

Filtrierverhalten von *Daphnia*: Anpassungen an die Variabilität des Habitats

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Christian-Albrechts-Universität
zu Kiel

vorgelegt von
Klaus Plath

Kiel 1999

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
2	Material und Methoden	4
2.1	<i>Übersicht</i>	4
2.2	<i>Freilanduntersuchungen</i>	5
2.2.1	Die Sonde	6
2.2.2	Der Schöhsee als Untersuchungsgewässer	7
2.2.3	Auswertung der Meßdaten der Sonde	7
2.3	<i>Laborexperimente</i>	11
2.3.1	Aufzucht der Versuchstiere	11
2.3.2	Verwendete Futteralgen	12
2.3.3	Die Planktontürme	16
2.3.4	Die Planktonorgel	17
2.3.5	Messung der Filtrieraktivität	20
2.3.6	Analyse der Filtrieraktivität	24
2.3.7	Versuchsübersicht	25
2.3.7.1	Futterverteilung und großräumige Vertikalverteilung	25
2.3.7.2	Kleinräumige Verteilungsdynamik von Algen und Daphnien	26
2.3.7.3	Futterkonzentration und Filtrieraktivität	27
2.3.7.4	Futterqualität und Filtrieraktivität	28
2.4	<i>Modellentwicklung</i>	29
3	Ergebnisse	32
3.1	<i>Freilanduntersuchungen</i>	32
3.1.1	Vertikalprofile	32
3.1.2	Horizontalprofile	37
3.2	<i>Experimente zur Verteilung von Daphnien in einem heterogenen Habitat</i>	40
3.2.1	Futterverteilung und großräumige Vertikalverteilung	40
3.2.2	Kleinräumige Verteilungsdynamik von Algen und Daphnien	47
3.3	<i>Experimente zur Plastizität der Filtrieraktivität</i>	52
3.3.1	Einfluß der Futterkonzentration auf die Filtrieraktivität	52
3.3.2	Temperatureinfluß auf die Filtrieraktivität	58
3.4	<i>Modellvoraussagen</i>	60
3.5	<i>Experimentelle Überprüfung der Modellvoraussagen</i>	64

4	Diskussion	68
4.1	<i>Beschreibung des Habitats</i>	69
4.1.1	Vertikale Ressourcenverteilung im Schöhsee	69
4.1.2	Horizontale Ressourcenverteilung im Schöhsee	71
4.2	<i>Anpassung an räumliche Variabilität</i>	72
4.2.1	Großräumige Verteilung	72
4.2.2	Kleinräumige Verteilung	74
4.3	<i>Anpassung an zeitliche Variabilität</i>	78
4.4	<i>Temperatureinfluß auf die Filtrieraktivität</i>	80
4.5	<i>Qualität im Modell</i>	82
4.6	<i>Anpassung an Unterschiede in der Futterqualität</i>	85
4.7	<i>Synthese</i>	86
5	Zusammenfassung	89
6	Abbildungsverzeichnis	91
7	Literaturverzeichnis	92

1 Einleitung

Die potentielle Verbreitung eines Organismus erfolgt innerhalb einer ökologischen Nische, die nach dem Konzept von HUTCHINSON (1957) als ein n-dimensionaler Hyperraum definiert ist. Von grundlegender Bedeutung sind dabei die den Organismus umgebenden abiotischen und biotischen Faktoren. Sie bilden die Dimensionen des Hyperraums und damit die Rahmenbedingungen, innerhalb derer ein Organismus lebensfähig ist, seine fundamentale Nische. Der Hyperraum der fundamentalen Nische wird jedoch nie ganz ausgefüllt werden. Andere Faktoren, so wie z.B. Räuberdruck, Konkurrenz oder aber das Verbreitungspotential, schränken diesen Hyperraum zusehends ein. Die realisierte Nische, der Hyperraum in dem ein Organismus tatsächlich vorkommt, ist nur eine Teilmenge der fundamentalen Nische.

Strenggenommen ist die Zeit in den Dimensionen des Hyperraums enthalten, doch ist es sinnvoll die Zeit gesondert zu betrachten. Ein Organismus kann sich in der Zeit nur in eine Richtung bewegen und das nur mit einer vorgegebenen Geschwindigkeit. Das Habitat eines Organismus ist keineswegs zeitlich konstant und somit ist auch der Bereich im Habitat, in dem ein Organismus die durch die fundamentale Nische gegebenen Bedingungen antrifft, zeitlichen Veränderungen unterworfen. Ein ansonsten geeignetes Habitat kann periodisch ungünstige Bedingungen aufweisen und während dieser Zeiträume für den Organismus ungeeignet sein, d.h. außerhalb der fundamentalen Nische liegen. Nur ein Organismus, der sich den variablen Bedingungen anpaßt, kann das Habitat optimal ausnutzen. Das Ergebnis ist, daß viele Organismen, die in einer variablen Umwelt leben, sich ständig an deren wechselnde Bedingungen anpassen müssen. Als Beispiel sei der saisonale Einfluß in den gemäßigten Breiten genannt, mit Auswirkungen wie z.B. Laubfall, Zugwanderungen, Winterfell und -färbung, Vorratsbildung oder Winterschlaf. Diese geeigneten Anpassungen an die zeitliche Variabilität des Habitats führen dazu, daß die fundamentale Nische der Organismen diese Schwankungen im Habitat mit einschließt.

Verhalten ist ein wesentlicher Faktor, der die Verbreitung von Organismen gestaltet. Dabei hat die Art der Variabilität eines Habitats einen entscheidenden Einfluß auf die Ausprägung eines Verhaltens. Sind die Schwankungen vorhersagbar, können z.B. Änderungen im Lebenszyklus eine erfolgreiche Anpassung darstellen. Bei kurzfristigen, unvorhersagbaren

Schwankungen im Habitat sind jedoch plastische Verhaltensänderungen von Vorteil. Die Beurteilung eines Habitats, wie vorhersagbar es ist und ob es homogen oder heterogen ist, hängt zwangsläufig vom verwendeten Maßstab ab.

Im Gegensatz zu anderen Lebensräumen mit extremen abiotischen Schwankungen, gelten Stillgewässer gemeinhin als ein sehr stabiles und relativ homogenes Habitat (z.B. Paradox des Planktons, HUTCHINSON 1961). Dennoch kommt es durch eine thermische Schichtung des Wasserkörpers und den Lichtgradienten zu einer ausgeprägten vertikalen Strukturierung der Wassersäule. Biotische Interaktionen, die abhängig von vertikalen Gradienten ablaufen, tragen dazu bei, den Wasserkörper weiter zu strukturieren und sind mögliche Quellen zusätzlicher Variabilität. Dies trifft besonders auf das Phytoplankton zu, das sowohl Quantitätsunterschiede als auch Qualitätsunterschiede im Verlauf des vertikalen Gradienten aufweist. Veränderungen in den abiotischen Faktoren und den biotischen Interaktionen führen zu einer saisonalen Entwicklung des Planktons im See (z.B. PEG-Modell SOMMER *et al.* 1986). Die Bedingungen im Pelagial eines Sees sind daher weder räumlich noch zeitlich konstant.

Die Bedingungen, denen ein Organismus im Habitat ausgesetzt ist, müssen bei der Untersuchung des Verhaltens eines Organismus berücksichtigt werden. Der adaptive Wert eines Verhaltens kann nur vor dem Hintergrund der für den Organismus relevanten Bedingungen betrachtet werden, den Bedingungen, die die unmittelbare Umgebung des Organismus verkörpern. Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit Anpassungen des Filtrierverhaltens von *Daphnia* an die Variabilität des Habitats. Das Filtrierverhalten entspricht dabei dem Nahrungserwerb der Daphnien, also dem Verhalten der Nahrungssuche und -aufnahme (foraging). Bei der Betrachtung des Nahrungserwerbs eines Organismus ist die Variabilität der Nahrung in Raum und Zeit wesentlich. Untersuchungen, die eine Verteilung des Phytoplanktons auf einer Skala von mehreren hundert Metern erfassen, werden für die Beurteilung der relevanten Bedingungen für einzelne Daphnien nur begrenzt aussagekräftig sein. Bei der Bearbeitung dieses Themas wurde daher Wert darauf gelegt die kleinräumige Variabilität in den Nahrungsbedingungen des Habitats räumlich und zeitlich beschreiben zu können. Die Untersuchung des Filtrierverhaltens der Daphnien (Nahrungserwerb) wurde dabei einerseits in die Verteilung der Daphnien relativ zum Futter (Nahrungssuche) und andererseits in die Filtrieraktivität (Nahrungsaufnahme) unterteilt.

Die Nahrungsaufnahme bei Daphnien erfolgt mit Hilfe eines von Thoracopoden und Carapax gebildeten Filterapparats (FRYER 1991). Durch den Thoracopodenschlag wird eine Strömung erzeugt und suspendierte Partikel werden an den Filterflächen der 3. und 4. Thoracopodenpaare zurückgehalten. Der Prozeß der Partikelretention kann dabei mit dem einer Saug-Druck-Pumpe verglichen werden, wobei das Wasser über einen Filter gesaugt wird (LAMPERT 1987). Die Maschenweite der Filterfläche ist häufig kleiner als $1.0 \mu\text{m}$ (BRENDENBERGER 1985) und damit auch geeignet größere Bakterien zurückzuhalten (BRENDENBERGER 1991). Die Möglichkeit zur selektiven Aufnahme von Nahrungspartikeln ist bei Daphnien gering. Partikel, die durch die Filter zurückgehalten wurden, werden in einem Paket zur Mundöffnung transportiert. Eine Selektion besteht daher nur aus der kompletten Verwerfung der gesammelten Nahrung durch Reinigung mit der Abdominalkralle oder aber der vollständigen Aufnahme des Nahrungspakets. Die Zusammensetzung der filtrierte Partikel in dem Nahrungspaket kann nicht verändert werden. Die Möglichkeit die Zusammensetzung der Nahrungspartikel schon beim Filtrieren zu beeinflussen beschränkt sich auf strukturelle Veränderungen des Filterapparats. Dabei können einerseits durch Verringerung des Carapaxspaltes größere Partikel vom Eindringen in die Filterkammer abgehalten werden (GLIWICZ & SIEDLAR 1980), andererseits kann durch eine phänotypische Plastizität der Maschenweite der Filterfläche das untere Nahrungsspektrum verändert werden (LAMPERT & BRENDENBERGER 1996). Kurzfristige Anpassungen der Nahrungsaufnahme an Schwankungen in Nahrungsqualität oder -quantität sind hauptsächlich auf eine Regulierung der Schlagfrequenz der Thoracopoden zurückzuführen. Daher bietet sich die Messung der Schlagfrequenz (Filtrieraktivität) zur Untersuchung von Anpassungen der Nahrungsaufnahme an variable Nahrungsbedingungen an. Die Filtrieraktivität sollte als der Aufwand gesehen werden, den eine Daphnie bei der Nahrungsaufnahme betreibt.

In dieser Arbeit soll die Variabilität des Habitats auf kleinräumiger Ebene beschrieben werden, sowie die Anpassungen des Filtrierverhaltens (Verteilung und Filtrieraktivität) an diese Variabilität. Die Auswirkung von Variabilität auf das Filtrierverhalten sollen in Form von Futterquantität und Futterqualität untersucht werden. Besonders in bezug auf die Definition unterschiedlicher Futterqualität und deren Auswirkung auf die Filtrieraktivität fehlen bisher entsprechende Modelle. Im Rahmen dieser Arbeit soll der theoretische Hintergrund entwickelt werden, um die Anpassung der Filtrieraktivität an eine Variabilität in der Futterqualität beurteilen zu können.

2 Material und Methoden

2.1 Übersicht

Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit den Anpassungen des Filtrierverhaltens von Daphnien an ein variables Habitat. Die Untersuchungen hierzu wurden auf unterschiedlichen ökologischen Ebenen durchgeführt: von der Bestimmung der Chlorophyll-Verteilung im Habitat, über die Verteilung von *Daphnia*-Populationen zum Futter bis hin zu Schlagfrequenzmessungen einzelner Individuen im Labor. Der theoretische Hintergrund wurde durch die Erstellung eines mathematischen Modells gebildet. Das Modell untersucht den Einfluß von Futterquantität und -qualität auf die Schlagfrequenz. Zusammen mit den Freilanddaten bilden die Voraussagen des Modells den Rahmen, in dem die Laborversuche durchgeführt wurden und den Hintergrund, vor dem die Ergebnisse diskutiert werden.

Die Untersuchungen im Freiland dienen der Beschreibung der Variabilität des Habitats und konzentrierten sich auf die vertikale und horizontale Verteilung des Phytoplanktons. Für die Untersuchungen wurde exemplarisch der Schöhsee (Kreis Plön) ausgewählt. Die Verteilung des Phytoplanktons wurde über die Messung der Fluoreszenz (Chlorophyll-a und Phycoerythrin) mit Hilfe einer Sonde ermittelt und gegen eine Gleichverteilung im See getestet. Hierbei wurde auf eine absolute Bestimmung der gängigen Parameter der Futterquantität verzichtet, da es nur auf die relative Verteilung im See ankam.

In den Laborexperimenten wurden drei Aspekte des Filtrierverhaltens untersucht, die Verteilung der Daphnien relativ zum Futter, die Auswirkung des Filtrierverhaltens der Daphnien auf die Futterverteilung sowie die Filtrieraktivität der Daphnien bei unterschiedlichen Futterbedingungen. Die Verteilung der Daphnien relativ zum Futter wurde auf unterschiedlichen Skalen untersucht. Sowohl in elf Meter hohen Stahltürmen von einem Meter Durchmesser (Plankontürme) als auch in Plexiglasröhren von einem Meter Höhe und zehn Zentimeter Durchmesser (Planktonorgel) wurden in einer entsprechenden Tiefe erhöhte Futterkonzentrationen erzeugt (Futterpatch) und der Einfluß auf die vertikale Verteilung der Daphnien untersucht. Die Auswirkung des Verhaltens der Daphnien auf die Futterverteilung wurde wiederum in der Planktonorgel beobachtet. Dazu wurde die Entwicklung der Futterkonzentration mit und ohne Einwirkung der Daphnien verglichen.

Zur Bestimmung der Filtrieraktivität wurden einzelne Daphnien, die bei unterschiedlichen Futterbedingungen gehalten wurden, in einer Beobachtungskammer verschiedener Futterquantität oder -qualität ausgesetzt. Die Daphnien wurden auf Video aufgezeichnet und die Schlagfrequenz der Thoracopoden später computerunterstützt ausgewertet.

Die theoretischen Grundlagen für die Untersuchungen der Filtrieraktivität wurden durch ein Modell gebildet, das im Rahmen dieser Arbeit entwickelt wurde. Es untersucht den Einfluß von Futterquantität und -qualität auf die Filtrieraktivität und unterscheidet zwischen Energie- und Ressourcengehalt eines Futters. Das Modell basiert auf einer Kosten-Nutzen-Analyse, kombiniert mit einem stöchiometrischen Ansatz.

2.2 Freilanduntersuchungen

Der Beurteilung der Variabilität des Habitats kommt eine entscheidende Rolle zu. In dieser Arbeit soll dabei nicht auf die gesamte Variabilität, mit z.B. variablem Räuberdruck oder wechselnden Konkurrenzbedingungen, sondern nur auf die Änderungen in den Futterbedingungen eingegangen werden. Dabei kommt es jedoch nicht auf eine absolute Beschreibung der Futterbedingungen an. Vielmehr ist es wichtig, die Art der Variabilität beschreiben zu können. Aus der Literatur sind grundlegende Tendenzen bekannt, die eine generelle Voraussage der Futterbedingungen für Daphnien ermöglichen (z.B. SOMMER *et al.* 1986). Es ist jedoch wenig bekannt über die kleinräumige Verteilung des Futters innerhalb eines Sees oder die Dynamik innerhalb weniger Tage. Diese Skala der Variabilität eines Habitats ist schwer zu beschreiben, da umfangreiche Proben genommen werden müssen. Daher wurde die Variabilität der Ressourcenverteilung im Habitat über Fluoreszenzmessungen der Surrogat-Parameter Chlorophyll-a und Phycoerythrin erfaßt. Eine absolute Bestimmung der Konzentration konnte mit dieser Methode nicht durchgeführt werden, da die Fluoreszenz mit dem Pigmentgehalt, dem physiologischen Zustand und der Art der Alge schwankt. Vergleichbare Werte bei der Fluoreszenzmessung schließen daher Qualitätsunterschiede im Phytoplankton nicht aus.

2.2.1 Die Sonde

Zur Beurteilung der Ressourcenverteilung im See (Schöhsee) wurde eine kombinierte Sonde verwendet, die sowohl Chlorophyll-a als auch Phycoerythrin, Trübung, Temperatur und Wassertiefe registriert. Die Daten wurden von dem Operationsrechner der Sonde an ein Laptop übermittelt, auf dem die Daten dargestellt und gespeichert wurden.

Die Messung des Chlorophylls (Chl) läßt nur grobe Schätzungen des Kohlenstoffgehalts (C) zu. Die genauen Chl:C Verhältnisse hängen von der Algenart, den Nährstoffen, den Lichtverhältnissen und damit von den Wachstumsraten ab (CLOERN *et al.* 1995). Im Durchschnitt liegt der Wert bei $1 \mu\text{gChl} \sim 0.05 \text{ mgC}$, kann aber zwischen 0.003 bis $> 0.1 \text{ mgChl/mgC}$ schwanken (CLOERN *et al.* 1995; s.a. RIEMANN *et al.* 1989).

Die Entwicklung der Sonde, die auf einem Modell (Typ 1303) der Firma Dr.Haardt Optik Mikroelektronik (Kiel) basiert, wurde durch das Rechenzentrum des MPIL durchgeführt. Hierbei wurde besonders auf eine schnelle, automatische Datenerfassung Wert gelegt. Die Sonde stand dann, nach mehreren Testphasen, ab Sommer 1998 dauerhaft zur Verfügung. In der Sonde sind zwei Xenon-Lampen, die jeweils abwechselnd einen Lichtblitz von $1.5 \mu\text{s}$ mit einer Frequenz von 15 Hz abgeben. Für die Chlorophyll-Messung wurde bei 380 - 540 nm Wellenlänge angeregt und die Fluoreszenz bei ca. 680 nm bestimmt. Für die Phycoerythrin-Messung wurde bei 535 - 570 nm Wellenlänge angeregt und die Fluoreszenz bei ca. 575 nm bestimmt. Die Trübung wird durch eine Messung bei 520 nm ermittelt.

Mit der Sonde wurden vertikale und horizontale Profile im See aufgenommen. Die vertikalen Profile wurden per Hand durch die Mittelbootsöffnung durchgeführt. Die horizontalen Messungen wurden in einer Wassertiefe von 2 - 4 m unter dem Boot durchgeführt. Dabei wurden mit einem Elektromotor, der eine gleichmäßige, gleichförmige Geschwindigkeit ermöglichte, Transekte über den See gefahren (Abbildung 2.1). Die Orientierung der Sonde in Fahrtrichtung wurde dabei durch das am Heck der Sonde angebrachte Leitblech sichergestellt. Bei einer Geschwindigkeit von ca. 50 cm/s, konnte die Sonde gleichmäßig in einer entsprechenden Tiefe unter dem Boot gezogen werden. Ein Einfluß des Boots auf die Messungen kann ausgeschlossen werden. An windigen Tagen konnten keine Messungen durchgeführt werden, da das Boot bei Wellengang zu unruhig lag und für ein

horizontales Profil eine gleichmäßige Bewegung der Sonde im Wasser gewährleistet werden mußte.

2.2.2 Der Schöhsee als Untersuchungsgewässer

Als Untersuchungsgewässer wurde exemplarisch der am Institut gelegene Schöhsee gewählt. Der Schöhsee ist ein dimiktischer, meso- bis oligotropher See in der Holsteinischen Schweiz. In den Jahren 1997 und 1998 wurden in unregelmäßigen Abständen sowohl vertikale Profile genommen als auch mehrere horizontale Transekte in unterschiedlichen Wassertiefen gefahren (Abbildung 2.1).

