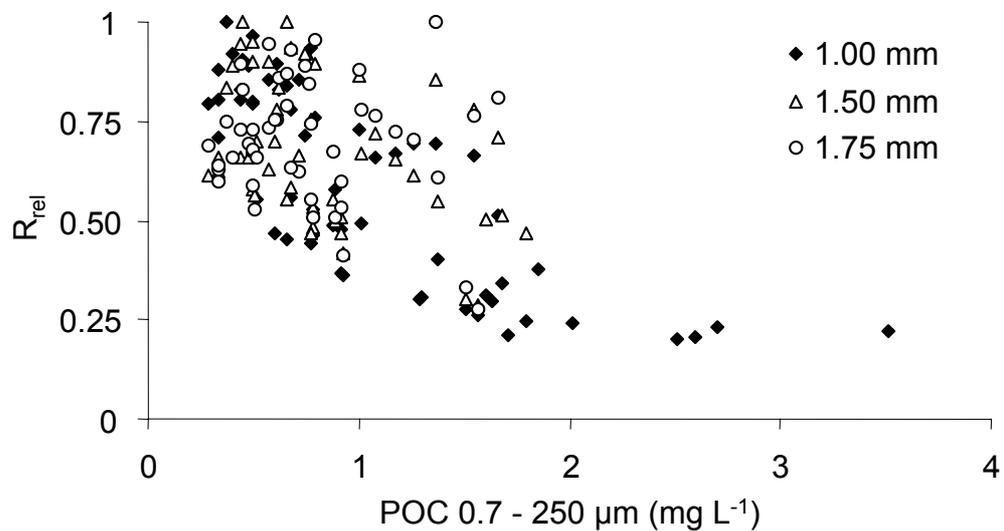


Abb. 3.11: Relativer Filterwiderstand (R_{rel}) in Abhängigkeit vom POC-Gehalt (POC 0.7 - 250 μm) für die einzelnen Größengruppen von *D. galeata* für alle Jahre (1997-1999).

Tabelle 3.1: Korrelation (r) des relativen Filterwiderstandes (R_{rel}) mit dem POC-Gehalt (POC 0.7 - 250 μm) für die einzelnen Größengruppen von *D. galeata* für alle Jahre (1997-1999, p = Signifikanzniveau, n = Anzahl der Wertepaare).

Größe	r	p	n
1.00 mm	-0.74	< 0.001	63
1.50 mm	-0.41	0.002	52
1.75 mm	-0.16	0.283	48

Ein genereller Trend der Abhängigkeit der Anpassung der Intersetulae von *D. galeata* an die Abundanz der Bakterien ($> 0,3 \mu\text{m}$) konnte nicht festgestellt werden (Abb. 3.12.A, Tabelle 3.2). Auch eine Zeitverschiebung der Intersetulae in Bezug zur Abundanz der Bakterien um eine Probenahme (3 bzw. 4 Tage) aufgrund möglicher Verzögerungen infolge der morphologischen Anpassung ergab keine klare Beziehung (Abb. 3.12.B, Tabelle 3.2). Ein ähnliches Ergebnis trat auch dann auf, wenn nur die Wertepaare bei POC-Konzentrationen ($\text{POC} < 30 \mu\text{m}$) $< 1 \text{ mg L}^{-1}$ berücksichtigt wurden (Tabelle 3.2).

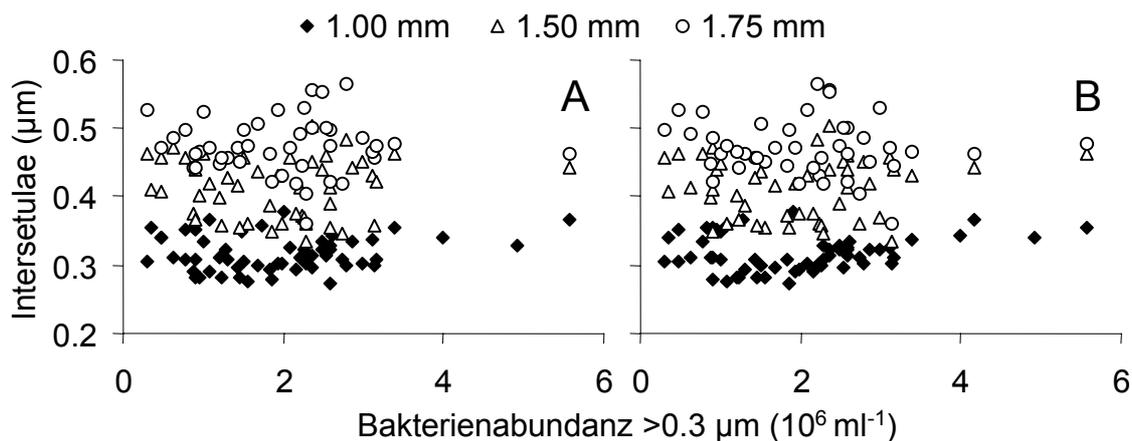


Abb. 3.12: Intersetulae für die einzelnen Größengruppen von *D. galeata* in Abhängigkeit von der Bakterienabundanz in der Größengruppe $> 0,3 \mu\text{m}$ für den gesamten Untersuchungszeitraum 1997-1999. **A:** ohne Zeitverschiebung. **B:** um eine Probenahme (3 bzw. 4 Tage zeitverschoben).

Tabelle 3.2: Korrelation (r) der Intersetulae mit der Bakterienabundanz $> 0,3 \mu\text{m}$ für die einzelnen Größengruppen von *D. galeata* für den gesamten Untersuchungszeitraum 1997-1999 (p = Signifikanzniveau, n = Anzahl der Wertepaare).

Größe	ohne Zeitverschiebung			mit Zeitverschiebung um eine Probenahme (3 bzw. 4 Tage)		
	r	p	n	r	p	n
	alle Wertepaare					
1.00 mm	0.13	0.326	59	0.19	0.149	58
1.50 mm	-0.02	0.913	48	0.09	0.557	47
1.75 mm	-0.03	0.870	44	-0.12	0.444	44
	nur Wertepaare bei $\text{POC} < 30 \mu\text{m} < 1 \text{ mg L}^{-1}$					
1.00 mm	0.05	0.738	41	0.29	0.072	40
1.50 mm	-0.05	0.746	41	0.09	0.573	40
1.75 mm	0.12	0.477	39	0.01	0.977	39

3.5 Schlagfrequenz der Filterbeine

Neben den gezeigten Veränderungen der Morphologie können die Daphnien auch eine physiologische Steuerung des Filtrationsprozesses ausüben. Dabei wird die Schlagfrequenz der Filterbeine verändert. Diese physiologische Veränderung ist gegenüber den morphologischen Anpassungen innerhalb kurzer Zeit möglich und erlaubt den Daphnien, sich kurzfristigen Änderungen schnell anzupassen. Da sowohl physiologische als auch morphologische Anpassungen bei den Daphnien gleichzeitig erfolgen können, ist eine parallele Betrachtung beider Größen sinnvoll.

Aus diesem Grund wurde 1998 und 1999 die Schlagfrequenz der Filterbeine und die Rejektionsintensität anhand der Bewegung der Furcakralle unter freilandähnlichen Bedingungen an adulten Daphnien im Labor erfaßt. Die jeweilige Übertragung der Bedingungen aus der Talsperre Bautzen und die Verwendung von Daphnien aus dem Freiland sollten die Bezugnahme zur aktuellen Situation im Gewässer ermöglichen, was bei Verwendung von Labordaphnien oder Klonen für diese Untersuchungen nicht möglich gewesen wäre.

Während 1999 die Versuche immer bei 18°C durchgeführt wurden, ist der Vergleich und die Interpretation der Ergebnisse für 1998 schwierig, da hier die Temperatur so variiert wurde, daß immer eine Übertragung der Wassertemperatur der Filtrierratenmessungen in der Talsperre (Kap. 3.6) auf das Versuchsdesign erfolgte (Tabelle 3.3). Generell war in beiden untersuchten Jahren eine Abnahme der Beinschlagfrequenz zum Ende der Klarwasserphase zu beobachten, demgegenüber nahm die Rejektionsintensität der Furcakralle deutlich (1998) bzw. kurzzeitig (1999) am Ende dieser Phase zu (Abb. 3.13). Das führte 1998 zu einer Reduzierung des Verhältnisses der Schlagfrequenz zur Rejektionsintensität der Furcakralle, was 1999 nur kurzzeitig zu beobachten war. Aufgrund der Sommerdepression konnten ab Mitte Juni 1998 keine großen und adulten Daphnien für die Versuche gefunden werden.

Tabelle 3.3: Übersicht der Temperaturbedingungen bei den Messungen zur Schlagfrequenz an *D. galeata* bei den Versuchen 1998 (mit den Experimenten im Jahr 1999 (Temperatur dort immer 18°C) vergleichbare Bedingungen sind hervorgehoben).

Datum:	04.05.98	11.05.98	18.05.98	25.05.98	01.06.98	08.06.98	15.06.98
Temperatur:	14.2°C	15.0°C	15.0°C	14.2°C	18.4°C	14.5°C	18.3°C

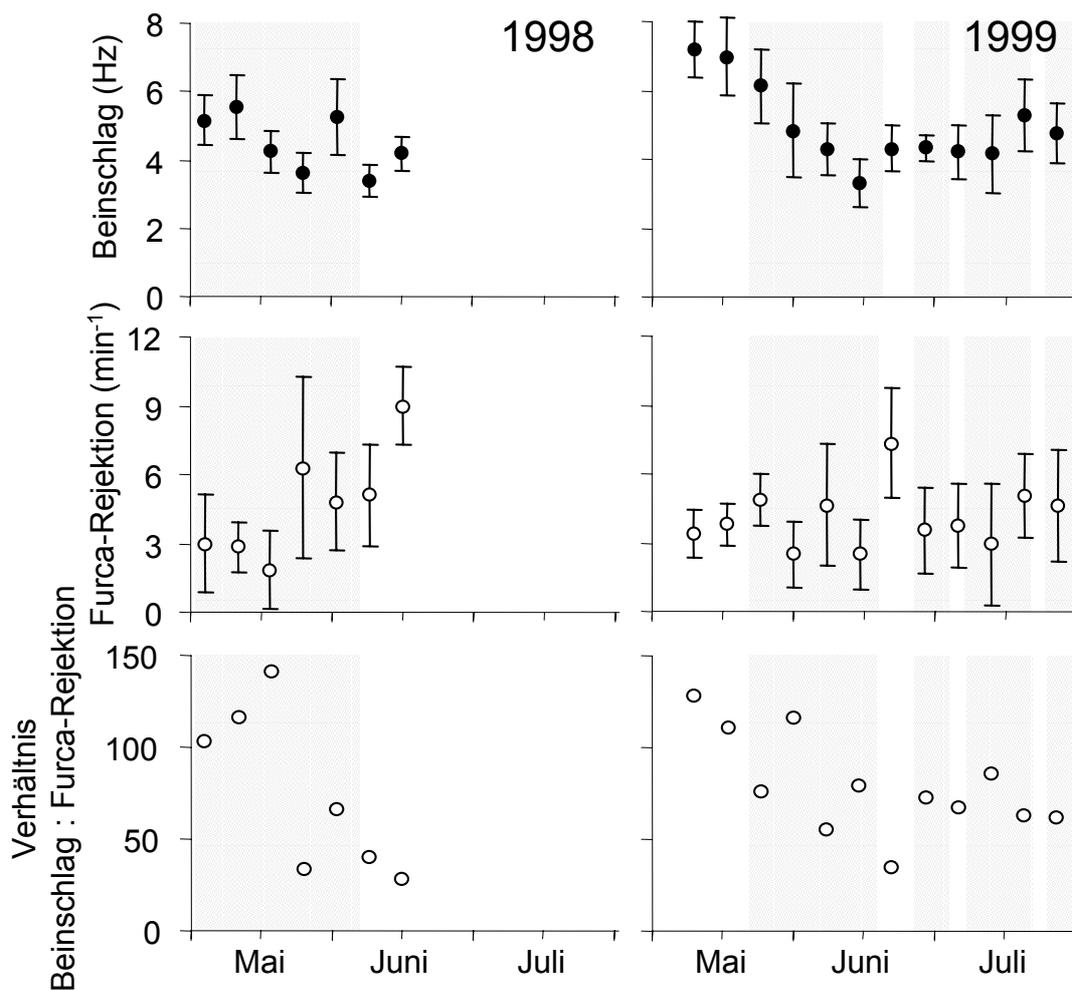


Abb. 3.13: Beinschlagfrequenz und Furca-Rejektion sowie Verhältnis beider Größen zueinander für adulte Daphnien. Schattierte Flächen markieren Klarwasserphasen mit Sichttiefen > 2.5 m. Mittelwerte \pm Standardabweichung von jeweils 6-8 Daphnien.

Eine Verknüpfung morphologischer und physiologischer Merkmale wurde vorgenommen, um einerseits das Maß des energetischen Aufwandes beim Filtrationsprozeß der Daphnien darstellen zu können und andererseits einen Rückschluß auf die filtrierte Wassermenge abzuleiten.

Als Maß des energetischen Aufwandes wurde eine Verknüpfung der Beinschlagfrequenz mit dem Filterwiderstand (R) adulter Daphnien (Abb. 3.14, oben) gewählt. Nach zunächst geringeren Werten zum Beginn der Beobachtungszeiträume (Beginn (1998) bzw. vor Klarwasserstadium) ist dieser energetische Aufwand für den Filtrationsprozeß dann relativ konstant. Der deutlich geringere Wert Ende Mai (25.05.1998) ist auf die geringe Beinschlagfrequenz zurückzuführen, da an diesem Termin die Bestimmung bei 14.2°C, der niedrigsten verwendeten Temperatur,

erfolgte (Tabelle 3.3). Gleichzeitig war an diesem Termin eine erhöhte Rejektion durch die Furcakrale zu beobachten (Abb. 3.13).

Anhand der Verknüpfung der Beinschlagfrequenz und der Filterfläche der adulten Daphnien ist eine Angabe der je Zeiteinheit bewegten Filterfläche möglich (Abb. 3.14, unten), die einen direkten Vergleich mit den von den Daphnien filtrierte Wassermengen ermöglicht (Kap. 3.6). Im Klarwasserstadium wurden aufgrund großer Filterflächen die höchsten Werte erreicht, zum Ende dieser Phase gingen diese dann 1999 gleichmäßig zurück, während es 1998 zu einem erneuten Maximum der pro Zeiteinheit bewegten Filterfläche kam, bevor dann auch dort die Werte deutlich abnahmen.

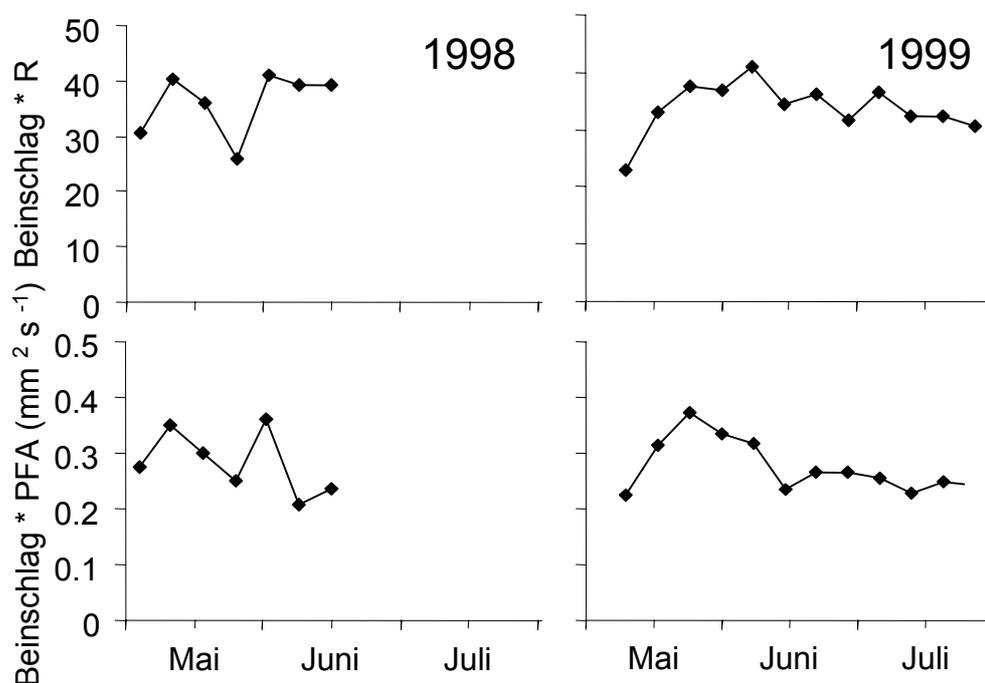


Abb. 3.14: Oben: Produkt aus Beinschlagfrequenz und Filterwiderstand (R) adulter Daphnien (1.75 mm). Unten: Produkt aus Beinschlagfrequenz und Filterfläche (PFA) adulter Daphnien (1.75 mm). Schattierte Flächen markieren Klarwasserphasen mit Sichttiefen > 2.5 m.

3.6 Filtrierraten

Die in-situ durchgeführte Bestimmung der Filtrierraten wurde als ingestionswirksame, Filtrierrate für die gleichen Größengruppen ermittelt, die bei der Bestimmung der Filtermorphologie verwendet wurden (Kap. 2.5). Während kleine Daphnien generell eine höhere spezifische Filtrierrate als größere Daphnien aufwiesen, waren die Unterschiede innerhalb einer Größengruppe über die Zeit ebenfalls sehr deutlich (Abb. 3.15).

In allen drei Jahren war die spezifische Filtrierrate im Juni kurzzeitig sehr gering. Im Jahr 1998 trat von Anfang Juni bis Mitte Juni ein deutliches und vor allem schnelles Absinken der Filtrierraten auf, während diese 1997 insgesamt sehr gering waren und Mitte Juni nur eine kurze Erhöhung auftrat. Im Jahr 1999 war dagegen trotz zunächst ansteigender Filtrierraten im Mai ein stetiges Absinken der Kohlenstoffingestion bis Mitte Juni bei allen Daphniengrößen zu beobachten. In den Jahren 1997 und 1998 entsprach dagegen der Verlauf der Kohlenstoffingestion annähernd dem Verlauf der Entwicklung der spezifischen Filtrierraten.

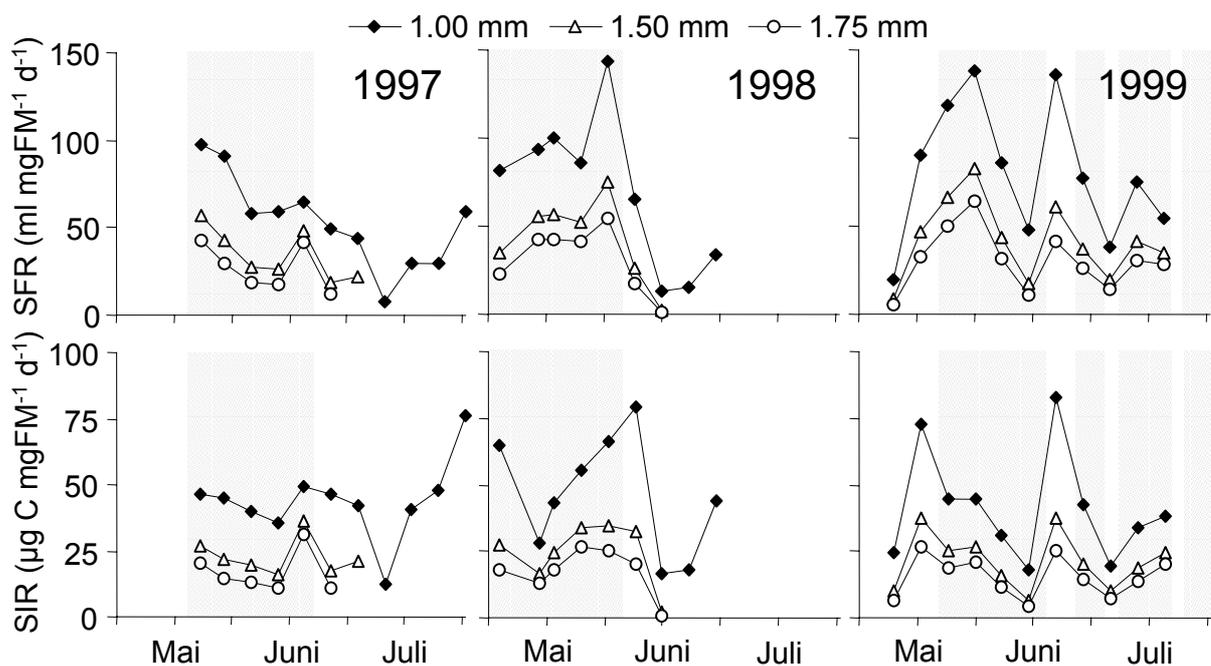


Abb. 3.15: Spezifische Filtrierraten (SFR, oben) und Spezifische Ingestionsraten für Kohlenstoff (SIR, unten) für die drei Größengruppen von *D. galeata* (1.00, 1.50 und 1.75 mm) in der Talsperre Bautzen. Schattierte Flächen markieren Klarwasserphasen mit Sichttiefen > 2.5 m.

Der Vergleich der ermittelten spezifischen Filtrierrate mit dem Produkt aus Beinschlagfrequenz und Filterwiderstand adulter Daphnien (1.75 mm) zeigt keine signifikanten Zusammenhänge, weder ohne noch mit Berücksichtigung der Furca-Rejektionsbewegungen (Abb. 3.16.A,B, Tabelle 3.4). Eine signifikante Beziehung konnte dagegen zwischen der spezifischen Filtrierrate und der pro Zeiteinheit bewegten Filterfläche festgestellt werden (Abb. 3.16.C, Tabelle 3.4). Nimmt man jedoch die Rejektionsintensität der Furcakralle hinzu, wird der Zusammenhang nicht verbessert, sondern besonders bei geringen spezifischen Filtrierraten deutlich verschlechtert (Abb. 3.16.D, Tabelle 3.4).

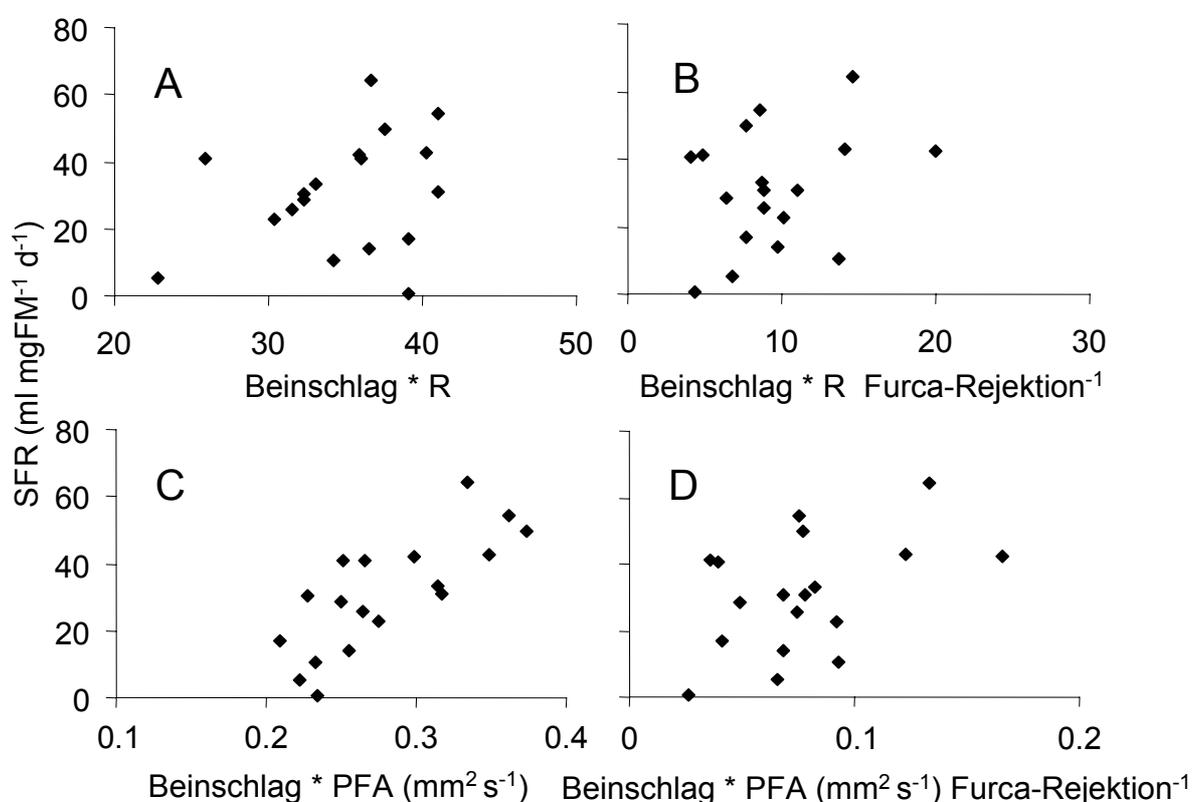


Abb. 3.16: Abhängigkeit der spezifischen Filtrierrate (SFR) von **A:** Beinschlagfrequenz und Filterwiderstand (R). **B:** Beinschlagfrequenz und Filterwiderstand (R) / Furca-Rejektion⁻¹ **C:** Beinschlagfrequenz und Filterfläche (PFA) **D:** Beinschlagfrequenz und Filterfläche (PFA) / Furca-Rejektion⁻¹ adulter *D. galeata* (1.75 mm).

Tabelle 3.4: Korrelation (r) der spezifischen Filtrierrate (SFR) mit **oben:** Beinschlagfrequenz und Filterwiderstand (R) bzw. Beinschlagfrequenz und Filterwiderstand (R) / Furca-Rejektion⁻¹ und **unten:** Beinschlagfrequenz und Filterfläche (PFA) bzw. Beinschlagfrequenz und Filterfläche (PFA) / Furca-Rejektion⁻¹ adulter *D. galeata* (1.75 mm) für alle Werte 1998 und 1999 (p = Signifikanzniveau, n = Anzahl der Wertepaare).