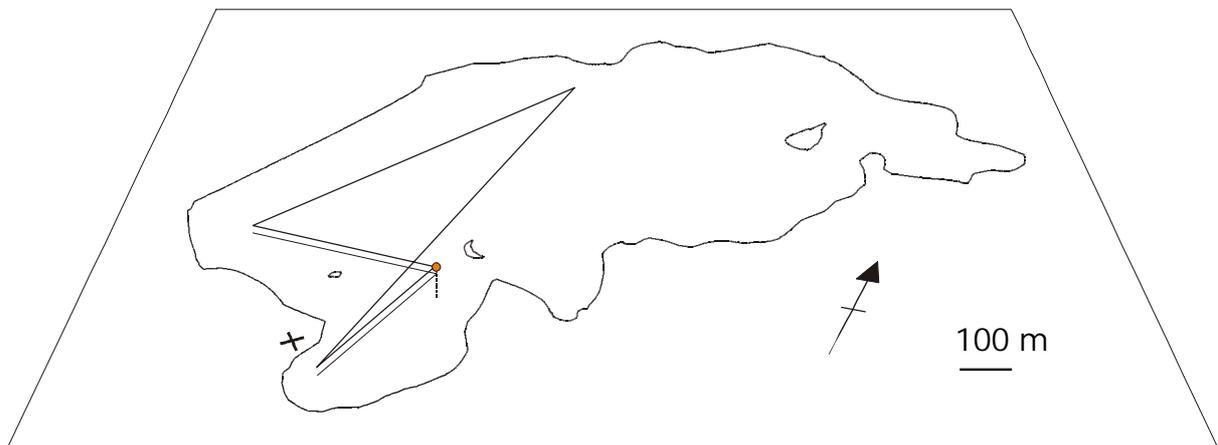


Abbildung 2.1 Schematische Darstellung des Schöhsees

Dargestellt ist der Umriss vom Schöhsee mit drei Inseln. Das Kreuz markiert die Lage des MPI. Die Strecken der horizontalen Profile sind als durchgezogene Linien eingezeichnet. An der Boje (Kreis) wurden die vertikalen Profile (gestrichelte Linie) genommen. An dieser Stelle beträgt die Wassertiefe ca. 12.5 m.

2.2.3 Auswertung der Meßdaten der Sonde

Bei der Auswertung der vertikalen Profile wurden die Daten in einzelne Tiefenstufen von jeweils 25 cm zusammengefaßt. Eine Einteilung wurde erforderlich, da die Sonde per Hand herabgelassen wurde und deswegen die Meßwerte in den bestimmten Wassertiefen nicht gleichmäßig aufgenommen werden konnten. Das Intervall wurde auf 25 cm gesetzt, da in jedem Vertikalprofil mindestens 2 Meßwerte pro Tiefenstufe vorhanden waren.

Die Auswertung der horizontalen Profile gestaltete sich wesentlich komplexer. Es wurden dabei drei Ebenen der Variabilität unterschieden: 1.) Trends, die sich über den gesamten See erstrecken, 2.) hochfrequentes Rauschen, das durch die Schrittweite der Messung nicht vom Grundrauschen der Sonde zu unterscheiden ist und 3.) die für Daphnien relevanten, lokalen Futterschwankungen, die im Bereich von 1 – 20 m liegen, zwischen dem Rauschen und den Trends. Diese Arbeit konzentriert sich auf die lokalen Futterschwankungen.

Aus dem Datensatz wurden daher erst die linearen Trends und Schwankungen von einer Wellenlänge über 40 m mit Hilfe einer Fast Fourier Analyse entfernt. Die von den Trends bereinigten Datensätze wurden dann mit einem gewichteten, gleitenden Mittelwert geglättet, d.h. das Grundrauschen wurde entfernt. Diese Methode der Datenanalyse folgt im wesentlichen den Schritten der von LEGENDRE & LEGENDRE (1983) beschriebenen Serienanalyse.

Nach erfolgter Aufbereitung konnte der Datensatz mit unterschiedlichen Methoden weiter analysiert werden. Die starke Streuung der Daten zeigte, daß kleinräumige Schwankungen einen wesentlichen Teil der Variabilität im See ausmachten. Für eine genaue Analyse dieser kleinräumigen Schwankungen war jedoch die Dichte der Probennahme mit der Sonde (50 cm) zu gering. Es wurde versucht, die Relevanz lokaler Futterschwankungen für die einzelnen Daphnien zu beurteilen. Dazu gelten folgende Überlegungen: Nach der Entfernung aller Trends und des Rauschens schwankt der Datensatz um den Mittelwert. Daher wäre bei einer zufälligen Verteilung von Daphnien in diesem Habitat, d.h. in diesem Datensatz, die durchschnittlich verfügbare Futterkonzentration gleichzusetzen mit dem Mittelwert des Datensatzes. Wenn im Gegensatz dazu sich die Daphnien in diesem Habitat gezielt verteilen würden, z.B. durch ein Suchverhalten, könnte daraus ein Vorteil entstehen, der einerseits abhängig ist von der Distanz bis zur nächsten erhöhten Futterkonzentration und andererseits vom Ausmaß dieser Erhöhung. Ist die Distanz (Kosten) gering und das Ausmaß der Futtererhöhung (Nutzen) groß, dann ist der zu erzielende Vorteil (bessere Futterbedingungen) durch eine gezielte Verteilung groß (s. Abbildung 2.2).

Aufgrund dieser Überlegungen wird ein Patch als ein Gebiet definiert, das eine Futterkonzentration aufweist, die höher ist als der lokale Durchschnitt. Diese Definition entspricht im wesentlichen der Patchdefinition von ARDITI & DACOROGNA (1988) und kann unter Berücksichtigung der Habitatsgröße und der Mobilität der Daphnien auch gleichgesetzt

werden mit dem Marginal-Value Theorem (CHARNOV 1976). Als Maß für die Qualität eines Patches wurde die Standardabweichung der Chlorophyll-Werte verwendet. Je größer die Standardabweichung, um so größer sind die Unterschiede vom Mittelwert und somit der Nutzen sich in einem Patch zu befinden. Als Maß der Kosten wurde die durchschnittliche Distanz zwischen zwei Wechsellpunkten gewählt, d.h. die durchschnittliche Länge der Strecken bei denen die Meßwerte oberhalb bzw. unterhalb des Mittelwerts liegen. Das Maß gibt die durchschnittliche, maximale Distanz zum nächsten Patch an, bei Wellenlängen bis 40 m also maximal 20 m. Die Distanz zwischen zwei Wechsellpunkten wird in LEGENDRE & LEGENDRE (1983) als Test für die Verteilung von Schwankungen angeführt, wobei eine durchschnittliche Distanz von mehr als zwei Meßpunkten auf eine nicht zufällige Verteilung hinweist (Abbildung 2.2).

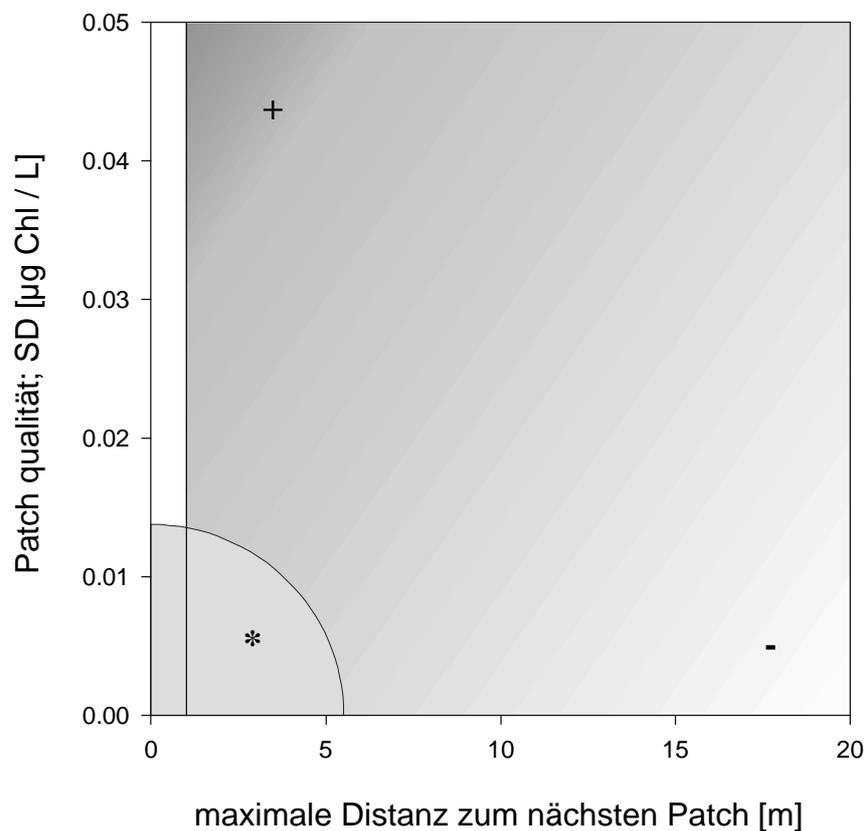


Abbildung 2.2 Schematische Darstellung von Patchdistanz und Patchfläche

Dargestellt ist schematisch die Auswertung der horizontalen Variabilität. Im unteren Bereich beider Achsen (*) sollten die Eichwerte liegen. Im Bereich von 0 – 1 m der mittleren maximalen Distanz zum nächsten Patch sind die Daten zufällig verteilt. Für diesen Bereich wird keine Aussage möglich sein. Die Messwerte verteilen sich in der restlichen Fläche von relativ heterogen (+) bis relativ homogen (-).

Als Vergleich zu den Freilandmessungen wurden Eichmessungen in einem 1.5 m hohen Behälter bei vergleichbaren Chlorophyll-Konzentrationen durchgeführt. Dabei wurde versucht die Algen in dem Behälter homogen zu verteilen. Die Eichwerte stellen im Idealfall nur die Streuung der Sonde dar. Es zeigte sich jedoch, daß Turbulenzen im Behälter und Sedimentation der Algen nicht verhindert werden konnten, und die Algen in dem Behälter daher nicht vollkommen homogen verteilt waren. Da es nicht möglich war eine homogenere Verteilung der Algen zu erreichen, wurden die Daten dennoch als repräsentativ für die Streuung der Sonde zum Vergleich mit den Freilanddaten herangezogen. Bei dem Vergleich mit den Freilanddaten wurden die Eichwerte mit der Serienanalyse und identischen Parametern ebenfalls von Trends und Rauschen bereinigt. Zusätzlich wurden Messungen in destilliertem Wasser durchgeführt. Dabei wurde keine Fluoreszenz gemessen und es traten keine Schwankungen auf, was auf eine sehr geringe Streuung der Sonde hinweist.

2.3 Laborexperimente

In den Laborexperimenten wurde die Anpassungen des Filtrierverhaltens von Daphnien untersucht. Wie schon in der Einleitung dargestellt, beinhaltet dies sowohl das Verteilungsverhalten der Daphnien in einer heterogenen Futterkonzentration als auch die Filtrieraktivität der Daphnien bei unterschiedlichen Bedingungen von Futterquantität und -qualität. Im Folgenden werden zuerst die allgemeinen Methoden beschrieben, dann der Versuchsaufbau und schließlich die genaue Durchführung der einzelnen Experimente.

2.3.1 Aufzucht der Versuchstiere

Während der Untersuchungen wurden verschiedene Klone und Arten von Daphnien (siehe jeweiligen Versuch) verwendet. Die Anzucht wurde unter Laborbedingungen bei konstanter, schwacher Beleuchtung durchgeführt, je nach Bedarf entweder in Batch-Kulturen oder in Durchflußsystemen.

Alle Stammkulturen, sowie die Vorzucht der Daphnien für die Experimente in der Planktonorgel, wurden in Batch-Kulturen gehalten. In Batch-Kulturen wird in einem bestimmten Intervall Futter zugegeben. Die Futterbedingungen sind aufgrund der Futteraufnahme durch die Daphnien und durch Sedimentation des Futters semi-kontinuierlich. Je nach Anzahl der benötigten Tiere (5 - 50), wurden unterschiedlich große Gefäße (200 ml - 1.5 Liter) für die Batch-Kulturen verwendet. Die Kulturen wurden alle 2 - 3 Tage mit *Scenedesmus obliquus* im Überschuß gefüttert ($> 1 \text{ mgC/L}$). Überschüssiges Futter setzte sich am Boden ab und wurde nicht resuspendiert. Alle 2 - 3 Wochen wurden die Daphnien in ein frisches Gefäß umgesetzt und, wenn nötig, auf mehrere Gefäße verteilt. Die Vorzucht der Tiere für die Versuche in den Planktontürmen wurde in großen Regentonnen (ca. 250 Liter) durchgeführt und entsprechend den Batch-Kulturen alle 2 - 3 Tage $> 1 \text{ mgC/L}$ gefüttert.

Für die Experimente, bei denen es besonders auf konstante und kontrollierte Bedingungen der Vorzucht ankam, wurden die Tiere in Durchflußsystemen herangezogen (Abbildung 2.3). Hierzu wurden 10 - 20 Tiere in ca. 200-ml-große Durchflußgefäße gesetzt und eine definierte Futtersuspension, die jeden Tag erneuert wurden, über Peristaltikpumpen mit einer bestimmten Flußrate aus Vorratsbehältern (3 Liter) kontinuierlich hinzugefügt. Über-

schüssiges Medium konnte durch einen Überlauf, der am Boden des Gefäßes ansetzt, abfließen. Eine Gaze am Boden des Gefäßes verhinderte, daß Tiere ausgespült wurden. Die Flußrate (ca. 1.5 Liter/d) wurde so gewählt, daß die Futterkonzentration im Gefäß durch die Futteraufnahme der Daphnien nicht verändert wurde. Alle Durchflußgefäße befanden sich in einem temperierten Wasserbad. Die Tiere konnten so unter konstanten Futterbedingungen gehalten werden.

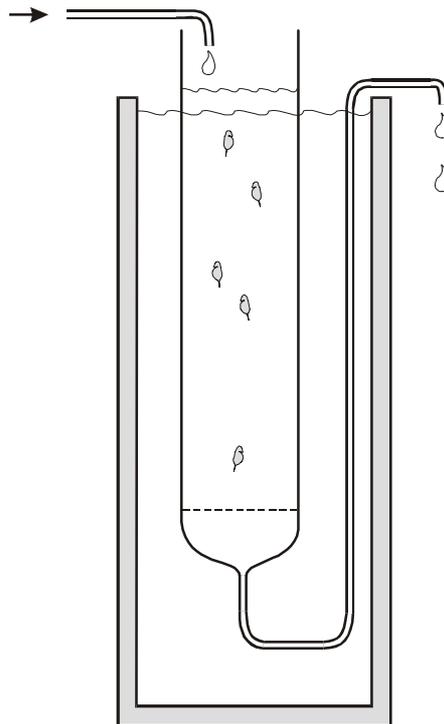


Abbildung 2.3 Schematischer Aufbau eines Durchflußsystems

Dargestellt ist ein Durchflußgefäß in einem Wasserbad. Die Futtersuspension wurde über eine Peristaltikpumpe mit einer bestimmten Rate in das Gefäß gegeben. Die Daphnien wurden durch eine Gaze im unteren Teil des Gefäßes zurückgehalten. Das Medium konnte über einen Überfluß abfließen.

2.3.2 Verwendete Futteralgen

In den Experimenten wurde die Grünalge *Scenedesmus obliquus* als Futteralge verwendet. Die Algen wurden routinemäßig in verändertem Chu12-Medium (MÜLLER 1972) in einem Chemostatsystem gehalten. Unter diesen Bedingungen bildet *Scenedesmus* Einzelzellen

aus, die für Daphnien ein qualitativ hochwertiges Futter darstellen. Die Algen aus dem Überlauf des Chemostats wurden in einer Durchflußzentrifuge vom Kulturmedium getrennt und in filtriertem Seewasser resuspendiert. Diese Algen wurden als Standard definiert. Beim Bedarf größerer Mengen, z.B. für Experimente in den Planktontürmen, wurden Algen aus Batch-Kulturen mit Z/4-Medium (ZEHNDER & GORHAM 1960) benutzt.

Als Medium für Kulturen und Versuche wurde 0.45 µm-druckfiltriertes Seewasser verwendet, das für die Daphnien praktisch partikelfreies Medium darstellt. Das Seewasser wurde aus einem Vorratsbehälter im Institut entnommen, der über eine Versorgungsleitung direkt aus dem Schöhsee befüllt wird. Das Wasser aus dem Vorratsbehälter wurde durch eine 250-µm-Gaze filtriert und dann in 10-Literkanister ein bis zwei Tage stehen gelassen, um einen bakteriellen Abbau von chemisch aktiven Substanzen, z.B. Fischfaktor, zu ermöglichen. Anschließend wurde das Wasser mit Überdruck durch einen GFK-Vorfilter und eine 0.45-µm-Filterkratusche filtriert und danach für mindestens 30 min belüftet. Da nach mehreren Tagen ein erhöhter Bakterienwuchs zu erwarten ist, wurde das filtrierte Seewasser maximal 24 h nach dem Filtrieren verwendet.

Die Futterkonzentrationen wurden durch Verdünnen einer entsprechenden Menge Algensuspension angesetzt. Die Konzentration einer Algensuspension wurde photometrisch durch die Messung der Trübung bei 800 nm bestimmt. Der entsprechende Kohlenstoffgehalt (mgC) wurde mit Hilfe einer Eichkurve ermittelt. Eine photometrische Bestimmung ist jedoch nur bei höheren Konzentrationen sinnvoll, da bei Konzentrationen unterhalb von 4 mgC/L, z.B. bei bereits angesetzten Futterkonzentrationen, die Trübung sehr gering und die Messung daher zu ungenau ist.

Zur Bestimmung von sehr geringen Algenkonzentrationen und zur Bestimmung der Größenzusammensetzung der Algen wurde ein Partikelzähler (CASY1, Schärfe) verwendet. Dazu werden die Partikel in einer isotonen Lösung durch eine Kapillare (150 µm) angesaugt. Das Gerät mißt die Veränderungen in einem elektromagnetischen Feld und bestimmt anhand der Störung das Volumen der Partikel. Die Anzahl und die Größe der Partikel als sphärisches Äquivalent werden angegeben (3 – 30 µm). Bei der Verwendung von nur einer Algenart, kann die Futterkonzentration über eine Eichkurve direkt aus der Anzahl der Partikel pro ml ermittelt werden (Abbildung 2.4). Allerdings ist zu berücksichtigen, daß im Gegensatz zu einer frischen Algensuspension bei einer Wasserprobe ein

variierender Anteil an sehr kleinen Partikeln, z.B. Bakterien oder Faeces, vorhanden sein kann. Durch die Verwendung des Biovolumens bei der Eichkurve wird der Einfluß dieser kleinen Partikel minimiert. Es ist allerdings zu beachten, dass bei sehr geringen Algenkonzentrationen der Einfluß der kleinen Partikel zunimmt. Auch durch eine Begrenzung der Partikelgröße auf 5 bis 15 μm kann ein Großteil der Streuung zwischen unterschiedlichen Proben entfernt werden. Durch die Beschränkung auf Partikel größer 5 μm wird jedoch ein großer Teil der Algen nicht berücksichtigt. Die Methode ist daher nur akzeptabel, wenn das Verhältnis der Algen oberhalb und unterhalb von 5 μm während der Versuche konstant bleibt. Da Daphnien in diesem Bereich Partikel nicht selektiv aufnehmen, ist nur die Zusammensetzung der Algensuspension zu beachten. Die Ermittlung der Futterkonzentration sowohl über das Biovolumen als auch über die Partikelzahl im Bereich von 5 bis 15 μm ergaben vergleichbare Werte. Beide Methoden sind daher geeignet und wurden zur Bestimmung der Futterkonzentrationen in den Versuchen verwendet.

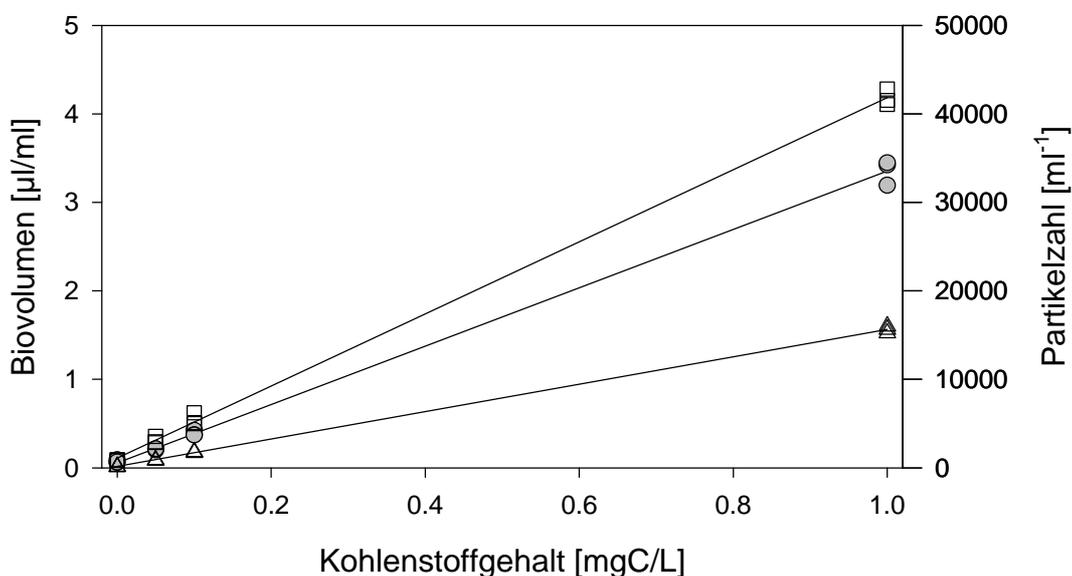


Abbildung 2.4 Eichkurven für Futterkonzentrationsmessungen mit dem CASY-1

Dargestellt sind die jeweils drei Messungen für 0, 0.05, 0.1 und 1.0 mgC/L einer *Scenedesmus* Suspension und das entsprechende Biovolumen, bzw. die gemessene Partikelzahl. Die Kreise stellen die berechneten Biovolumen der gezählten Partikel dar. Die Quadrate stellen die gesamten gezählten Partikel (3 – 30 μm), die Dreiecke stellen die Anzahl der Partikel zwischen 5 – 15 μm Durchmesser dar.

Futterqualität

Bei allen Versuchen wurde darauf geachtet, daß die verwendeten Algen von gleichbleibender Qualität waren, da der Einfluß der Futterquantität untersucht werden sollte. Im Rahmen dieser Arbeit wurde ein Modell erstellt, das sowohl den Einfluß der Futterquantität als auch den der Futterqualität auf die Filtrieraktivität betrachtet (siehe Kapitel 2.4). Im Modell wird die Futterqualität durch den Energie-Gehalt und dem Gehalt einer limitierenden Ressource des Futters beschrieben. Aus dem Modell folgt, daß unter bestimmten Voraussetzungen die Futterqualität einen entscheidenden Einfluß auf die Filtrieraktivität der Daphnien haben kann. Zur Überprüfung der Modellvoraussagen wurden Algen benötigt, die bei gleicher Futterquantität eine unterschiedliche Qualität aufweisen, d.h. einen unterschiedlichen Gehalt einer limitierenden Ressource besitzen.

Als limitierende Ressource für Zooplanktonwachstum wird in der Literatur, neben ungesättigten Fettsäuren, hauptsächlich Phosphat diskutiert (siehe z.B. GULATI & DEMOTT 1997). Bei der experimentellen Überprüfung der Modellvoraussagen wurde Phosphat als limitierende Ressource verwendet. Die Futterqualität wurde in den Versuchen über einen unterschiedlichen Phosphat-Gehalt der Algen definiert. Die Futterqualität konnte aber nicht durch die Verwendung von verschiedenen Algenarten mit unterschiedlichem Phosphat-Gehalt variiert werden, da sich dann auch Zellzahl, Biovolumen, Kohlenstoffgehalt und andere Parameter unterscheiden würden. Auch eine Verwendung der selben Algenart aus unterschiedlichen Wachstumsbedingungen ist problematisch, da limitierte Algen mit einer Veränderung der Morphologie reagieren können (VAN DONK *et al.* 1997). Die Versuche wurden daher mit phosphat-limitierten *Scenedesmus* durchgeführt. Die Algen kamen aus Batch-Kulturen mit sehr geringem Anteil an Phosphat im Medium (Z/4-Medium (ZEHNDER & GORHAM 1960) mit 2.7 µM P, anstatt 45 µM P). Erst kurz vor der Verwendung in einem Versuch wurde den Algen eine bestimmte Menge an Phosphat (als KH_2PO_4) zugegeben und so die Qualität der Algen verändert. Nach ca. 15 min nehmen die limitierten Algen sämtliches Phosphat auf (Abbildung 2.5). Innerhalb der ersten 24 Stunden nach einer Phosphat-Zugabe verändern sich die Zellen weder in ihrer Morphologie noch in ihrer biochemischen Zusammensetzung (persönliche Mitteilung Maarten Boersma). Somit standen Algen zur Verfügung, die sich ausschließlich in ihrem Phosphat-Gehalt (Futterqualität) unterscheiden, jedoch nicht in der Konzentration (Futterquantität). Bei den Versuchen

wurde teilweise ein künstliches, phosphat-freies Medium verwendet (KLÜTTGEN *et al.* 1996), anstatt filtriertem Seewasser (siehe Versuchsbeschreibung).

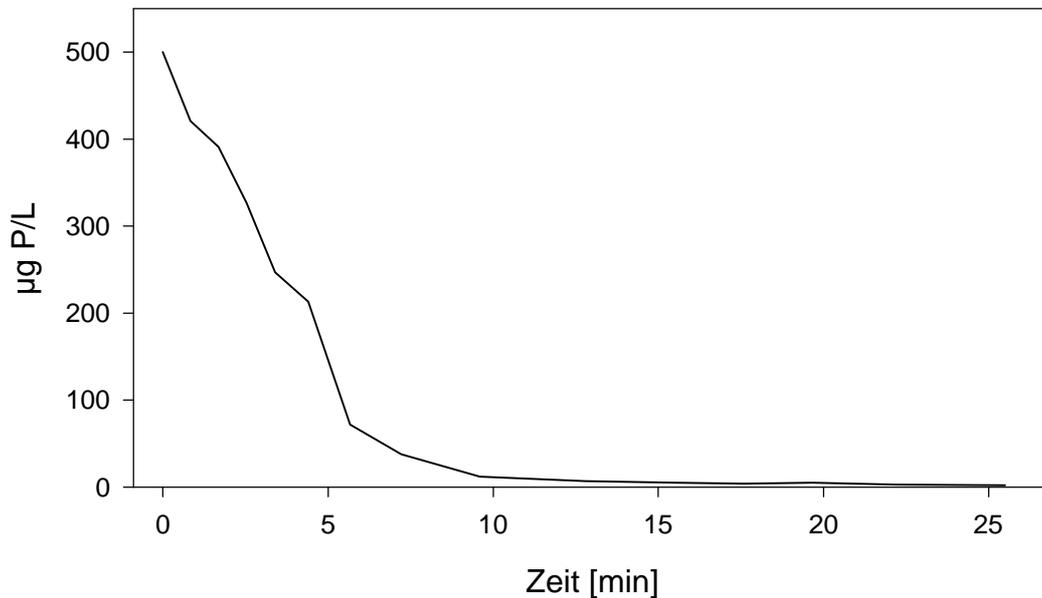


Abbildung 2.5 Phosphat-Aufnahmekinetik von phosphat-limitierten *Scenedesmus*

Dargestellt ist die Abnahme der Phosphat-Konzentration mit der Zeit durch die Phosphat-Aufnahme der Algen. Benutzt wurde phosphat-limitierte *Scenedesmus obliquus* in einer Konzentration von ca. 100 mg C/L.

2.3.3 Die Planktontürme

Die Planktontürme im Max-Planck-Institut für Limnologie haben eine Höhe von ca. 11 m und einen Innendurchmesser von ca. 85 cm (s. LAMPERT & LOOSE 1992). Sie können mit filtriertem Seewasser (aus dem Schöensee) gefüllt werden und sind hervorragend geeignet zur Untersuchung von großräumigen, vertikalen Verteilungen von Zooplankton. In den Planktontürmen können annähernd die natürlichen Bedingungen eines Sees erzeugt werden. Kühlschleifen in den Außenwänden der Planktontürme ermöglichen eine thermische

Schichtung der Wassersäulen. Die Planktontürme können in einem beliebigen Tag-Nacht-Rhythmus mit künstlichem Tageslicht beleuchtet werden.

Die Planktontürme erstrecken sich über vier Stockwerke. In jedem Stockwerk sind zwei Beobachtungsfenster, die während der Versuche abgedeckt werden können. An den Seitenwänden sind senkrecht, alle 50 cm, Öffnungen angebracht, durch die Wasserproben entnommen, aber auch z.B. Algensuspensionen gezielt hinzugegeben werden können. Zur Probenentnahme dient ein System von Pumpen und Filtern angeschlossen, das ermöglicht in unterschiedlicher Wassertiefe mehrere Liter Wasser gleichzeitig zu filtrieren. Die in der entsprechenden Tiefe befindlichen Daphnien werden von einer Gaze zurückgehalten, während das Wasser wieder in die Türme zurückgeleitet wird. Bei den durchgeführten Experimenten wurde das Pumpensystem bei jeder Probenentnahme jeweils für 2 Minuten betätigt. Die Daphnien wurden unmittelbar nach der Probenentnahme unter einer Stereolupe gezählt. Dabei wurden nur lebende Daphnien berücksichtigt.

2.3.4 Die Planktonorgel

Die Planktonorgel wurde benutzt, um sowohl den Einfluß heterogener Algenkonzentrationen auf die Verteilung der Daphnien als auch den Einfluß der Daphnien auf diese Algenkonzentrationen zu untersuchen. Die Planktonorgel besteht aus mehreren Versuchsgefäßen von jeweils einem Meter Länge, die sich in einem thermisch geschichteten Wasserbad befinden (Abbildung 2.6). Der Durchmesser der Versuchsgefäße kann dem Versuchsaufbau entsprechend gewählt werden. Für die Versuche wurden sechs Röhren mit einem Durchmesser von 10 cm verwendet. In jeder Röhre befand sich ein System von mehreren Schläuchen, deren Öffnungen in unterschiedlichen Tiefen lagen. Mit diesem Schlauchsystem kann in bestimmten Tiefen Medium hinzugefügt oder entnommen werden. Die Beleuchtung der Versuchsgefäße erfolgte mit mehreren Halogenlampen die elektronisch in einem Tag-Nacht-Rhythmus (16 h: 8 h) geschaltet wurden. Die vertikale Verteilung der Daphnien wird stark von der Beleuchtung beeinflusst. Daher wurde die Lichtintensität so justiert, daß sich nicht alle Tiere ganz unten oder ganz oben in den Röhren aufhielten. Im günstigsten Falle ergab sich eine Verteilung über die gesamte Länge der Röhren.

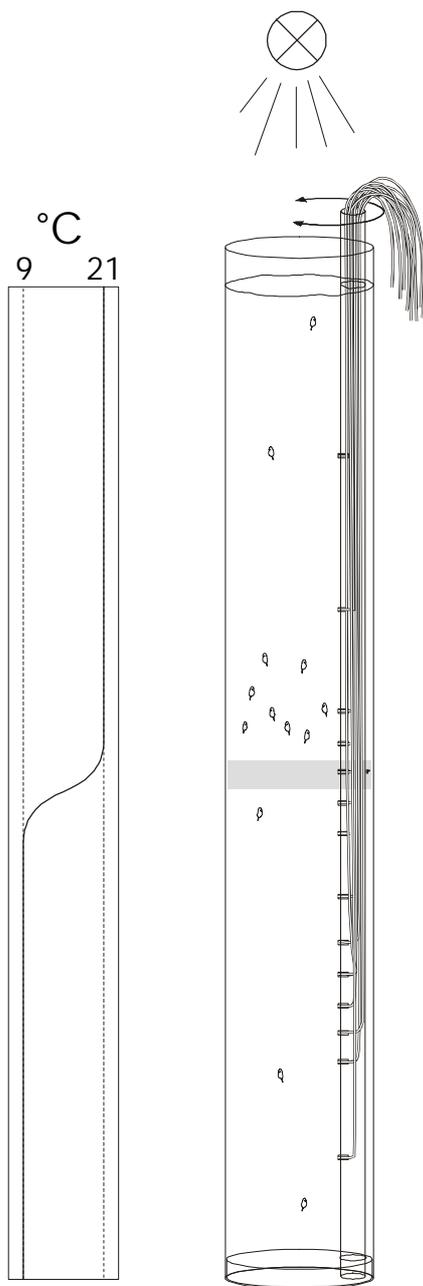


Abbildung 2.6 Planktonorgel

Schematische Darstellung einer Röhre aus der Planktonorgel. Die Probenentnahme und die Einschichtung des Futters erfolgten durch das Schlauchsystem innerhalb der Röhre (rechts). Grau schraffiert ist eine Futterschicht dargestellt. Links ist die Temperaturschichtung durch das Wasserbad dargestellt. Die Beleuchtung erfolgte über Halogenlampen im Tag-Nacht-Rhythmus (16 h:8 h).

Zur Erstellung einer heterogenen Futterkonzentration wurde eine bestimmte Menge Algen-suspension (20 ml) über das Schlauchsystem in einer entsprechenden Tiefe mit einer Spritze hinzugefügt, während das Schlauchsystem langsam gedreht wurde. So konnte die Algen-suspension gleichmäßig über die gesamte Breite der Versuchsröhre verteilt werden. Durch die thermische Schichtung in den Versuchsgefäßen konnte an der Thermocline eine stabile Futterschichtung mit einer Schichtdicke von ca. 3 cm erzeugt werden. Es wurde

darauf geachtet, daß die Röhre beim Einfüllen nicht beschattet wurde, da die Verteilung der Daphnien stark vom Licht beeinflußt wird.

Die Probenentnahme in den unterschiedlichen Tiefen erfolgte über das Schlauchsystem, ohne daß die Daphnien oder die Futterschichtung dabei gestört wurden. Ein Schlauch hat ein Volumen von maximal 0.6 ml. Daher wurde bei der Entnahme von Proben zuerst 1 ml verworfen, um das Schlauchsystem zu spülen. Zur Bestimmung der Futterkonzentration mit einem Partikelzähler (Casy-1, Schärfe) war eine Probe von 2 ml ausreichend. Nach der Probenentnahme wurde das aus dem Versuchsgefäß entnommene Volumen sowohl von unten (über die Schlauchsystemröhre) als auch von oben (direkt) ersetzt. So konnte die Lage der Thermocline und der Futterschichtung über die gesamte Versuchsdauer konstant gehalten werden.

Die Orgelröhren wurden vertikal, alle 10 cm in insgesamt 9 Sektionen unterteilt. Die untere Sektion umfaßte 13 cm. Die Verteilung der Daphnien wurde durch die Bestimmung der Anzahl der Tiere in den einzelnen Sektionen erfaßt. Zusätzlich wurde zwischen Tieren innerhalb und außerhalb der Futterschicht unterschieden. Da sich die Daphnien bewegten oder teilweise überlagerten, kam es bei wiederholten Zählungen zu leichten Abweichungen in der Anzahl. Der Fehler war allerdings gering ($< 10\%$).

2.3.5 Messung der Filtrieraktivität

Die Filtrieraktivität wurde über die Messung der rhythmischen, zyklischen Bewegungen der Thoracopoden bestimmt. Diese Methode wurde bereits mehrfach verwendet (BURNS 1968; MCMAHON & RIGLER 1963) und eignet sich auch zur Beschreibung von Filtrierraten (FRYER 1991). Zur Messung der Filtrieraktivität wurde ein Versuchstier mit Vaseline auf einem Deckgläschen fixiert und in eine Beobachtungskammer (Abbildung 2.7) plaziert. Das Versuchstier konnte dann über eine auf einem Binokular montierte Kamera auf einem Monitor dargestellt werden. Die Beobachtungskammer wurde an ein Durchflußsystem angeschlossen, durch das verschiedene Medien während eines Versuchs eingesetzt werden konnten. Der Versuch wurde auf einem Videoband aufgezeichnet und später computerunterstützt ausgewertet (Abbildung 2.8).

Die Messung der Filtrieraktivität erfolgte durch Beobachtung der Thoracopodenbewegungen an einzelnen, fixierten Tieren. Dazu mußten die Tiere so fixiert werden, daß eine kontinuierliche Beobachtung möglich war, die Fixierung das Tier jedoch nicht zu stark beeinflusste. Während der Fixierung wurden die Tiere nicht aus dem Wasser genommen werden. Ein Tropfen Vaseline wurde in die Mitte eines Deckgläschens gesetzt und mit einem Wassertropfen bedeckt. Mit einer Pipette wurde dann ein Tier aus einem Kulturgefäß in diesen Wassertropfen überführt. Mit Hilfe einer Präpariernadel wurde das Tier so manipuliert, daß es dorsal mit dem Carapax am Vaselinetropfen haftete. Es wurde sichergestellt, daß die ersten Antennen größtmögliche Bewegungsfreiheit hatten und die Bewegung der Thoracopoden und der Mandibeln ungehindert sichtbar waren. Die Fixierung mit Hilfe von Vaseline wurde schon häufiger verwendet (FORSYTH *et al.* 1992; HANEY *et al.* 1995; LAMPERT & BRENDENBERGER 1996; MCMAHON & RIGLER 1963). Bislang sind keine negativen Effekte durch diese Art der Fixierung auf die Tiere beschrieben. Vielmehr konnten Tiere über mehrere Tage am Vaselinetropfen fixiert bleiben, sich dann häuten und wieder frei schwimmen (PLATH 1996).

Ein entscheidender Faktor bei der Beobachtung von Daphnien ist das Licht. Daphnien reagieren überaus empfindlich auf Lichtintensität und Orientierung zum Licht (YOUNG *et al.* 1984). Dabei wird sowohl der Antennenschlag als auch der Thoracopodenschlag beeinflusst. Bei ungünstiger Beleuchtung kann eine Messung der Filtrieraktivität, durch erhöhte Schwimmbewegungen, die zu unregelmäßigem Filtrieren führen, aussichtslos werden. Au-

ßerdem führt eine zu grelle Beleuchtung zu einer starken Aufheizung des Mediums. Dies kann bei den Tieren schnell zur Erschöpfung und zum Tod führen. Daher wurden die fixierten Tiere in eine Beobachtungskammer (Abbildung 2.7) überführt, in der die Tiere eine natürliche Orientierung zum Licht hatten und nur einer schwachen Beleuchtung ausgesetzt waren. Das Deckgläschen mit dem Versuchstier wurde dazu mit einer Pinzette in die Kammer überführt, die vollständig mit dem Versuchsmedium gefüllt war. Die Kammer wurde dann blasenfrei mit einem Glasdeckel verschlossen und in eine senkrechte Position gebracht.

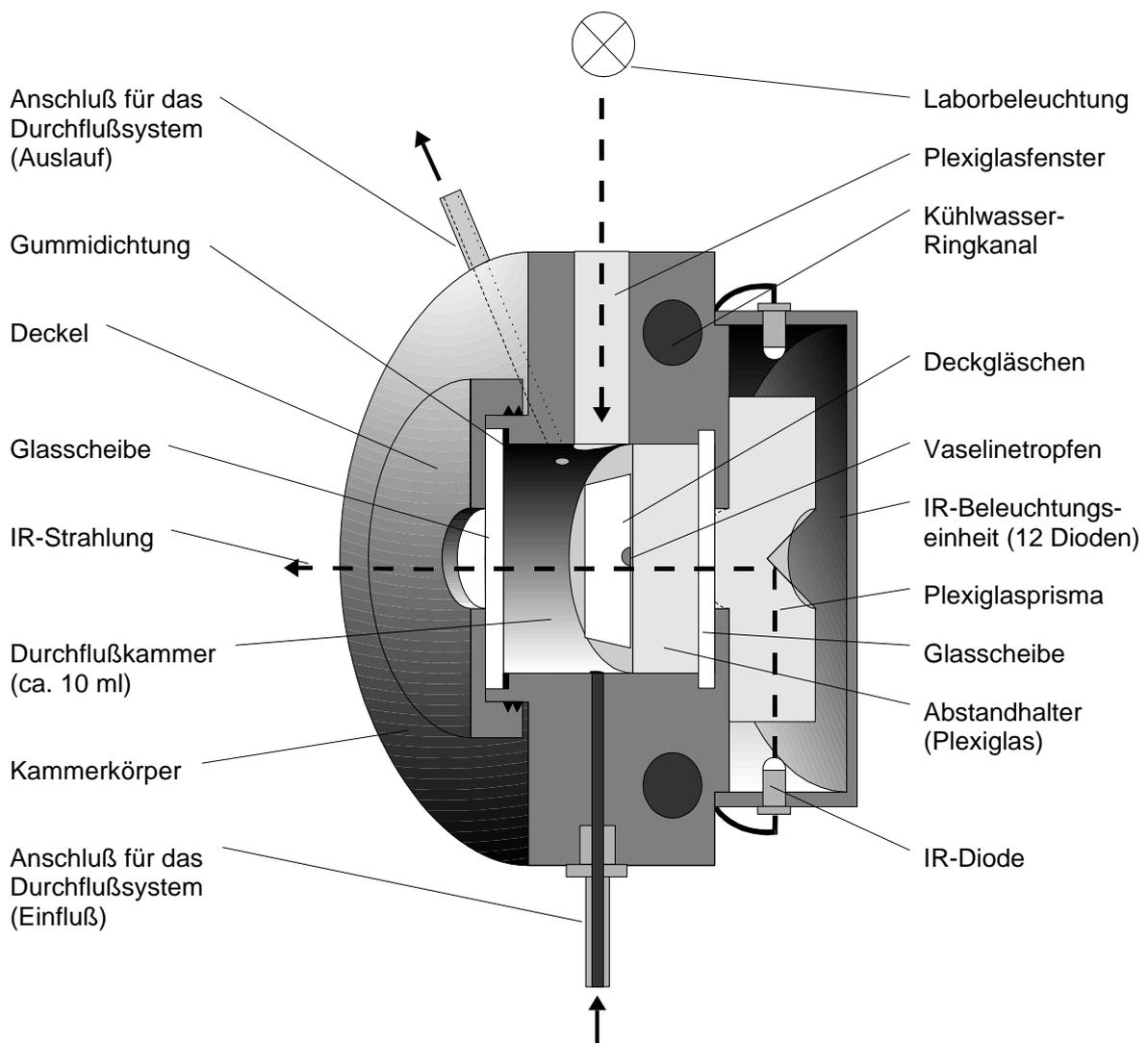


Abbildung 2.7 Querschnitt der Beobachtungskammer

Die Anschlüsse des Kühlwassers und der IR-Beleuchtung sind nicht dargestellt (aus PLATH 1996).