Beinschlag * R			Beinschlag * R / Furca-Rejektion⁻¹		
r	p	n	r	p	n
0.28	0.256	18	0.30	0.229	18
Beinschlag * PFA			Beinschlag * PFA / Furca-Rejektion⁻¹		
r	p	n	r	p	n
0.78	<0.001	18	0.45	0.060	18

Nach der Darstellung der Nahrungsbedingungen und der gezeigten Anpassungsmechanismen der Daphnien soll im folgenden die Wirkung dieser Steuerfaktoren auf verschiedene Fitneßkriterien erfolgen. Dabei wird zwischen juvenilen und adulten Daphnien unterschieden.

3.7 Juvenile Wachstumsraten

Die geringsten juvenilen Wachstumsraten traten in allen Jahren in der Zeit des Klarwasserstadiums auf (Abb. 3.17). Während die Wachstumsraten der juvenilen Daphnien 1997 und 1998 ab Ende Mai anstiegen, war dieser Anstieg 1999 erst Ende Juni zu beobachten. Weiterhin wird deutlich, daß 1998, dem Jahr mit der frühen Sommerdepression von *D. galeata*, der Anstieg der Wachstumsraten im Sommer deutlich geringer als 1997 und 1999 war (Abb. 3.17). Im Zusammenhang mit den sehr hohen Wachstumsraten im Sommer 1997 ist darauf hinzuweisen, daß 1997 <30 µm vorfiltriertes Talsperrenwasser verwendet wurde, während die Experimente 1998 und 1999 in Wasser mit Partikeln bis 250 µm Größe erfolgten.

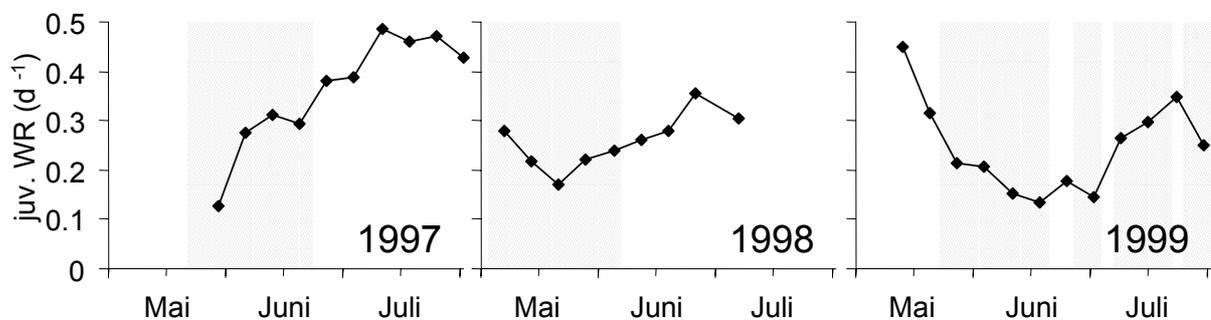


Abb. 3.17: Juvenile Wachstumsrate (juv. WR) von *D. galeata*, (Daten für 1997 von W. WEILER, IGB Berlin). Schattierte Flächen markieren Klarwasserphasen mit Sichttiefen > 2.5 m.

Vergleicht man die Wachstumsraten mit verschiedenen Nahrungsfaktoren (Abb. 3.18, Tabelle 3.5), so wird deutlich, daß diese vor allem durch die verfügbare Nahrungsmenge (POC <30 µm) beeinflusst wurde (Abb. 3.18.A). Je mehr Nahrung verfügbar war, um so größer waren auch die Wachstumsraten. Ein deutlich geringerer Einfluß ging von Nahrungsqualitätsmerkmalen wie dem Fettsäuregehalt und dem Eicosapentaensäuregehalt aus (Abb. 3.18.D-E), die Abhängigkeit von der Quantität dieser Inhaltsstoffe überwog (Abb. 3.18.G-H, Tabelle 3.5).

Bezüglich der Konzentration nicht ingestierbarer Partikel (POC 30-250 µm) konnte festgestellt werden, daß auch hier mit der Zunahme dieser eine signifikante Abhängigkeit der Wachstumsrate vorhanden war (Abb. 3.18.B, Tabelle 3.5). Werden die Sommerwerte von 1997 nicht in die Betrachtung einbezogen (vgl. unterschiedliche Methodik), so ist diese Abhängigkeit jedoch nicht mehr so ausgeprägt (Abb. 3.18.B). Unterstützt wurde dies durch die geringeren

Wachstumsraten im Sommer 1998 und zu einem Termin im Juni 1999 bei hohen Gesamt-POC-Konzentrationen 0.7-250 μm (Abb. 3.18.C).

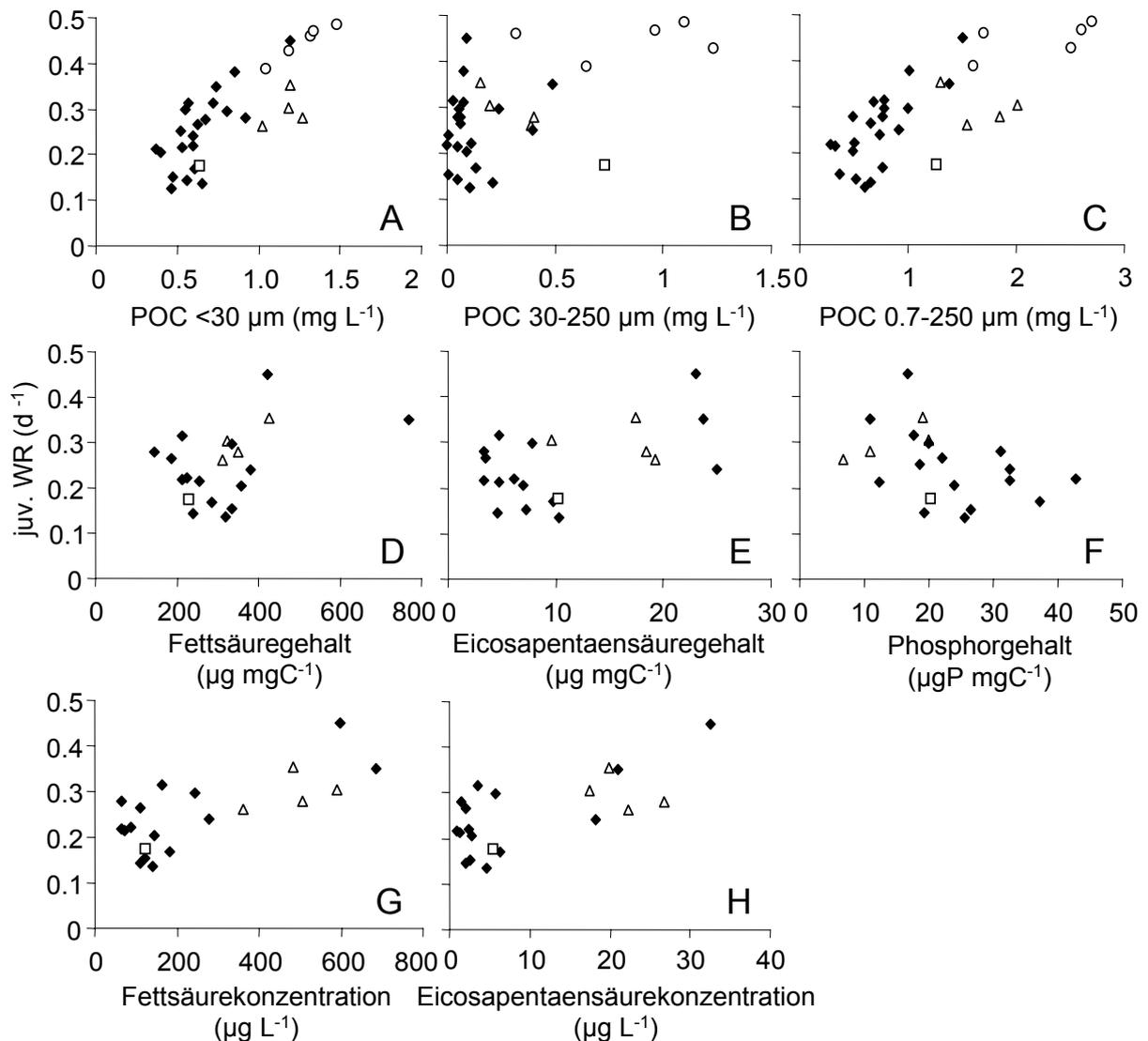


Abb. 3.18: Juvenile Wachstumsrate (juv. WR) von *D. galeata* in Abhängigkeit von: **A:** POC <math><30 \mu\text{m}</math> (1997-1999). **B:** POC 30-250 μm (1997-1999). **C:** POC 0.7-250 μm (1997-1999). **D:** Fettsäuregehalt des Sestons (nur 1998 und 1999). **E:** Eicosapentaensäuregehalt des Sestons (nur 1998 und 1999). **F:** Phosphorgehalt des Sestons (nur 1998 und 1999). **G:** Fettsäurekonzentration (nur 1998 und 1999). **H:** Eicosapentaensäurekonzentration (nur 1998 und 1999). Weiße Kreise sind letzte Werte vom Sommer 1997, weiße Dreiecke sind letzte Werte vom Sommer 1998, weißes Viereck ist Meßwert vom 24.6.1999. Fettsäuredaten und Daten für juv. WR 1997 von W. WEILER, IGB Berlin.

Hinsichtlich der Beeinflussung der juvenilen Wachstumsrate durch den Phosphorgehalt in der Nahrung war eine eher negative Korrelation zu verzeichnen, die aber keinen signifikanten Zusammenhang lieferte (Abb. 3.18.F, Tabelle 3.5).

Tabelle 3.5: Korrelation (r) der juvenilen Wachstumsrate mit den einzelnen Nahrungsfaktoren aus Abb. 3.18 für 1997-1999 (POC-Größen) bzw. für 1998/1999 (übrige Faktoren, p = Signifikanzniveau, n = Anzahl der Wertepaare).

Nahrungsfaktor	r	p	n
POC <30 μm	0.81	<0.001	31
POC 30-250 μm	0.54	0.002	31
POC 0.7-250 μm	0.76	<0.001	31
Phosphorgehalt ($\mu\text{gP mgC}^{-1}$)	-0.39	0.078	21
Fettsäuregehalt ($\mu\text{g mgC}^{-1}$)	0.43	0.057	20
Fettsäurekonzentration ($\mu\text{g L}^{-1}$)	0.73	<0.001	20
Eicosapentaensäuregehalt ($\mu\text{g mgC}^{-1}$)	0.50	0.024	20
Eicosapentaensäurekonzentration ($\mu\text{g L}^{-1}$)	0.69	<0.001	20

Ein Vergleich der juvenilen Wachstumsraten mit den in-situ gemessenen Filtrierraten einer juvenilen Daphnie (1.00 mm) zeigt, daß hohe spezifische Filtrierraten bei geringen bis mittleren Wachstumsraten auftraten, während die höchsten Wachstumsraten bei geringen Filtrierraten gemessen wurden (Abb. 3.19, $r = -0.54$, $p = 0.017$).

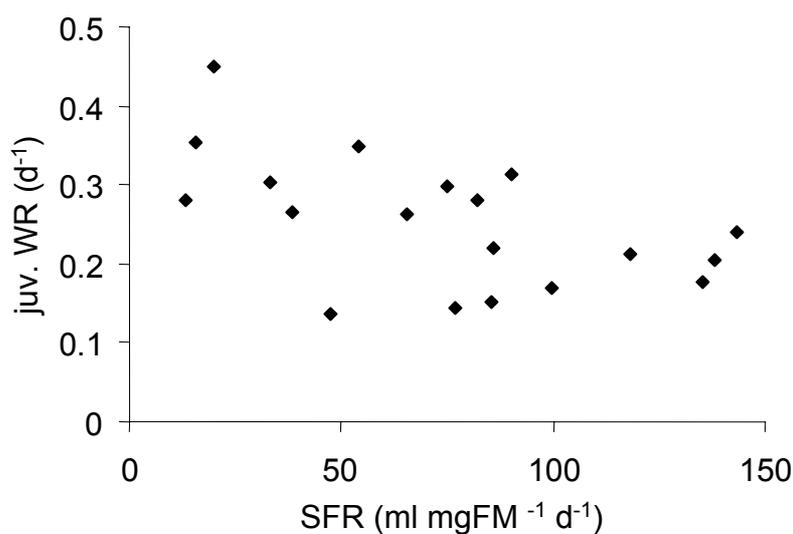


Abb. 3.19: Juvenile Wachstumsrate (juv. WR) von *D. galeata* in Abhängigkeit von der spezifischen Filtrierrate einer 1.00 mm Daphnie (Daten von 1998 und 1999).

3.8 Durchflußexperimente mit adulten Daphnien

Wie aus Abb. 3.20 deutlich wird, waren die Ergebnisse der beiden Ansätze „LAKE“ und „HIGH“ 1998 sehr ähnlich. Sowohl hinsichtlich der in den Versuchen überlebenden adulten Daphnien als auch bezüglich der Nachkommen je adulter Daphnie gab es kaum Unterschiede (Tabelle 3.6), obwohl bis auf das Experiment vom 17.05.1998 in „HIGH“ immer eine deutlich höhere ingestierbare POC-Menge als in „LAKE“ angeboten wurde. Die meist geringfügig höhere Anzahl an Nachkommen in „HIGH“ deutet sogar eher auf eine bessere Fitness hin, so daß allein ein erhöhter POC-Gehalt im Wasser nicht zu einer Überlastung der Daphnienfilter führen kann, was entsprechend der zuerst aufgestellten Hypothese (Ausbildung großer, hydrodynamisch dichter Filter führt bei einer drastischen Erhöhung der Nahrungskonzentration zu einer erhöhten Mortalität adulter Daphnien) zu erwarten gewesen wäre. Durch das gleichzeitige deutliche Absinken der Anzahl der Überlebenden im Experiment am 07.06.1998 in allen drei Ansätzen, also auch in dem als Kontrolle gegenüber dem Talsperrenwasser fungierenden Ansatz „LOW“, mußte eine neue Hypothese aufgestellt werden. Bemerkenswert war aber, daß genau zu diesem Zeitpunkt in der Talsperre Bautzen der Zusammenbruch der Daphnienpopulation auftrat (Abb. 3.20).

Im Jahr 1999 erfolgte dann der Vergleich des aktuellen Talsperrenwassers „LAKE“ mit einem nahezu konstant guten Medium „CONST“ (qualitativ und quantitativ gute, konstante Nahrungsbedingungen) (Abb. 3.20). Während zu Anfang des Untersuchungszeitraumes 1999 der Anteil der überlebenden adulten Daphnien in „LAKE“ nur geringfügig höher als in „CONST“ war, kam es ab dem Ende des Klarwasserstadiums zu einer deutlichen Umkehr. Ab diesem Zeitpunkt war der Anteil der überlebenden Daphnien in „CONST“ signifikant höher als in „LAKE“ (Tabelle 3.7). Auch die Anzahl der Nachkommen lag bis auf das erste Experiment in „CONST“ immer über der in „LAKE“, meist jedoch nur geringfügig (nicht signifikant). Allerdings war auch 1999 der Anteil der überlebenden adulten Daphnien im Sommer kurzzeitig sehr gering und deutlich unter der des Vorjahres, obwohl 1999 keine Sommerdepression auftrat.

Anhand der beobachteten Mortalität in den Durchflußexperimenten unter Ausschluß von Prädationsfaktoren konnte eine zeitliche Übereinstimmung mit der jeweils beobachteten Abundanzabnahme der Daphnien in der Talsperre Bautzen verzeichnet werden (Abb. 3.20). In beiden Jahren wurde während der zeitlichen Abfolge der Experimente eine Zunahme der mittleren Länge der Versuchsdaphnien verzeichnet (Tabelle 3.8). Dies belegt, daß entsprechend der Entwicklung der Daphnienpopulation im Gewässer, wo auch eine Zunahme der

Körperlängen der Daphnien während dieser Perioden beobachtet wurde, immer adulte Daphnien in den Versuchen verwendet wurden.

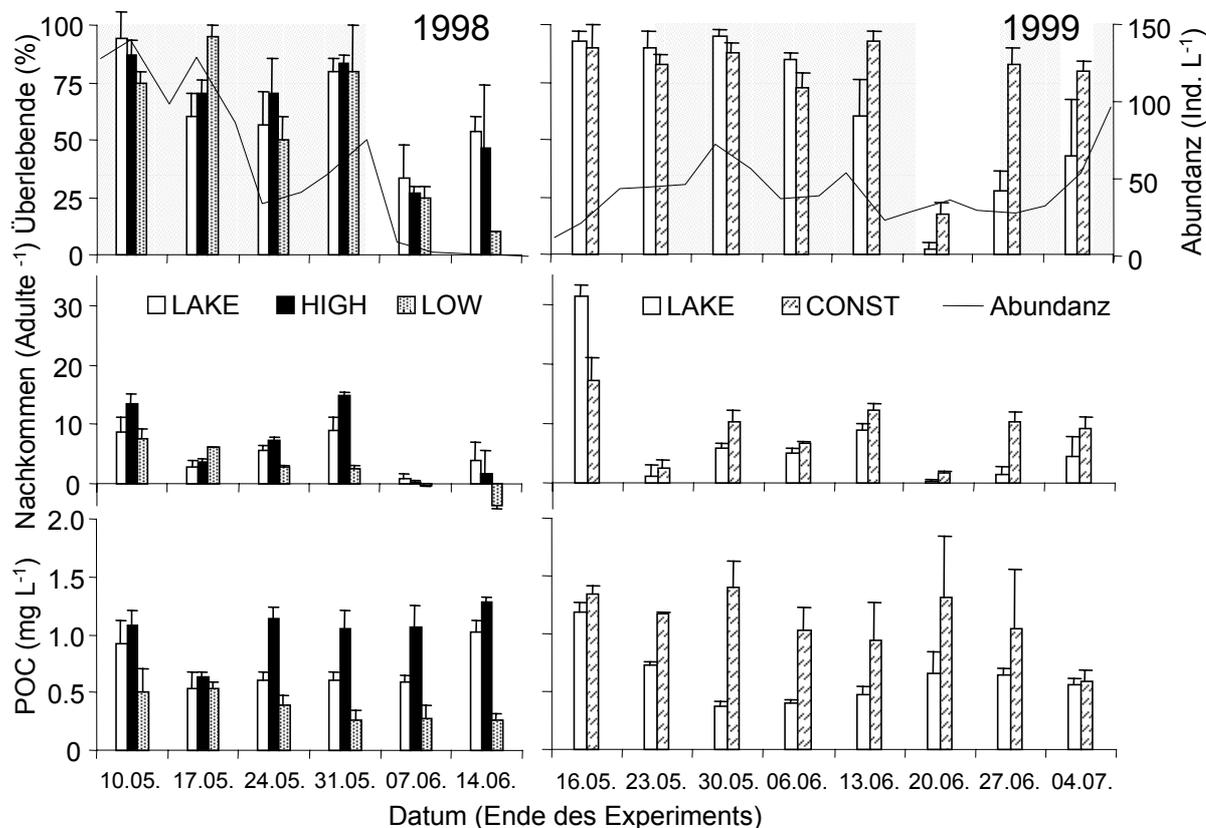


Abb. 3.20: Ergebnisse der Durchflußexperimente 1998 (links, aus VOIGT & HÜLSMANN 2001) und 1999 (rechts). LAKE: Talsperrenwasser, HIGH: Talsperrenwasser mit Partikelanreicherung, LOW: Medium mit geringem POC-Gehalt. CONST: Medium mit konstantem POC-Gehalt. *Oben:* Anteil überlebender adulter Daphnien im Experiment und Abundanz von *D. galeata* in der Talsperre Bautzen (schattierte Flächen markieren Klarwasserphasen mit Sichttiefen >2.5 m). *Mitte:* Nachkommen (Eier und Juvenile) je Besatzdaphnie und Experiment. *Unten:* Mittelwerte der Nahrungsbedingungen (POC <30 μm) während der Experimente. Fehlerbalken = Standardfehler. Daten zur Abundanz von *D. galeata* in der Talsperre Bautzen von HÜLSMANN (2001).

Tabelle 3.6: ANOVA für überlebende adulte Daphnien (üaD) und Nachkommen je Adulte (NjA) von *D. galeata* in den Durchflußexperimenten 1998 bei drei Ansätzen (LAKE, HIGH, LOW) über alle Experimente aus VOIGT & HÜLSMANN (2001).

Faktor	üaD				NjA			
	d.f.	Ms	F	p	d.f.	Ms	F	p
Ansatz	2	0.0314	0.77	0.468	2	67.52	7.62	0.002
Experiment	5	0.4645	11.53	< 0.001	5	126.97	14.32	< 0.001
Ans. x Exp.	10	0.0501	1.24	0.304	10	20.44	2.31	0.038
Fehler	30	0.0403			30	8.87		

Tabelle 3.7: ANOVA für überlebende adulte Daphnien (üaD) und Nachkommen je Adulte (NjA) von *D. galeata* in den Durchflußexperimenten 1999 bei zwei Ansätzen (LAKE, CONST) über alle Experimente.

Faktor	üaD				NjA			
	d.f.	Ms	<i>F</i>	<i>p</i>	d.f.	Ms	<i>F</i>	<i>p</i>
Ansatz	1	0.3025	9.10	0.004	1	31.50	2.39	0.129
Experiment	7	0.5911	17.79	<0.001	7	425.14	32.27	<0.001
Ans. x Exp.	7	0.1279	3.85	0.002	8	93.95	7.13	<0.001
Fehler	48	0.0332			48	13.17		

Tabelle 3.8: Daten der Experimente (1998 und 1999) und mittlere Körperlängen (\pm Sa, Standardabweichung) und Gelegegrößen (\pm Sf, Standardfehler) der aus der Talsperre Bautzen entnommenen und in den Versuchen verwendeten *D. galeata* zu Beginn der Experimente.

Beginn des Experiments	Länge (\pm Sa)	Gelegegröße (\pm Sf)
04.05.98	1.52 \pm 0.10	2.80 \pm 0.48
11.05.98	1.51 \pm 0.10	0.75 \pm 0.32
18.05.98	1.56 \pm 0.12	0.06 \pm 0.06
25.05.98	1.60 \pm 0.11	1.47 \pm 0.32
1.06.98	1.66 \pm 0.23	0.89 \pm 0.34
8.06.98	1.72 \pm 0.19	4.22 \pm 0.38
10.05.99	1.66 \pm 0.20	9.59 \pm 1.09
17.05.99	1.66 \pm 0.14	6.12 \pm 0.44
24.05.99	1.65 \pm 0.15	0.25 \pm 0.22
31.05.99	1.71 \pm 0.20	0.27 \pm 0.10
07.06.99	1.75 \pm 0.14	0.59 \pm 0.19
14.06.99	1.74 \pm 0.11	0.52 \pm 0.07
21.06.99	1.73 \pm 0.13	2.30 \pm 0.37
28.06.99	1.73 \pm 0.15	1.57 \pm 0.26

3.9 Genetische Variabilität

Die Allozymelektrophorese wurde im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen nur im Jahr 1999 durchgeführt.

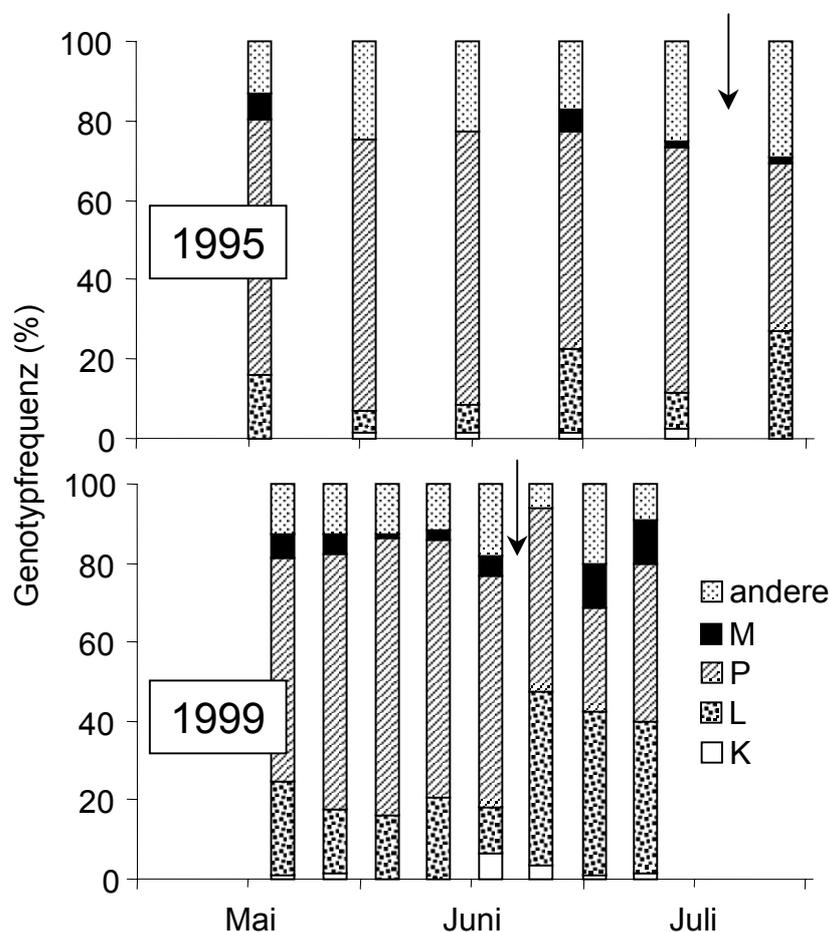


Abb. 3.21: Genotypfrequenzen der häufigsten Klongruppen von *D. galeata* in der Talsperre Bautzen (Einteilung entsprechend Allozymkombination nach VOIGT (1996) und RITTER (1997)). Pfeile weisen auf Zeitpunkt des Abundanzrückgangs der Daphnien hin. Daten für 1995 aus VOIGT (1996).

Gegenüber den bereits 1995 durchgeführten allozymelektrophoretischen Untersuchungen an *D. galeata* in der Talsperre Bautzen (VOIGT 1996) konnten 1999 anhand der zwei getesteten Enzyme (PGM und AO) nur geringe Unterschiede in der klonalen Verteilung der dominanten Klone bzw. Klongruppen festgestellt werden (Abb. 3.21). Beide Jahre (1995 und 1999) waren durch eine ähnliche Entwicklung der Daphnienpopulation in der Talsperre gekennzeichnet (hohe Mortalität adulter Daphnien im Juni (1999) bzw. Juli (1995), aber keine Sommerdepression). Zum Zeitpunkt des Abundanzrückgangs der Daphnien konnte eine Abnahme des Anteils der Klongruppe „P“ in beiden Jahren beobachtet werden, während bei „L“ eine leichte (1995) bzw. deutliche (1999) Zunahme zu verzeichnen war. Im Jahr 1995 trat in dieser Zeit ebenfalls eine

Zunahme der Frequenz „anderer Klongruppen“ auf. Da für die Jahre mit Sommerdepression (1997 und 1998) keine genetischen Analysen vorliegen, kann aufgrund der vorhandenen Ergebnisse eine klonale Selektion als möglicher Mechanismus für das Auftreten einer Sommerdepression nicht ausgeschlossen werden.