Die Beobachtungskammer wurde so konstruiert, daß einzelne, befestigte Tiere unter annähernd natürlichen Bedingungen kontinuierlich beobachtet werden konnten. Das von oben durch ein Plexiglasfenster in die Kammer einfallende Licht war für eine Beobachtung unzureichend. Als zusätzliche Lichtquelle wurde infrarotes Licht benutzt, da dies von Daphnien nicht wahrgenommen wird (BAYLOR 1959). Die IR-Beleuchtung konnte daher direkt hinter dem Tier plaziert werden und ermöglichte so eine optimale Beleuchtung der Thoracopoden. Zur Beobachtung wurde eine schwarzweiß Kamera verwendet, die auch im IR-Bereich noch sensibel war. Eine Erwärmung der Beobachtungskammer durch die IR-Beleuchtung wurde durch ein angeschlossenes, temperiertes Wasserbad verhindert. Zusätzlich fanden alle Versuche in einem klimatisierten Raum statt, so daß auch die benutzten Medien temperiert waren, bevor sie in die Kammer eingeleitet wurden.

Ein Durchflußsystem wurde an die Beobachtungskammer angeschlossen, um kontrollierte Bedingungen während der Messung zu erhalten. Das Medium durchströmt die Kammer von unten nach oben. Die Beobachtungskammer hat ein Volumen von ca. 10 ml. Die Geschwindigkeit (ca. 800 ml/h) wurde so gewählt, daß das Tier nicht gestört wurde, jedoch ein Austausch relativ schnell stattfindet. Bei höheren Geschwindigkeiten kommt es zu Turbulenzen, einer erhöhten Schwimmaktivität (vermutlich Fluchtverhalten) und das Tier schlägt unregelmäßig. Bei der gewählten Durchflußgeschwindigkeit erfolgt ein kompletter Austausch des Kammervolumens innerhalb von ca. 4 min. Das angeschlossene Durchflußsystem erlaubt daher, je nach Aufbau (Abbildung 2.8), sowohl konstante als auch gezielte Änderungen der Bedingungen. Das Umschalten von einem zum anderen Medium erfolgte mit Hilfe von Ventilen ohne Unterbrechung der Strömung oder Störung des Tiers.

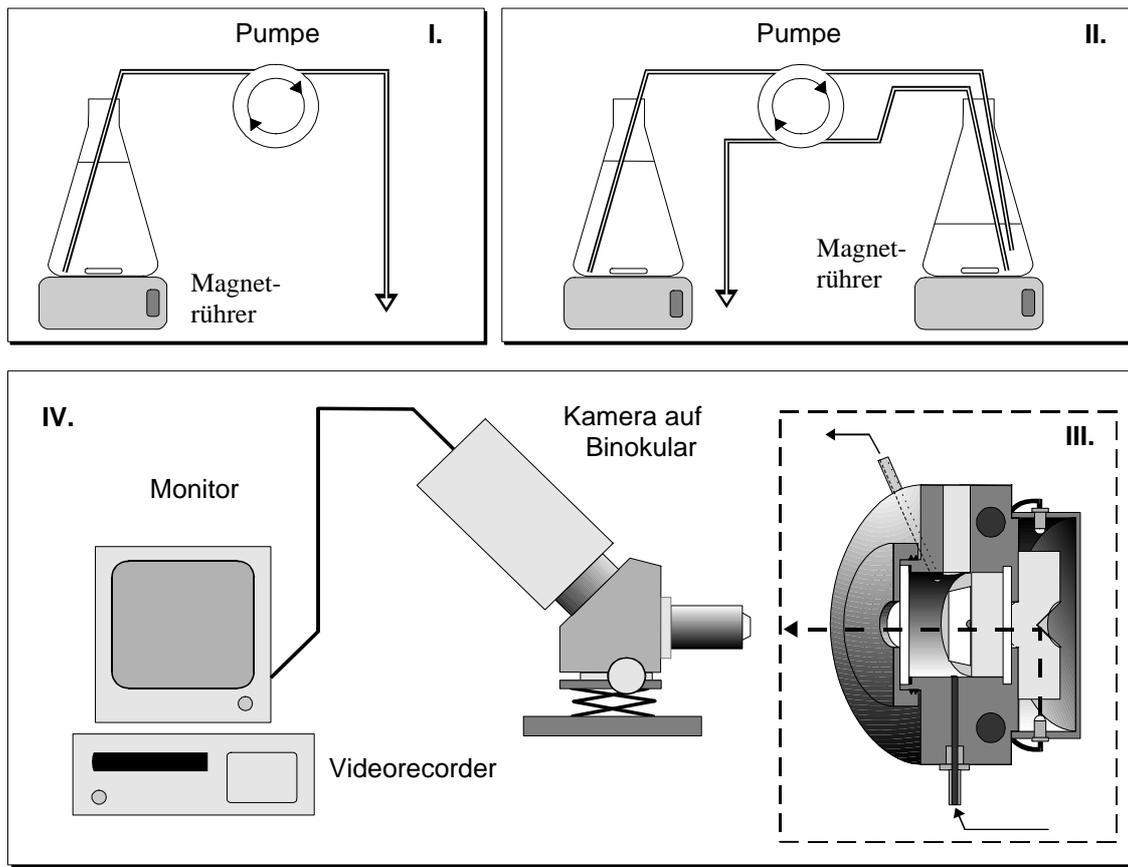


Abbildung 2.8 Versuchsanordnung zur Messung der Filtrieraktivität

- I. Durchflusssystem mit konstanter Konzentration
- II. Durchflusssystem mit kontinuierlich steigender Konzentration
- III. Durchflussskammer (s. Abbildung 2.7)
- IV. Optische Darstellung der Thoracopodenbewegung

Die Versuche wurden mit einem Videorecorder (Panasonic NV-HS950) aufgezeichnet und später ausgewertet. Da die Auswertung nur auf der Änderung der Helligkeit im Bereich der Thoracopoden beruht, war die Aufzeichnungsqualität von untergeordneter Rolle. Daher wurden einfache VHS-Kassetten (FUJI SHG240; TDK EHG240) verwendet. Die Auswertung wurde auf einem PC-Rechner mit Framegrabber-Karte und einer Bildanalyse-Software durchgeführt (s. Abschnitt 2.3.6).

2.3.6 Analyse der Filtrieraktivität

Die Auswertung der Filtrieraktivität beruht auf der Analyse der rhythmischen Bewegungen des Filterapparats. Dabei werden nicht die Bewegungen selbst verfolgt, sondern nur die Helligkeitsänderung an einer günstigen Stelle gemessen. Durch die gewählte Anordnung der Beleuchtung ergibt sich ein guter Kontrast. Der genaue Ort der Messung ist unwichtig, da die Frequenz überall gleich ist. Es muß nur darauf geachtet werden, daß keine Interferenz zweier Thoracopoden im Meßbereich auftritt, da sonst eine doppelte Frequenz gemessen wird, die jedoch leicht durch ein Doppelmaximum zu erkennen ist.

Bei der computerunterstützten Auswertung ergab die Verwendung von Videoaufzeichnungen einige technische Probleme. Für die Auswertung wurde daher eine spezielle Software entwickelt. Dies wurde notwendig, da bei einer Videoaufzeichnung nur 25 Vollbilder pro Sekunde aufgezeichnet werden, was eine theoretische Frequenzermittlung erlaubt von maximal 12.5 Hz bei einer perfekten Kurve. Bei Schwankungen in den Daten kann jedoch nur bis ca. 10 Hz zuverlässig ausgewertet werden. Dies ist unzureichend für die Auswertung der Schlagfrequenzen von Daphnien. Die Lösung dieses Problems liegt in einer Auswertung von Halbbildern. Ein Videobild setzt sich aus zwei Halbbildern zusammen, jeweils eines für die ungeraden Bildzeilen und eines für die geraden Zeilen. Das benutzte PAL-VHS Videosystem zeichnet Halbbilder auf mit einer Frequenz von 50 Hz. Zur Ermittlung der Schlagfrequenz dient nicht nur ein Punkt, sondern es kann ein größerer Bereich genutzt werden, der von beiden Halbbildern nacheinander beschrieben wird. Die Information eines Halbbildes ist dann ausreichend, um Veränderungen in diesem Bereich zu beschreiben. Durch die Auswertung von Halbbildern können Frequenzen bis maximal 25 Hz ermittelt werden. Dies ist ausreichend zur Analyse der Schlagfrequenzen bei Daphnien (bis ca. 15 Hz).

Ein weiteres Problem entsteht dadurch, daß Schwankungen auftreten können, z.B. in der Beleuchtung, der zu ermittelnden Frequenz oder dem Objekt selbst. Immer wieder können die Daphnien auf dem Objektträger verrutschen, z.B. durch Bewegung der Antennen oder der Abdominalkralle. Durch die entstehenden leichten Veränderungen in der Lichtintensität ist die Ermittlung von Frequenzen problematisch. Die Verwendung eines Schwellenwertes ist nicht angebracht, wenn es durch Veränderungen in der Beleuchtung zur Verschiebung des Mittelwerts kommt. Daher wurde ein Algorithmus entwickelt, der relativ

unempfindlich gegenüber diesen Schwankungen ist. Der Algorithmus basiert auf der Ermittlung der Maxima pro Zeitabschnitt. Dadurch ist die Auswertung wesentlich unempfindlicher gegenüber Störungen und die Messung muß nicht ständig unterbrochen oder neu justiert werden.

Die Methode der Halbbild-Auswertung und die Algorithmen für die Frequenzermittlung wurden entwickelt und an die Firma MedeaAV weitergegeben, die diese in ein bestehendes Programm integrierte. In der neusten Version von BioTrack (MedeaAV, Erlangen) stehen diese Methoden allen Anwendern zur Verfügung. Die Auswertung der Videoaufzeichnungen wurde auf einem Pentium II mit Millennium Framgrabber (ATI) mit dieser Software durchgeführt. Die Filtrieraktivität wird in Hertz (Hz) angegeben und ist auf 0.1 Hz genau. Höhere Genauigkeit ist erreichbar, aber nicht notwendig.

2.3.7 Versuchsübersicht

Eine Reihe von Vorversuchen und Experimenten wurde benötigt, um den Aufbau zu etablieren und die Versuchsbedingungen zu optimieren. Im Folgenden soll eine Übersicht über die Versuche gegeben werden.

2.3.7.1 Futterverteilung und großräumige Vertikalverteilung

Die Plankontürme wurden genutzt, um den Einfluß einer heterogenen und nicht vorher-sagbaren Futterkonzentration auf die vertikale Verteilung von Daphnien zu testen. In den Versuchen wurden zwei Populationen eines Klons von *D. galeata x hyalina* verwendet, der ursprünglich aus dem Schöhsee isoliert wurde. Die Populationen wurden dazu bei sehr geringen Futterkonzentrationen in den beiden Plankontürmen gehalten. Alle 2 – 3 Tage wurden die beiden Populationen mit *Scenedsmus obliquus* gefüttert. Dazu wurden jeweils 5 Liter einer 100 mgC/L Algensuspension aus Batchkulturen von oben in die Plankontürme gegeben. Während der Versuche wurde in den Plankontürmen eine thermische Schichtung von 20, 10 und 8 °C (Sprungschicht bei 2.5 und 6 m) und ein Tag-Nacht-Rhythmus von 16 h hell und 8 h dunkel eingestellt.

Zu Beginn eines Experiments wurden mit Hilfe des Pumpensystems aus unterschiedlichen Tiefen (0.1, 1.1, 1.6, 2.1, 2.6, 3.1, 3.6, 4.6, 6.1 und 7.1 m) Wasserproben entnommen und

die vertikale Verteilung der Daphnien in den Planktontürmen ermittelt. Anschließend wurde entweder eine Algensuspension in die Planktontürme eingespritzt und dann nach 2 ½ h Proben entnommen, oder ohne eine Algenzugabe nach 2 ½ h erneut Proben entnommen. Sofern eine Algensuspension verwendet wurde, wurde diese entweder in eine der beiden Sprungschichten oder zwischen die beiden Schichten gespritzt. Vorversuche hatten gezeigt, daß es möglich ist eine richtig temperierte Algensuspension so in die Sprungschicht einzuspritzen, daß eine stabile Schichtung des Futters entsteht. Wenn die Algensuspension zwischen den Sprungschichten eingespritzt wird oder falsch temperiert ist, wird das Futter innerhalb der Wassersäule stark vermischt.

Nach 2 ½ h wurden Proben entnommen und die Anzahl der Tiere in den einzelnen Tiefenstufen bestimmt. Beim Entnehmen der Wasserproben wird die Schichtung des Futters durch entstehende Turbulenzen zerstört. Nach der Futterzugabe konnten daher nur einmalig Proben entnommen werden. Die Dynamik der Verteilung und der Einfluß der Tiere auf die Futterkonzentration wurde daher in der Planktonorgel (s. Abschnitt 2.3.7.2) untersucht.

2.3.7.2 Kleinräumige Verteilungsdynamik von Algen und Daphnien

In der Planktonorgel wurden die 10-cm-Röhren mit 50 – 200 Individuen verschiedener *Daphnia*-Klone bestückt. Über ein Schlauchsystem wurden unterschiedliche Futterkonzentrationen in die Röhren gegeben. Die Verteilung der Daphnien wurde sowohl vor als auch nach der Futterzugabe protokolliert. Die Verteilung der Daphnien wurde durch die Anzahl der Tiere pro 10-cm-Sektion beschrieben. Da die Futterschicht nur eine Dicke von ca. 3 cm besaß, wurde in der Sektion, welche die Futterschicht enthielt, zusätzlich die Anzahl der Tiere innerhalb der Futterschicht registriert. Es wurde also unterschieden zwischen Tieren in der Futterschicht, d.h. in den 3 cm, und Tieren an der Futterschicht, d.h. in der 10-cm-Sektion.

Weiterhin wurde auch in Röhren ohne Tiere eine Futterzugabe durchgeführt und die Entwicklung der Futterkonzentration über mehrere Stunden verfolgt. Die Entwicklung der Futterkonzentration in Röhren mit Tieren und ohne Tiere wurde verglichen. Anhand von Literaturdaten (GELLER 1975), der Anzahl und der mittleren Größe der Daphnien in der Futterschicht wurde die Grazingrate berechnet. Dadurch konnten die Algenverluste durch

Absinken und durch das Grazing der Daphnien sowie der Einfluß von Turbulenzen durch das Filtrierverhalten der Daphnien abgeschätzt werden. In dem Bereich von 2.0 – 0.17 mgC/L liegt die Ingestionsrate von *D. pulicaria* von 2 mm Größe bei 0.4 µgC/ind h (GELLER 1975). Da sowohl die Größe des Patches (3 cm Dicke, 10 cm Ø; 236 ml) als auch die Futterkonzentration im Patch bekannt waren, konnte die theoretische Abnahme der Futterkonzentration durch Grazing berechnet werden.

Die Röhren wurden nach einem Versuch mehrere tagelang nicht mehr für einen Versuch verwendet, um Pseudoreplikation zu vermeiden. In der Zeit wurden die Tiere von oben und nicht durch die Futterröhren gefüttert. Nach zwei oder drei Versuchen mit einer Population in einer Röhre wurde diese komplett ausgetauscht. Vor einem Versuch konnte sich die neue Population ein bis zwei Tage an die Röhrenumgebung (z.B. Temperaturschichtung und Beleuchtung) akklimatisieren.

2.3.7.3 Futterkonzentration und Filtrieraktivität

In den Versuchen zum Einfluß der Futterkonzentration auf die Filtrieraktivität wurde die Futterkonzentration während der Versuche variiert. Dabei wurde die Reaktion der Tiere auf Änderungen in der Futterkonzentration auf Video aufgezeichnet. Die Untersuchungen wurden mit Tieren durchgeführt, die bei unterschiedlichen Bedingungen gehalten wurden. So konnte untersucht werden, welche Auswirkung Temperatur und Futterbedingungen während der Aufzucht auf die Filtrieraktivität der Versuchstiere haben.

Die Anzucht der Tiere und die Messungen der Filtrieraktivität fand bei konstanten Temperaturen in einer Klimakammer statt. Die Tiere wurden in Durchflußsystemen bei verschiedenen Futterkonzentrationen (0.1, 0.25, 0.5 und 1.0 mgC/L Standard *Scenedesmus obliquus*) und jeweils drei Temperaturen, 15, 20 und 25 °C gehalten. Für jeden Ansatz wurden jeweils 4 Gefäße verwendet. Die Tiere verblieben bis zum Zeitpunkt der ersten Eiablage im Durchflußsystem. Zu diesem Zeitpunkt wurden jeweils vier Tiere aus unterschiedlichen Gefäßen der gleichen Futterkonzentration für die Messung der Filtrieraktivität verwendet.

Die Bestimmung der Filtrieraktivität wurde in der Beobachtungskammer durchgeführt. Die Versuche gliederten sich in drei Phasen, in denen unterschiedliche Aspekte der Filtrieraktivität betrachtet wurden. Erst wurde die angepaßte Filtrieraktivität ermittelt, dann die Re-

aktion auf eine Futterabnahme und schließlich die Reaktion auf eine stetige, geringe Erhöhung der Futterkonzentration. Dazu wurde während der ersten 30 min des Experiments die Filtrieraktivität bei der jeweiligen Futterkonzentration gemessen aus der die Tiere stammten. Danach wurde für 60 min filtriertes Seewasser in die Beobachtungskammer eingeleitet und die Reaktion der Filtrieraktivität auf diesen Futterentzug erfaßt. Anschließend wurde für 30 min die Futterkonzentration in der Beobachtungskammer langsam und stetig erhöht und die Reaktion der Tiere auf diese Futterzugabe beobachtet.

2.3.7.4 Futterqualität und Filtrieraktivität

Zur experimentellen Überprüfung der Modellvoraussagen (Abschnitt 2.4 und 3.4) wurde der Einfluß unterschiedlicher Futterqualität auf die Filtrieraktivität von *Daphnia* untersucht. Hierzu wurden phosphat-limitierte *Scenedesmus* als Futteralgen verwendet, die erst kurz vor einem Experiment mit unterschiedlichen Phosphat-Mengen angereichert wurden (s. Abschnitt 2.3.2). Die vollständige Aufnahme des Phosphats durch die Algen erfolgte innerhalb weniger Minuten. Dieser Versuchsaufbau wurde gewählt, um eventuelle morphologische Veränderungen der Algenzellen (z.B. VAN DONK & HESSEN 1995) durch unterschiedliche Wachstumsbedingungen auszuschließen. Innerhalb der ersten 24 Stunden verändern sich die mit Phosphat angereicherten Zellen weder in ihrer Morphologie noch in ihrer biochemischen Zusammensetzung. Nach der Phosphat-Zugabe standen somit Algen zur Verfügung, die sich bei gleicher Futterkonzentration nur im Phosphat-Gehalt und nicht in anderen Parametern unterschieden. Unter der Voraussetzung, das Phosphat für die Versuchstiere die limitierende Ressource darstellt, sind die Voraussetzungen zur Überprüfung der Modellvoraussagen gegeben.

In einem ersten Versuchsansatz wurden die Versuchstiere (*D. galeata* x *hyalina*) in einem Durchflußsystem mit filtriertem Schöhseewasser als Medium gehalten. Die Tiere wurden mit 0.5 mgC/L phosphat-limitierten Algen gefüttert. Nach 6 Tagen wurde die Filtrieraktivität der Tiere in der Beobachtungskammer bei 0.5 mgC/L phosphat-limitierten Algen insgesamt für 60 min gemessen. Dabei wurden alle 15 min zwischen phosphat-limitierten Algen ohne und phosphat-limitierten Algen mit Phosphat-Zugabe gewechselt. Während die erste Serie dieser Versuche eindeutige Ergebnisse lieferte, konnten die Ergebnisse in

weiteren Serien nicht wiederholt werden. Es wurde daher ein zweiter Versuchsansatz gewählt, um den Einfluß der Futterqualität zu untersuchen.

In einem zweiten Versuchsansatz wurden die Versuchstiere (*D. magna*) bei einer höheren Futterkonzentration (1.0 mgC/L) und sechs unterschiedlichen Futterqualitäten in einem Durchflußsystem mit künstlichem, phosphat-freiem Medium (KLÜTTGEN *et al.* 1996) gehalten. Die unterschiedlichen Futterqualitäten wurden durch die Zugabe von 0, 4, 8, 16, 32 bzw. 280 µgP/L zur Algensuspension erzeugt. Jeder Ansatz wurde in 7 Parallelen durchgeführt. Die Versuchstiere, alles Neonate der dritten Brut, wurden zufällig auf die Gefäße verteilt. Dabei wurden in jedes Gefäß 3 Tiere gesetzt, während die restlichen Tiere zur Bestimmung des Trockengewichts (vier Tiere pro Messung) zu Beginn des Experiments verwendet wurden. Nach 6 Tagen wurden die Trockengewichte, die stöchiometrischen Parameter (C:P Verhältnis) und die Filtrieraktivität der Tiere aus den unterschiedlichen Ansätzen bestimmt. Aus den Trockengewichten nach 6 Tagen und den Trockengewichten zu Beginn des Experiments wurde die somatische Wachstumsrate bei den verschiedenen Futterqualitäten berechnet. Die Filtrieraktivität der Tiere wurde in der Beobachtungskammer gemessen. Dazu wurden die Tiere erst für 20 min in filtriertes Seewasser überführt, und dann die Filtrieraktivität für jeweils 20 min bei filtriertem Seewasser und anschließend 20 min bei 0.5 mgC/L *Scenedesmus* (Standardalgen, 2.3.2) gemessen.

2.4 Modellentwicklung

In der Verhaltensökologie werden häufig Modelle verwendet, um das Verhalten unter bestimmten Bedingungen einzuschätzen oder sogar vorherzusagen. Dabei handelt es sich im wesentlichen nicht um Modelle, die Daten beschreiben, sondern um Modelle, die auf konkreten Annahmen von Kosten und Nutzen eines Verhaltens basieren. Ein bestimmtes Verhaltensmuster kann durch Kosten und Nutzen bewertet und ein optimiertes Verhalten beschrieben werden. Ein optimiertes Verhalten ist jenes, welches die Fitneß eines Organismus maximiert. Da eine Messung von Fitneß nicht direkt möglich ist und nicht immer klar erkenntlich ist, wodurch Fitneß maximiert werden kann, ist das Ziel der Optimierung abhängig von der speziellen Situation in der sich ein Organismus befindet. Je nachdem kann Optimierung z.B. bedeuten, die Futteraufnahme oder die Nettoenergieaufnahme zu maximieren, oder aber z.B. den Räuberdruck oder die Hungerperioden zu minimieren

(Risikominimierung). Abhängig von der Situation eines Organismus und somit vom Ziel der Optimierung, verändert sich auch die Beurteilung eines beobachteten Verhaltens.

Die meisten Modelle zur Beschreibung des Filtrierverhaltens gehen von einer Maximierung der Nettoenergieaufnahme aus (z.B. LEHMAN 1976; PLATH 1996). Das hier entwickelte Modell untersucht den Einfluß von Futterquantität und -qualität auf die Filtrieraktivität. Dabei wird in dem Modell zwischen dem Energie-Gehalt und dem Gehalt einer limitierenden Ressource eines Futters unterschieden. Das Modell basiert auf einer Kosten-Nutzen-Analyse der Schlagfrequenz und wird mit einem stöchiometrischen Ansatz kombiniert. Es ist bekannt, daß Daphnien im Gegensatz zu ihrer Nahrung, die saisonal starken Schwankungen unterliegen kann, eine relativ konstante stöchiometrische Zusammensetzung haben (HESSEN 1990; HESSEN & LYCHE 1991). Daher stellt sich die Frage, wie die Stöchiometrie der Nahrung das Verhalten der Daphnien, hier die Filtrieraktivität, beeinflussen kann. In diesem Modell tritt daher die Maximierung der Aufnahme der Nahrung in einem optimalen stöchiometrischen Verhältnis anstelle einer Maximierung der Nettoenergieaufnahme.

Im Modell wurden folgende grundlegende Annahmen gemacht:

1. Die Kosten für das Filtrieren sind rein energetisch und steigen nicht-linear mit steigender Filtrieraktivität (Energie-Kosten). Filtrieren kostet keine andere Ressource, außer Energie.
2. Die Nahrungsaufnahme ist linear mit der Filtrieraktivität verbunden und wird durch die maximale Aufnahmekapazität des Darms beschränkt. (Energie-Nutzen, Ressourcen-Nutzen).

Die exakte Form der Kosten- und Nutzenkurve spielt für die Aussage des Modells keine Rolle, vorausgesetzt die Kosten steigen nicht-linear mit der Filtrieraktivität. Im Modell wurde eine inverse Michaelis-Menten-Kinetik verwendet, aber auch andere nicht-lineare Modelle sind denkbar und liefern ähnlich Ergebnisse (vergleiche LEHMAN 1976). Die Nahrungsaufnahme wurde im Modell als einfach linear abhängig betrachtet. Das bedeutet, daß bei einer Verdoppelung der Filtrieraktivität doppelt soviel Nahrung aus dem Wasser filtrierte wird. Bei sehr hohen Schlagfrequenzen ist anzunehmen, daß die Effizienz der Nahrungsaufnahme geringer wird. Ein solcher Effekt wurde nicht in dem Modell berücksichtigt, da dies einer stärkeren Kostensteigerung gleichkommen würde und daher die Ausprägung der Optimumskurve nur verstärken würde.

Die Aufnahmekapazität des Darms und die Assimilationseffizienz für Energie und Ressourcen wurde in dem Modell als konstant angesehen. Dies ist durchaus kritisch zu betrachten, da sowohl Darmvolumen als auch Assimilationseffizienz, zusammen mit der Filtrieraktivität und der Filterflächenmorphologie einem Optimierungsprozeß unterliegen könnten. Bei einer Betrachtung der Anpassung der Filtrieraktivität an kurzfristige Änderungen in der Futterkonzentration können jedoch die langfristigeren Optimierungsprozesse der anderen Parameter vernachlässigt werden. Allein die Filtrieraktivität kann bei kurzfristigen Schwankungen angepaßt werden.

Eine Veränderung in der Nahrungsaufnahme beeinflußt auch die Darmfüllzeit, die Zeit, in der der Darminhalt einmal komplett ausgetauscht wird (GELLER 1975). Eine Veränderung der Darmfüllzeit findet jedoch hauptsächlich bei höheren Futterkonzentrationen statt und wurde daher in den Modellvoraussagen nicht berücksichtigt.

Für diese Arbeit wurde mit dem Modell eine konkrete Fragestellung bearbeitet. Es wurde betrachtet, wie sich eine Veränderung der Filtrieraktivität auf die Inkorporation von Energie und Ressourcen auswirkt, und welche Veränderung der Filtrieraktivität zu erwarten wäre, wenn die Futterqualität verändert wird. Die Gleichungen des Modells wurden in VisualBasic 4.0 (Microsoft) programmiert und iterativ gelöst.

3 Ergebnisse

3.1 Freilanduntersuchungen

3.1.1 Vertikalprofile

Während zwei Wochen (20 Juni- 4 Juli 1998) wurde täglich ein Vertikalprofil gemessen. Exemplarisch sind die Daten des Vertikalprofils vom 20 Juni 1998 in Abbildung 3.1 dargestellt.

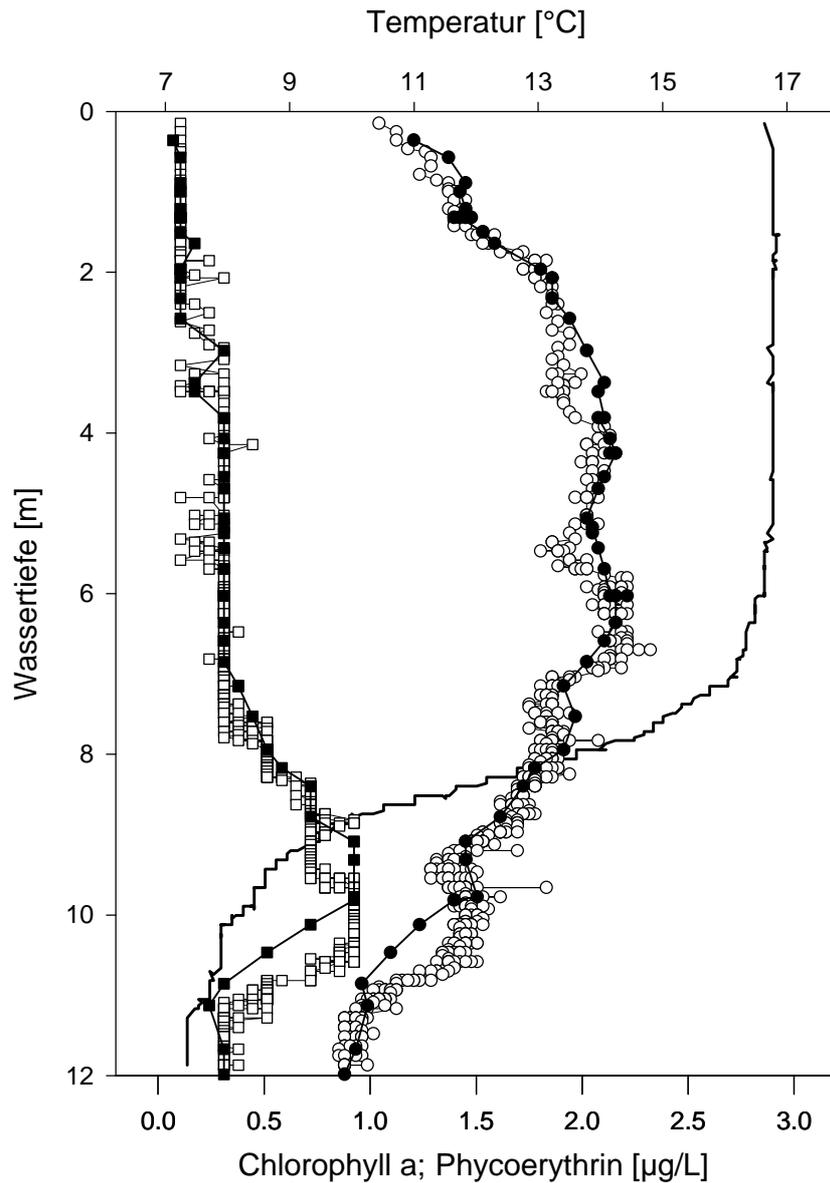


Abbildung 3.1 Original Daten eines Vertikalprofils

Dargestellt sind die Meßwerte für Chlorophyll-a (■, ☆), Phycoerythrin (□, □) und Temperatur (fette Linie) vom 20.6.1998. Die Sonde wurde per Hand langsam bis auf 12 m herabgelassen (■, □) und dann schneller wieder hochgezogen (☆, □). Trotz der zu

erwartenden Turbulenzen durch die Bewegung der Sonde sind beide Profile relativ deckungsgleich.

Die Meßwerte der folgenden zwei Wochen wurden in 25 cm Tiefenstufen unterteilt und untereinander verglichen. Die Sprungschicht lag während dieses Zeitraums bei ca. 8 - 9 m (Abbildung 3.2). Die Trübung stieg in der ersten Woche leicht an, war aber über die gesamte Wassersäule relativ konstant (1- 1.2 %).

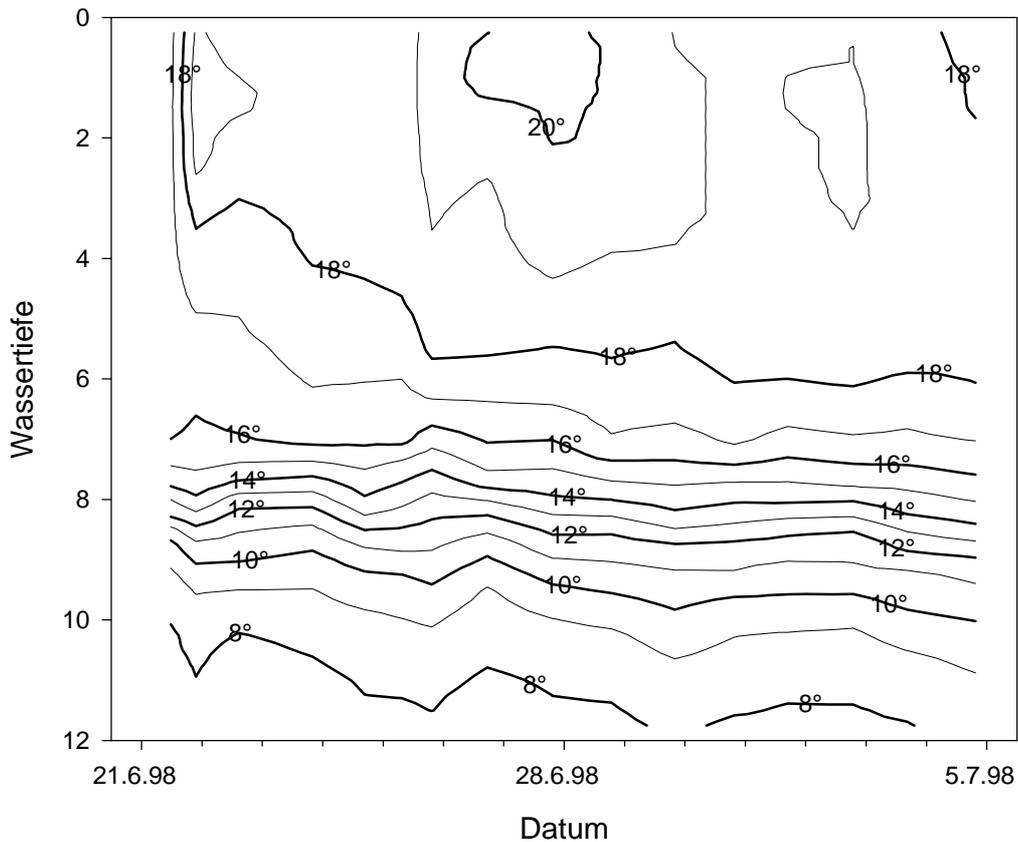


Abbildung 3.2 Temperaturschichtung im Schöhsee

Dargestellt ist die Wassertemperatur [°C] in unterschiedlichen Tiefenstufen [alle 25 cm] während des Untersuchungszeitraums. Die Sprungschicht liegt zwischen 8 und 9 m.

Während der gesamten zwei Wochen konnte im Schöhsee ein Tiefen-Chlorophyll-a-Maximum beobachtet werden (Abbildung 3.3). Die Chlorophyll-a-Konzentration im Epilimnion war geringer als an der Thermocline, wies jedoch auch starke Schwankungen auf mit lokalen Chlorophyll-a-Maxima.

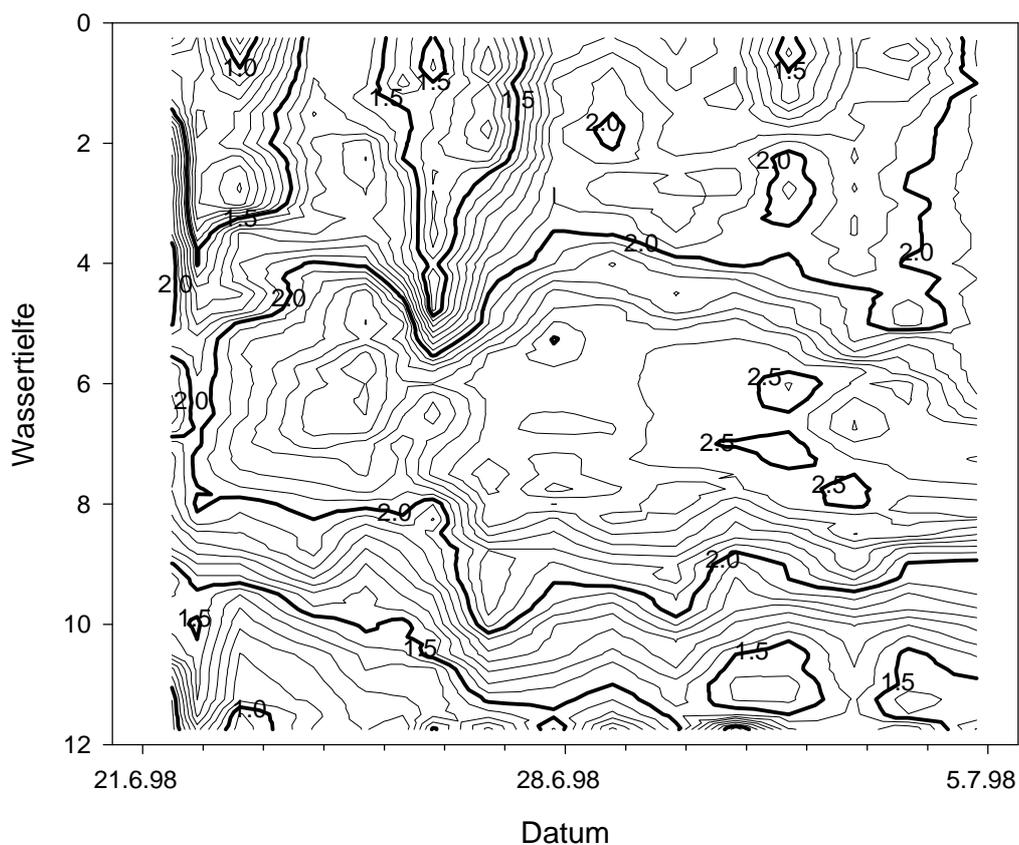


Abbildung 3.3 Chlorophyll-a im Schöhsee

Dargestellt ist die Chlorophyll-a-Konzentration [$\mu\text{g/L}$] in unterschiedlichen Tiefenstufen [alle 25 cm] während des Untersuchungszeitraums. Während dieser Zeit war ein stabiles Tiefenmaximum an der Thermocline zu beobachten.

Die Schwankungen der Chlorophyll-a-Konzentration in den unterschiedlichen Tiefenstufen sind in Abbildung 3.4 dargestellt. Danach ist im Epilimnion im Mittel die Standardabweichung doppelt so hoch wie beim Tiefenmaximum an der Thermocline. Dies ist auch an der Varianz des Chlorophylls zu erkennen. Im Hypolimnion nimmt die Streuung wieder zu.

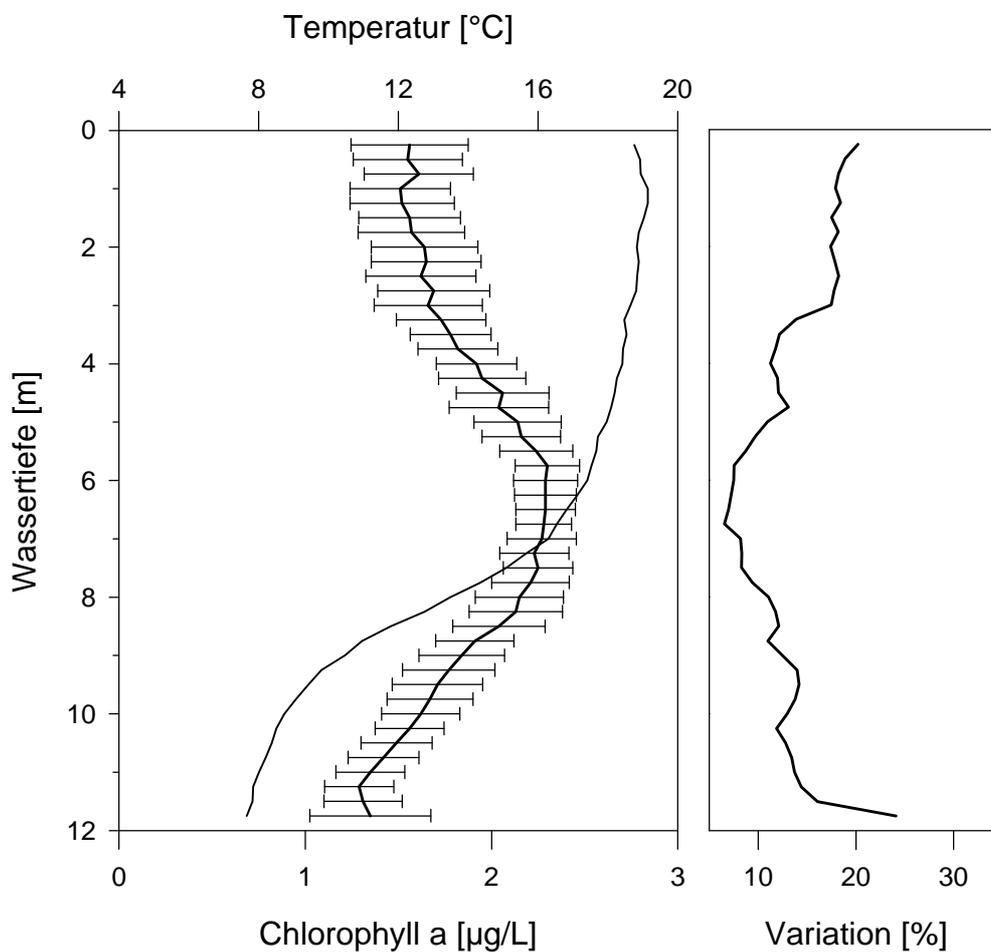


Abbildung 3.4 Stabilität der Chlorophyll-a Konzentration

Links dargestellt ist die mittlere Chlorophyll-a Konzentration mit Standardabweichung in den entsprechenden Tiefenstufen für den Zeitraum vom 21.6. bis zum 4.7.98, sowie das Temperaturprofil. Rechts ist der Variationskoeffizient für Chlorophyll-a in den einzelnen Tiefenstufen aufgetragen.