3.10 Komplexwirkung der Faktoren auf die Daphnien

Die Betrachtung der Gelegegröße von *D. galeata* wurde als zusätzliches Kriterium für die Beurteilung der einzelnen Nahrungsfaktoren für adulte Daphnien verwendet (Abb. 3.22). Während bei geringen POC-Werten der Fraktion $<30 \mu\text{m}$ keine großen Gelege auftraten, waren bei hohen POC-Konzentrationen sowohl hohe als auch geringe Gelegegrößen zu beobachten (Abb. 3.22.A). Bei POC-Werten in der Fraktion $30\text{-}250 \mu\text{m}$ von größer 0.5 mgC L^{-1} waren dagegen keine Gelege mit mehr als drei Eiern zu verzeichnen (Abb. 3.22.B).

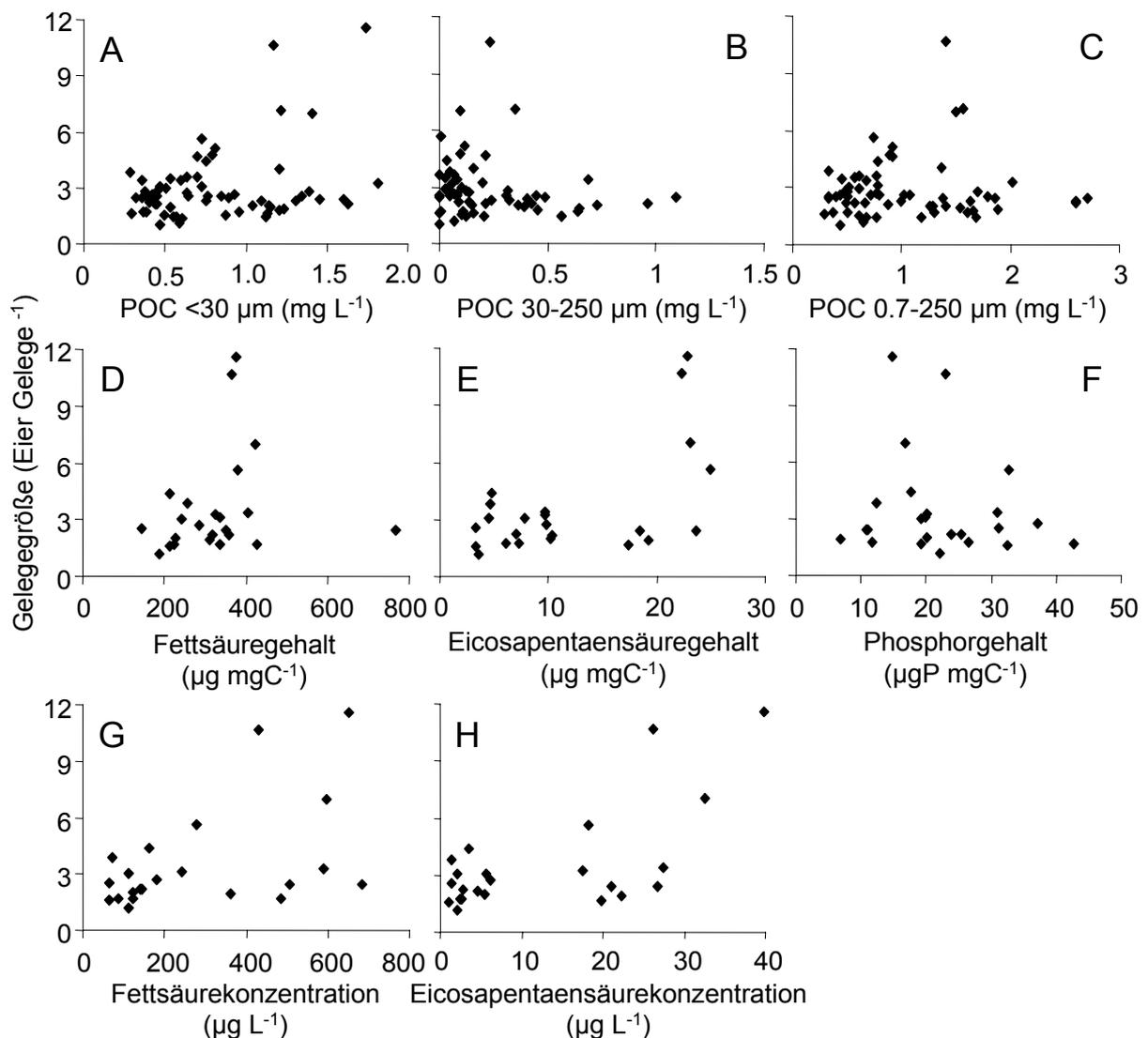


Abb. 3.22: Gelegegröße (um Eientwicklungszeit verschoben) von *D. galeata* in Abhängigkeit von: **A:** POC $<30 \mu\text{m}$ (1997-1999). **B:** POC $30\text{-}250 \mu\text{m}$ (1997-1999). **C:** POC $0.7\text{-}250 \mu\text{m}$ (1997-1999). **D:** Fettsäuregehalt des Sestons (nur 1998 und 1999). **E:** Eicosapentaensäuregehalt des Sestons (nur 1998 und 1999). **F:** Phosphorgehalt des Sestons (nur 1998 und 1999). **G:** Fettsäurekonzentration (nur 1998 und 1999). **H:** Eicosapentaensäurekonzentration (nur 1998 und 1999). Fettsäuredaten von W. WEILER, IGB Berlin. Daten zur Gelegegröße aus HÜLSMANN (2001).

Dementsprechend wurden die höchsten Gelegegrößen bei mittleren Gesamt-POC-Konzentrationen (POC 0.7-250 μm) erreicht (Abb. 3.22.C). Hinsichtlich des Gesamtfettsäuregehaltes und des Phosphorgehaltes der Nahrung konnte keine eindeutige Beziehung zur Gelegegröße festgestellt werden, während bezüglich der Abhängigkeit von der Eicosapentaensäure (Abb. 3.22.E,H) zu verzeichnen war, daß mit steigender Konzentration die Gelegegröße zunahm (Abb. 3.22.D-H, Tabelle 3.9).

Tabelle 3.9: Korrelation (r) der Gelegegröße (um Eientwicklungszeit verschoben) mit den einzelnen Nahrungsfaktoren aus Abb. 3.22 für 1997-1999 (POC-Größen) bzw. für 1998/1999 (übrige Faktoren, p = Signifikanzniveau, n = Anzahl der Wertepaare).

Nahrungsfaktor	r	p	n
POC <30 μm	0.29	0.020	66
POC 30-250 μm	-0.16	0.215	64
POC 0.7-250 μm	0.06	0.615	64
Phosphorgehalt ($\mu\text{gP mgC}^{-1}$)	-0.13	0.547	24
Fettsäuregehalt ($\mu\text{g mgC}^{-1}$)	0.19	0.391	23
Fettsäurekonzentration ($\mu\text{g L}^{-1}$)	0.36	0.092	23
Eicosapentaensäuregehalt ($\mu\text{g mgC}^{-1}$)	0.57	0.005	23
Eicosapentaensäurekonzentration ($\mu\text{g L}^{-1}$)	0.65	<0.001	23

Entsprechend der simultanen Wirkung von bottom-up Faktoren als Komplexgefüge wurde unter Verwendung abgeleiteter Schwellenkonzentrationen und Sättigungswerte (Tabelle 3.10) für einzelne Faktoren ein Nahrungswertindex (Wertigkeit der Nahrung) gebildet, um die jeweiligen Bedingungen anhand eines Wertes zusammenfassend zu charakterisieren. Entsprechend der Angaben in der Literatur (Phosphorgehalt) und der Ableitung aus den vorliegenden Ergebnissen (POC-Konzentration) wurden die Schwellen- und Sättigungswerte in der Tabelle 3.10 angegeben. Als Schwellenwert für den POC <30 μm wurde der Wert definiert, unterhalb dem keine juvenile Wachstumsrate und keine Anlage von Gelegen erfolgt, als Sättigungswert wurde ein Wert angegeben, oberhalb dessen keine nennenswerte Erhöhung der Wachstumsrate bzw. der Gelegegröße zu erkennen war (Abb. 3.18.A, Abb. 3.22.A). Für den POC 30-250 μm erfolgte entsprechend die Angabe einer Schwellenkonzentration, oberhalb der eine Hemmung der juvenilen Wachstumsrate bzw. der Anlage von größeren Gelegen zu erwarten war (Abb. 3.18.B, Abb. 3.22.B). Verwendet wurde nur der POC-Gehalt und der Phosphorgehalt, nicht einbezogen wurden die Fettsäuren, da hier zwar eine zum Teil signifikante Abhängigkeit der juvenilen

Wachstumsrate und der Gelegegröße von der vorhandenen Menge vorlag, nicht aber oder nur gering vom spezifischen Gehalt (Tabelle 3.5, Tabelle 3.9).

Tabelle 3.10: Schwellen- und Sättigungskonzentrationen der bei der Bildung des Nahrungswertindex (Wertigkeit in %) für *D. galeata* verwendeten Nahrungsfaktoren.

	POC <30 µm	POC 30-250	Phosphorgehalt
Schwellenkonz.	0.2 mg L ⁻¹	0.5 mg L ⁻¹	6.7 µg mg ⁻¹ C
Sättigungskonz.	1.2 mg L ⁻¹	-	15 µg mg ⁻¹ C
Quellen	Abb. 3.18.A, Abb. 3.22.A	Abb. 3.18.B, Abb. 3.22.B	URABE & WATANABE (1992), Abb. 3.18.F, Abb. 3.22.F

Dabei erfolgte die Bildung dieses Index in verschiedenen Stufen (1-3), die im folgenden dargestellt sind. Es wurden ausschließlich lineare Vernüpfungen verwendet, die Angabe der Wertigkeit erfolgt dimensionslos zwischen 0 und 1, wobei 0 die geringste und 1 die höchste Wertigkeit repräsentiert.

Stufe 1

Zunächst wurde als quantitatives Maß (quan) nur die Nahrungsmenge ($POC_{<30\mu m}$ in $mg L^{-1}$) zur Berechnung des Nahrungswertindex 1 (NWI_1) auf Grundlage der Angaben in Tabelle 3.10 nach Gleichung (9) verwendet:

$$NWI_1 = falls \left\{ \begin{array}{l} POC_{<30\mu m} < 0.2 \\ 0.2 \leq POC_{<30\mu m} \leq 1.2 \\ POC_{<30\mu m} > 1.2 \end{array} \right. \left. \begin{array}{l} quan = 0 \\ quan = (POC_{<30\mu m} - 0.2) \div (1.2 - 0.2) \\ quan = 1 \end{array} \right. \quad (9)$$

Stufe 2

In einem zweiten Schritt erfolgte die Hinzunahme eines Qualitätskriteriums der Nahrungspartikel (qual), des Phosphorgehalts (P_{part} in $\mu gP mgC^{-1}$) in der Seston-Fraktion $<30\mu m$, was entsprechend der Angaben in Tabelle 3.10 in der Gleichung (10) vorgenommen und mit NWI_1 zu NWI_2 verknüpft wurde:

$$NWI_2 = NWI_1 \cdot falls \left\{ \begin{array}{l} P_{part} < 6.7 \\ 6.7 \leq P_{part} \leq 15 \\ P_{part} > 15 \end{array} \right. \left. \begin{array}{l} qual = 0 \\ qual = (P_{part} - 6.7) \div (15 - 6.7) \\ qual = 1 \end{array} \right. \quad (10)$$

Stufe 3

Durch Hinzunahme der Konzentration nicht ingestierbarer Partikel ($POC_{30-250\mu m}$ in $mg L^{-1}$) wurde versucht, die mögliche Hemmwirkung (hemm) beim Filtrationsprozeß durch diese Partikel bezüglich des Nahrungswertes für die Daphnien einzubeziehen:

$$NWI_3 = \left(NWI_1 + falls \left\{ \begin{array}{l} POC_{30-250\mu m} < 0.5 \\ POC_{30-250\mu m} > 0.5 \end{array} \right. \left. \begin{array}{l} hemm = 0 \\ hemm = -1 \cdot (POC_{30-250\mu m} - 0.5) \end{array} \right. \right) \cdot qual \quad (11)$$

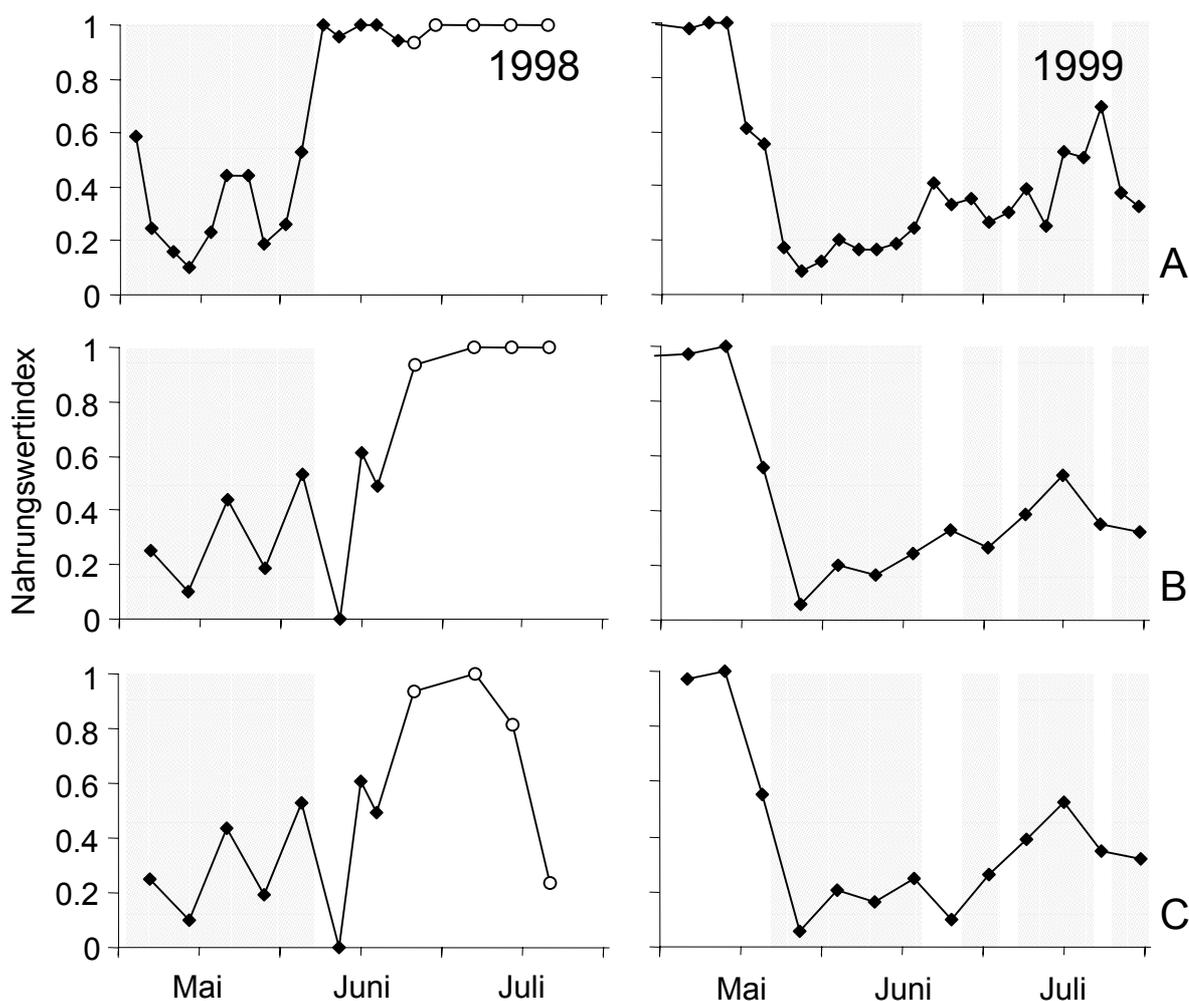


Abb. 3.23: Nahrungswertindices (NWI als Wertigkeit der Nahrung) für *D. galeata* in der Talsperre Bautzen. **A:** NWI₁. **B:** NWI₂. **C:** NWI₃ (weitere Erklärungen im Text). Weiße Kreise (Ende Juni/ Juli 1998) markieren Werte zur Zeit der Massenentwicklung des kurzfädigen Cyanobacteriums *Planktothrix agardhii*, das auch in der Fraktion POC <30 µm enthalten war. Schattierte Flächen markieren Klarwasserphasen mit Sichttiefen > 2.5 m.

Die entsprechend der Berechnung erhaltenen Nahrungswertindices wiesen in der Zeit des Klarwasserstadiums geringe Werte (unter 0.5) auf, während die Phase der Frühjahrsmassenentwicklung der Algen, die nur 1999 erfaßt wurde, durch hohe Indexwerte (um 1) charakterisiert war (Abb. 3.23). Bei ausschließlicher Beachtung der Nahrungsmenge (NWI₁) war der Nahrungswertindex nach dem Ende der Klarwasserphase im Jahr 1998 sehr hoch (nahe bzw. gleich 1), während 1999 nur ein Anstieg auf durchschnittlich 0.5 auftrat (Abb. 3.23.A).

Nach Hinzunahme des Nahrungsqualitätsfaktors (Phosphorgehalt) zur Berechnung des Nahrungswertindex (NWI₂) kam es für das Jahr 1998 am 11.06. zu einer kurzzeitigen Abnahme des Nahrungswertindex auf 0, bevor dieser dann Ende Juni wieder auf hohe Werte anstieg (nahe bzw. gleich 1). Der Kurvenverlauf des NWI₂ zeigte dagegen 1999 gegenüber dem Verlauf von NWI₁ nahezu keine Veränderung (Abb. 3.23.B).

Als Folge der Integration des Hemmtermes bei der Bildung des Nahrungswertindex (NWI₃) kam es 1999 nach dem Klarwasserstadium und 1998 zum Ende der Untersuchungsperiode zu einer weiteren Absenkung des Nahrungswertindex (Abb. 3.23.C). Die im Jahr 1998 in der Abb. 3.23 durch weiße Punkte markierte Phase war durch eine Massenentwicklung des Cyanobacteriums *Planktothrix aghardii* in Form von Kurzfäden mit Biovolumina bis 17 mg L⁻¹ (M. BOLLENBACH, unveröff. Daten) im Seston dominiert. Die Kurzfäden dieser Art gelangten zum Großteil auch in die Fraktion des POC <30 µm, wurden aber durch *D. galeata* kaum ingestiert (eigene Beobachtung).

Ein Vergleich der juvenilen Wachstumsraten und der Gelegegrößen von *D. galeata* mit den Nahrungswertindices zeigt, daß jeweils mit steigendem Indexwert Wachstumsrate und Gelegegröße zunehmen (Abb. 3.24). Weiterhin wird deutlich, daß über die verschiedenen Stufen der Nahrungswertindexbildung (NWI₁ bis NWI₃) bei der Abhängigkeit der juvenilen Wachstumsrate von den verschiedenen Nahrungswertindices nahezu keine Veränderungen feststellbar waren (Abb. 3.24, Tabelle 3.11). Für die Abhängigkeit der Gelegegröße vom Nahrungswertindex kam es dagegen zu einer deutlichen Verbesserung des Zusammenhangs von NWI₁ zu NWI₂. Noch deutlicher wurde diese Verbesserung des Zusammenhanges, wenn die Datenpunkte zur Zeit der Massenentwicklung von *Planktothrix aghardii* ausgeschlossen wurden (Tabelle 3.11). Dagegen war durch die Einbeziehung eines möglichen Hemmfaktors (POC-Konzentration 30-250 µm) keine weitere Verbesserung des Zusammenhanges erkennbar (Tabelle 3.11).

Zusammenfassend läßt sich damit feststellen, daß die Gelegegröße adulter Daphnien stärker von der komplexen Wirkung verschiedener Nahrungsfaktoren abhängt als die Wachstumsrate juveniler Daphnien. Entsprechend der bereits gezeigten Ergebnisse in Kap. 3.7 zeigt diese die stärkste Abhängigkeit von der verfügbaren Nahrungsmenge (POC <30 µm), was durch die Bildung der verschiedenen Stufen des Nahrungswertindex bestätigt wurde.

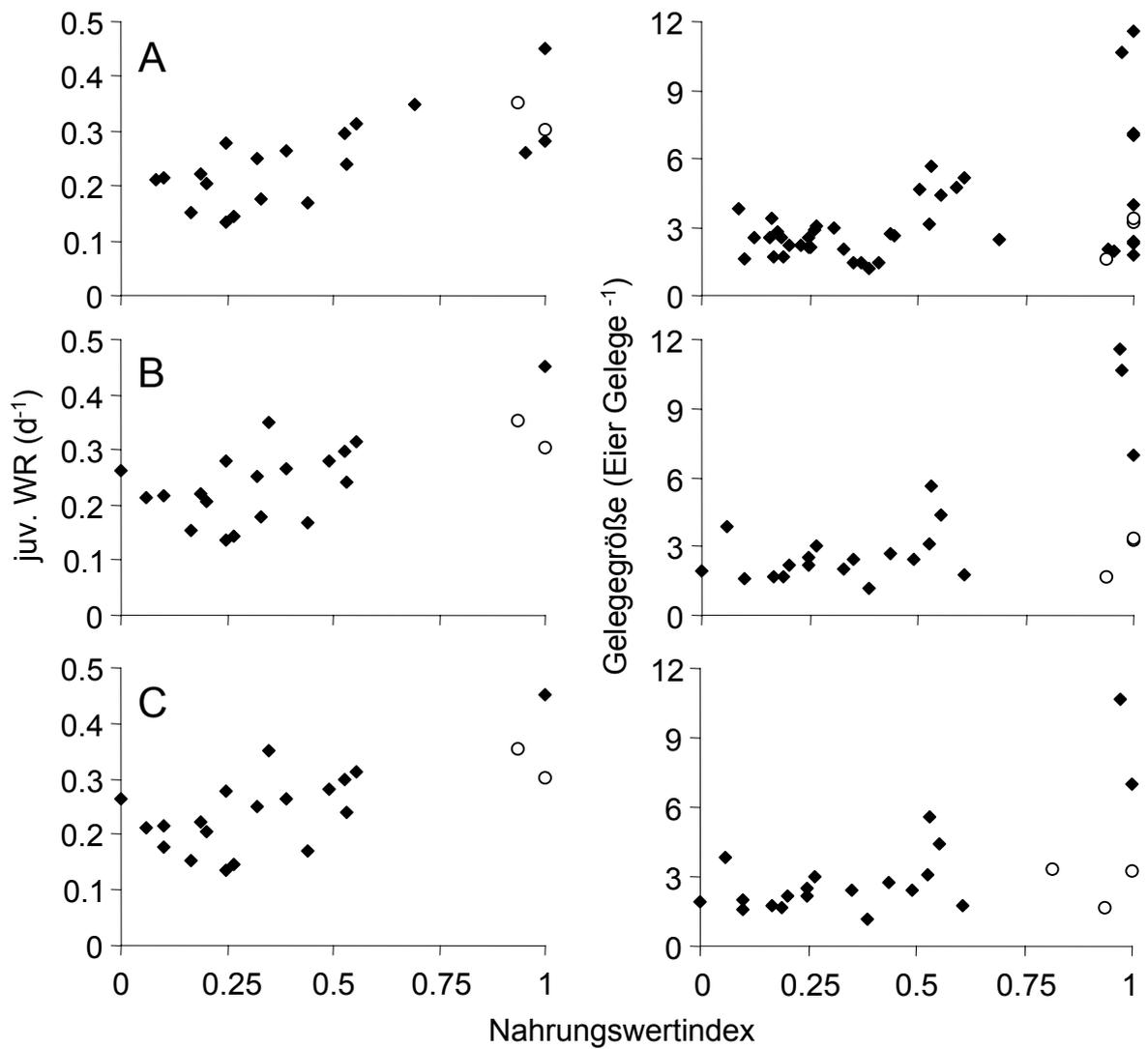


Abb. 3.24: Juvenile Wachstumsrate (juv. WR, links) und Gelegegröße (verschoben um Eientwicklungszeit, rechts) von *D. galeata* in Abhängigkeit der verschiedenen Nahrungswertindices (Wertigkeit der Nahrung) **A:** NWI₁. **B:** NWI₂. **C:** NWI₃ (weitere Erklärungen im Text, Daten von 1998 und 1999). Weiße Kreise markieren Werte zur Zeit der Massenentwicklung des kurzfädigen Cyanobacteriums (*Planktothrix agardhii*), das auch in der Fraktion POC <30 µm enthalten war. Daten zur Gelegegröße aus HÜLSMANN (2001).

Tabelle 3.11: Korrelation (r) der juvenilen Wachstumsrate und der Gelegegröße (verschoben um Eientwicklungszeit) mit den gebildeten Nahrungswertindices (NWI₁ bis NWI₃) für alle Daten und für Daten ohne weiße Kreise (o. wKr) aus Abb. 3.24. (p = Signifikanzniveau, n = Anzahl der Wertepaare).

Beziehung	r	p	n
juv. Wachstumsrate = f (NWI ₁)	0.72	< 0.001	21
juv. Wachstumsrate = f (NWI ₂)	0.68	< 0.001	21
juv. Wachstumsrate = f (NWI ₃)	0.70	< 0.001	21
juv. Wachstumsrate = f (NWI ₁), (o. wKr)	0.69	0.001	19
juv. Wachstumsrate = f (NWI ₂), (o. wKr)	0.66	0.002	19
juv. Wachstumsrate = f (NWI ₃), (o. wKr)	0.69	0.001	19
Gelegegröße = f (NWI ₁)	0.43	0.004	44
Gelegegröße = f (NWI ₂)	0.59	0.003	24
Gelegegröße = f (NWI ₃)	0.55	0.006	23
Gelegegröße = f (NWI ₁), (o. wKr)	0.49	0.001	41
Gelegegröße = f (NWI ₂), (o. wKr)	0.80	< 0.001	21
Gelegegröße = f (NWI ₃), (o. wKr)	0.76	< 0.001	20

4 Diskussion

Die Diskussion der dargestellten Ergebnisse erfolgt in diesem Abschnitt in drei Teilen. Zunächst sollen die Ergebnisse zu den erhobenen bottom-up Faktoren und den damit verbundenen Anpassungen der Daphnien diskutiert werden. Im zweiten Teil wird dann im besonderen auf die Bedeutung dieser Anpassungen hinsichtlich der Entwicklung der Population von *D. galeata* einschließlich der genetischen Vielfalt eingegangen, bevor in einem dritten Abschnitt die Bedeutung der Mechanismen für das Biomanipulations-Freilandexperiment in der Talsperre Bautzen herausgestellt werden soll.

4.1 Bottom-up Bedingungen und Anpassungsverhalten der Daphnien

Die bottom-up Einflüsse der Entwicklung von *D. galeata*, die im Rahmen der vorliegenden Arbeit untersucht wurden, können in zwei Gruppen eingeteilt werden. Es erfolgte einerseits die Erfassung abiotischer Größen und andererseits eine umfassende Analyse der Nahrungsbedingungen.

Während die grundlegenden Einflüsse abiotischer Faktoren auf die Entwicklung von Daphnien bereits lange bekannt sind (z.B. O'BRIEN & DENOYELLES 1972, HEISEY & PORTER 1977, WEIDER & LAMPERT 1985, SOMMER *et al.* 1986, MOORE *et al.* 1996), hat die Bedeutung der Analyse verschiedener Merkmale der Nahrungsbedingungen in den letzten Jahren zugenommen. Dabei sind in zunehmenden Maße in Ergänzung zu den quantitativen Betrachtungen (Nahrungsmenge) Untersuchungen zu Einflüssen verschiedener Faktoren der Nahrungsqualität für Daphnien hinzugekommen (z.B. GULATI & DEMOTT 1997, WEERS & GULATI 1997a). Anhand von zahlreichen Laborexperimenten wurde die Bedeutung des Fettsäuregehaltes (z.B. MÜLLER-NAVARRA 1995, DEMOTT & MÜLLER-NAVARRA 1997, WEILER & VOIGT 2000) und des Phosphorgehaltes (z.B. URABE & WATANABE 1992, STERNER 1993, BRETT *et al.* 2000) der Nahrung für Daphnien analysiert, andere Untersuchungen beschäftigten sich mit dem Einfluß der Partikelgrößen hinsichtlich der Bedeutung bei der Nahrungsaufnahme durch Daphnien (z.B. GLIWICZ & SIEDLAR 1980, DEMOTT 1985, BRENDENBERGER 1991, BERN 1994, WAGNER 1998).

Die in dieser Arbeit angestrebte Berücksichtigung möglichst vieler dieser bottom-up Faktoren sowie die simultane Beobachtung ausgewählter Anpassungsreaktionen der Daphnien stellen damit einen Versuch dar, die Wechselwirkungen zwischen Ressourcen und Konsument in eine komplexe Betrachtung zu integrieren.

4.1.1 Abiotische Faktoren

Die im wesentlichen durch den jahreszeitlichen Ablauf und die Meteorologie sowie die Trophie und Morphologie des Gewässers bestimmte Entwicklung der abiotischen Faktoren (Temperatur, Sauerstoff, pH-Wert) hat einen spezifischen Jahresverlauf in jedem Gewässer. Die im Untersuchungszeitraum in der Talsperre Bautzen beobachteten pH-Werte und Sauerstoffgehalte lagen immer im Toleranzbereich von *D. galeata* (RITTER 1997, HEISEY & PORTER 1977), lediglich das Absinken des Sauerstoffgehaltes im Sommer in tieferen Wasserschichten unter $3 \text{ mg O}_2 \text{ L}^{-1}$ bedingte eine Lebensraumeinschränkung für die Daphnien. Diese kann im Zusammenhang mit top-down Faktoren (vergl. Kap. 4.2) für die Entwicklung der Population von Bedeutung sein, indem Refugien der Daphnien verloren gehen (WRIGHT & SHAPIRO 1990). Ein wesentlicher Einfluß dieses Kriteriums konnte aber in der Talsperre Bautzen nicht festgestellt werden.

Die Veränderungen der Wassertemperatur führen zu intraannuellen Beeinflussungen nahezu aller Faktoren (MOORE *et al.* 1996) und weniger zu Unterschieden zwischen den betrachteten Jahren. HÜLSMANN (2001) verweist darauf, daß hinsichtlich der Entwicklung der mittleren Wassertemperatur in der Talsperre Bautzen zwischen den Untersuchungsperioden der einzelnen hier untersuchten Jahre kein klarer Unterschied zu verzeichnen war. Nach BENNDORF *et al.* (2001) besteht ein indirekter Einfluß der Wassertemperatur im Winter und zeitigen Frühjahr hinsichtlich des Eintretens einer Sommerdepression, der sich vor allem durch timing-Effekte äußert. In diesem Zusammenhang stellt HÜLSMANN (2001) fest, daß entsprechend der Kriterien von BENNDORF *et al.* (2001) im Jahr 1999 eine Sommerdepression der Daphnien zu erwarten gewesen wäre, aber nicht eingetreten ist.

Für die vorliegende Untersuchung war insbesondere die Berücksichtigung der jeweils aktuellen Wassertemperaturen in der Talsperre Bautzen notwendig, um diese auf die Experimente zu übertragen, da beispielsweise die Filtrierrate (WAGNER 1998) und die Beinschlagfrequenz der Daphnien (H. VOIGT, unveröff. Daten) temperaturabhängig sind.

Insgesamt wurde die Wirkung der abiotischen Bedingungen damit bei der Analyse der Ergebnisse berücksichtigt, aufgrund der Vergleichbarkeit der Werte der gemessenen abiotischen Faktoren mit anderen untersuchten Jahren und Gewässern jedoch nicht explizit ausgewertet.

4.1.2 Nahrungsbedingungen - Einzelfaktorenwirkung

Als nicht selektive Filtrierer haben Daphnien ein breites Nahrungsspektrum (BURNS 1968a), so daß verschiedene Summenparameter für die Analyse der Nahrungsbedingungen geeignet sind. In der vorliegenden Arbeit wurde als quantitatives Maß der partikuläre organische Kohlenstoffgehalt (POC) des Sestons in der Fraktion kleiner als 30 µm erfaßt. Diese Grenze wurde aus zwei Gründen gewählt: Einerseits wird meist der POC zur Charakterisierung der Nahrungsmenge von Daphnien verwendet (z.B. LAMPERT 1977, LAMPERT & SCHOBER 1980, MÜLLER-NAVARRA & LAMPERT 1996), andererseits sind Individuen von *D. galeata* in der Talsperre Bautzen fast ganzjährig, besonders aber im Frühjahr und Sommer, in der Lage, Partikel in dem ausgewählten Größenbereich zu filtrieren (WAGNER 1998).

Vor Beginn des Klarwasserstadiums wurden aufgrund hoher POC-Werte große Gelege und bei geringen POC-Werten während des Klarwasserstadiums geringe Eizahlen bei *D. galeata* festgestellt (HÜLSMANN 2001). Nach der Klarwasserphase waren dagegen trotz gestiegener POC-Konzentrationen meist geringe Eizahlen bei adulten Daphnien zu beobachten (HÜLSMANN 2001), so daß andere Faktoren außer dem partikulären Kohlenstoffgehalt im Wasser eine Bedeutung hinsichtlich der Nahrungsbedingungen der Daphnien aufweisen müssen. Aus diesem Grund wurden zusätzliche Kriterien zur Charakterisierung der Nahrung der Daphnien erfaßt, die im wesentlichen in einer Analyse der Nahrungsqualität bestanden.

Welche Faktoren bestimmen aber nun die Nahrungsqualität für Daphnien? Nach GULATI & DEMOTT (1997) sind dies vor allem drei Faktoren: a) Phosphorgehalt der Nahrung, b) Fettsäuregehalt und c) Verdaubarkeit der Partikel. Letzterem wurde in der vorliegenden Untersuchung nicht nachgegangen, nach Untersuchungen von PORTER (1975, 1976) ist aber bekannt, daß insbesondere Grünalgen mit Gallerthülle (z.B. *Coelastrum* spp.) schlecht oder nicht verdaut werden können. WAGNER (1998) konnte das auch für *D. galeata* in der Talsperre Bautzen nachweisen, wo bei Grünalgen-Kolonien mit Gallerthülle eine Verdauungsresistenz der Algen auftrat. Bezüglich der anderen beiden genannten Faktoren existieren sowohl Ergebnisse, die eine größere Bedeutung der Fettsäuren insgesamt (z.B. DEMOTT & MÜLLER-NAVARRA 1997) oder auch einzelner Fettsäuren (MÜLLER-NAVARRA 1995) für die Entwicklung der Daphnien herausstellen, als auch solche, die dem Phosphorgehalt eine größere Bedeutung als limitierendem Faktor der Nahrungsqualität (z.B. HESSEN 1992, STERNER *et al.* 1993, URABE *et al.* 1997) zusprechen. WEERS & GULATI (1997a) und SUNDBOM & VREDE (1997) betrachten dagegen die Wachstumslimitation von Daphnien aufgrund von Fettsäuren als sekundären Effekt der Phosphorlimitation. Diese Vermutung steht in Übereinstimmung mit den

von DEHN (1931) an *D. magna* durchgeführten Versuchen, wo die Daphnien ausschließlich durch Eiweißfütterung in Form von Rinderfibrin über lange Zeit leben konnten, allerdings geht aus diesen Versuchen nicht genau hervor, ob es sich wirklich um fettfreie Eiweiße handelte. Aufgrund der Kontroverse über die Bedeutung von Phosphor und Fettsäuren erfolgte in dieser Studie eine simultane Messung beider Faktoren, da das Ziel in einer möglichst umfassenden Aussage bezüglich der Nahrungsqualität für die Daphnien bestand.

Anhand der Untersuchungen von VOIGT (1996) und WAGNER (1998) kam es auch zu der Vermutung, daß ein erhöhter Anteil nicht ingestierbarer Partikel durch Behinderung des Filtrationsvorganges der Daphnien eine negative Beeinflussung der Nahrungsaufnahme in der ingestierbaren Fraktion darstellt. Um diese Möglichkeit prüfen zu können, wurde der POC-Gehalt in der Fraktion 30-250 µm erfaßt, da Partikel dieser Größe aufgrund der Carapaxöffnung besonders bei großen Daphnien in den Bauchraum gelangen können.

Die in der Phase des Klarwasserstadiums beobachteten geringen Werte für den POC <30 µm weisen auf eine Nahrungslimitation der Daphnien hin, die insbesondere durch eine geringe Reproduktion in dieser Zeit dokumentiert wird (HÜLSMANN 2001). Auch die während des Klarwasserstadiums verzeichneten niedrigen Wachstumsraten juveniler Daphnien dokumentieren diese Verhältnisse (HÜLSMANN & WEILER 2000). Gleichzeitig war diese Phase auch durch geringe Konzentrationen hinsichtlich des Fettsäure- und Phosphorgehalts gekennzeichnet, so daß neben der quantitativen auch eine qualitative Nahrungslimitation auftrat.

Die am Ende der Klarwasserphase aufgetretene Zunahme der Partikelkonzentration führte zu einer deutlichen Verbesserung hinsichtlich der Nahrungsquantität. Bezüglich der Nahrungsqualität traten in dieser Phase jedoch Bedingungen auf, die zwischen den untersuchten Jahren sehr verschieden waren. So setzte sich die 1997 und 1998 beobachtete starke Zunahme der Nahrungsmenge (POC <30 µm), die vom Anstieg nicht ingestierbarer Partikel (POC 30-250 µm) begleitet wurde, über längere Zeit (länger als zwei Wochen) fort, während dies 1999 nur kurzzeitig auftrat. Darüberhinaus kam es 1998 zu einer starken Abnahme des Phosphorgehaltes der Nahrung, so daß ein spezifischer Phosphorgehalt der Nahrungspartikel von 10 µgP mg⁻¹C unterschritten wurde.

Daphnien haben einen relativ hohen und zudem konstanten Phosphorgehalt, der etwa bei 1.5 % der Körpertrockenmasse liegt (ANDERSON & HESSEN 1991). Fällt der Phosphorgehalt in der Nahrung unter einen Schwellenwert ab, sind die Daphnien gezwungen, mehr Partikel zu filtrieren, um ihren Phosphorbedarf decken zu können. Nach Ergebnissen verschiedener Autoren

(vergl. Tabelle 4.1) liegt die Schwelle für eine P-Limitation von Daphnien im Bereich von 5.2 bis 24 $\mu\text{gP mg}^{-1}\text{C}$ in der Nahrung.

Tabelle 4.1: Phosphor-Schwellenkonzentrationen für die Wachstumslimitation in der Nahrung von Daphnien.

Schwellenwert	Daphnien-Art	Quelle
6-8 $\mu\text{gP mg}^{-1}\text{C}$	<i>Daphnia pulex</i>	OLSEN <i>et al.</i> (1986)
16-20 $\mu\text{gP mg}^{-1}\text{C}$	<i>Daphnia</i> spp.	HESSEN (1992)
6.7-12 $\mu\text{gP mg}^{-1}\text{C}$	<i>Daphnia galeata</i>	URABE & WATANABE (1992)
14-24 $\mu\text{gP mg}^{-1}\text{C}$	<i>Daphnia obtusa</i>	STERNER (1993)
5.2-10.3 $\mu\text{gP mg}^{-1}\text{C}$	<i>Daphnia cucullata</i>	DEMOTT & GULATI (1999)
6.9-11.5 $\mu\text{gP mg}^{-1}\text{C}$	<i>Daphnia</i> spp.	BRETT <i>et al.</i> (2000)

Damit lag der am 11.06.1998 in der Talsperre Bautzen gemessene Phosphorgehalt von 6.8 $\mu\text{gP mg}^{-1}\text{C}$ deutlich im unteren Bereich der in der Tabelle 4.1 angegebenen Schwellenwerte für eine Wachstumslimitation von Daphnien. Auch in dem darauf folgenden Zeitraum stiegen im Jahr 1998 die Werte nicht über 12 $\mu\text{gP mg}^{-1}\text{C}$ an, erst Ende Juni wurden wieder Phosphorgehalte im Bereich von 20 $\mu\text{gP mg}^{-1}\text{C}$ gemessen. Gleichzeitig wurde die Phase des Anstiegs des Phosphorgehaltes durch das Auftreten einer Massenentwicklung von *Planktothrix aghardii* (bis 17 mg L^{-1} , M. BOLLENBACH, unveröff. Daten) begleitet, die durch die zu diesem Zeitpunkt überwiegend kleinen Daphnien (mittlere Größe eitrager Daphnien ab Mitte Juni 1998 etwa 1.00 mm, HÜLSMANN 2001) kaum ingestiert wurden. Die demgegenüber von WAGNER (1998) beschriebene Ingestion von *P. aghardii* durch *D. galeata* in Laborexperimenten steht dazu im Widerspruch. Allerdings wurden dort größere Daphnien (1.50 mm) und eine deutlich geringere Biomasse des fädigen Cyanobacteriums (1.7 mg L^{-1}) verwendet, was die Ingestion der schwer ingestierbaren Art (SOMMER 1988) gegenüber den hier vorliegenden Bedingungen deutlich begünstigt hat. So geben DAWIDOWICZ *et al.* (1988) anhand von Versuchen mit *D. magna* an, daß bei Vorhandensein fädiger Cyanobakterien bei Chlorophyllkonzentrationen von 5-20 $\mu\text{g L}^{-1}$ eine deutliche Abnahme der Filtrierrate und bei weiterer Zunahme der Cyanobakterien-Konzentration ein Absinken der Reproduktion auftrat, bis bei etwa 150 $\mu\text{g L}^{-1}$ Chlorophyll a keine Reproduktion mehr festgestellt wurde. In der Talsperre Bautzen lagen im Vergleich dazu die Chlorophyll-Konzentrationen zur Zeit der Cyanobakterienmassenentwicklung im Juni/Juli 1998 zwischen 13 und 51 $\mu\text{g Chl a L}^{-1}$ (G. EGERER, pers. Mitt.).

Demgegenüber wurde im Sommer 1999 einerseits keine so starke Abnahme des Phosphorgehalts der Nahrung wie 1998 und andererseits auch keine Cyanobakterien-Massenentwicklung beobachtet, was sich auf die Nahrungsqualität für *D. galeata* positiv ausgewirkt hat.

Hinsichtlich des Fettsäuregehaltes ist die Angabe einer Schwellenkonzentration schwieriger, da es sich um einen Summenparameter handelt. Nach BRETT & MÜLLER-NAVARRA (1997) besitzen qualitativ hochwertige Nahrungsalgen für Daphnien auch einen hohen Fettsäuregehalt. Bei Untersuchungen von MÜLLER-NAVARRA (1995) wurde für nur eine ungesättigte Fettsäure (Eicosapentaensäure) eine gute Korrelation mit dem Daphnienwachstum nachgewiesen. GULATI & DEMOTT (1997) weisen darauf hin, daß diese Fettsäure zwar eine hohe Bedeutung besitzt, da Algen bzw. Partikel mit einem hohen Gehalt an Eicosapentaensäure eine qualitativ gute Nahrung für Daphnien darstellen, allerdings können aber auch andere Fettsäuren, wie beispielsweise die Linolensäure (WEERS & GULATI 1997b, WEILER, in Vorber.) eine gute Nahrungsqualität für Daphnien bieten.

Nach GULATI & DEMOTT (1997) steht die Beeinflussung der Nahrungsqualität durch Phosphorgehalt und Fettsäuren in einem engen Zusammenhang: Mit zunehmendem Phosphorgehalt der Nahrung (Qualitätssteigerung) nimmt die Bedeutung des Fettsäuregehalts zu und umgekehrt. Besonders wichtig erscheint der Verweis dieser Autoren darauf, daß mögliche Akkumulationseffekte von Phosphorlimitation (Phosphormangel über längere Zeit) stärker sind, als die durch Fettsäuremangel bedingten Limitationen. Das wird durch die in der vorliegenden Arbeit gefundenen geringen Phosphorgehalte im Juni 1998, dem Jahr der starken Sommerdepression von *D. galeata*, unterstützt. Möglicherweise wurde die Intensität und Dauer ($< 1 \text{ Ind. L}^{-1}$ über > 6 Wochen) der Sommerdepression der Daphnien 1998 durch diesen Effekt des Phosphormangels (vgl. Abb. 3.7) entscheidend beeinflusst.

Auch eine Zunahme nicht oder nur schwer ingestierbarer Partikel (POC 30-250 μm), die außer 1998 auch in den anderen beiden untersuchten Jahren am Ende des Klarwasserstadiums auftrat, kann durch Behinderung des Filtrationsprozesses zu einer negativen Beeinflussung des Daphnienwachstums führen (WAGNER 1998, REPKA *et al.* 1999). Allerdings spielt dabei allein die Menge der vorhandenen Partikel nicht die entscheidende Rolle, was durch die Integration des POC 30-250 μm in den Nahrungswertindex (NWI 3) gezeigt werden konnte. Kommt jedoch beispielsweise eine schlechte Verdaubarkeit der ingestierten Partikel hinzu, wie dies für Grünalgenkolonien durch WAGNER (1998) nachgewiesen wurde, oder ist ein hoher Gehalt an fädigen Cyanobakterien vorhanden (DAWIDOWICZ *et al.* 1988), so nimmt die Qualität der vorhandenen Nahrung weiter ab. Eine Übersicht der dominanten Phytoplanktonarten in der

Fraktion $>30 \mu\text{m}$ der drei betrachteten Jahre (Tabelle 4.2) spiegelt eine Ähnlichkeit der Jahre 1997 und 1998 (mit Sommerdepression der Daphnien) gegenüber der deutlich anders strukturierten Phytoplanktonzusammensetzung im Jahr 1999 (ohne Sommerdepression der Daphnien) wider.

Aufgrund des starken Auftretens der fädigen Kieselalge *Aulacoseira granulata* war die Nahrungsqualität für die Daphnien nach dem Klarwasserstadium 1997 und 1998 eingeschränkt. Die Phase der schlechten Nahrungsqualität wurde 1998 durch das zeitige Auftreten (bereits im Juni) des fädigen Cyanobacteriums *Planktothrix agardhii* verlängert. Demgegenüber trat das Phytoplanktonsommermaximum 1997 in Form von einer Massenentwicklung von *Microcystis* spp. erst Ende August/Anfang September auf (OPITZ 1998). Das Jahr 1999 war generell durch niedrigere Phytoplanktonbiomassen in der Fraktion $>30 \mu\text{m}$ gekennzeichnet und bot damit in dieser Hinsicht für die Daphnien vergleichsweise bessere Bedingungen als 1997 und 1998.

Tabelle 4.2: Übersicht der dominanten Phytoplanktongattungen (maximale Biomasse in mg FM L^{-1}) in der Fraktion $>30 \mu\text{m}$ (größte Länge der Alge oder Kolonie) der drei betrachteten Jahre in der Talsperre Bautzen (Angaben für 1997 von OPITZ (1998), Angaben für 1998 und 1999 von M. BOLLENBACH, unveröff. Daten).

Phase	1997	1998	1999
Ende Klarwasserstadium	<i>Pediastrum</i> (0.64) <i>Volvox</i> (0.29)	<i>Coelastrum</i> (2.66) <i>Volvox</i> (1.05)	<i>Coelastrum</i> (0.03)
nach Klarwasserstadium	<i>Aulacoseira</i> (8.19)	<i>Aulacoseira</i> (3.45)	<i>Asterionella</i> (1.74) <i>Fragillaria</i> (1.29)
Phytoplankton-sommermax.	<i>Microcystis</i> (21.47)	<i>Planktothrix</i> (17.18)	<i>Ceratium</i> (11.73)

Da die zum Ende des Klarwasserstadiums in der Talsperre Bautzen regelmäßig beobachteten Grünalgenkolonien oft auch im für Daphnien filtrierbaren Bereich liegen, aber nicht oder kaum verdaut werden können (WAGNER 1998), sind die Daphnien in dieser Phase auf die Nutzung alternativer Ressourcen angewiesen. Untersuchungen von KAMJUNKE (1998) belegen, daß *D. galeata* in der Talsperre Bautzen am Ende des Klarwasserstadiums aufgrund geringerer autotropher Nahrungskonzentrationen verstärkt Bakterien ingestiert. Da die Bakterien bei der Erfassung des POC $<30 \mu\text{m}$ aus methodischen Gründen nicht quantitativ erfaßt werden können (Filtermaschenweite etwa $0.7 \mu\text{m}$), erfolgte zusätzlich die Ermittlung der Bakterienabundanz in einer mit DAPI angefärbten Probe. Die Unterscheidung in „kleine“ ($<0.3 \mu\text{m}$) und „große“

(>0.3 µm) Bakterien wurde vorgenommen, da *D. galeata* nur die großen Bakterien abfiltrieren kann (vergl. Kap. 4.1.4). Überraschenderweise war festzustellen, daß das Jahr 1999 hinsichtlich des Angebotes an Bakterien die für Daphnien schlechtesten Bedingungen bot, da besonders im Klarwasserstadium weniger Bakterien vorhanden waren als im vergleichbaren Zeitraum 1997 und 1998. Nach KAMJUNKE (1998) ist allerdings weniger die Abundanz, sondern mehr die Produktion der Bakterien entscheidend, welche aber für die hier untersuchten Jahre nicht gemessen wurde. Legt man jedoch das zeitliche Muster der Untersuchungen von KAMJUNKE (1998) zugrunde, so ist in der Übergangsphase vom Klarwasserstadium zur Sommerdepression der Daphnien mit einer erhöhten bakteriellen Produktion zu rechnen.

Eine mögliche Bedeutung der heterotrophen Nanoflagellaten (HNF) als Bakterien-Grazer in dieser Zeit ist unwahrscheinlich, da diese bei hohen Daphnienbiomassen in der Talsperre Bautzen stark top-down beeinflusst sind (ZEHRER 1999). Außerdem sind die Filtrieraten der Daphnien hinsichtlich der Bakterieningestion um ein Vielfaches größer, als die der HNF (KAMJUNKE & ZEHRER 1999).

4.1.3 Nahrungsbedingungen - Komplexwirkung

Die bisher diskutierten Einflüsse der einzelnen Nahrungskomponenten wirken in einem Gewässer natürlicherweise simultan. Darüberhinaus ist der Einfluß weiterer, bisher möglicherweise nicht bekannter Kriterien der Nahrungsqualität oder-quantität nicht auszuschließen. Um die komplexe Wirkung der einzelnen untersuchten Nahrungsfaktoren auf die Daphnien zu analysieren, wurde ein Nahrungswertindex gebildet, indem eine Wichtung der einzelnen Faktoren vorgenommen wurde (Kap. 3.10).

Es erfolgte eine Verknüpfung quantitativer und qualitativer Einflußfaktoren der Nahrung. Weitaus schwieriger war die Integration von Hemmfaktoren. Im gebildeten Index wurde die Hemmung durch die Konzentration nicht ingestierbarer Partikel einbezogen, da eine quantitative Messung der Filtrationsratenhemmung auf direktem Weg nicht möglich ist (vergl. Kap. 4.1.4, *Optimierung des Nettoenergiegewinns*).

Als quantitatives Merkmal wurde der POC <30 µm verwendet. Es erfolgte dann eine Verknüpfung mit der Nahrungsqualität. Aufgrund der Kontroverse über die Bedeutung des Phosphorgehaltes und des Fettsäuregehaltes als Qualitätskriterium der Nahrung (vergl. Kap. 4.1.2) sowie der nicht oder wenig signifikanten Zusammenhänge beider Faktoren mit der juvenilen Wachstumsrate (Abb. 3.18, Tabelle 3.5) bzw. der Gelegegröße (Abb. 3.22, Tabelle 3.9)

fand nur der Phosphorgehalt bei der Berechnung des Nahrungswertindex Verwendung. In diesem Zusammenhang ist darauf hinzuweisen, daß die Nahrungswertindexbildung aus dem Grund heraus erfolgte, daß im Freiland eine Abhängigkeit von Einzelfaktoren oft nicht genau verifiziert werden kann. Da nach neuesten Erkenntnissen aus Laborversuchen aber dem Phosphorgehalt gegenüber dem Fettsäuregehalt die entscheidende Bedeutung bei der Determination der Nahrungsqualität für Daphnien zukommt (ELSER *et al.* 2001) bzw. eine direkte Bedeutung des Gehaltes an ungesättigten Fettsäuren nicht nachgewiesen werden konnte (VON ELERT & WOLFFROM 2001), wurde der Phosphorgehalt in die Berechnung einbezogen.