Die Verteilung der Phycoerythrin-Konzentration zeigte während der gesamten Zeit ein Maximum unterhalb der Thermocline. Dies entspricht anderen Beobachtungen (SCHÖPS 1999), in denen auf ein erhöhtes Vorkommen von Chryptomonaden im Schöhsee in diesen Tiefen hingewiesen wird.

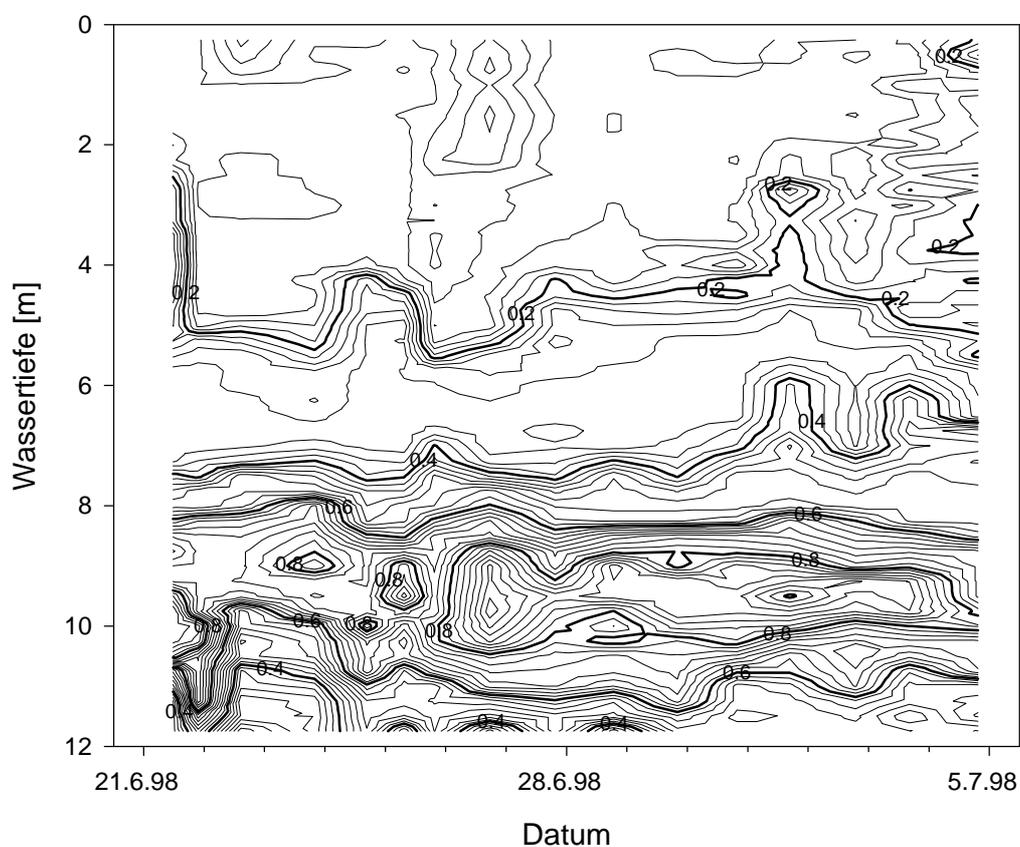


Abbildung 3.5 Phycoerythrin im Schöhsee

Dargestellt ist die Phycoerythrin-Konzentration [$\mu\text{g/L}$] in unterschiedlichen Tiefenstufen [alle 25 cm] während des Untersuchungszeitraums. Während dieser Zeit war ein stabiles Tiefenmaximum unterhalb der Thermocline zu beobachten.

3.1.2 Horizontalprofile

Die Horizontalprofile zeigten bis auf wenige Ausnahmen keine starken Schwankungen in der Chlorophyll-Konzentration. Konzentrationsänderungen von $0.5 \mu\text{g Chl/L}$ wie in Abbildung 3.6 unten waren die Ausnahme. Gesamt betrachtet ist das Chlorophyll-a im Schöhsee relativ homogen verteilt. Dennoch ist zu erkennen, daß im Vergleich zu einer Eichmessung die Meßwerte eines typischen, stabilen Profils eine deutlich höhere Streuung aufweisen (Abbildung 3.6). Bei der weiteren Auswertung der horizontalen Profile wurden erst die linearen Trends entfernt und anschließend eine Fast-Fourier-Analyse durchgeführt.

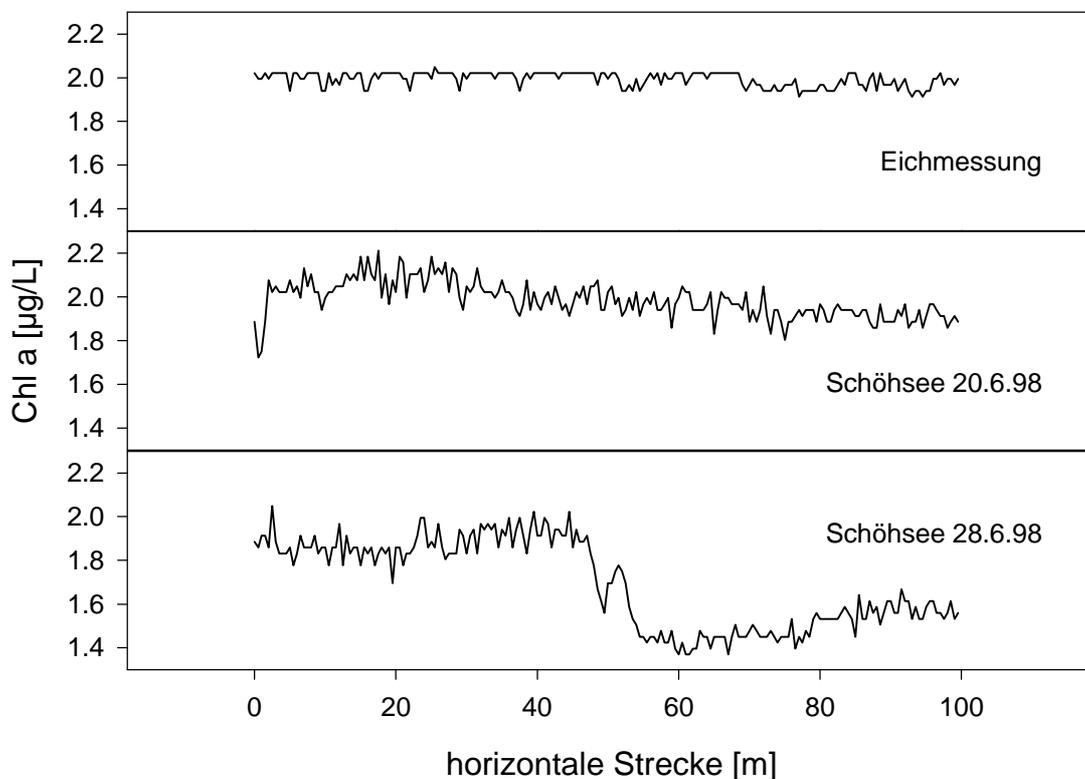


Abbildung 3.6 Horizontalprofile

Dargestellt sind exemplarisch 3 Fluoreszenzmessungen von jeweils 200 Punkten (1/s). Die obere Kurve wurde stationär in einer Säule gemessen. Die beiden unteren Kurven wurden an der gleichen Strecke im Schöhsee zu unterschiedlichen Zeiten gemessen.

In Abbildung 3.7 wurden die Werte der Fourier-Analyse für die drei exemplarischen Profile aus Abbildung 3.6 dargestellt. Deutlich ist bei der Fourier-Analyse des Profils vom

28.6.98 der erhöhte Anteil der Wellenlängen im Bereich um 60 m zu erkennen. Dies korreliert mit dem Sprung der Chlorophyll-Werte im Originalprofil. Der hohe Anteil an niederfrequenten Wellenlängen, sowohl am 20.6.98 als auch am 28.6.98, beruht auf Konzentrationsänderungen, die sich über eine Strecke von ca. 250 m erstrecken. Die Bedeutung dieser Schwankungen ist für einzelne Daphnien und für die Anpassung einer Suchstrategie gering. Bei der Fourier-Analyse wird deutlich, daß es im Bereich von 1 – 20 m keine dominanten, harmonischen Schwankungen gibt. Alle Frequenzen in diesem Bereich waren mehr oder weniger gleich stark vertreten. Das bedeutet, daß die beobachteten Schwankungen nicht vorhersagbar waren.

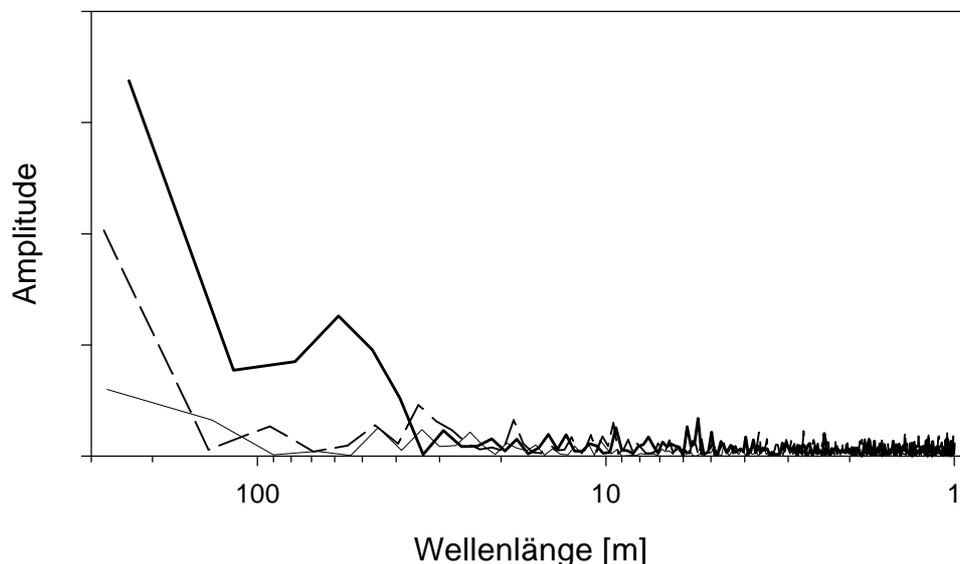


Abbildung 3.7 Fourier-Analyse von Horizontalprofilen

Dargestellt sind die Fourier-Analysen von drei Horizontalprofilen. Die dicke Linie entspricht dem Profil vom 28.6.98. Die gestrichelte Linie stellt die Werte für den 20.6.98 dar, die dünne Linie die Werte für eine Eichkurve. Deutlich ist bei der Kurve vom 28.6.98 die starke Ausprägung der Wellenlängen um 50 – 60 m zu erkennen. Dies korreliert mit dem Sprung der Chlorophyll-Werte in dem Original-Profil in Abbildung 3.6.

Schwankungen mit einer Wellenlänge bis zu 40 m wurden aus dem Datensatz der Fourier-Analyse entfernt. Die von den Trends bereinigten Datensätze wurden rücktransformiert und dann mit einem gewichteten, gleitenden Mittelwert geglättet, d.h. das Grundrauschen wurde entfernt. Der so bereinigte Datensatz stellt die für Daphnien relevanten, lokalen Futterschwankungen dar, die im Bereich von 1 – 20 m liegen.

Für jeden bereinigten Datensatz wurde die mittlere Distanz zwischen zwei Wechsellpunkten bestimmt. Dies entspricht der mittleren maximalen Distanz zum nächsten Patch. Weiterhin wurde die Standardabweichung jedes Profils bestimmt. Dies entspricht der Patchqualität und ist abhängig von der Amplitude der Schwankungen. Die Amplitude der Schwankungen im Habitat wird durch die Verwendung eines gewichteten, gleitenden Mittelwerts eher unterschätzt. Dies gilt auch für die Methode der Fluoreszenzmessung mit der Sonde, die über ein größeres Volumen integriert und somit kleinräumige Schwankungen unterschätzt. Dennoch ist im Vergleich zu den Eichmessungen die Streuung der Freilandmessungen teilweise wesentlich höher (Abbildung 3.8). Dies weist auf kleinräumige, horizontale Konzentrationsschwankungen im Freiland hin, die im Bereich von einem bis zu wenigen Metern liegen. Relativ zu den Labormessungen ist das Habitat daher heterogen.

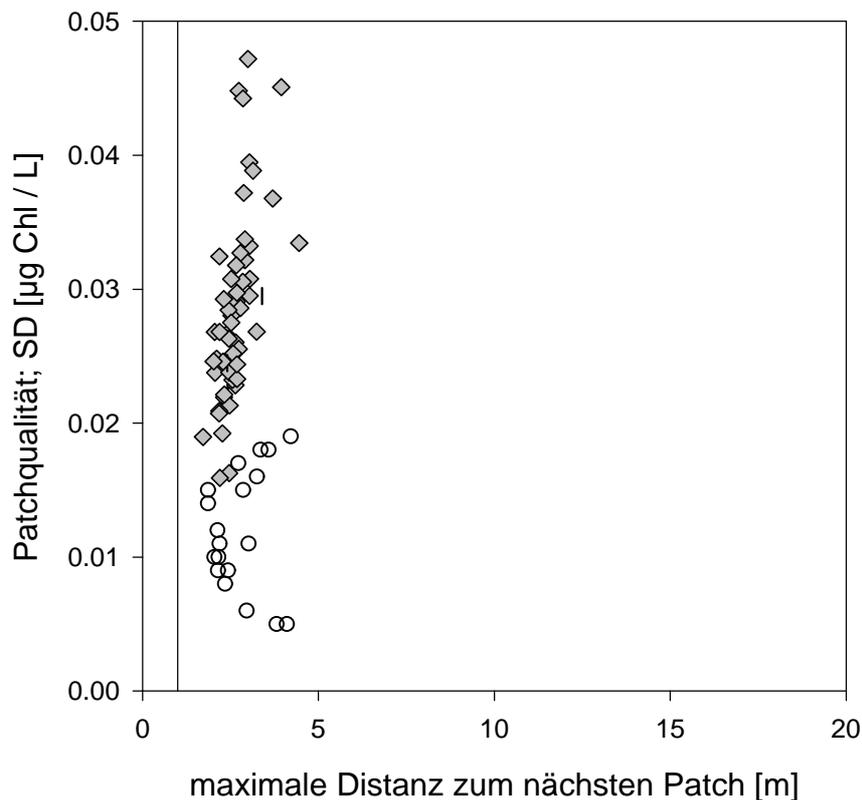


Abbildung 3.8 Serienanalyse der horizontalen Profile

Dargestellt sind Daten aus 19 Eichmessungen (◆) und 60 Freilandmessungen (○) nach der Serienanalyse. Bei der Analyse wurden lineare Trends und Schwankungen mit einer Wellenlänge größer als 40 m entfernt. Danach wurde ein gewichteter, gleitender Mittelwert berechnet. Die Schwankungen liegen in einem Bereich der als nicht zufällig angesehen wird (in diesem Fall >1 m).

Die durchschnittliche maximale Distanz zum nächsten Patch liegt bei allen Messungen oberhalb der Schwelle, die von LEGENDRE & LEGENDRE (1983) als Zufallsverteilung angesehen wird. Nicht dargestellt sind die Eichmessungen in destilliertem Wasser. Alle Messungen in destilliertem Wasser lagen für Chlorophyll-a bei $0.00 \mu\text{g/L} \pm 0.00$. Da die Daten der Profile nicht normal verteilt sind, wurde ein Mann-Whitney-U-Test durchgeführt. Die statistische Analyse ergibt hoch signifikante Unterschiede zwischen Freilanddaten und Eichkurven in der Patchqualität ($p < 0.001$) aber nicht in der Distanz zum nächsten Patch ($p = 0.95$).

3.2 Experimente zur Verteilung von Daphnien in einem heterogenen Habitat

3.2.1 Futterverteilung und großräumige Vertikalverteilung

In diesen Versuchen wurden zwei Populationen eines *D. galeata x hyalina* Klons in den Planktontürmen untersucht. Die Tiere wurden dazu bei geringer Futterkonzentration gehalten. Im Durchschnitt waren ca. $0.15 - 0.2 \text{ mgC/L}$ in der Wassersäule enthalten. Die thermische Schichtung der Planktontürme wurde auf 20, 10 und $8 \text{ }^\circ\text{C}$ eingestellt. Futterkonzentrationen wurden in eine der beiden Sprungschichten, zwischen die Schichten oder gar nicht eingespritzt. Die Planktontürme wurden vorher und nach $2 \frac{1}{2} \text{ h}$ für 2 min in unterschiedlichen Tiefen beprobt.

Aufgrund der unterschiedlichen Anzahl der Tiere in den beiden Planktontürmen und an einzelnen Tagen, wurde für den Vergleich der Verteilungen jeweils der relative Anteil der gefangenen Tiere in den einzelnen Tiefenstufen verwendet. Die vertikale Verteilung der Tiere ohne zusätzliche Futterzugabe wurde über alle Versuchstage ($n = 22$) gemittelt und in Abbildung 3.9 dargestellt. Zusätzlich ist das Temperaturprofil für die geschichteten

Planktontürme aufgetragen. Bei 2.5 und 6 m sind die Sprungschichten zu erkennen. Die meisten Daphnien hielten sich in der Nähe der oberen Sprungschicht auf. An der Wasseroberfläche wurden hauptsächlich juvenile Tiere gefunden. Die Verteilung der Tiere war relativ stabil, unabhängig davon, ob am Tag zuvor in einem Versuch Futter eingespritzt wurde oder den Planktontürmen eine große Menge (5 Liter) an konzentrierter Algensuspension (ca. 200 mgC/L) hinzugefügt wurde.

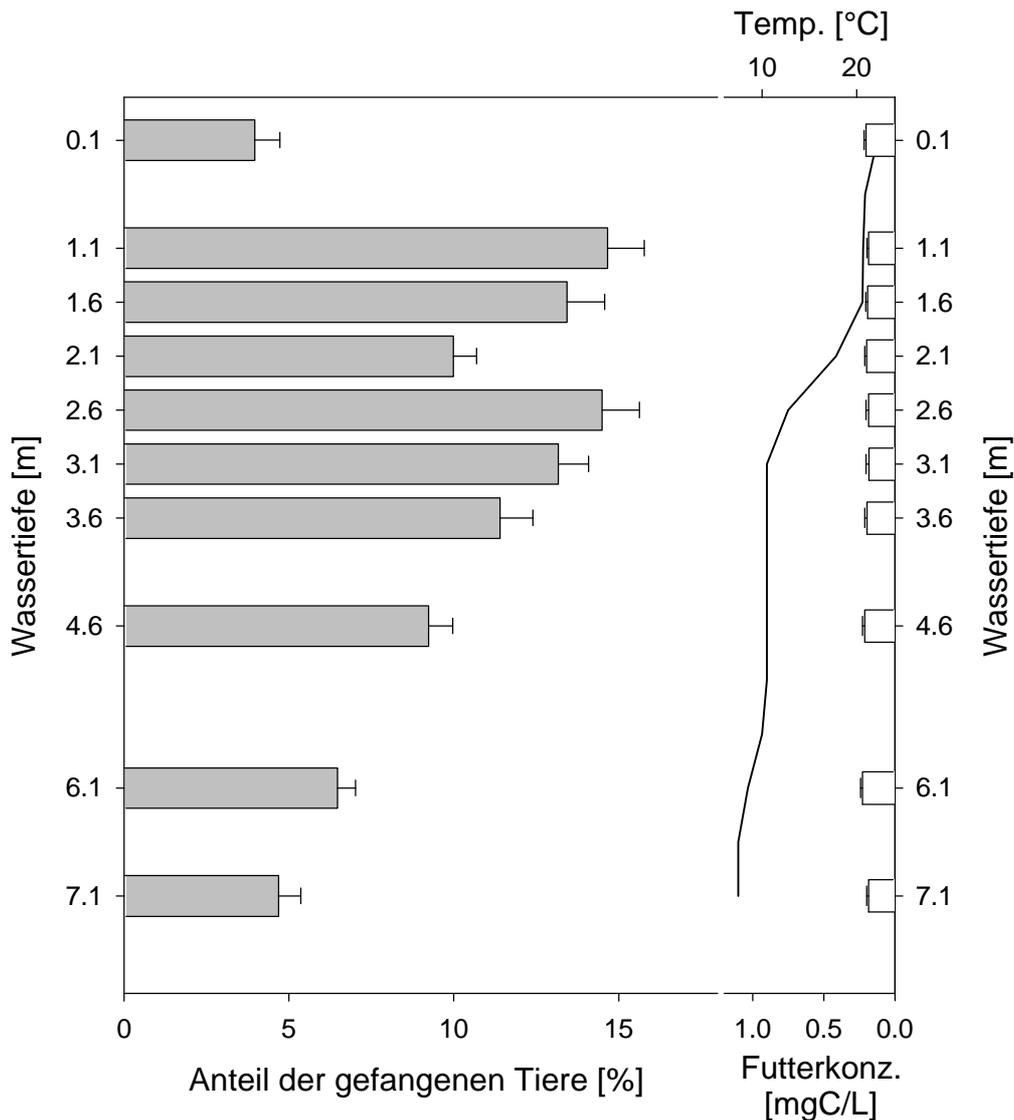


Abbildung 3.9 Durchschnittliche Verteilung der Tiere ohne Futterzugabe

Auf der linken Seite ist der Anteil der gefangenen Tiere in der jeweiligen Wassertiefe dargestellt, gemittelt für alle Probenentnahmen ohne eine vorherige Futterzugabe. Die Fehlerbalken bezeichnen den Standardfehler ($n = 22$). Auf der rechten Seite ist die Wassertemperatur und die Futterkonzentration (Balken mit Standardfehlern) in den Planktontürmen aufgetragen. Die Sprungschichten liegen bei 2.5 und 6 m.