Desweiteren erfolgte die Beachtung der Konzentration des POC 30-250 µm, wobei diese Größe als Hemmfaktor der Nahrungsqualität betrachtet wurde, da hohe Konzentrationen in dieser Fraktion den Filtrations- bzw. Ingestionsprozeß der Nahrungspartikel stören können. Denkbar wäre auch, daß bei hohen Werten des POC <30 µm eine hemmende Wirkung vorliegt. WAGNER (1998) konnte solche Ingestionshemmungen auch bei hohen Konzentrationen ingestierbarer Partikel feststellen. Da aber diesbezüglich auch die morphologisch-physiologische Reaktion beim Filtrationsprozeß eine Rolle spielt (Kap. 4.1.4), wurde dies bei der Bildung des Nahrungswertindex nicht vorgenommen.

Bei der Interpretation der Nahrungswertindices sind jedoch folgende Unterschiede zu beachten: geringe Werte aufgrund geringer Nahrungsmengen können durch höhere Filtrierraten kompensiert werden, bei qualitativ geringer Nahrung muß dagegen mehr ingestiert werden, was wiederum eine Erhöhung der Assimilation bei gleichzeitig verkürzter Darmpassagezeit zur Folge hat. Eine Kompensation geringer Nahrungswertindices infolge starker Hemmwirkungen durch hohe Konzentrationen nicht ingestierbarer Partikel ist für die Daphnien noch schwieriger realisierbar, da bei der Rejektion von nicht ingestierbaren Partikeln aus dem Bauchraum auch freißbare Nahrungspartikel verloren gehen (WAGNER 1998, REPKA *et al.* 1999, vergl. auch Kap. 4.1.4).

Durch die Bildung der Nahrungswertindices (NWI 1 und NWI 2) konnte aber gezeigt werden, daß insbesondere bei der Beurteilung der Nahrungsbedingungen für adulte Daphnien die Verknüpfung der einzelnen Nahrungsfaktoren eine bessere Interpretation der beobachteten Gelegegrößen ermöglicht (Abb. 3.24, Tabelle 3.11), als eine Betrachtung der einzelnen Nahrungsfaktoren (Abb. 3.22, Tabelle 3.9). Demgegenüber wird die juvenile Wachstumsrate hauptsächlich durch die Nahrungsmenge beeinflusst, so daß die Bildung der Nahrungswertindices keine nennenswerte Veränderung der Interpretation hinsichtlich der Nahrungsbedingungen ergab.

Dies wird auch durch die verschiedenen Anpassungsmöglichkeiten der Daphnien entscheidend beeinflusst (Kap. 4.1.4).

Das hinsichtlich der Bildung des NWI 3 keine Verbesserung der Interpretationsmöglichkeiten erreicht werden konnte, ist wahrscheinlich durch ein noch komplexeres Wirkgefüge bedingt, da offensichtlich nicht allein die Menge des POC 30-250 µm einen Hemmfaktor darstellt, sondern andere Kriterien wie beispielsweise Partikelform, chemische Faktoren und verdauungsresistente Strukturen (Gallerthüllen) eine Ingestionshemmung stärker beeinflussen.

4.1.4 Anpassungen der Daphnien

Daphnien reagieren auf Veränderungen der Nahrungsbedingungen durch verschiedene Anpassungsmechanismen, wie z.B. der Veränderung der Morphologie des Filterapparates (z.B. POP 1991, LAMPERT & BRENDENBERGER 1996) oder der Schlagfrequenz der Filterbeine (MCMAHON & RIGLER 1963, BURNS 1968a, PLATH 1998). Das Ziel der Untersuchungen bestand in der möglichst umfassenden und vor allem simultanen Erfassung der Anpassung der Filtermorphologie und –physiologie an die Nahrungsbedingungen sowie der davon beeinflussten Filtrierrate der Daphnien.

Filterbeinmorphologie

Die wahrscheinlich ersten Untersuchungen zur Morphologie der Filterbeine der Daphnien wurden von MÜLLER (1785, zitiert in BEHNING 1912) durchgeführt. BEHNING (1912) und STORCH (1924a, 1924b, 1926) lieferten dann umfassende Beschreibungen der Filterbeine der Daphnien. Inzwischen ist aus vielen Untersuchungen bekannt, daß Daphnien die Morphologie ihres Filtrationsapparates in Abhängigkeit von der verfügbaren Nahrung verändern können. So konnte in Laborexperimenten mit einer Abnahme der Nahrungskonzentration eine Vergrößerung der Filterfläche beobachtet werden (KOZA & KOŘINEK 1985, POP 1991, STUCHLIK 1991, LAMPERT 1994, LAMPERT & BRENDENBERGER 1996). Experimente von REPKA *et al.* (1999) weisen dagegen darauf hin, daß nicht die Konzentration der Partikel sondern der Ernährungszustand der Daphnien diese Anpassung auslöst und sie damit auch durch geringe Qualität der Nahrungspartikel hervorgerufen werden kann. Untersuchungen im Freiland bezüglich der Veränderung der Morphologie des Filtrationsapparates sind demgegenüber rar. KOŘINEK *et al.* (1986) fanden bei Untersuchungen an Daphnien aus verschiedenen Gewässern, daß bei geringen Sestonkonzentrationen größere Filterflächen auftraten, während Daphnien aus

Karpfenteichen mit einem hohen Seston Gehalt kleinere Filterflächen aufwiesen. Außerdem untersuchten die genannten Autoren die morphologische Veränderung des Filtrationsapparates von *Daphnia pulicaria* im Jahresverlauf an einem Fischteich (Jezarko Pond) in Böhmen. Dort konnte mit dem Anstieg der Sestonkonzentration eine Abnahme der mittleren Größe der Filterkämme festgestellt werden.

Während das dritte und vierte Beinpaar im wesentlichen der Filtration dienen, haben das erste und zweite Beinpaar große Bedeutung beim Transport der Nahrung zu den Mandibeln (HARTMANN & KUNKEL 1991). Anhand von Untersuchungen dieser Autoren unterliegen auch diese Filterstrukturen Veränderungen, die hauptsächlich eine Anpassung an unterschiedliche Partikelformen der Nahrung darstellen. Das führt auch zu unterschiedlichen Strategien in der Aufnahme unterschiedlicher Formtypen der Nahrung an den Mandibeln. In der vorliegenden Studie wurden diese Veränderungen nicht erfaßt.

Mechanismen der Veränderung der Filterbein-Morphologie

Der zeitliche Verlauf der Änderung der Setaanzahlen des dritten Filterbeines von *D. galeata* innerhalb der einzelnen untersuchten Größengruppen, der nur bei der kleinsten Größengruppe unmittelbar der Veränderung der Filterfläche folgte, läßt die Schlußfolgerung zu, daß die Anzahl der Setae bei einem Individuum nicht verändert werden kann. Dabei resultiert die zeitlich verzögerte Veränderung der Setaanzahlen zwischen den einzelnen Größengruppen aus dem Nachwachsen der einzelnen Individuen innerhalb der Population. Damit konnten die Untersuchungen von KOŘINEK & MACHAČEK (1980) sowie POP (1991) anhand der vorliegenden Ergebnisse bestätigt werden, daß die Anzahl der Setae bei einem Individuum konstant ist. Letztgenannter Autor wies nach, daß nur in Neonaten noch die Möglichkeit einer Setaanzahländerung besteht. Er betrachtet deshalb die Veränderung der Setaanzahl als zweiten, langsameren Mechanismus der Veränderung der Filterfläche innerhalb der Population, indem die einzelnen Generationen nachwachsen. Eine wesentlich schnellere Anpassung der Filterfläche erfolgt auf der Ebene des Individuums über die Veränderung der Setaelänge und die Filterkammlänge relativ zur Körperlänge bei den Häutungen der Daphnien (KOŘINEK *et al.* 1986, POP 1991, LAMPERT & BRENDELBERGER 1996), was auch in der vorliegenden Arbeit bestätigt werden konnte.

POP (1991) untersuchte die Veränderung der Filterfläche im Verhältnis zum individuellen Längenwachstum an *Daphnia pulicaria* und stellte dabei folgende relative Veränderungen in Bezug zur Körperlänge fest: Während der Entwicklung eines Individuums war sowohl eine

relative Vergrößerung durch überproportionales Wachstum des Filterkammes im Verhältnis zur Körperlänge, als auch eine relative Abnahme der Filterkammfläche zur Körperlänge durch eine Stagnation des Wachstums des Filterkammes zu beobachten. Wahrscheinlich ist aber eine Rückbildung, also eine absolute Verkleinerung des Filterkammes bei den einzelnen Häutungsphasen nicht möglich.

Trifft dieser Mechanismus zu, so können große, langsamer wachsende Individuen mit großen Filterflächen, die infolge geringer Nahrungskonzentrationen (Klarwasserphase) oder –qualität (REPKA *et al.* 1999) ausgebildet wurden, diese bei einer Zunahme der Nahrungskonzentration bzw. –qualität aufgrund ihres verringerten Größenwachstums nicht mehr verringern. Es wäre nur eine relative Verkleinerung der Filterfläche im Verhältnis zur Körperlänge durch Stagnation des Wachstums des Filterkammes möglich. Daraus resultiert dann eine im Verhältnis zur Nahrungsmenge zu große Filterfläche. Denkbar wäre dabei eine drastische Erhöhung des Energieaufwands zur Bewegung der Filterbeine. So wiesen LAMPERT & BRENDENBERGER (1996) nach, daß eine Vergrößerung der Filterflächen bei niedrigen Nahrungskonzentrationen energetisch günstiger ist als eine Erhöhung der Schlagfrequenz der Filterbeine, um eine vergleichbare Filtrierrate zu erreichen. Nimmt man unter Berücksichtigung dieser Aussage der genannten Autoren umgekehrt an, daß bei hohen Nahrungskonzentrationen eine Verringerung der Filterfläche gegenüber der Verringerung der Schlagfrequenz energetisch günstiger wäre, diese aber nicht möglich ist, so könnte das über die Erhöhung des Energieaufwands für den Filtrationsprozeß zu einer negativen Energiebilanz führen. Auch REPKA *et al.* (1999) unterstützen diese Annahme und weisen darauf hin, daß eine Vermeidung überhöhter Partikelfiltration bei hohen Nahrungskonzentrationen vorteilhaft sein könnte.

Weitaus schwieriger ist es, Anhaltspunkte für den Mechanismus der Veränderung der Interseptulae zu finden. Die Ergebnisse zeigen, daß keine direkte Beziehung zwischen der Veränderung der Filterfläche und der Veränderung der Interseptulae besteht. In der Literatur sind dagegen verschiedene Zusammenhänge zwischen der Veränderung der Interseptulae und der Veränderung der Filterfläche für einige Daphnienarten beschrieben. So geben z.B. BRENDENBERGER & GELLER (1985) an, daß verschiedene Typen des allometrischen Wachstums bei verschiedenen Daphnienarten existieren, die auch die Interseptulae betreffen. GELLER & MÜLLER (1981) definierten sogar ökologische Nischen anhand unterschiedlicher Interseptulae bei verschiedenen Daphnienarten. Da diese Ergebnisse aber aus einmaligen Untersuchungen im Freiland resultieren, könnte auch ein nur momentaner, zufälliger „Zusammenhang“ bestehen, was auch durch LAMPERT & BRENDENBERGER (1996) vertreten wird. Der einzige Zusammenhang, der in Übereinstimmung mit REPKA *et al.* (1999) hinsichtlich der Interseptulae in

der vorliegenden Studie gefunden wurde, war eine positive Korrelation mit der Körpergröße der Daphnien.

Unterstützt wird die Unabhängigkeit der Veränderung der Filterfläche von der Änderung der Intersetulae durch die von GELLER & MÜLLER (1981) beschriebenen morphologischen Besonderheiten. Diese Autoren geben an, daß sich während des Häutungsprozesses der Daphnien die neuen Setae innerhalb der alten Setae bilden, die Zahl also nicht verändert wird. Mit der Häutung kann sich aber der Abstand der Setae verändern. Demgegenüber ist die Anzahl der Setulae, die die Intersetulae beeinflussen, zwischen den Häutungsphasen variabel. Grund dafür ist, daß während der Häutung die neuen Setulae nicht innerhalb der vorherigen Setulae entstehen, sondern nach GELLER & MÜLLER (1981) als „gefalteter Saum“ an den Setae gebildet und erst nach der Häutung gestreckt werden. Dabei sind verschiedene Mechanismen der Intersetulaeveränderung möglich. Bei gleichbleibender Anzahl der Setulae zwischen den Häutungen und einem Streckungswachstum der Setae kommt es zur Intersetulaevergrößerung. Dagegen können durch eine Erhöhung der Anzahl der Setulae während des Streckungswachstums der Setae die Intersetulae beibehalten werden oder sogar verringert werden.

Zusammenfassend können die beschriebenen Mechanismen wie folgt dargestellt werden:

- Sowohl eine Vergrößerung als auch eine Verkleinerung der Intersetulae ist bei einem Individuum bei jeder Häutung möglich.
- Die relative Verkleinerung der Filterfläche im Verhältnis zur Körperlänge ist dagegen nur bei kleineren Individuen während des Körperlängenwachstums realisierbar.
- Eine Vergrößerung der Filterfläche durch überproportionales Wachstum des Filterkamms im Verhältnis zum Längenwachstum ist auch bei größeren Individuen möglich.
- Die Setaanzahl wird bei den neonaten Daphnien während der Embryonalentwicklung determiniert und ist dann unveränderlich.
- Die Änderung der Filterfläche und der Intersetulae erfolgt bei den Häutungen bei einem Individuum, die Veränderung der Setaanzahl dagegen durch das Nachwachsen von Generationen innerhalb der Population.

Ursachen der Veränderung der Filterbein-Morphologie

Vergleicht man die Entwicklung der Filterflächen (Abb. 3.9) mit dem Verlauf der potentiell freißbaren Nahrungsmenge (Abb. 3.5 bzw. Abb. 3.10), so wird deutlich, daß die Veränderung der Filterfläche von *D. galeata* in der Talsperre Bautzen im wesentlichen in Abhängigkeit von der Nahrungskonzentration erfolgt. Einen ähnlichen Verlauf zeigt die Anpassung der Setaanzahlen, die aufgrund der bereits genannten Mechanismen mit zunehmender Körpergröße der Daphnien zeitlich verzögert auftritt.

Weitaus schwieriger ist eine Beurteilung der Ursachen der Veränderung der Interseptulae. Es konnten zwar zu Zeiten hoher Abundanzen von Bakterien in der Talsperre Bautzen geringe Interseptulae beobachtet werden, ein ursächlicher Zusammenhang zwischen Bakterienangebot und der Veränderung der Interseptulae konnte jedoch nicht abgeleitet werden, was mit den Ergebnissen von REPKA *et al.* (1999) übereinstimmt. JÜRGENS *et al.* (1994) fanden in Enclosure-Experimenten, daß Daphnien stärker die Struktur der Bakteriengemeinschaft zu kleineren Formen verschieben als daß sie die absolute Bakterienzahl verringern. KAMJUNKE & ZEHRER (1999) wiesen in Enclosureexperimenten nach, daß *D. galeata* die bakterielle Produktion durch „sloppy feeding“ bei gutem autotrophen Nahrungsangebot sogar stimulieren kann. Erst bei sinkendem Angebot an autotropher Nahrung fand eine effektive Bakterieningestion durch die Daphnien statt, die nicht zur Verringerung der Bakterienbiomasse führte, aber eine indirekte Reduktion der bakteriellen Produktion hervorrief. URABE & WATANABE (1991) gehen dagegen von einer mehr oder weniger zufälligen Aufnahme der Bakterien während der Filtration größerer Nahrungspartikel aus.

Im Widerspruch dazu steht folgender durch GERRITSEN & PORTER (1982) beschriebener Mechanismus der Aufnahme kleiner Partikel: Die Autoren gehen davon aus, daß der Rückhalt der Nahrungspartikel im Größenbereich der Interseptulae stark durch die Oberflächenladung und die hydrophoben Eigenschaften des Filterkamms beeinflusst wird und bereits beim tangentialen Wasserfluß auftritt. Energetische Betrachtungen durch GERRITSEN *et al.* (1988) unterstützen diese Aussagen und weisen darauf hin, daß ein alleiniges „Absieben“ von Nahrungspartikeln energetisch gesehen unvorstellbar ist, da dann 20-60 % des Gesamtstoffwechsels für den Filtrationsvorgang aufgewendet werden müßten. Demgegenüber geben BRENDENBERGER *et al.* (1986) nur einen Energiebedarf von etwa 5 % des Gesamtstoffwechsels an. Eine Kombination beider Mechanismen, sowohl des „Absiebens“, als auch der Partikelretention aus tangential an den Filtern vorbeifließendem Wasser scheint nach diesen Aussagen am wahrscheinlichsten, was auch durch HARTMANN & KUNKEL (1991) vertreten wird. Der wesentliche Anteil liegt dabei

jedoch bei der Partikelretention an den Filtern aufgrund der „Siebwirkung“, so daß nach PLATH (1998) die Kosten für den Filtrationsprozeß zwischen denen von BRENDENBERGER *et al.* (1986) und GERRITSEN *et al.* (1988) angegebenen liegen dürften.

Die Ergebnisse von KAMJUNKE *et al.* (1999) bestätigen die aktive Bakterienaufnahme durch *D. galeata* in der Talsperre Bautzen, da sie zu Zeiten geringer autotropher Produktion verstärkt beobachtet wurde und damit als Anpassungsstrategie an veränderte Nahrungsbedingungen interpretiert werden kann. Auch die beobachteten geringen Interseptulae am Ende der Klarwasserphase in den hier betrachteten Jahren (1997-1999) legen die aktive Anpassung von *D. galeata* an bakterielle Nahrung in dieser Phase nahe und weisen auf eine „gezielte“ Bakterieningestion der Daphnien hin.

Aus den angeführten verschiedenen Interpretationen bezüglich der Bakterieningestion (GERRITSEN & PORTER 1982, URABE & WATANABE 1991, JÜRGENS *et al.* 1994) läßt sich zusammenfassend ableiten, daß entsprechend der jeweiligen Nahrungsbedingungen alle genannten Mechanismen eine Rolle spielen können. Das wird durch die Tatsache bestätigt, daß kein ursächlicher Zusammenhang zwischen Bakterienangebot und der Veränderung der Interseptulae in der Talsperre Bautzen gefunden wurde.

Die untersuchten morphologischen Merkmale eines Filterbeines wirken immer in komplexer Form, so daß eine Verknüpfung der einzelnen Merkmale für die weitere Beurteilung notwendig wurde. Diese Notwendigkeit ergab sich vor allem daraus, die Vergleichbarkeit bzw. Verknüpfung der Morphologie mit physiologischen Anpassungen beim Filtrationsprozeß der Daphnien wie beispielsweise der Beinschlagfrequenz vornehmen zu können. Der dafür definierte relative Filterwiderstand (R_{rel}) umfaßt die kombinierte Betrachtung von Größe und hydrodynamischer Dichte des Filterkammes und ist aus diesem Grund für eine verknüpfende Betrachtung mit der Physiologie des Filtrationsprozesses wohl besser geeignet als die von BRENDENBERGER *et al.* (1986) verwendete Angabe zur absoluten offenen Fläche eines Filterkammes.

Die beobachteten maximalen Filterwiderstände adulter Daphnien, die immer nach dem Maximum bei den kleineren Daphnien auftraten (Abb. 3.10), waren in allen Untersuchungsjahren am Ende der Klarwasserphase immer zu dem Zeitpunkt zu beobachten, wenn eine erhöhte Mortalität adulter Daphnien auftrat. Aus dem Zusammenwirken der Veränderung der drei erfaßten morphologischen Merkmale (Filterfläche, Setaanzahl und Interseptulae) leitete sich die Schlußfolgerung ab, daß insbesondere die großen Daphnien bei steigenden Partikelkonzentrationen (sowohl freißbarer, als auch nicht ingestierbarer Partikel) am

Ende des Klarwasserstadiums Filter besitzen, die aufgrund ihrer Größe und der hohen Dichte einen hohen Filterwiderstand aufweisen und damit energetisch ineffizient sind. In Folge der gestiegenen Partikeldichte im Wasser wird bei einer vergleichbaren Beinschlagfrequenz eine erhöhte Partikelmenge abfiltriert, die zu Ingestionsproblemen führen kann. Dieser Hypothese wurde in Laborexperimenten nachgegangen, deren Ergebnisse hinsichtlich der Bedeutung für die Population im Abschnitt *Adulte Daphnien* und Kap. 4.2 diskutiert werden sollen.

Schlagfrequenz der Filterbeine

Neben den morphologischen Veränderungen des dritten Filterbeines, die in ähnlicher Weise auch beim vierten Beinpaar auftreten, spielen sowohl andere morphologische als auch physiologische Faktoren beim Filtrationsprozeß und damit bei der Nahrungsaufnahme eine wichtige Rolle. Einer dieser Faktoren, der einen wesentlichen Einfluß auf die Nahrungsaufnahme hat, wurde im Rahmen der Untersuchungen analysiert: die Schlagfrequenz der Filterbeine. Die Variabilität dieser Größe konnte bereits in zahlreichen Experimenten belegt werden (MCMAHON & RIGLER 1963, BURNS 1968a, PORTER *et al.* 1982, LAMPERT & BRENDENBERGER 1996, PLATH 1998).

Diese physiologische Veränderung ist innerhalb kurzer Zeit möglich und erlaubt den Daphnien, sich kurzfristigen Änderungen schnell anzupassen (PLATH 1998). Aus energetischer Sicht ist jedoch bei einer Verschlechterung der Nahrungsbedingungen nach LAMPERT & BRENDENBERGER (1996) eine morphologische Anpassung der Filterbeine (Vergrößerung der Filterfläche) gegenüber der physiologischen Anpassung (Erhöhung der Beinschlagfrequenz) günstiger. Da aber sowohl physiologische als auch morphologische Anpassungen parallel erfolgen, ist die vorliegende simultane Betrachtung beider Größen sinnvoll. Aus methodischen Gründen wurden die Untersuchungen von Morphologie und Physiologie nicht an den gleichen Tieren durchgeführt. Die Ergebnisse sind aber entsprechend der beschriebenen Methodik miteinander kombinierbar und vor dem Hintergrund der ohnehin vorhandenen Variabilität in einem Ganzgewässer-Freilandexperiment als repräsentativ anzusehen.

Die maximale Schlagfrequenz der Filterbeine ist bei einer Daphnienart von der Körpergröße unabhängig (PORTER *et al.* 1982, PLATH 1998), während sie mit steigender Temperatur bis etwa 20° C zunimmt (BURNS & RIGLER 1967, KIBBY 1971, VOIGT, unveröff. Daten). Generell ist bei einem höheren Gehalt an Nahrungspartikeln im Wasser, aber auch bei sehr niedrigen Nahrungskonzentrationen eine geringe Schlagfrequenz der Filterbeine zu beobachten (BURNS 1968a, PORTER *et al.* 1982). Demgegenüber kann bei einer Erhöhung des

Nahrungsangebotes nach längeren Hungerperioden kurzfristig ein starker Anstieg der Schlagfrequenz beobachtet werden, bevor diese dann wieder zurückgeht (MCMAHON & RIGLER 1963, PLATH 1998).

Die hier vorliegenden Ergebnisse für *D. galeata* dokumentieren besonders während der Zeit des Klarwasserstadiums eine deutliche Abnahme der Beinschlagfrequenz mit der Abnahme der Nahrungsmenge im Talsperrenwasser. Im Unterschied zu den vorher genannten Untersuchungen, bei denen die Abhängigkeit der Schlagfrequenz von der Nahrungsmenge mit gleichen Tieren (MCMAHON & RIGLER 1963, BURNS 1968a, PLATH 1998) getestet bzw. mit Tieren der gleichen Stichprobe (PORTER *et al.* 1982) durchgeführt wurde, erfolgte die Bestimmung der vorliegenden Zeitreihe für jeden Termin mit Daphnien aus dem Freiland, die entsprechend der Bedingungen der natürlichen Umgebung angepaßt waren. Damit enthält der Verlauf der Entwicklung der Schlagfrequenz bereits die gezeigte Zunahme der Filterflächen während des Klarwasserstadiums und unterstützt damit die Aussage von LAMPERT & BRENDENBERGER (1996), daß eine Vergrößerung der Filterfläche gegenüber einer Erhöhung der Schlagfrequenz der Filterbeine die preferierte Strategie der Daphnien darstellt, um eine vergleichbare Filtrierrate zu erreichen.

Anhand der genannten Unterschiede bezüglich der Beinschlagfrequenzmessungen wird deutlich, daß die komplexe Betrachtung von Morphologie und Physiologie unumgänglich ist, um das Filtrationsverhalten von Daphnien verstehen zu können. Die direkte Verknüpfung der Kriterien dokumentiert diesen Zusammenhang, so daß eine vergleichsweise gute Korrelation ($r = 0.78$, $p < 0.001$) der in-situ gemessenen ingestionswirksamen Filtrierraten mit dem berechneten Produkt aus Beinschlagfrequenz und Filterfläche besteht (Abb. 3.16). Dabei bezieht die ingestionswirksame Filtrierrate entsprechend der angewandten Methode (Kap. 2.5) nur die Nahrungspartikel ein, die in den Darm der Daphnien gelangt sind und somit der Assimilation zur Verfügung standen.

Optimierung des Nettoenergiegewinns

Die maximalen spezifischen Filtrierraten von *D. galeata* wurden immer in der Zeit des Klarwasserstadiums beobachtet, was den durch WAGNER (1998) dokumentierten Ergebnissen für die Talsperre Bautzen entspricht. Aufgrund des geringen Nahrungsangebots in diesem Zeitraum ist die Erhöhung der Filtrierraten notwendig, um die Ingestion essentieller Nahrungspartikel in ausreichender Menge aufrecht zu erhalten.

Zur Steuerung dieser Nahrungsaufnahme existieren generell zwei verschiedene Möglichkeiten: Die „optimal foraging“ Strategie geht von einer Nettoenergiegewinn-gesteuerten Beeinflussung der Nahrungsaufnahme aus, während die „maximum“ Strategie eine stetige Maximierung der Filtrierleistung zur Aufrechterhaltung der Ingestion bedeuten würde. Nach den Modellvorstellungen von LEHMANN (1976) bezüglich der Nahrungsaufnahme der Daphnien ist eher die erste Strategie wahrscheinlich, was durch CHOW-FRASER & SPRULES (1992) und detaillierte Untersuchungen von PLATH (1998) ebenfalls favorisiert wird. Die genannten Autoren gehen davon aus, daß Daphnien bei einer Verringerung des Nahrungsangebotes bis zu einem Schwellenwert die Filtration erhöhen, um die Ingestion möglichst konstant zu halten. Wenn aber die Kosten des Filtrationsprozesses die Assimilation übersteigen, wird die Filtration nicht weiter erhöht, es erfolgt also eine assimilationsabhängige Optimierung des Verhaltens. Diese Theorie wird auch durch mehrere Befunde der vorliegenden Untersuchungen unterstützt.

So wurde die Abnahme der Beinschlagfrequenz in der Klarwasserphase 1999 von einer Abnahme der Kohlenstoffingestion durch die Daphnien begleitet, obwohl zwischenzeitlich die Filtrierrate einen Maximalwert erreichte. Zu diesem Zeitpunkt (Ende Mai 1999) waren alle gebildeten Stufen des Nahrungswertindex (NWI 1 bis NWI 3) minimal (Abb. 3.23) und damit auch die Assimilation gering, so daß offensichtlich die Kosten des Filtrationsprozesses in den Bereich der Nettoassimilation kamen, was gleichzeitig durch geringe juvenile Wachstumsraten und geringe Gelegegrößen adulter Daphnien (HÜLSMANN 2001) bestätigt wurde.

Während BRENDELBERGER *et al.* (1986) die Kosten für den Filtrationsprozess mit etwa 5 % der totalen Energieallokation angeben, schätzen GERRITSEN *et al.* (1988) die Kosten auf 20-60 %. PLATH (1998) gibt deshalb an, daß es am wahrscheinlichsten ist, daß die tatsächlichen Kosten im Bereich dazwischen liegen. Da Ende Mai/Anfang Juni 1999 hohe Filterwiderstände bei *D. galeata* vorlagen, dürfte dieser Fakt die Kosten für den Filtrationsprozeß ebenfalls erhöht haben.

Am Ende der Klarwasserphase 1998 (01.06.) kam es dagegen zu einer deutlichen Zunahme der Filtrierrate (Abb. 3.15) trotz hoher Filterwiderstände (Abb. 3.10), die durch eine Erhöhung der Beinschlagfrequenz (Abb. 3.13) begleitet wurde. Dies führte aber kaum zu einer Erhöhung der Kohlenstoffingestion (Abb. 3.15) und deutet darauf hin, daß der Nettoenergiegewinn trotz erhöhter Filtrierrate gering war. Genau zu dieser Zeit wurde auch die Erhöhung der Mortalität insbesondere von adulten Daphnien (Abb. 3.20, HÜLSMANN 2001) beobachtet, die den Beginn der Sommerdepression 1998 bestimmte. Demgegenüber wurde kurz darauf (08.06.98) eine deutliche, aber kurzzeitige Zunahme der Gelegegröße festgestellt (Tabelle 3.8, HÜLSMANN

2001), die durch eine Verbesserung der Nahrungsbedingungen und/oder eine Steigerung der Assimilationseffizienz hervorgerufen wurde. Diese zunächst konträr erscheinenden Ergebnisse weisen darauf hin, daß offensichtlich sehr kurzfristige und schnelle Änderungen (vergl. auch Abb. 3.23) stattgefunden haben, die aber nicht vollständig erfaßt werden konnten.

Diese Zusammenhänge deuten darauf hin, daß die Annahme der „optimal foraging“ Strategie für Daphnien plausibel ist, erschweren aber gleichzeitig durch ständig auftretende Rückkopplungseffekte die Interpretation des gesamten Gefüges aus Nahrungsbedingungen und den daraus resultierenden Anpassungsmechanismen der Daphnien.

Eine weitere unbekannte Größe bei der Analyse des Nettoenergiegewinns ist der negative Einfluß abfiltrierter, aber nicht ingestierbarer und aus dem Bauchraum der Daphnie wieder entfernter Partikel, dessen quantitative Erfassung nahezu unmöglich ist (LEHMANN 1976). Anhand der vorliegenden Ergebnisse (Abb. 3.13, Abb. 3.16, Tabelle 3.4) wurde deutlich, daß die erfaßte Rejektionsintensität der Furcakralle allein keine ausreichende Erklärung für die Entfernung nicht ingestierbarer Partikel geben kann. PORTER & MCDONOUGH (1984) und WAGNER (1998) fanden dagegen eine gute Korrelation hinsichtlich der Zunahme der Rejektionsintensität bei Zunahme der Partikelkonzentrationen filamentöser Algen bei Daphnien. PORTER & MCDONOUGH (1984) sowie HEIN *et al.* (1993) konnten infolgedessen ebenfalls eine Zunahme der Respiration bei *D. magna* und *D. parvula* bzw. *D. galeata* nachweisen.

WAGNER & KAMJUNKE (2001) haben einen Selektionsindex definiert (Verhältnis der abfiltrierten zu den tatsächlich ingestierten Partikeln), um ein Maß über das Vorhandensein eines negativen Einflusses nicht ingestierbarer Partikel zu finden. Da dieses Maß aber unmittelbar von der Rejektionsintensität bzw. -frequenz beeinflusst wird, kann es nur als relative Größe betrachtet werden, nicht aber für die wirkliche Intensität des Einflusses bezüglich des Nettoenergiegewinns. Dafür müßte eine Einbeziehung der tatsächlichen Rejektion von Partikeln erfolgen. Neben der Rejektion von Partikeln durch die Furcakralle kann diese auch durch die Bewegung der Oberlippe der Daphnien im Mundbereich vorgenommen werden (STARKWEATHER 1978, BERN 1990). Nach Beobachtungen von WAGNER (1998) an *D. galeata* erfolgte ein verstärkter Einsatz der Furcakralle bei unförmigen, großen Partikeln oder fädigen Algen. Dagegen ist die Rejektionsintensität der Oberlippe vor allem bei hohen Partikelkonzentrationen (auch freßbarer Partikel) oder aufgrund geschmacklich ungeeigneter Partikel (z.B. *Pseudanabaena catenata*) erhöht, wenn es an den Mandibeln zu Partikelstauungen kommt. Auch ein kombinierter Einsatz beider Rejektionsmechanismen oder mehrere aufeinanderfolgende Bewegungen sind möglich, wenn Partikel nicht sofort entfernt werden können. Dies wurde auch bei den vorliegenden

Untersuchungen zur Erfassung der Beinschlagfrequenz und Rejektionsintensität der Furcakralle beobachtet. Dadurch bleibt die durch Rejektion entfernte Partikelmenge unbekannt und bestätigt die Ansicht LEHMANN (1976), daß eine quantitative Erfassung auf diesem Weg nicht möglich ist.

Damit kann eine Erhöhung der Rejektion der Furcakralle als Indiz für suboptimale Nahrungsbedingungen angesehen werden, aber nicht zur Bestimmung des quantitativen Unterschieds zwischen der Menge abfiltrierter Partikel und tatsächlich ingestierter Partikel verwendet werden.

Aufgrund der aufgezeigten Schwierigkeiten bei der quantitativen Erfassung der oben genannten Größen, die die Nahrungsaufnahme entscheidend beeinflussen, ist die direkte Ermittlung des Nettoenergiegewinns für die Daphnien nicht realisierbar. Es besteht aber die Möglichkeit, verschiedene indirekte Kriterien als Maß für die Effizienz der Nahrungsaufnahme einschließlich der Assimilation zu verwenden. Da bereits auf die unterschiedliche Plastizität juveniler und adulter Daphnien hinsichtlich der Veränderung der Filtermorphologie (vergl. auch VOIGT & BENNDORF 2000) hingewiesen wurde (vergl. Kap. 4.1.4 *Filterbeinmorphologie*), ist die Verwendung differenzierter Kriterien für juvenile und adulte Daphnien sinnvoll. Aus diesem Grund wurde für juvenile Daphnien deren Wachstumsrate und für adulte Daphnien neben den Ergebnissen zur Überlebensrate die Gelegegröße (HÜLSMANN 2001) verwendet, um den Nettoenergiegewinn der Daphnien und damit deren Fitneß zu beurteilen.

Adulte Daphnien

HÜLSMANN (2001) verweist darauf, daß nur bei Werten des POC $<30 \mu\text{m}$ unter 0.8 mg L^{-1} ein signifikanter Zusammenhang zwischen dem POC $<30 \mu\text{m}$ und der Gelegegröße sowie anderen Größen zur Charakterisierung der Reproduktion von *D. galeata* in der Talsperre Bautzen besteht. Demgegenüber ergab sich jedoch mit den ermittelten Nahrungswertindices (besonders mit NWI 2) ein signifikanter Zusammenhang für die Gelegegrößen von *D. galeata* in der Talsperre Bautzen für die gesamte Untersuchungszeit (Abb. 3.24, Tabelle 3.11). Die Berechnung der Nahrungswertindices führt allerdings bei geringen Nahrungsmengen zu einer Überbewertung von negativ wirkenden Einflüssen, so daß die Aussagekraft gegenüber der Einzelfaktorenkorrelation (Abb. 3.21, Tabelle 3.9) in diesem Bereich nicht verbessert werden kann. Entscheidend ist aber, daß geringe Gelegegrößen bei hohen Nahrungskonzentrationen (POC $<30 \mu\text{m}$) durch den Index zum Großteil erklärt werden können. Andererseits ist bei den vorwiegend nach der Klarwasserphase auftretenden hohen Nahrungsmengen auch die

Primiparagröße reduziert, so daß die potentielle maximale Eizahl ohnehin reduziert ist (HÜLSMANN 2001). Dennoch wird die größenspezifische maximale Eizahl trotz hoher POC-Gehalte in dieser Zeit kaum erreicht (HÜLSMANN 2001). Ein weiterer möglicher Effekt könnte in der Erhöhung der Wassertemperatur liegen. So wiesen GIEBELHAUSEN & LAMPERT (2001) an *D. magna* nach, daß besonders bei hohen Nahrungskonzentrationen (1.0 mgC L^{-1}) ein starker Rückgang der Gelegegröße bei Temperaturen über 20° C auftrat. Weiterhin konnte anhand der vorliegenden Ergebnisse festgestellt werden, daß hohe Gelegegrößen nahezu ausschließlich bei geringen Filterwiderständen adulter Daphnien auftraten, am Ende des Klarwasserstadiums aber meist hohe Filterwiderstände zu beobachten waren (Abb. 3.10), so daß für den Filtrationsprozeß unter diesen Bedingungen ein nicht unerheblicher Energieaufwand zu vermuten war, der sich in einer geringeren Energieallokation in die Reproduktion widerspiegelt.

Die Hypothese, daß bei einer drastischen Erhöhung der Nahrungskonzentration eine „Überlastung“ der Filterbeine adulter Daphnien auftritt, die zu hohen Energieausgaben und schließlich zu erhöhter Mortalität führt, konnte anhand der Durchflußkulturversuche 1998 widerlegt werden (VOIGT & HÜLSMANN 2001). Aus diesem Grund wurde vermutet, daß möglicherweise die Energieallokation während der Klarwasserphase einen entscheidenden Einfluß auf die erhöhte Mortalität adulter Daphnien am Ende dieser Phase hat. Entsprechend der Entwicklung der Nahrungswertindices NWI 2 und NWI 3 im Verlauf des Klarwasserstadiums 1998 wäre das auch denkbar und würde eine Erklärung der in den Durchflußkulturen beobachteten erhöhten Mortalität am Ende dieser Phase bieten, die auch für das Jahr 1999 zutrifft. Die bei den Experimenten im Jahr 1999 beobachtete Mortalität adulter Daphnien war aber gegenüber 1998 deutlich höher. Eine Erklärung hierfür könnten die über die gesamte Klarwasserphase 1999 sehr niedrigen Nahrungswertindices (unter 20 %) sein. Demgegenüber trat am Ende der Klarwasserphase 1998 eine Zunahme des Index in allen gebildeten drei Stufen auf 50 % auf, was bei den bis dahin überlebenden adulten Daphnien zu einer deutlichen Zunahme der Gelegegröße führte (HÜLSMANN 2001). Entsprechend hohe Eizahlen wiesen auch die im letzten Durchflußexperiment 1998 verwendeten adulten Daphnien auf (VOIGT & HÜLSMANN 2001, Tabelle 3.8). Das danach dennoch nur ein geringfügiger Anstieg der Anzahl der überlebenden Daphnien auftrat und auch die Anzahl der Nachkommen sehr gering blieb, ist mit Sicherheit auf das starke Abfallen der Nahrungswertindices (NWI 2 bzw. NWI 3) zwischen dem 04.06.98 und 11.06.98 (Abb. 3.23) zurückzuführen. Dies resultierte vor allem aus der Abnahme des Phosphorgehalts der ingestierbaren Nahrung unter $10 \mu\text{gP mgC}^{-1}$ (vergl. Kap. 4.1.2). Dies wirkte auf adulte und juvenile Daphnien gleichermaßen und begünstigte das

Eintreten der starken Sommerdepression 1998 (vergl. Kap. 4.2), indem auch eine Zunahme der Anzahl an Nachkommen verhindert war.

Unterstützt wird die Bedeutung der Energieallokation von den Ergebnissen in den Durchflußkulturen (Kap. 3.8) bei den Ansätzen LOW (1998) und CONST (1999), bei denen nicht Talsperrenwasser, sondern jeweils eine Nahrungssuspension (vergl. Kap. 2.6) verwendet wurde. Dort wurde zeitgleich zur gestiegenen Mortalität in den Ansätzen mit Talsperrenwasser (1998: LAKE und HIGH, 1999: LAKE) ebenfalls ein Rückgang der überlebenden Daphnien beobachtet, der in beiden Jahren auch mit der Abnahme der Abundanz adulter Daphnien in der Talsperre übereinstimmte. Allerdings war aufgrund der besseren Nahrungsbedingungen in CONST (1999) die Mortalität signifikant geringer als in LAKE (Tabelle 3.7), während 1998 durch die geringe Nahrungskonzentration in LOW kein Unterschied zur Mortalität in LAKE zu verzeichnen war (Tabelle 3.6).

Da im Gegensatz zum Jahr 1998 nach der Klarwasserphase 1999 keine Phosphorlimitation auftrat, sondern der Nahrungswertindex NWI 2 nahezu konstant anstieg, waren die Nahrungsbedingungen nach der Klarwasserphase 1999 gegenüber 1998 als deutlich günstiger für die Daphnien zu bewerten. Die aufgrund eines kurzzeitigen Anstiegs nicht bzw. schwer ingestierbarer Partikel (Massenentwicklung von *A. formosa*, M. BOLLENBACH, unveröff. Daten) Mitte Juni festgestellte kurzzeitige Abnahme beim Nahrungswertindex NWI 3 unterstreicht die bereits diskutierte Überschätzung der Hemmwirkung des Anteils an Partikeln der Fraktion des POC 30-250 µm bei der Bildung des NWI 3, so daß offensichtlich anderen, hier nicht berücksichtigten Nahrungsqualitätsfaktoren eine entscheidendere Rolle beizumessen ist.

Im Jahr 1999 konnte zudem gegenüber 1998 kein plötzliches Verschwinden aller adulten Daphnien in der Talsperre Bautzen (HÜLSMANN 2001) beobachtet werden, so daß auch die Länge der Ende Juni in den Durchflußkulturen verwendeten adulten Daphnien nahezu gleichbleibend war, während diese beim letzten Versuch vor dem Verschwinden aller großen Daphnien 1998 schon deutlich zurückgegangen war (Tabelle 3.8, VOIGT & HÜLSMANN 2001).

Zusammenfassend läßt sich daraus ableiten, daß durch die Nahrungsbedingungen ein wesentlicher Einfluß auf das von HÜLSMANN & WEILER (2000) als „Ageing“ bezeichnete altersbedingte Sterben der Daphnien ausgeht. Durch schlechte Nahrungsbedingungen über lange Zeit (Klarwasserstadium) kommt es zum Absterben der etwa zu Beginn des Klarwasserstadiums geborenen Daphnien. Ist die Anzahl dieser aufgrund eines hohen Abundanzmaximums (ca. 100 Ind. L⁻¹) zu Beginn des Klarwasserstadiums hoch (1998), kommt es zu einem plötzlichen Absterben dieser mehr oder weniger gleichaltrigen Kohorte (HÜLSMANN & WEILER 2000), was

zu einem innerhalb kurzer Zeit auftretenden starken Abundanzrückgang der Daphnien führt. Ist dagegen die Daphnienabundanz zu Beginn des Klarwasserstadiums nur mäßig hoch (1999, ca. 50 Ind. L⁻¹), ist die Ausbildung einer starken gleichaltrigen Kohorte weniger wahrscheinlich, was dann durch das weniger stark synchronisierte Sterben adulter Daphnien das Ausbleiben einer Sommerdepression begünstigt.

Juvenile Daphnien

Entsprechend der bereits erwähnten Unterschiede bei der Anpassung der Filterbeinmorphologie können juvenile gegenüber adulten Daphnien schneller und effektiver auf Nahrungsveränderungen reagieren (VOIGT & BENNDORF 2000). Das hat vor allem auf den Energieaufwand während des Filtrationsprozesses einen wesentlichen Einfluß, da bei den kleinen Daphnien die Entwicklung des relativen Filterwiderstandes sehr gut an die jeweilige Partikelkonzentration angepaßt ist. Dies spiegelt sich auch an der guten Korrelation der in-situ gemessenen Filtrierraten einer juvenilen Daphnie (1.00 mm) mit den im Labor bestimmten juvenilen Wachstumsraten wider (Abb. 3.19).

Daraus läßt sich ableiten, daß bei guten Nahrungsbedingungen (quantitativ und qualitativ) generell eine geringe Filtrierrate zu erwarten ist, während bei geringer Nahrungsmenge oder -qualität eine hohe Filtrierrate vorliegen sollte. Dabei ist wichtig, wodurch die Nahrung zum jeweiligen Zeitpunkt limitiert ist. Liegt ausschließlich ein quantitativer Nahrungsmangel vor (wenig POC <30 µm), ist eine Kompensation durch eine erhöhte Filtrierrate bis zu einem bestimmten Schwellenwert („*incipient limiting level*“ = ILL) möglich (MCMAHON & RIGLER 1965, BURNS & RIGLER 1967). Auch bei einer qualitativ (Fettsäuren und/oder Phosphorgehalt) geringwertigen Nahrung kann dies durch hohe Filtrierraten kompensiert werden. Liegt aber ein sehr hoher Anteil nicht ingestierbarer Partikel vor (Juni/Juli 1997 und 1998), ist eine Kompensation über höhere Filtrierraten nur bedingt möglich und sinnvoll, da es dann zu Ingestionshemmungen und häufigen Rejektionsbewegungen der Furcalkralle kommen kann (keine Messungen an juvenilen Daphnien). Aufgrund der geringeren Carapaxspaltbreite juveniler Daphnien ist jedoch die Wahrscheinlichkeit des Eindringens größerer Partikel, die den Filtrationsprozeß stören können, geringer als bei adulten Daphnien (BURNS 1968b). Tritt dennoch eine geringe Nahrungsqualität und eine Filtrations- und/oder Ingestionshemmung bzw. erhöhte Rejektionsintensität gleichzeitig auf, ist eine Kompensation schlechter Nahrungsbedingungen nicht oder kaum möglich. Es kommt zu einer verringerten Aufnahme essentieller Inhaltsstoffe, die sich in einer Abnahme der juvenilen Wachstumsrate äußert und

letztlich je nach Dauer dieses Zustandes auch zu erhöhter Mortalität juveniler Daphnien (keine quantitative Erfassung vorgenommen) führen kann.

Life-table Experimente (HÜLSMANN 2001, HÜLSMANN & VOIGT, in press) haben gezeigt, daß zu Beginn und auch während des Klarwasserstadiums geborene Daphnien nur eine geringe Lebenserwartung (etwa 30 Tage) haben und sich nicht oder kaum reproduzieren. Die Lebenserwartung dieser Daphnien entspricht damit etwa der Dauer des Klarwasserstadiums (HÜLSMANN 2001) und unterstützt die Ergebnisse der Durchflußexperimente mit adulten Daphnien, wo jeweils am Ende des Klarwasserstadiums erhöhte Mortalitäten auftraten. Anhand der drei untersuchten Jahre wurde aber auch deutlich, daß nach der Klarwasserphase unabhängig vom Auftreten einer Sommerdepression immer ein Anstieg der juvenilen Wachstumsrate zu beobachten war, der allerdings 1998 am wenigsten ausgeprägt war, als die bereits erwähnten niedrigen Phosphorgehalte in der Nahrung auftraten. ELSEY *et al.* (2001) konnten bei ihren Versuchen ebenfalls deutlich geringere juvenile Wachstumsraten feststellen, wenn der spezifische Phosphorgehalt in der Nahrung gering war.

Darüberhinaus ist möglicherweise der Gehalt an Speicherstoffen (keine Messungen), den die Neonaten vor ihrer Geburt bei der Eianlage durch das Muttertier erhalten, ein wichtiges Kriterium für die nachfolgende Phase des juvenilen Wachstums (TESSIER & GOULDEN 1982, TESSIER *et al.* 1983, BRETT 1993). Nach THRELKELD (1976) reagieren zudem juvenile Daphnien gegenüber Nahrungslimitation deutlich sensitiver als adulte Daphnien. In diesem Zusammenhang ist darauf hinzuweisen, daß gerade Anfang Juni 1998 nach dem Anstieg der Gelegegrößen adulter Daphnien (HÜLSMANN 2001) eine deutliche Abnahme der Neonatenlänge bei Geburt auftrat. Diese Neonaten wurden dann während der juvenilen Wachstumsphase mit den geringen spezifischen Phosphorgehalten in der Nahrung konfrontiert, so daß einerseits nur wenige diese Phase überhaupt überleben konnten, andererseits die Wachstumsraten gering waren.

Insgesamt ist damit die Wirkung einer auf Nahrungsqualität basierenden Futterlimitation auf juvenile Daphnien ähnlich der auf adulte Daphnien einzuschätzen.

4.2 Bedeutung der Anpassungen für die Populationsentwicklung der Daphnien

In diesem Abschnitt soll der Versuch unternommen werden, das komplizierte Wechselgefüge der bottom-up Bedingungen und der Anpassungsmechanismen der Daphnien hinsichtlich des Einflusses auf die Populationsentwicklung von *D. galeata* zu analysieren. Entscheidend dafür ist die bereits im vorangegangenen Kapitel dargestellte unterschiedliche Wirkung von bottom-up Faktoren auf verschiedene Altersgruppen der Daphnien. Abschließend soll dann der Einfluß genetischer Veränderungen in der Population und die Bedeutung der top-down-Einflüsse auf die Populationsentwicklung der Daphnien in die Diskussion einbezogen werden.

Zu Beginn der Klarwasserphase kommt es aufgrund der Steigerung der effektiven Filtrierrate der Daphnienpopulation in der Talsperre Bautzen in jedem Jahr schnell zu einer Abnahme der ingestierbaren Nahrungsmenge (WAGNER 1998). Die Gelegegrößen gehen zurück (HÜLSMANN 2001), so daß es zu einer Verzögerung des Populationswachstums kommt. Der Rückgang der Reproduktion wird durch die Anpassung der Filtermorphologie, in der Klarwasserphase also zunächst durch eine nahezu gleichzeitige Vergrößerung der Filterflächen bei allen Größengruppen der Daphnien und eine sukzessive Zunahme der Setaanzahlen innerhalb der Population begleitet. Aufgrund der geringen Nahrungsmenge in der Fraktion $<30 \mu\text{m}$ erweitern die Daphnien in dieser Zeit das ingestierbare Nahrungspartikelspektrum sowohl nach oben (WAGNER 1998), als auch nach unten (VOIGT 1996, KAMJUNKE 1998). Letzteres führt durch die Verringerung der Intersetulae zu einer Erhöhung des Widerstands der Filterstrukturen und erhöht damit die Energie, die beim Filtrationsprozeß aufgewendet werden muß. In dieser Phase (Ende Klarwasserstadium) der Nahrungsknappheit kommt der Nahrungsqualität - zusätzlich zur Quantität - eine entscheidende Bedeutung zu. Ist sie nur kurzzeitig gering, kann es bei ihrer Zunahme zu einer deutlichen Erhöhung der Reproduktion und einer Zunahme der juvenilen Wachstumsrate kommen (1998, wahrscheinlich auch 1997). Liegt dagegen eine lange Phase geringer Nahrungsquantität und -qualität vor (1999), steigt die Reproduktion und auch die juvenile Wachstumsrate im Verlauf des Klarwasserstadiums nicht an (vergl. auch Tabelle 4.3). Aufgrund der hohen Filterwiderstände (vor allem adulter Daphnien infolge der reduzierten Intersetulae und der verzögerten Maxima der Setaanzahlen) sind zu diesem Zeitpunkt auch die Kosten des Filtrationsprozesses erhöht, so daß schlechte Nahrungsbedingungen über längere Zeit (kumulative Wirkung) zu der beobachteten Mortalität adulter Daphnien am Ende der Klarwasserphase 1999 geführt haben können. Der erhöhte Energieaufwand zum Bewegen von Filtern mit großen Widerständen spiegelt sich auch in der Reproduktion wider, so daß hohe Gelegegrößen nahezu ausschließlich bei geringen Filterwiderständen adulter Daphnien auftraten.

Juvenile Daphnien wiesen dagegen aufgrund ihrer morphologischen Anpassungen in dieser Zeit einen Vorteil hinsichtlich der energetischen Effizienz des Filtrationsprozesses auf, da sie geringere Filterwiderstände aufwiesen.