In Abbildung 3.10 ist exemplarisch für den 1.5.1998 die Anzahl der gefangenen Tiere in den entsprechenden Wassertiefen vor einer Futterzugabe dargestellt. Die Verteilung entspricht im wesentlichen der Verteilung der Tiere ohne Futterschichtung über den gesamten Versuchszeitraum.

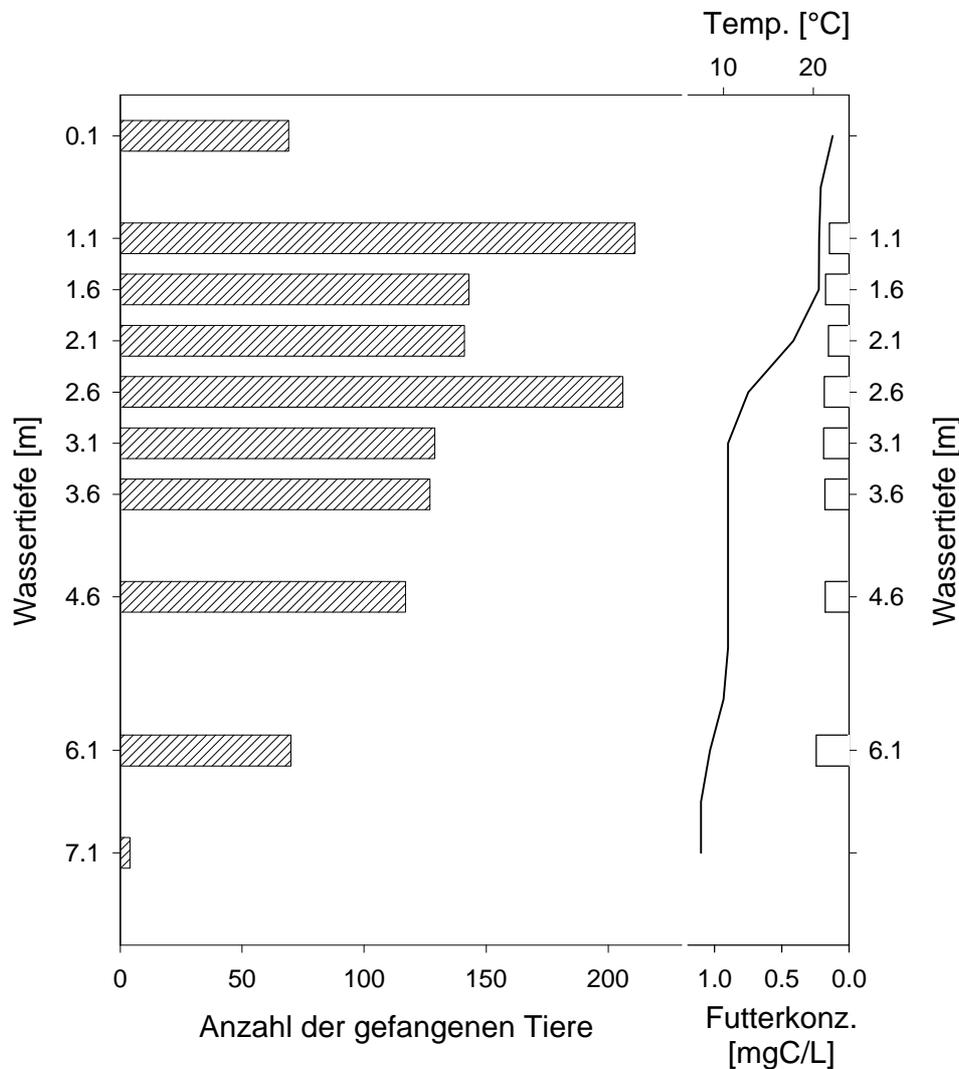


Abbildung 3.10 Verteilung der Tiere vor Futterzugabe

Auf der linken Seite ist die Anzahl der Tiere dargestellt, die vor der Futterzugabe in den Proben vom 1.5.1998 in den entsprechenden Wassertiefen gefangen wurden. Auf der rechten Seite ist die Wassertemperatur und die Futterkonzentration (Balken) im Plankton-turm aufgetragen.

In Abbildung 3.11 ist exemplarisch für eine Futterzugabe in der oberen Sprungschicht die Anzahl der gefangenen Tiere in den einzelnen Tiefenstufen dargestellt. Die meisten Tiere sind in der Futterschicht zu finden. Im Vergleich zu der Verteilung vor der Futterzugabe (schraffierte Balken) wird die Veränderung der Anzahl der Tiere in den einzelnen Tiefen

deutlich. Nach einer Futterzugabe wurden häufig wesentlich mehr Tiere gefangen als zuvor. Dies beruht darauf, daß die Probenentnahme nicht gleichmäßig über die gesamte Wassersäule erfolgen konnte, und sich die Daphnien nach einer Futterzugabe im Futter direkt vor einer Öffnung aufhielten. Durchschnittlich wurden pro Versuch insgesamt ca. 2400 Tiere gefangen.

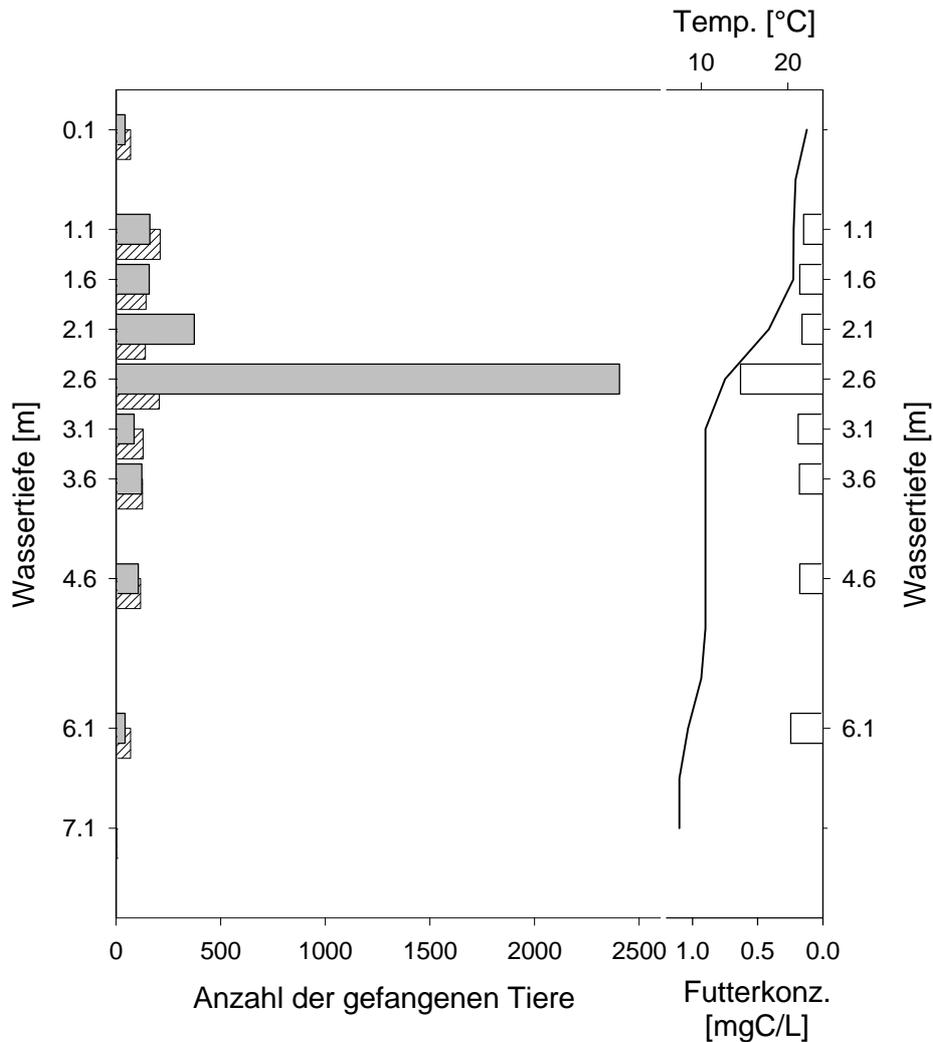


Abbildung 3.11 Verteilung der Tiere nach Futterzugabe

Auf der linken Seite, als graue Balken dargestellt, ist die Anzahl der gefangenen Tiere am 1.5.98 in den entsprechenden Wassertiefen, 2 ½ h nach Zugabe einer Algensuspension und Ausbildung einer Futterschicht bei ca. 2.5 m. Zum Vergleich ist die Verteilung der Tiere 2 ½ h vor dem Versuch dargestellt (schraffierte Balken, vergleiche Abbildung 3.10). Auf der rechten Seite ist die Wassertemperatur und die Futterkonzentration (Balken) im Plankton-turm aufgetragen.

Die Änderung der Verteilung kann auch in Abbildung 3.12 nachvollzogen werden, in der alle Versuche mit Futter in der oberen Sprungschicht zusammengefaßt sind. Aufgetragen

ist dabei nicht der Anteil der Tiere, sondern die relative Veränderung der Verteilung der Tiere. Dies wird als ein Maß für den Einfluß der Futterzugabe auf die Verteilung der Tiere in der entsprechenden Tiefenstufe gesehen. Während in der Tiefe der Futterzugabe die Anzahl der Tiere durchschnittlich um über 300 % steigt, ist in allen anderen Tiefen eine Abnahme zu beobachten. Obwohl die Futterzugabe bei 2.5 m erfolgte, kann ein Einfluß auf die Verteilung der Tiere auch noch in 7 m Tiefe nachgewiesen werden.

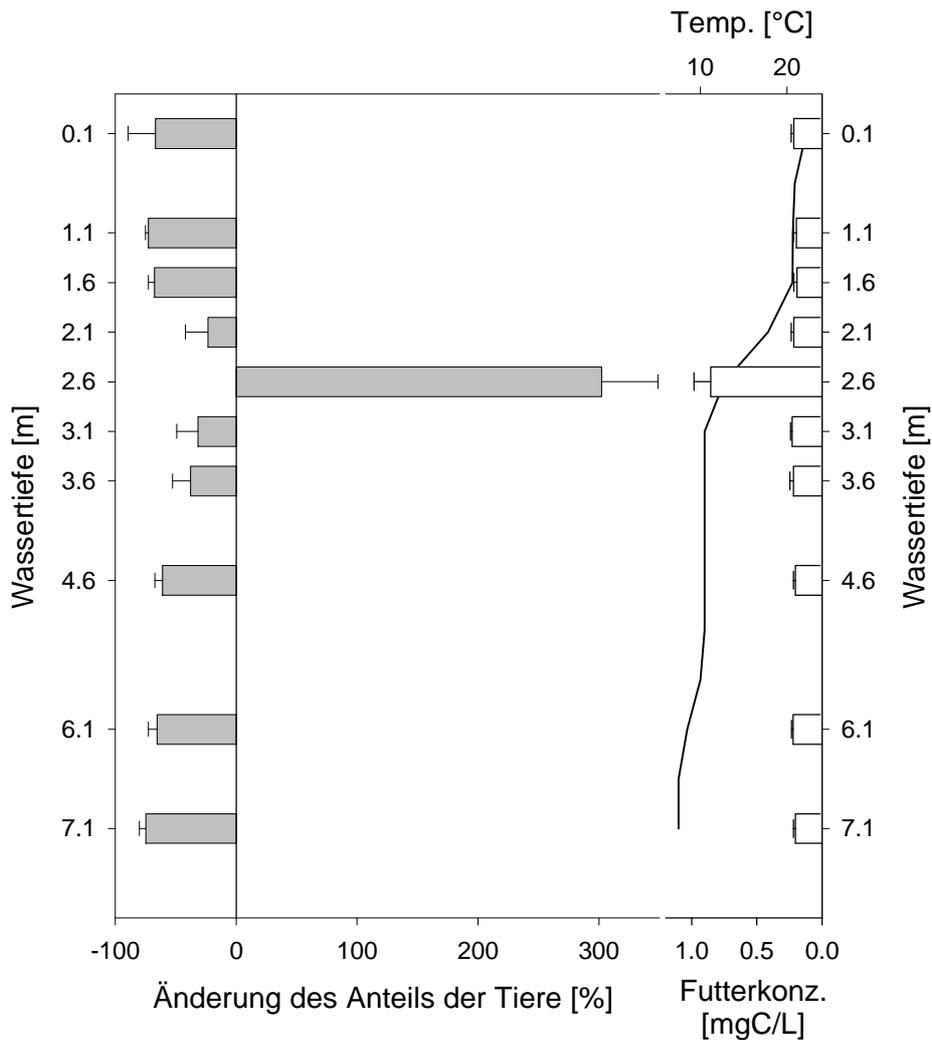


Abbildung 3.12 Einfluß der Futterzugabe in der oberen Sprungschicht

Auf der linken Seite ist die relative Änderung des Anteils der gefangenen Tiere für die einzelnen Wassertiefen dargestellt, 2 ½ h nach Zugabe einer Algensuspension und Ausbildung einer stabilen Futterschicht bei ca. 2.5 m. Die Fehlerbalken bezeichnen den Standardfehler (n = 8). Auf der rechten Seite ist die Wassertemperatur und die Futterkonzentration (Balken mit Standardfehler) in den Planktontürmen aufgetragen.

Die Versuche mit einer Futterschicht in der unteren Sprungschicht wurden in Abbildung 3.13 zusammengefaßt. Auch hier zeigt sich ein klarer Einfluß der Futterzugabe auf die vertikale

Verteilung der Tiere. In der Futterschicht bei 6 m zeigt sich eine Zunahme der Tiere von fast 500 %, während sich oberhalb die Anzahl der Tiere in jeder Tiefenstufe verringert. Teilweise wurden in der unteren Futterschicht bis zu 1350 Tiere (vorher 80 Tiere) gefangen, was einen Anteil von über 50 % der gesamten gefangenen Tiere darstellt. Auch unterhalb der Futterzugabe zeigt sich eine leichte Zunahme der Tiere. Dies ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß eine Schichtung des Futters in der unteren Sprungschicht aufgrund der geringen Temperaturunterschiede nicht so stabil ist wie in der oberen Sprungschicht und stark von der exakten Temperatur der Algensuspension abhängt. Dies wird auch in den Versuchen deutlich, bei denen es nicht gelang das Futter im unteren Bereich stabil zu schichten.

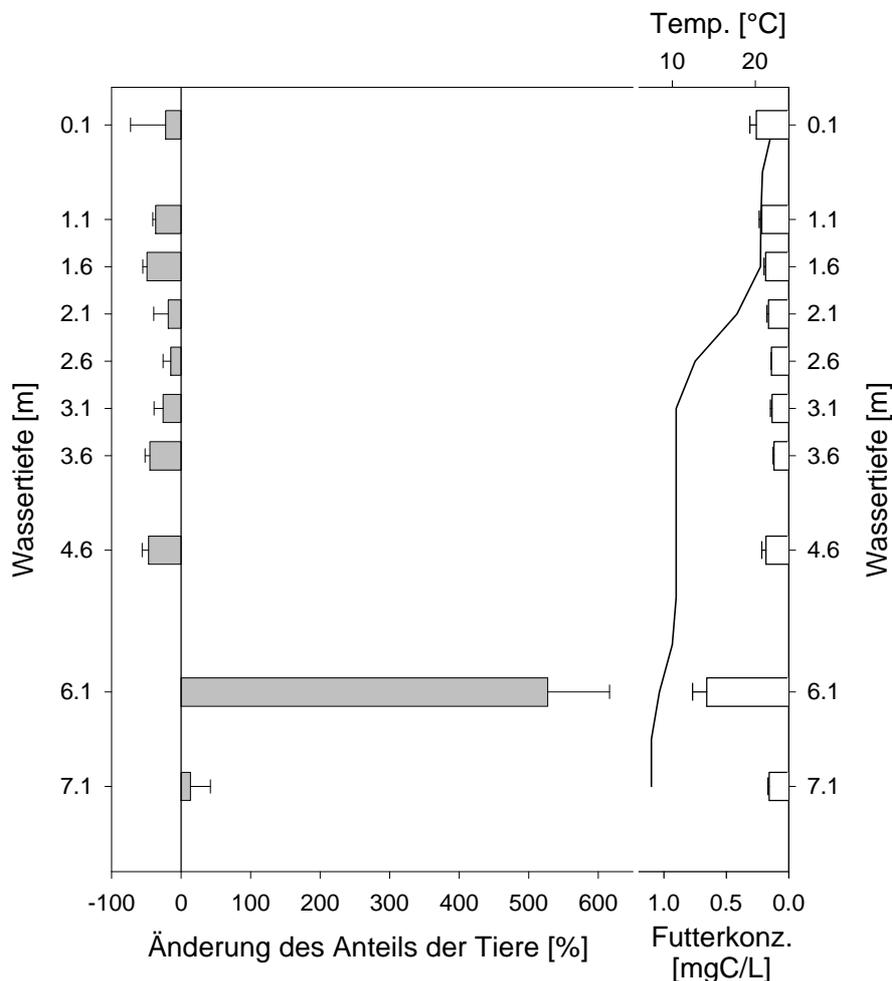


Abbildung 3.13 Einfluß der Futterzugabe in der unteren Sprungschicht

Auf der linken Seite ist die relative Änderung des Anteils der gefangenen Tiere für die einzelnen Wassertiefen dargestellt, 2 ½ h nach Zugabe einer Algensuspension und Ausbildung einer stabilen Futterschicht bei ca. 6 m. Die Fehlerbalken bezeichnen den Standardfehler (n = 6). Auf der rechten Seite ist die Wassertemperatur und die Futterkonzentration (Balken mit Standardfehlern) in den Planktontürmen aufgetragen.

In Abbildung 3.14 sind Versuche zusammengefaßt, bei denen es nicht gelang das Futter stabil zu schichten. Die Algensuspensionen wurden bei 6 m in die untere Sprungschicht eingespritzt. Da die Temperatur der Algensuspension jedoch nicht richtig abgestimmt war, kam es nicht zu einer Futterschichtung sondern zu Vermischungen. Durch die Fenster in den Türmen konnte beobachtet werden, wie eine falsch temperierte Algenlösung entweder aufstieg oder unter die untere Sprungschicht absank.