Tabelle 4.3: Zusammenfassung wichtiger bottom-up Faktoren sowie life-history Parameter von *D. galeata* in den untersuchten Jahren im Pelagial der Talsperre Bautzen (KWSt: Klarwasserstadium, n.b.: nicht bestimmt).

	1997	1998	1999	Quelle
Nahrungswertindex (NWI 2)				Abb. 3.23.B ¹
vor KWSt.	n.b.	mittel	hoch	
Verlauf KWSt.	n.b.	gering	gering	
Ende KWSt.	n.b.	mittel	gering	
nach KWSt.	n.b.	sehr gering	mittel	
Phosphorlimitation	n.b.	ja	nein	Abb. 3.7
Filtrierrate adulter Daphnien nach dem KWSt.	gering	sehr gering	mittel	Abb. 3.15
Daphnienabundanz (Ind. L⁻¹)				HÜLSMANN 2001
Beginn KWSt.	>100	>100	<50	
Ende KWSt.	ca. 50	ca. 50	ca. 50	
Junimittelwert	ca.10	<< 1	> 50	
Maximale Gelegegröße				HÜLSMANN 2001
vor/während KWSt.	ca. 10	ca. 5	ca. 13	
Ende KWSt.	ca. 4	ca. 4	ca. 1	
Sommerdepression	ja	ja	nein	

¹ Entsprechend der Angaben in Tabelle 3.11 wurde dieser Index als der für die Bewertung treffendste ausgewählt.

Im Jahr 1998 (und möglicherweise auch 1997) kam es nach dem Ende der Klarwasserphase zu einer deutlichen Zunahme des POC-Gehaltes, sowohl im ingestierbaren, als auch in dem für Daphnien nicht ingestierbaren Größenbereich. Zusätzlich kam es zu einer Abnahme des spezifischen Phosphorgehaltes der ingestierbaren Nahrungspartikel unter $10 \mu\text{gP mgC}^{-1}$, der nach URABE & WATANABE (1992) und BRETT *et al.* (2000) im Bereich einer Phosphorlimitation für Daphnien lag. Im Zusammenhang mit einem erhöhten Energieaufwand für den Filtrationsprozeß aufgrund hoher Filterwiderstände, der gleichzeitigen Hemmung durch gestiegene Konzentrationen nicht ingestierbarer Partikel und die verringerte Nahrungsqualität waren die Bedingungen für das Daphnienwachstum ungünstig und dürften wesentlich zu der starken Sommerdepression 1998 beigetragen haben. Insbesondere die Phosphorlimitation in der

Nahrung im Juni 1998 wirkte sich auch auf juvenile Daphnien aus, so daß eine erhöhte Mortalität juveniler Daphnien (keine quantitative Erfassung) und gegenüber 1997 und 1999 vergleichsweise geringe juvenile Wachstumsraten auftraten (Abb. 3.17, Abb. 3.18), die die starke Sommerdepression 1998 zusätzlich zu den top-down Effekten (HÜLSMANN 2001) begünstigt haben.

Daraus läßt sich ableiten, daß das Zusammenspiel der vielfältigen Anpassungsmöglichkeiten der Daphnien in einem bestimmten Variationsbereich der Steuerfaktoren eine erfolgreiche Strategie zur Optimierung der Nahrungsaufnahme darstellen kann (1999). Werden jedoch bestimmte Schwellenwerte über- oder unterschritten, ist eine Kompensation durch die Anpassungsstrategien nicht oder nur bedingt möglich. Dabei kann durch verschiedene Ursachen der gleiche Effekt (Mortalität adulter Daphnien) auftreten, was die Interpretation erschwert. Der Effekt des frühzeitigen „Alterns“ (ageing) der Population (HÜLSMANN & WEILER 2000) entspricht damit einem „Verhungern“ aufgrund kumulativ wirkender geringer Nahrungsquantität und/oder –qualität während des Klarwasserstadiums, der durch Unterschreitung von Schwellenwerten (Phosphorlimitation 1998) verstärkt werden kann. Dieser Effekt wird besonders bei adulten Daphnien durch die gegenüber juvenilen Daphnien höheren Filterwiderstände und die damit verringerte effektive Energieaufnahme begünstigt. Da es sich dabei um timing-Effekte handelt, konnte anhand der Durchflußkulturversuche 1998 gezeigt werden (Abb. 3.20). Eine alleinige Erhöhung der Nahrungsmenge konnte nicht zu einer verringerten Fitneß der Daphnien durch Verstopfung der Filterbeine führen (ursprüngliche Hypothese). Erst wenn ungünstige Nahrungsbedingungen und die am Ende der Klarwasserphase beobachteten ungünstigen Konstellationen der Filterkämme zusammentreffen (timing), tritt die erhöhte Mortalität adulter Daphnien auf.

Ein weiterer Einfluß auf das Eintreten einer Sommerdepression kann daraus resultieren, daß bestimmte abundante Klone nicht an die wechselnden Verhältnisse angepaßt sind. MORT *et al.* (1989) fanden bei Untersuchungen an *D. galeata* im Schöhsee, daß die Anzahl der gefundenen Genotypen bzw. Klongruppen zwischen 6 und 11 pro Probenahmetag lag. Es wurden insgesamt 17 verschiedene Klongruppen gefunden (ebenfalls Unterschiede bei zwei untersuchten polymorphen Enzymen). In der vorliegenden Untersuchung wurden insgesamt 16 verschiedene Klongruppen im Gewässer gefunden, während die Anzahl pro Probenahmetag zwischen 4 und 11 lag. Nach HEBERT (1987) und WOLF & CARVALHO (1989) sind geringe Diversität und geringe zeitliche Veränderungen in der klonalen Zusammensetzung ein charakteristisches Merkmal permanenter Populationen von Daphnien großer Gewässer, die sich überwiegend parthenogenetisch vermehren. In der Talsperre Bautzen ist der Anteil der aus Ehippien

stammenden Individuen an der gesamten Population ganzjährig als gering einzuschätzen (VOIGT 1996, HÜLSMANN 2001). Die parthenogenetische Vermehrung dominiert. Gegenüber den bereits 1993-1995 durchgeführten allozymelektrophoretischen Untersuchungen an *D. galeata* in der Talsperre Bautzen (VOIGT 1996, RITTER 1997) konnten 1999 anhand der zwei getesteten Enzyme (PGM und AO) kaum Unterschiede in der klonalen Verteilung der dominanten Klone bzw. Klongruppen gegenüber 1996 festgestellt werden (Abb. 3.21). Allerdings war eine allmähliche Veränderung der Anteile einzelner Klongruppen während des Untersuchungszeitraumes zu beobachten. Es trat ein Dominanzwechsel der beiden in der Talsperre Bautzen dominierenden Klongruppen am Ende des Klarwasserstadiums auf. Da dieser aber allmählich während des Untersuchungszeitraumes erfolgte, kann man davon ausgehen, daß keine Selektion infolge kurzfristiger Veränderungen von Umweltbedingungen vorliegt. Da nur im Jahr 1999 eine Allozymelektrophorese durchgeführt wurde, ist ein Vergleich zwischen den hier vorliegenden Untersuchungsjahren bezüglich Klonverschiebungen bei Auftreten einer Sommerdepression nicht möglich. Die Jahre 1995 und 1999 waren zudem durch eine ähnliche Entwicklung der Daphnienpopulation in der Talsperre gekennzeichnet (hohe Mortalität adulter Daphnien im Juni, aber keine Sommerdepression). Damit kann aufgrund der Untersuchungen zur genetischen Vielfalt eine klonale Selektion im Zusammenhang mit dem Auftreten einer Sommerdepression nicht ausgeschlossen werden.

Zusätzlich zu den bisher ausschließlich betrachteten bottom-up Faktoren unterliegen die Daphnien in einem Ganzgewässer-Experiment natürlich auch top-down Einflüssen, die bei der Interpretation der Populationsentwicklung Beachtung finden müssen. Immerhin können durch den top-down Einfluß kurzzeitig bis zu 82 % der Mortalität von *D. galeata* durch Fraßverluste erklärt werden (WAGNER *et al.*, submitted). BENNDORF *et al.* (2001) verweisen darauf, daß das timing zwischen dem Auftreten von erhöhtem Fraßdruck von 0+ Fischen und der bottom-up beeinflussten Mortalität entscheidend für das Zustandekommen einer Sommerdepression ist.

Darüberhinaus kommt der Wechselwirkung zwischen den Nahrungsbedingungen und den Anpassungen der Daphnien an diese eine wesentliche zusätzliche Rolle bei der Analyse der Ursachen der Sommerdepression zu. Neben den von BENNDORF *et al.* (2001) gefundenen temperaturgesteuerten timing-Effekten zwischen dem „Ageing“ (HÜLSMANN & WEILER (2000) und dem Fraßdruck durch 0+ Fische auf die Daphnien wirkt die dargestellte Abhängigkeit von den Nahrungsbedingungen direkt auf die Prozesse des „Ageing“. Dies könnte eine mögliche Erklärung für die in BENNDORF *et al.* (2001) aufgrund der Temperatursteuerung nicht erklärbaren Jahre mit kurzer bzw. ohne Sommerdepression sein, was anhand einer umfassenden Analyse des Jahres 1999 sicher belegt werden könnte. Eine Quantifizierung ist aber aufgrund der

vorhandenen Ergebnisse nicht möglich. Bedauerlicherweise wurde auch die Intensität des top-down-Einflusses 1999 nicht analysiert, so daß auch geringere Fraßverluste das Ausbleiben einer Sommerdepression 1999 begünstigt haben könnten. Dies ist sehr wahrscheinlich, da im Vergleich zu 1997 und 1998 sehr geringe Abundanzen der 0+ Fische in Stellnetzfangen Ende August 1999 festgestellt wurden (A. WAGNER, pers. Inform.). Demgegenüber konnte für 1997 keine ausreichende Analyse der Nahrungsbedingungen erfolgen, da der Phosphorgehalt der Nahrung nicht bestimmt wurde, so daß nur für das Jahr mit deutlicher Sommerdepression (1998) alle erwähnten Einflußgrößen tatsächlich gemessen wurden.

4.3 Konsequenzen für die Biomanipulation

Die Daphnien als Schlüsselorganismen der Biomanipulation sind unselektive Filtrierer und damit für das Ziel einer Erhöhung der Wassertransparenz bestens geeignet. Allerdings führt die Strategie der Nahrungsaufnahme der Daphnien zu einer Begrenzung der Filtrationsleistung in einem Gewässer. Infolge der „optimal foraging strategy“ kommt es bei Überschreitung einer kritischen Nahrungskonzentration zu einer Abnahme der Filtrationsraten, die durch eine konstante (und maximale) Ingestion und Assimilation gesteuert werden. Werden solche kritischen Konzentrationen in Systemen überschritten, kann es aufgrund des Nahrungsüberangebotes zu einer Massenvermehrung von Daphnien kommen, die in der Talsperre Bautzen meist zu Beginn bzw. kurz vor dem Klarwasserstadium beobachtet wird. In dieser Phase kommt es aufgrund der insgesamt ansteigenden effektiven Filtrierrate der gesamten Daphnienpopulation zu einer Übernutzung des Nahrungsangebotes. Dieser Effekt wird durch die gleichzeitige Erhöhung der individuellen Filtrierrate der einzelnen Daphnie verstärkt, die auftritt, sobald die Nahrungskonzentration unter die kritische Grenze fällt. Diese Phase ist in der Talsperre Bautzen durch sehr hohe Sichttiefen gekennzeichnet und stellt das erwünschte Ziel der Biomanipulation dar.

Innerhalb der Daphnienpopulation führen diese starken Schwankungen der Nahrungsbedingungen zu enormen Ausprägungen von morphologischen und physiologischen Anpassungsmechanismen, um immer noch eine optimale Nahrungsaufnahme zu erzielen. Das führt aber gleichzeitig zu steigenden Energiekosten für die Daphnien, die in einer Verringerung der Reproduktion (Gelegegröße) und der juvenilen Wachstumsrate meßbar werden. Damit sinkt die Fitneß der gesamten Population, wodurch die Wahrscheinlichkeit einer Sommerdepression steigt. Kommt in dieser Zeit zusätzlich eine Erhöhung der prädativen Mortalität hinzu, wird die Wahrscheinlichkeit des Auftretens einer Sommerdepression erhöht. Vor diesem Hintergrund stellt auch das Erreichen einer optimalen Bestandsdichte planktivorer Fische (WISSEL *et al.* 2000) eine wichtige Zielgröße dar, um durch einen „optimalen Prädationsdruck“ eine Übernutzung der eigenen Nahrungsressourcen durch die Daphnien zu vermeiden und den zeitweise starken Schwankungen innerhalb der Abundanz der Daphnienpopulation entgegen zu wirken.

Darüberhinaus ist die Abhängigkeit der Entwicklung der Daphnienpopulation - also auch das Auftreten oder Ausbleiben einer Sommerdepression - von abiotischen Größen, insbesondere von der Wassertemperatur, mittels ökotechnologischer Maßnahmen nicht steuerbar. Aus diesem Grund sind die beobachteten timing-Effekte (BENNDORF *et al.* 2000, HÜLSMANN 2001,

BENNDORF *et al.* 2001) hinsichtlich ihrer Beeinflussung durch die Temperatur vor allem von meteorologischen Ereignissen und Entwicklungen abhängig. Allerdings ist eine indirekte Abschwächung der Wirkung solcher timing-Effekte denkbar: Wird durch eine Nährstoffreduktion die Schwankungsintensität der Nahrungsbedingungen verringert, kommt es zu einer Verringerung der Anpassungsintensitäten der Daphnien. Liegt dieser Schwankungsbereich der Nahrungsbedingungen in einem durch die Anpassungen realisierbaren Toleranzbereich für *D. galeata*, kann die Wahrscheinlichkeit des Auftretens bottom-up beeinflusster Mortalität verringert und damit die Fitneß der Population erhöht werden. Das würde gegenüber den top-down wirkenden Faktoren ebenfalls zu einer erhöhten Widerstandsfähigkeit führen.

Zusammenfassend läßt sich daraus ableiten, daß bei eutrophierungsbedingten starken Fluktuationen der Nahrungsbedingungen die Anpassungsmechanismen der Daphnien nur begrenzt zu einer Stabilisierung hoher Abundanzen in der Population führen. Damit kann eine nachhaltige Wirkung der Biomanipulation nur dann erreicht werden, wenn gleichzeitig zur top-down Steuerung eine erfolgreiche Kontrolle der bottom-up Prozesse im Gewässer realisiert werden kann, indem das Nährstoffpotential und damit das Auftreten von Phytoplankton-Massenentwicklungen reduziert wird. Die Verringerung der Schwankungsintensität der bottom-up Faktoren würde dann zu einer Stabilisierung des Gleichgewichtszustandes im System beitragen und den Erfolg der Biomanipulation begünstigen. Damit würde ein zusätzlicher Mechanismus zur Stabilisierung der Biomanipulation durch Verringerung der Nährstoffverfügbarkeit wirksam, der die gleichen wassergütewirtschaftlichen Aktivitäten erfordert (Kombination von bottom-up und top-down-Steuerungen), wie aus anderen Gründen schon mehrfach gefordert wurde (BENNDORF 1987, KASPRZAK *et al.* 1988, JEPPESEN *et al.* 1990).

5 Zusammenfassung

Ziel der vorliegenden Arbeit war eine möglichst umfassende Analyse der Nahrungsbedingungen von *D. galeata* unter Berücksichtigung der damit verbundenen Strategien der Daphnien zur Optimierung des Nahrungserwerbs, um den Einfluß dieser Faktoren bezüglich des Auftretens einer Sommerdepression der Daphnien zu beurteilen. Aufbauend auf den bereits vorhandenen Kenntnissen aus der Literatur sollte dazu im Rahmen dieser Arbeit festgestellt werden, ob morphologische Veränderungen des Filtrationsapparates der Daphnien (Ausbildung großer, hydrodynamisch dichter Filter), die als Reaktion auf die geringen Nahrungsmengen im Klarwasserstadium auftreten, bei einer drastischen Erhöhung der Nahrungskonzentration zu einer „Überlastung“ der Filterbeine der Daphnien, zu hohen Energieausgaben und schließlich zu erhöhter Mortalität (Sommerdepression) führen können.

Hauptziel war dabei die Klärung der Frage, ob bottom-up gesteuerte schnelle Veränderungen im Nahrungsangebot, wie sie für geringe bottom-up Limitation (Hypertrophie) typisch sind, eine erhöhte Mortalität bei Daphnien hervorrufen können. Die Beantwortung dieser Fragestellung ist wichtig, um die Effizienz der top-down Steuerung (Biomanipulation) als ökotechnologische Maßnahme zur Gewässersanierung zu erhöhen.

Die wichtigsten Arbeitsschritte und Ergebnisse dazu lassen sich wie folgt zusammenfassen:

1. In der biomanipulierten Talsperre Bautzen wurden in drei Untersuchungsjahren (1997 – 1999) wichtige bottom-up wirkende Steuerfaktoren der Daphnienentwicklung sowie morphologische Charakteristika der Filterkämme und physiologische Leistungskriterien von *D. galeata* vor und während der Zeit des potentiellen Auftretens einer Sommerdepression untersucht.
2. Die Jahre 1997 und 1998 waren durch einen Zusammenbruch der Daphnienpopulation im Juni und eine ausgeprägte Sommerdepression von *D. galeata* gekennzeichnet, während 1999 im Sommer hohe Daphnienabundanzen vorhanden waren. Demgegenüber wurde in allen drei untersuchten Jahren am Ende des Klarwasserstadiums das Verschwinden großer, adulter Daphnien im Freiland beobachtet und im Labor in Durchflußkulturen 1998 und 1999 bei natürlichem Futterangebot und unter Ausschluß von top-down Faktoren bestätigt.

3. Die Ergebnisse der Durchflußkulturen 1998 zeigten jedoch, daß der ursprünglich vermutete direkte negative Einfluß der Morphologie des Filterapparates bei rasch ansteigender Partikelmenge im Wasser auf das Überleben der Daphnien nicht nachweisbar war. Es deutete sich vielmehr an, daß indirekte Zusammenhänge zwischen der beobachteten Mortalität der Daphnien und der Morphologie des Filtrationsapparates bestehen, die über physiologische Veränderungen und den Einfluß der Nahrungsqualität wirksam werden.
4. Aus diesem Grund wurde eine komplexe Analyse dieser Wirkfaktoren angestrebt, um mögliche Kombinationen und Rückkopplungen der einzelnen Faktoren hinsichtlich ihrer Wirkung auf das Auftreten einer Sommerdepression der Daphnien zu prüfen.
5. Dazu erfolgte vor allem eine umfassende Bewertung der Nahrungsbedingungen durch eine komplexe Betrachtung der wichtigsten Einflußgrößen (Quantität und Qualität freßbarer Partikel). Dabei erwies sich die kombinierte Betrachtung von Quantität und Qualität durch die Bildung von Nahrungswertindices in verschiedenen Stufen als hilfreich, um Anpassungsmechanismen und –erfolg der Daphnien beurteilen zu können.
6. Überraschenderweise wurde dabei festgestellt, daß hohe Konzentrationen nicht ingestierbarer Partikel keinen direkten negativen Einfluß auf die Nahrungsqualität haben, sondern diese wahrscheinlich erst im Zusammenhang mit chemischen Faktoren und/oder Partikelformen eine Minderung des Wertes der Nahrungsbedingungen für die Daphnien hervorrufen.
7. Anhand des Vergleiches der juvenilen Wachstumsrate und der Gelegegröße adulter Daphnien konnte gezeigt werden, daß die Nahrungsbedingungen eine unterschiedliche Wirkung auf juvenile und adulte Daphnien haben. Die altersbedingt unterschiedliche Plastizität der morphologischen und physiologischen Veränderungen des Filtrationsapparates der Daphnien hat darauf einen wesentlichen Einfluß. So weisen adulte Daphnien am Ende des Klarwasserstadiums eine geringe Fitneß auf, da sie aufgrund schlechter Nahrungsbedingungen über längere Zeit (Akkumulationseffekt) und wegen hoher Filtrierleistungen (große Filterwiderstände) während des Klarwasserstadiums nur einen geringen Nettoenergiegewinn haben (geringe Eizahlen).
8. Kommt es nach dem Klarwasserstadium zu einer raschen Zunahme der Nahrungsmenge, die von einer gleichzeitigen Erhöhung der Menge an nicht ingestierbaren und/oder qualitativ geringwertigen Nahrungspartikeln begleitet wird, sind die großen, dichten Filter adulter Daphnien von Nachteil. Das konnte durch die berechneten hohen Filterwiderstände belegt werden. Aufgrund dieses Anstieges der Menge an Partikeln, die den Filtrationsprozeß

behindern, kommt es zu einer erhöhten Rejektionsrate, wobei auch verwertbare Futterpartikel verloren gehen und folglich eine negative Nettoenergiebilanz der Daphnien begünstigt wird.

9. Je stärker einzelne Faktoren der Nahrungsbedingungen auch auf juvenile Daphnien limitierend wirken (z.B. geringe Nahrungsqualität durch Unterschreitung essentieller P-Konzentrationen in der Nahrung im Juni 1998), um so wahrscheinlicher ist das Auftreten einer intensiven und langen Sommerdepression, da größere Teile der Daphnienpopulation gleichzeitig eine sehr geringe Fitneß aufweisen.
10. Damit kann das vielfältige Zusammenspiel von bottom-up Faktoren die Populationsentwicklung von Daphnien wesentlich beeinflussen. Nimmt man die top-down wirkenden Einflußfaktoren hinzu, wird deutlich, daß diese Komplexität in keinem Laborversuch nachgestellt werden kann.

Die Ergebnisse der Untersuchung unterstreichen damit die Bedeutung von Ganzsee-Experimenten und die möglichst simultane Erfassung verschiedener Zustandsgrößen, um eine umfassende Kausalanalyse der Sommerdepression der Daphnien zu ermöglichen, zu der die vorliegende Arbeit einen Beitrag liefert.

Für den Erfolg der Biomanipulation läßt sich ableiten, daß eine nachhaltige Wirkung nur dann erreicht werden kann, wenn zusätzlich zur top-down Steuerung des Nahrungsnetzes gleichzeitig eine erfolgreiche Kontrolle der bottom-up Prozesse im Gewässer realisiert wird, indem starke Schwankungen von bottom-up Faktoren vermieden werden und damit das System stabilisiert wird.

6 Literatur

- Andersen, T. & D.O. Hessen. 1991. Carbon, nitrogen and phosphorus content of freshwater zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* **36**: 807-814.
- Behning, A. 1912. Studien über die vergleichende Morphologie, sowie über die temporale und Lokalvariation der Phyllopodenextremitäten. *Int. Revue ges. Hydrobiol., Biol. Suppl.* **4**: 1-70.
- Benndorf, J. 1987. Food web manipulation without nutrient control: a useful strategy in lake restoration? *Schweiz. Z. Hydrol.* **49**: 237-248.
- Benndorf, J. 1990. Conditions for effective biomanipulation, conclusions derived from whole-lake experiments in Europe. *Hydrobiologia* **200/201**: 187-203.
- Benndorf, J. 1995. Possibilities and limits for controlling eutrophication by biomanipulation. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **80**: 519-534.
- Benndorf, J., H. Kneschke, K. Kossatz & E. Penz. 1984. Manipulation of the pelagic food web by stocking with predacious fishes. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **69**: 407-428.
- Benndorf, J., H. Schultz, A. Benndorf, R. Unger, E. Penz, H. Kneschke, K. Kossatz, R. Dumke, U. Hornig, R. Kruspe & S. Reichel. 1988. Food-web manipulation by enhancement of piscivorous fish stocks: Long-term effects in the hypertrophic Bautzen reservoir. *Limnologica* **19**: 97-110.
- Benndorf, J. & H. Schultz. 2000. Talsperre Bautzen: Langzeit-Biomanipulation bei sehr hoher Nährstoffbelastung. In: Willmitzer, H. u.a. (Hrsg.): *Fischerei und fischereiliches Management an Trinkwassertalsperren*. ATT Technische Informationen Nr. **11**: 73-79.
- Benndorf, J., T. Mehner, A. Wagner, S. Hülsmann & H. Dörner. 2000. Der Einfluss der Zooplanktonkonsumtion der Altersgruppe 0+ der Fische auf die Dynamik der Zooplanktongemeinschaft und auf die Biomanipulation. Abschlußbericht zum DFG-Projekt Be 1671/2- 1 bis 3. Technische Universität Dresden, Institut für Hydrobiologie.
- Benndorf, J., J. Kranich, T. Mehner & A. Wagner. 2001. Temperature impact on the midsummer decline of *Daphnia galeata*: an analysis of long-term data from the biomanipulated Bautzen Reservoir (Germany). *Freshwater Biology* **46**: 199-211.
- Bern, L. 1990. Postcapture particle size selection by *Daphnia cucullata* (Cladocera). *Limnol. Oceanogr.* **35**: 923-926.
- Bern, L. 1994. Particle selection over a broad size range by crustacean zooplankton. *Freshwater Biology* **32**: 105-112.
- Bligh, E.G. & W.J. Dyer. 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Can. J. Biochem. Physiol.* **37**: 911-917.
- Boersma, M., O.F.R. van Tongeren & W.M. Mooij. 1996. Seasonal patterns in the mortality of *Daphnia* species in a shallow lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **53**: 18-28.
- Bollenbach, M. 1998. Struktur und Dynamik der Bestände großer wirbelloser Räuber und ihre Rolle im pelagischen Nahrungsnetz der biomanipulierten Talsperre Bautzen. Diplomarbeit. Technische Universität Dresden, Institut für Hydrobiologie.
- Brendelberger, H. 1985. Filter mesh-size and retention efficiency for small particles: comparative studies with Cladocera. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* **21**: 135-146.

- Brendelberger, H. 1991. Filter mesh size of cladocerans predicts retention efficiency for bacteria. *Limnol. Oceanogr.* **36**: 884-894.
- Brendelberger, H. & W. Geller. 1985. Variability of filter structures in eight *Daphnia* species: mesh sizes and filtering areas. *J. Plankt. Res.* **7**: 473-486.
- Brendelberger, H., M. Herbeck, H. Lang & W. Lampert. 1986. *Daphnia's* filters are not solid walls. *Arch. Hydrobiol.* **107**: 197-202.
- Brett, M.T. 1993. Resource quality effects on *Daphnia longispina* offspring fitness. *J. Plankt. Res.* **15**: 403-412.
- Brett, M.T. & D.C. Müller-Navarra. 1997. The role of highly unsaturated fatty acids in aquatic foodweb processes. *Freshwater Biology* **38**: 483-499.
- Brett, M.T., D.C. Müller-Navarra & S.-K. Park. 2000. Empirical analysis of the effect of phosphorus limitation on algal food quality for freshwater zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* **45**: 1564-1575.
- Burns, C.W. 1968a. Direct observations of mechanisms regulating feeding behavior of *Daphnia*, in Lakewater. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **53**: 83-100.
- Burns, C.W. 1968b. The relationship between body size of filterfeeding cladocera and the maximum size of particle ingested. *Limnol. Oceanogr.* **13**: 675-678.
- Burns, C.W. & F.H. Rigler. 1967. Comparison of filtering rates of *Daphnia rosea* in lake water and in suspensions of yeast. *Limnol. Oceanogr.* **12**: 492-502.
- Chow-Fraser, P. & W.G. Sprules. 1992. Type-3 functional response in limnetic suspension-feeders, as demonstrated by in situ grazing rates. *Hydrobiologia* **232**: 175-191.
- Dawidowicz, P., Z.M. Gliwicz & R.D. Gulati. 1988. Can *Daphnia* prevent a blue-green algal bloom in hypertrophic lakes? A laboratory test. *Limnologica* **19**: 21-26.
- De Bernardi, R., G. Giussani & M. Manca. 1987. Cladocera: Predators and prey. *Hydrobiologia* **145**: 225-243.
- Dehn, M. von. 1931. Untersuchungen über die Verdauung bei Daphnien. *Z. f. vergl. Physiologie* **13**: 334-358.
- DeMott, W.R. 1985. Relations between filter mesh-size, feeding mode, and capture efficiency for cladocerans feeding on ultrafine particles. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* **21**: 125-134.
- DeMott, W.R. & D.C. Müller-Navarra. 1997. The importance of highly unsaturated fatty acids in zooplankton nutrition: evidence from experiments with *Daphnia*, a cyanobacterium and lipid emulsions. *Freshwater Biology* **38**: 649-664.
- DeMott, W.R. & R.D. Gulati. 1999. Phosphorus limitation in *Daphnia*: Evidence from a long term study of three hypertrophic Dutch lakes. *Limnol. Oceanogr.* **44**: 1557-1564.
- Deppe, T. 2000. Auswirkungen einer kombinierten Phosphatfällungs- und Destratifikationsmaßnahme auf den Stoffhaushalt und das Phytoplankton der Talsperre Bautzen. Dissertation, Technische Universität Dresden, Institut für Hydrobiologie.
- Deppe, T., Ockenfeld, K., Meybohm, A., Opitz, M. & J. Benndorf. 1999. Reduction of *Microcystis* blooms in a hypertrophic reservoir by a combined ecotechnological strategy. *Hydrobiologia* **408/409**: 31-38.
- DEV. 1993. Deutsche Einheitsverfahren zur Wasser- Abwasser- und Schlammuntersuchung. Verlag Chemie. Weinheim.

- Dörner, H., H. Schultz, T. Mehner & J. Benndorf. 2001. Interaction between prey availability and feeding behaviour of age-1 and age-2 perch (*Perca fluviatilis* L.) in a biomanipulated lake (Bautzen Reservoir, Germany). *Limnologica* **31**: 11-16.
- Ebert, D. 1995. The ecological interactions between a microsporidian parasite and its host *Daphnia magna*. *J. Animal Ecol.* **64**: 361-369.
- Elser, J.J., K. Hayakawa & J. Urabe. 2001. Nutrient limitation reduces food quality for zooplankton: *Daphnia* response to seston phosphorus enrichment. *Ecology* **82**: 898-903.
- Geller, W. & H. Müller. 1981. The filtration apparatus of Cladocera: Filter mesh-sizes and their implications on food selectivity. *Oecologia* **49**: 316-321.
- Gerritsen, J. & K.G. Porter. 1982. The role of surface chemistry in filter feeding by zooplankton. *Science* **216**: 1225-1227.
- Gerritsen, J., K.G. Porter & J.R. Strickler. 1988. Not by sieving alone: Observations of suspension feeding in *Daphnia*. *Bulletin of Marine Science* **43**: 366-376.
- Giebelhausen, B. & W. Lampert. 2001. Temperature reaction norms of *Daphnia magna*: the effect of food concentration. *Freshwater Biology* **46**: 281-289.
- Gliwicz, Z.M. & E. Siedlar. 1980. Food size limitation and algae interfering with food collection in *Daphnia*. *Arch. Hydrobiol.* **88**: 155-177.
- Gophen, M. & W. Geller. 1984. Filter mesh size and food particle uptake by *Daphnia*. *Oecologia* **64**: 408-412.
- Gulati, R.D. & W.R. DeMott. 1997. The role of food quality for zooplankton: remarks on the state-of-the-art, perspectives and priorities. *Freshwater Biology* **38**: 753-768.
- Haney, J.F. & D.J. Hall. 1973. Sugar-coated *Daphnia*: A preservation technique for cladocera. *Limnol. Oceanogr.* **18**: 331-333.
- Hartmann, H.J. & D.D. Kunkel. 1991. Mechanisms of food selection in *Daphnia*. *Hydrobiologia* **225**: 129-154.
- Hebert, P.D.N. 1987. Genotypic characteristics of the cladocera. *Hydrobiologia* **145**: 183-193.
- Hebert, P.D.N. & M.J. Beaton. 1993. Methodologies for allozyme analysis using cellulose acetate electrophoresis. A practical handbook. Helena Laboratories.
- Hein, R.G., D.M. Krueger & S. Richman. 1993. Feeding and energy relations in *Daphnia galeata mendotae*. *Bull. of Mar. Science* **53**: 115-127.
- Heisey, D. & K.G. Porter. 1977. The effect of ambient oxygen concentration on filtering and respiration rates of *Daphnia galeata mendotae* and *Daphnia magna*. *Limnol. & Oceanogr.* **22**: 839-845.
- Hessen, D.O. 1992. Nutrient element limitation of zooplankton production. *American Naturalist* **140**: 799-814.
- Hopp, I. & W. Horn. 1984. Untersuchungen über die Abhängigkeit der Filtrier- und Grazing-Rate von der Körpergröße planktischer Cladoceren einer Talsperre, dargestellt am Beispiel von *Daphnia hyalina* (LEYDIG).” *Limnologica* **15**: 143-148.
- Hrbaček, J. 1962. Species composition and the amount of zooplankton in relation to the fish stock. *Rozpr. Cesk. Akad. Ved. Rada Mat. Prir. Ved.* **72**: 1-116.
- Hülsmann, S. 2001. Population dynamics of *Daphnia galeata* in the biomanipulated Bautzen Reservoir: life history strategies against food deficiency and predation. Dissertation, Technische Universität Dresden, Institut für Hydrobiologie.

- Hülsmann, S. & W. Weiler. 2000. Adult, not juvenile mortality as a major reason for the midsummer decline of a *Daphnia* population. *J. Plankt. Res.* **22**: 151-168.
- Hülsmann, S. & H. Voigt. Life history of *Daphnia galeata* in Bautzen Reservoir during spring and early summer and consequences of non-consumptive mortality for the initiation of a midsummer decline. *Freshwater Biology* (in press).
- Jeppesen, E., J.P. Jensen, P. Kristensen, M. Søndergaard, E. Mortensen, O. Sortkjær & K. Orlík. 1990. Fish manipulation as a lake restoration tool in shallow, eutrophic, temperate lakes 2: threshold levels, long-term stability and conclusions. *Hydrobiologia* **200/201**: 219-227.
- Jürgens, K., H. Arndt & K.O. Rothaupt. 1994. Zooplankton-mediated changes of bacterial community structure. *Microb. Ecol.* **27**: 27-42.
- Kamjunke, N. 1998. Bakterielle Produktion und Primärproduktion unter verschiedenen trophischen Bedingungen und ihre Bedeutung als Nahrung für Daphnien in einer biomanipulierten Talsperre. Dissertation, Technische Universität Dresden, Institut für Hydrobiologie.
- Kamjunke, N. & R.F. Zehrer. 1999. Direct and indirect effects of strong grazing by *Daphnia galeata* on bacterial production in an enclosure experiment. *J. Plankt. Res.* **21**: 1175-1182.
- Kamjunke, N., A. Benndorf, C. Wilbert, M. Opitz, J. Kranich, M. Bollenbach & J. Benndorf. 1999. Bacteria ingestion by *Daphnia galeata* in a biomanipulated reservoir: a mechanism stabilizing biomanipulation? *Hydrobiologia* **403**: 109-121.
- Kasprzak, P. 1984. Bestimmung des Körperkohlenstoffs von Planktoncrustaceen. *Limnologia* **15**: 191-194.
- Kasprzak, P., J. Benndorf, R. Koschel & F. Recknagel. 1988. Applicability of the food-web manipulation in the restoration program of a hypertrophic stratified lake: Model studies for lake Haussee (Feldberg, GDR). *Limnologia* **19**: 87-95.
- Kibby, H.V. 1971. Effect of temperature on the feeding behavior of *Daphnia rosea*. *Limnol. Oceanogr.* **16**: 580-581.
- Kořinek, V. & J. Machaček. 1980. Filtering structures of cladocera and their ecological significance I. *Daphnia pulicaria*. *Vest. Cs. Spolec. Zool.* **44**: 213-218.
- Kořinek, V., B. Křepelová-Machačková & J. Machaček. 1986. Filtering structures of cladocera and their ecological significance. II. Relation between the concentration of the seston and the size of filtering combs in some species of the genera *Daphnia* and *Ceriodaphnia*. *Vest. Cs. Spolec. Zool.* **50**: 244-258.
- Koza, V. & V. Kořinek. 1985. Adaptability of the filtration screen in *Daphnia*: Another answer to the selective pressure of the environment. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* **21**: 193-198.
- Krienitz, L., D. Hepperle, H.-B. Stich & W. Weiler. 2000. *Nannochloropsis limnetica* (Eustigmatophyceae), a new species of picoplankton from freshwater. *Phycologia* **39**: 219-227.
- Lampert, W. 1977. Studies on the carbon balance of *Daphnia pulex* de Geer as related to environmental conditions. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* **48**: 310-335.
- Lampert, W. 1994. Phenotypic plasticity of the filter screens in *Daphnia*: Adaptation to a low-food environment. *Limnol. Oceanogr.* **39**: 997-1006.

- Lampert, W. & U. Schober. 1980. The importance of "threshold" food concentrations. *Evolution and Ecology of Zooplankton*. W.C. Kerfoot, The University Press of New England: 264-267.
- Lampert, W., W. Fleckner, H. Rai & B.E. Taylor. 1986. Phytoplankton control by grazing zooplankton: a study on the spring clear-water phase. *Limnol. Oceanogr.* **31**: 478-490.
- Lampert, W. & H. Brendelberger. 1996. Strategies of phenotypic low-food adaptation in *Daphnia*: Filter screens, mesh sizes, and appendage beat rates. *Limnol. Oceanogr.* **41**: 216-223.
- Lampert, W. & I. Trubetskova. 1996. Juvenile growth rate as a measure of fitness in *Daphnia*. *Functional Ecology* **10**: 631-635.
- Lehmann, J. T. 1976. The filter-deeder as an optimal forager, and the predicted shapes of feeding curves. *Limnol. Oceanogr.* **21**: 501-516.
- McMahon, J.W. & F.H. Rigler. 1963. Mechanisms regulating the feeding rate of *Daphnia magna* Straus. *Canadian J. Zool.* **41**: 321-332.
- McMahon, J.W. & F.H. Rigler. 1965. Feeding rate of *Daphnia magna* Straus in different foods labeled with radioactive phosphorus. *Limnol. Oceanogr.* **10**: 105-113.
- McQueen, D.J. 1998. Freshwater food web biomanipulation: A powerful tool for water quality improvement, but maintenance is required. *Lakes & Reservoirs: Research and Management* **3**: 83-94.
- Mehner, T., S. Hülsmann, S. Worischka, M. Plewa & J. Benndorf. 1998. Is the midsummer decline of *Daphnia* really induced by age-0 fish predation? Comparison of fish consumption and *Daphnia* mortality and life history parameters in a biomanipulated reservoir. *J. Plankt. Res.* **20**: 1797-1811.
- Mills, E.L. & J.L. Forney. 1983. Impact on *Daphnia pulex* of predation by young yellow perch in Oneida Lake, New York. *Trans. Am. Fish. Soc.* **112**: 151-161.
- Moore, M.V., C.L. Folt & R.S. Stemberger. 1996. Consequences of elevated temperatures for zooplankton assemblages in temperate lakes. *Arch. Hydrobiol.* **135**: 289-319.
- Mort, M.A., W. Fleckner, W. Lampert & H.G. Wolf. 1989. Ecological genetics of *Daphnia*: Response of coexisting genotypes to resource manipulation. *Arch. Hydrobiol.* **117**: 141-161.
- Müller-Navarra, D. 1995. Evidence, that a highly unsaturated fatty acid limits *Daphnia* growth in nature. *Arch. Hydrobiol.* **132**: 297-307.
- Müller-Navarra, D. & W. Lampert. 1996. Seasonal patterns of food limitation in *Daphnia galeata*: separating food quantity and food quality effects. *J. Plankt. Res.* **18**: 1137-1157.
- O'Brien, W.J. & F. DeNoyelles. 1972. Photosynthetically elevated pH as a factor in zooplankton mortality in nutrient enriched ponds. *Ecology* **53**: 605-614.
- Olsen, Y., A. Jensen, H. Reinertsen, K.Y. Børsheim, M. Heldal & A. Langeland. 1986. Dependence of the rate of release of phosphorus by zooplankton on the P:C ratio in the food supply, as calculated by a recycling model. *Limnol. Oceanogr.* **31**: 34-44.
- Opitz, M. 1998. Die Reaktion des Phytoplanktons auf eine kombinierte ökotechnologische Maßnahme zur Bekämpfung von Blaualgenmassenentwicklungen in der Talsperre Bautzen: das zweite Jahr des Freilandexperimentes. Diplomarbeit. Technische Universität Dresden, Institut für Hydrobiologie.

- Plath, K. 1998. Adaptive feeding behavior of *Daphnia magna* in response to short-term starvation. *Limnol. Oceanogr.* **43**: 593-599.
- Pop, M. 1991. Mechanisms of the filtering area adaptation in *Daphnia*. *Hydrobiologia* **225**: 169-176.
- Porter, K.G. 1975. Viable gut passage of gelatinous green algae ingested by *Daphnia*. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **19**: 2840-2850.
- Porter, K.G. 1976. Enhancement of algal growth and productivity by grazing zooplankton. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **19**: 2840-2850.
- Porter, K.G. & Y.S. Feig. 1980. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.* **25**: 943-948.
- Porter, K.G., J. Gerritsen & J.D. Orcutt. 1982. The effect of food concentration on swimming patterns, feeding behavior, ingestion, assimilation, and respiration by *Daphnia*. *Limnol. Oceanogr.* **27**: 935-949.
- Porter, K. G. & R. McDonough. 1984. The energetic cost of response to blue-green algal filaments by cladocerans. *Limnol. Oceanogr.* **29**: 365-369.
- Post, D.M. & J.F. Kitchell. 1997. Trophic ontogeny and life history effects on interactions between age-0 fishes and zooplankton. *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advances of Limnology.* **49**: 1-12.
- Repka, S., A. Veen & J. Vijverberg. 1999. Morphological adaptations in filtering screens of *Daphnia galeata* to food quantity and food quality. *J. Plankt. Res.* **21**: 971-989.
- Ritter, P. 1997. Die Dominanzstruktur innerhalb der Gattung *Daphnia* unter den Bedingungen der Biomanipulation in der Talsperre Bautzen. Dissertation, Technische Universität Dresden, Institut für Hydrobiologie.
- Shapiro, J., V. Lamarra & M. Lynch. 1975. Biomanipulation: An ecosystem approach to lake restoration. In: Brezonik, P.L. & J.L. Fox (ed.). *Water quality management through biological control*. Report. No. ENV-07-75-1, University of Florida, Gainesville: 85-96.
- Sommer, U. 1988. Phytoplankton succession in a microcosm experiment under simultaneous grazing pressure and resource limitation. *Limnol. Oceanogr.* **33**: 1037-1054.
- Sommer U., Z. Gliwicz, W. Lampert & A. Duncan. 1986. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Arch. Hydrobiol.* **106**: 433-471.
- Starkweather, P.L. 1978. Diel variation in feeding behavior of *Daphnia pulex*. Influences of food density and nutritional history on mandibular activity. *Limnol. Oceanogr.* **23**: 307-317.
- StatSoft, Inc. 1995. STATISTICA for Windows (Computer program manual). Tulsa, OK.
- Sterner, R.W. 1993. *Daphnia* growth on varying quality of *Scenedesmus*: Mineral limitation of zooplankton. *Ecology* **74**: 2351-2360.
- Sterner, R.W., D.D. Hagemeier, W.L. Smith & R.F. Smith. 1993. Phytoplankton nutrient limitation and food quality for *Daphnia*. *Limnol. Oceanogr.* **38**: 857-871.
- Stich, H.-B. & W. Lampert. 1984. Growth and reproduction of migrating and non-migrating *Daphnia* species under simulated food and temperature conditions of diurnal vertical migration. *Oecologia* **61**: 192-196.
- Stirnadel, H.A. & D. Ebert. 1997. Prevalence, host specificity and impact on host fecundity of microparasites and epibionts in three sympatric *Daphnia* species. *J. Animal Ecol.* **66**: 212-222.

- Storch, O. 1924a. Der Phyllopoden-Fangapparat I. Int. Revue ges. Hydrobiol. **12**: 369-391.
- Storch, O. 1924b. Der Phyllopoden-Fangapparat II. Int. Revue ges. Hydrobiol. **13**: 78-93.
- Storch, O. 1926. Morphologie und Physiologie des Fangapparates der Daphniden. *Ergebn. Fortschr. Zool.* **6**: 125-234.
- Stuchlik, E. 1991. Feeding behaviour and morphology of filtering combs of *Daphnia galeata*. *Hydrobiologia* **225**: 155-167.
- Sundbom, M. & T. Vrede. 1997. Effects of fatty acid and phosphorus content of food on the growth, survival and reproduction of *Daphnia*. *Freshwater Biology* **38**: 665-674.
- Tessier, A.J. & C.E. Goulden. 1982. Estimating food limitation in cladoceran populations. *Limnol. Oceanogr.* **27**: 707-717.
- Tessier, A.J., L.L. Henry, C.E. Goulden & M.W. Durand. 1983. Starvation in *Daphnia*: Energy reserves and reproductive allocation. *Limnol. Oceanogr.* **28**: 667-676.
- Threlkeld, S.T. 1976. Starvation and the size structure of zooplankton communities. *Freshwater Biology* **6**: 489-496.
- Threlkeld, S.T. 1979. The midsummer dynamics of two *Daphnia* species in Wintergreen lake, Michigan. *Ecology* **60**: 165-179.
- Threlkeld, S.T. 1985. Resource variation and the initiation of midsummer declines of cladoceran populations. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* **21**: 333-340.
- Uhlmann, D. 1954. Zur Kenntnis der natürlichen Nahrung von *Daphnia magna* und *Daphnia pulex*. *Z. Fisch. N.F.* **3**: 449-478.
- Urabe, J. & Y. Watanabe. 1991. Effect of food conditions on the bacterial feeding of *Daphnia galeata*. *Hydrobiologia* **225**: 121-128.
- Urabe, J. and Y. Watanabe. 1992. Possibility of N or P limitation for planktonic cladocerans: An experimental test. *Limnol. Oceanogr.* **37**: 244-251.
- Urabe, J., J. Clasen & R.W. Sterner. 1997. Phosphorus limitation of *Daphnia* growth: Is it real? *Limnol. Oceanogr.* **42**: 1436-1443.
- Voigt, H. 1996. Die morphologische Variabilität des Filtrationsapparates von *Daphnia galeata*: Bedeutung für die Strukturbildung der Zooplanktongemeinschaft unter den Bedingungen der Biomanipulation in der Talsperre Bautzen. Diplomarbeit. Technische Universität Dresden, Institut für Hydrobiologie.
- Voigt, H. & J. Benndorf. 2000. Differences in plasticity of adult and juvenile daphnids in changing the morphology of their filtercombs. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **27**: 549-552.
- Voigt, H. & S. Hülsmann. 2001. Do fast increasing food conditions promote the midsummer decline of *Daphnia galeata*? *Hydrobiologia*
- von Elert, E. & T. Wolffrom. 2001. Supplementation of cyanobacterial food with polyunsaturated fatty acids does not improve growth of *Daphnia*. *Limnol. Oceanogr.* **46**: 1552-1558.
- Wagner A. 1998. Die bottom up-Steuerung des Fraßdrucks von *Daphnia galeata* auf das Phytoplankton in der biomanipulierten Talsperre Bautzen. Dissertation, Technische Universität Dresden, Institut für Hydrobiologie.
- Wagner, A. & N. Kamjunke. 2001. Reduction of the filtration rate of *Daphnia galeata* by dissolved photosynthetic products of edible phytoplankton. *Hydrobiologia* **442**: 165-176.

- Wagner, A., S. Hülsmann, H. Dörner, M. Janßen, U. Kahl, T. Mehner & J. Benndorf. Initiation of the midsummer decline of *Daphnia* as related to predation, non-consumptive mortality and recruitment: a balance. *Limnol. Oceanogr.* (submitted).
- Weers, P.M.M. & R.D. Gulati. 1997a. Growth and reproduction of *Daphnia galeata* in response to changes in fatty acids, phosphorus, and nitrogen in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Limnol. Oceanogr.* **42**: 1584-1589.
- Weers, P.M.M. & R.D. Gulati. 1997b. Effect of the addition of polyunsaturated fatty acids to the diet on the growth and fecundity of *Daphnia galeata*. *Freshwater Biology* **38**: 721-729.
- Weider, L.J. & W. Lampert. 1985. Differential response of *Daphnia* genotypes to oxygen stress: respiration rates, hemoglobin content, and low-oxygen tolerance. *Oecologia* **65**: 487-491.
- Weiler, W. (in Vorber.) Die Relevanz von Fettsäuren in der Ernährung von Daphnien. Dissertation. Humboldt-Universität zu Berlin.
- Weiler, W. & H. Voigt. 2000. Food quality as a growth limiting factor of *Daphnia galeata* in the highly eutrophic, biomanipulated Bautzen reservoir (Germany). IGB, Annual Report 1999. 91-100.
- Wissel, B., K. Freier, B. Müller, J. Koop & J. Benndorf. 2000. Moderate planktivorous fish biomass stabilizes biomanipulation by suppressing large invertebrate predators of *Daphnia*. *Arch. Hydrobiol.* **149**: 177-192.
- Wolf, H.G. & G.R. Carvalho. 1989. Resting eggs of lake-*Daphnia* II. In situ observations on the hatching of eggs and their contribution to population and community structure. *Freshwater Biology* **22**: 471-478.
- Wright, D. & J. Shapiro. 1990. Refuge availability: A key to understanding the summer disappearance of *Daphnia*. *Freshwater Biology* **24**: 43-62.
- Zehrer, R.F. 1999. Der Einfluß von *Daphnia galeata* auf das Protozoenplankton in einem Freilandexperiment zur Biomanipulation unter besonderer Berücksichtigung der heterotrophen Flagellaten. Dissertation, Technische Universität Dresden, Institut für Hydrobiologie.

Danksagung

An dieser Stelle möchte ich mich herzlich bei allen bedanken, die mich bei der Anfertigung dieser Arbeit unterstützt haben.

Zuerst gebührt mein Dank Herrn Prof. Benndorf für die Möglichkeit der Promotion am Institut für Hydrobiologie der TU Dresden sowie die konstruktive Zusammenarbeit vom ersten Schritt der Projektbeantragung bis zum Abschluß der vorliegenden Arbeit. Durch zahlreiche Anregungen und Hinweise sowie wissenschaftliche Diskussionen und die kritische Atmosphäre innerhalb der gesamten Arbeitsgruppe Limnologie war diese Zusammenarbeit ein unverzichtbarer Bestandteil bei der Anfertigung dieser Dissertation.

Ein weiteres Dankeschön gilt den beiden anderen Gutachtern der Arbeit. Herr Prof. Uhlmann übernahm nicht nur die Korrektur der Arbeit, sondern konnte mir bereits während meines Hydrobiologie-Studiums wichtige Grundlagen vermitteln. Herr Dr. Kasprzak hat neben der Begutachtung der Arbeit durch seine Vorträge und Diskussionen auf Fachtagungen wertvolle Anknüpfungspunkte für meine eigenen Arbeiten gegeben.

Diese kamen nicht zuletzt auch dadurch zustande, daß die Probenahmen und Experimente im ersten Jahr durch W. Weiler aus Neuglobsow wesentlich unterstützt wurden. Besonders für die Etablierung der Durchflußkulturen und die Analyse der Fettsäuren möchte ich ihm danken. Auch die gemeinsam mit S. Hülsmann durchgeführten Probenahmen und Experimente waren ein weiterer wesentlicher Bestandteil, der zum Gelingen der Arbeit beigetragen hat. Daneben möchte ich I. Neubauer, M. Ritz, K. Kornek, T. Frank und M. Bollenbach für die Hilfestellung bei Probenahmen und Durchführung von Experimenten danken.

Zur Überlassung ihrer Daten für die Auswertung danke ich W. Weiler, S. Hülsmann, A. Wagner, M. Bollenbach und M. Opitz. Eine kritische Durchsicht des Manuskriptes übernahmen freundlicherweise A. Wagner, S. Hülsmann, W. Weiler, T. Petzoldt und C. Bartosch.

Insgesamt richtet sich der Dank auch an die gesamte Arbeitsgruppe Limnologie. Weiterhin möchte ich G. Egerer, A. Benndorf und E. Ball sowie T. Brettfeld für zahlreiche Hilfestellungen im wissenschaftlich-technischen Bereich danken. Finanziell wurde die Arbeit durch die DFG unterstützt.

Nicht zuletzt möchte ich mich auch bei meinen Eltern und meiner Freundin sowie meiner Firma für das Verständnis und die vielfältige Unterstützung während der nicht immer leichten Zeit der Anfertigung der Dissertation bedanken.

Auch all denen, die hier nicht namentlich genannt wurden, gilt mein herzlicher Dank.