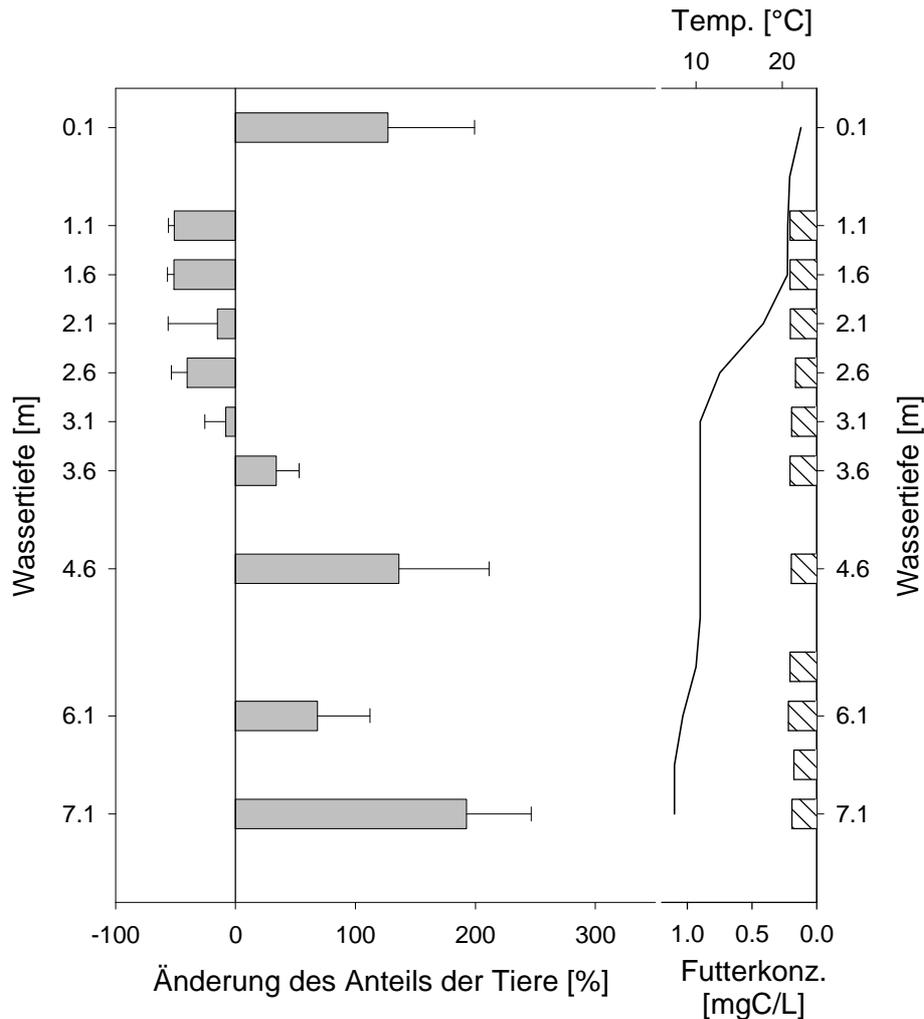


Abbildung 3.14 Einfluß einer gemischten Futterzugabe in unteren Bereich der Wassersäule

Auf der linken Seite ist die relative Änderung des Anteils der gefangenen Tiere für die einzelnen Wassertiefen dargestellt, 2 ½ h nach Zugabe einer Algensuspension (Ellipsen, rechts) ohne Ausbildung einer Futterschicht. Die Fehlerbalken bezeichnen den Standardfehler (n = 8). Auf der rechten Seite ist die Wassertemperatur in den Planktontürmen aufgetragen und exemplarisch die Futterkonzentrationen für einen Versuch (Balken). Da sich keine Schichtung ausbildete, konnte trotz der Futterzugabe in 6 m keine Erhöhung der Futterkonzentration nachgewiesen werden.

Die Algensuspension verteilt sich jedoch nicht homogen in der Wassersäule. Daher konnte in den Versuchen auch keine Erhöhung der Futterkonzentration nachgewiesen werden. Die Futterzugabe kann lediglich anhand der Veränderung der Verteilung der Tiere nachvollzogen werden. Die Versuche zeigen, daß selbst diese diffuse Futterzugabe im unteren Bereich der Wassersäule noch einen Einfluß auf die Verteilung der Tiere hat.

Unterhalb der oberen Sprungschicht ist bei allen Versuchen eine Zunahme der Daphnien zu verzeichnen, oberhalb eine Abnahme. An der Oberfläche allerdings, ist eine Zunahme der Tiere zu erkennen, die nicht mit den allgemeinen Beobachtungen übereinstimmt. Bei diesen Tieren handelte es sich hauptsächlich um Juvenile. Bei der Auswertung der Proben wurde jedoch nicht zwischen adulten und juvenilen Tieren unterschieden. Auf ein unterschiedliches Verhalten der Altersklassen kann daher nicht eingegangen werden.

3.2.2 Kleinräumige Verteilungsdynamik von Algen und Daphnien

In der Planktonorgel wurden die 10 cm Röhren mit 50 – 200 Individuen verschiedener Klone und Arten bestückt. In den Röhren wurden stabile Futterschichtungen an der Thermocline erzeugt und die Verteilung der Daphnien vor und nach der Futterzugabe protokolliert.

Zunächst wurde in Röhren ohne Daphnien die Entwicklung der Algenkonzentration über mehrere Stunden verfolgt, um die Stabilität der Algenschichtung zu überprüfen. In Abbildung 3.15 ist die Entwicklung der Futterkonzentration sowohl mit als auch ohne Daphnien dargestellt. Ohne Daphnien bleibt die Schichtung in den Röhren bis zu 3 h stabil. Danach nimmt die Futterkonzentration stetig ab. Die Unterschiede in der Abnahme beruhen auf einer unterschiedlichen Patchdicke. Je größer der Patch, um so länger dauert es bis die Futterkonzentration unter die Sprungschicht sinkt. Die Futterschichtung ist in einem Zeitraum von 3 – 4 h relativ stabil, und bietet damit die Voraussetzungen den Einfluß einer heterogenen Futterkonzentration auf das Verhalten von Daphnien unter kontrollierten Bedingungen zu untersuchen.

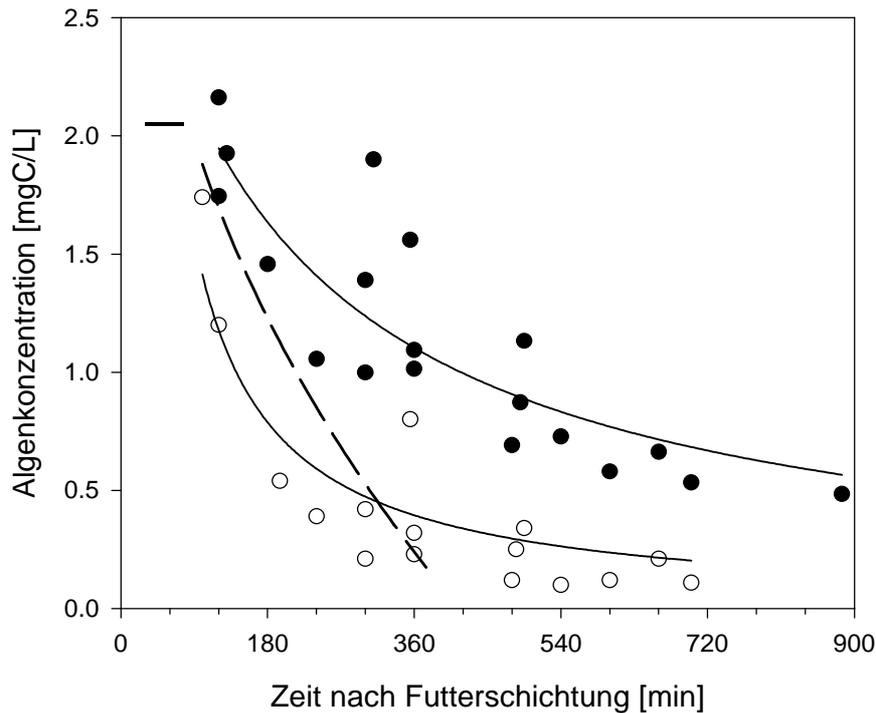


Abbildung 3.15 Einfluß des Filtrierverhaltens auf die geschichtete Algenkonzentration

Dargestellt ist der Verlauf der Algenkonzentration nach der Futterschichtung an der Thermocline (ca. 2 mgC/L). Insgesamt wurden 5 Versuche ohne Daphnien (★) und mit ca. 100 Daphnien (■) dargestellt. Die Kurven bezeichnen die hyperbolische Abnahme der Algenkonzentration ohne Daphnien ($y=(170.2 \times 0.84)/(0.84+x)$) und mit ($y=(3.16 \times 193.7)/(193.7+x)$). Die gestrichelte Linie stellt die theoretische Abnahme der Algenkonzentration dar, ermittelt über die Ingestionsraten für 100 Daphnien von 2 mm Körpergröße (berechnet nach GELLER 1975) und unter der Berücksichtigung der Sinkverluste.

Im Vergleich dazu nimmt die Futterkonzentration in den Röhren mit ca. 100 Daphnien wesentlich schneller ab. Während in den Versuchen ohne Daphnien die Algenkonzentration erst nach ca. 7 h um die Hälfte abnimmt, ist die Algenkonzentration in den Versuchen mit Daphnien schon nach 3 h um die Hälfte verringert. Diese stärkere Abnahme ist sowohl auf das Grazing als auch auf Turbulenzen durch das Schwimmverhalten und das Filtrieren der Tiere zurückzuführen. Eine grobe Abschätzung des Grazings bei gleichzeitiger Berücksichtigung der Sinkverluste zeigt, daß die steile Abnahme der Algenkonzentration im Anfangsbereich nicht allein durch Grazing erklärt werden kann. Dabei wurden maximale Ingestionsraten (nach GELLER 1975) für alle 100 Tiere angenommen. Die Abschätzung entspricht daher einem maximalen Einfluß des Grazings. Die Differenz zur beobachteten Abnahme der Algenkonzentration mit Daphnien ist auf Vermischung durch Turbulenzen von sowohl der Schwimmaktivität als auch der Filtrieraktivität zurückzuführen.

In Abbildung 3.16 ist exemplarisch für eine Röhre die Verteilung der Daphnien in der Planktonorgel vor und nach Futterzugabe an der Sprungschicht dargestellt. In der Röhre befanden sich 93 *D. pulex*. Vor der Futterschichtung waren die Tiere über die gesamte Wassersäule verteilt. Nach der Futterschichtung waren 82 % der Daphnien im Bereich der Futterschichtung. Nach 2 ½ h verteilen sich die Daphnien langsam wieder über einen größeren Bereich.

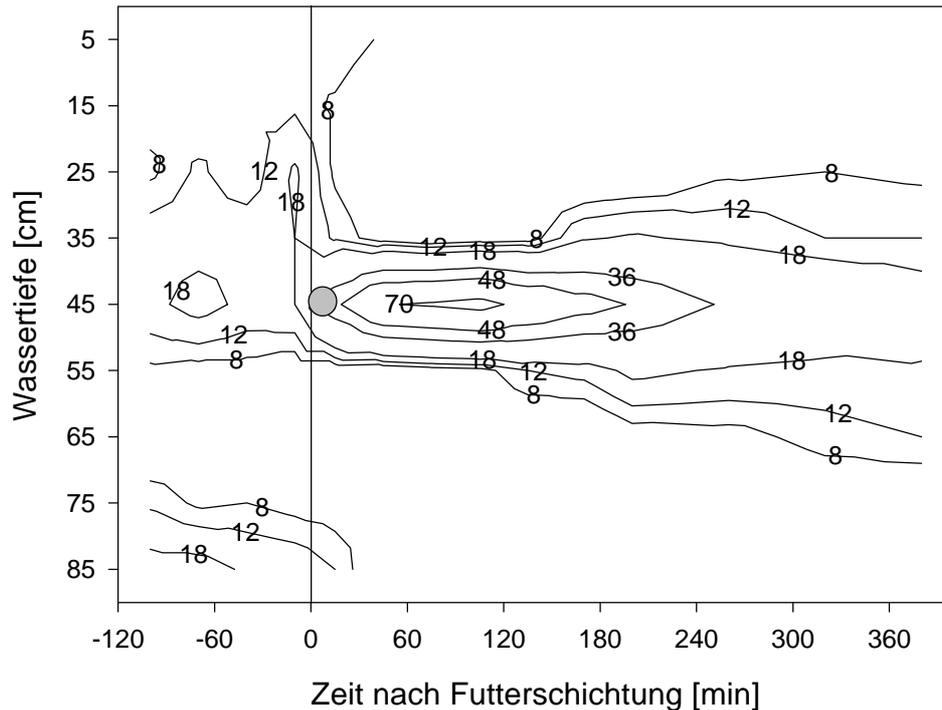


Abbildung 3.16 Verteilung der Daphnien bei Futterschichtung

Exemplarisch ist die Verteilung von 93 Daphnien in einer Röhre der Planktonorgel dargestellt. Der graue Kreis markiert den Zeitpunkt der Schichtung und die Lage der Futterschicht (ca. 1 mgC/L) an der Sprungschicht. Nach 110 min sind 83 % der Daphnien im Bereich der Futterschicht.

Die Versuche wurden mit jeweils einem Klon von drei verschiedenen Arten durchgeführt. In Abbildung 3.17 ist die Reaktionen der drei Klone bei jeweils 8 Versuchen dargestellt. Dabei wurde der Anteil der Tiere dargestellt, die sich in der 10-cm-Sektion befanden, in der die Futterschichtung erfolgte. In diesem Bereich wurde weiterhin die kleinräumige Verteilung der Daphnien erfaßt. Daher wurde zusätzlich der Anteil der Tiere aufgetragen, der sich nicht nur im Bereich der Futterschicht befand sondern direkt in den 3 cm der Futterschichtung aufhielt.

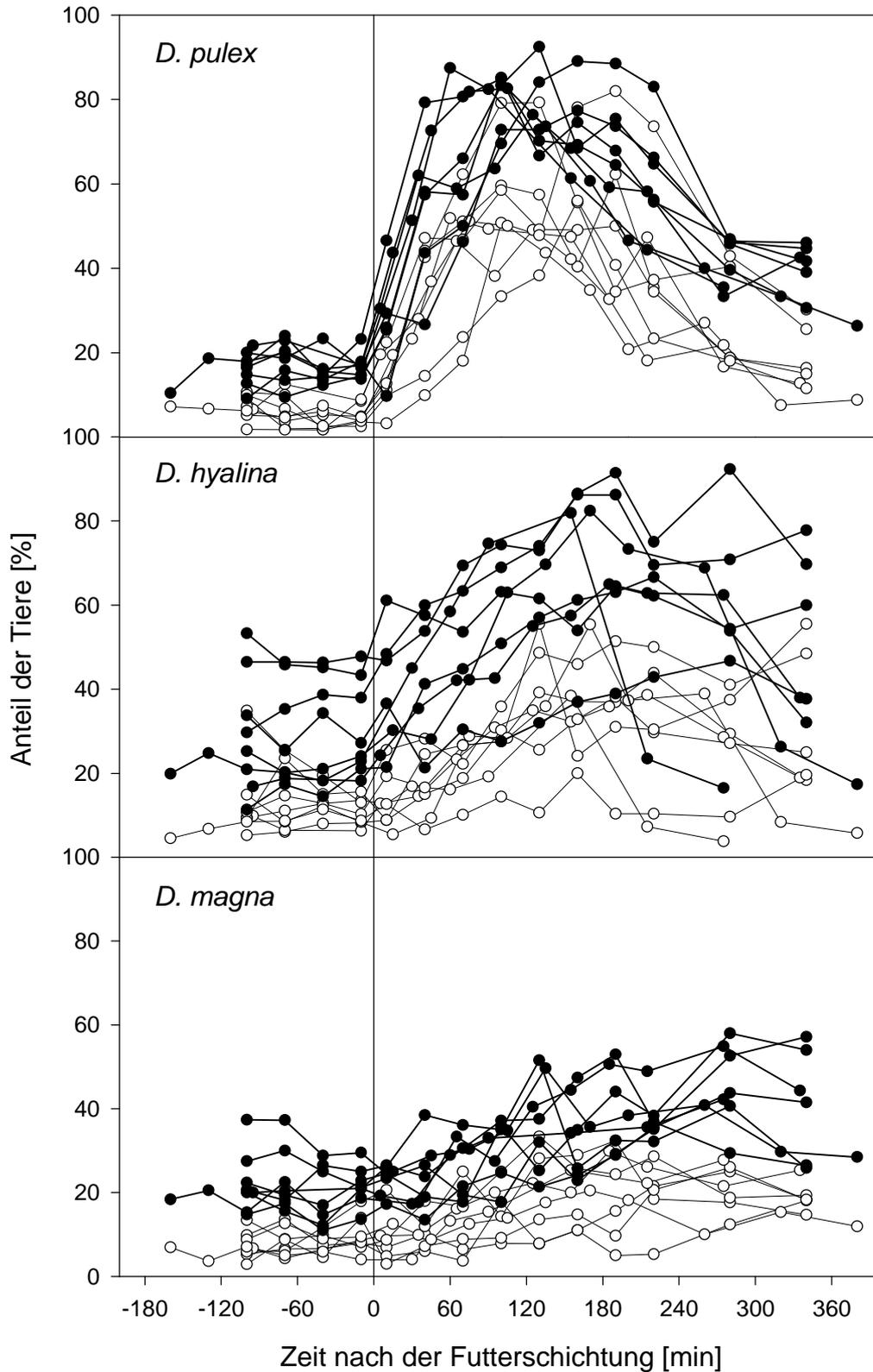


Abbildung 3.17 Reaktion verschiedener Klone auf eine Futterschichtung

Dargestellt ist die Reaktion auf eine Futterschichtung (1.0 mgC/L) für Klone von *D. pulex*, *D. hyalina* und *D. magna* für jeweils 8 Versuche. Es wurde jeweils der Anteil der Tiere in der 10-cm-Sektion der Futterschichtung (★) und der Anteil der Tiere direkt innerhalb der 3 cm der Futterschichtung (◻) aufgetragen.

Es wird deutlich, daß die Arten unterschiedlich reagieren. Während sich bei *D. pulex* und *D. hyalina* bis zu 90 % der Tiere im Bereich der Futterschichtung aufhielten, sind es bei *D. magna* maximal 60 %. Weiterhin fällt auf, daß bei *D. pulex* sich 80 % der Tiere direkt innerhalb der Futterschicht befanden, bei *D. hyalina* jedoch nur bis zu 50 %, obwohl der gesamte Anteil der Tiere im Bereich der Futterkonzentration vergleichbar ist. Dies lag daran, daß *D. hyalina* sich direkt oberhalb der Futterschicht aufhielt und erst nachdem das Futter vermischt wurde in die Futterschicht ging. Während die Aggregation von *D. pulex* nach 3 – 4 h wieder abnimmt, zeigt *D. magna* über den gesamten Zeitraum von 6 h eine stetige Zunahme im Bereich der Futterschicht.

Der Einfluß der Futterkonzentration im Patch auf die kleinräumige Verteilung von *D. hyalina* wurde in einem weiteren Versuch deutlich. In diesem Versuch wurde eine Futterschicht mit einer Futterkonzentration von 0.5 mg/L erzeugt (Abbildung 3.18).

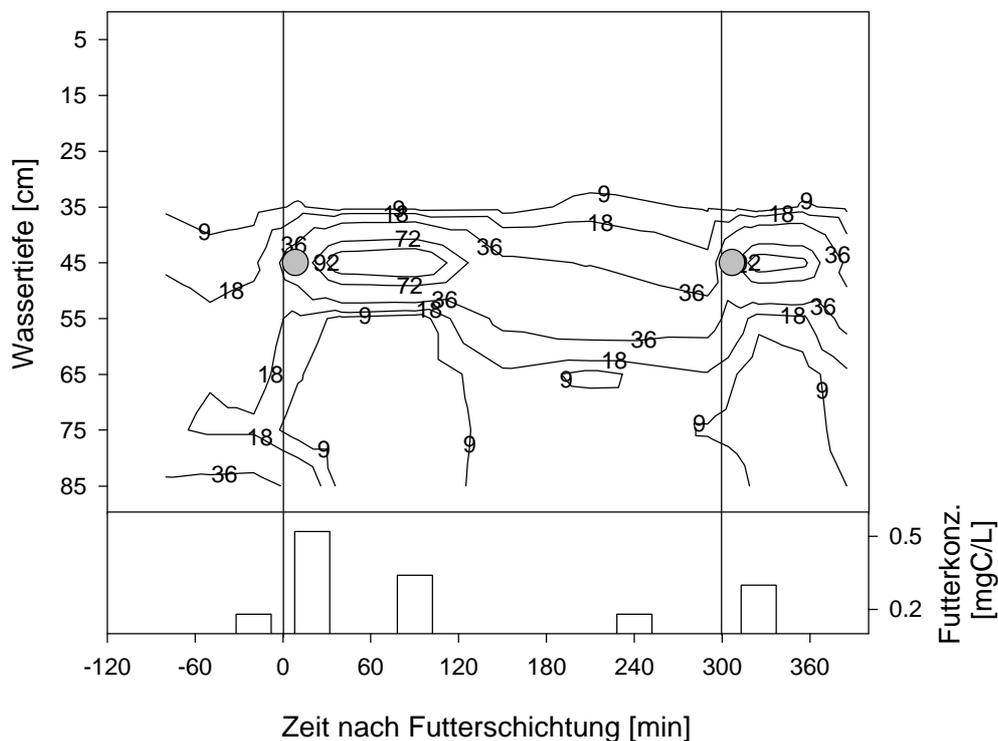


Abbildung 3.18 Verteilung von *D. hyalina* bei Futterschichtung

Dargestellt ist exemplarisch die Verteilung von 120 *D. hyalina*. Die grauen Kreise markieren den Zeitpunkt der Schichtung und die Lage der Futterschicht. Im unteren Teil der Abbildung ist die Futterkonzentration an der Sprungschicht aufgetragen. Bei der ersten Futterzugabe betrug die Futterkonzentration 0.52 mgC/L. Nach 90 min waren 84 % der Tiere im Bereich der Futterschicht. Die Futterkonzentration betrug zu diesem Zeitpunkt 0.36 mgC/L. Im weiteren Verlauf nahm die Aggregation der Tiere langsam ab. Nach 5 h erfolgte wiederholt eine Futterzugabe von ca. 0.30 mgC/L. Die Daphnien reagieren sofort auf diese erneute Futterzugabe. Diese Versuche wurden mit identischem Ergebnis wiederholt.

Nach 90 min waren ca. 84 % der 120 Tiere im Bereich der Futterschicht, vergleichbar mit den Versuchen in Abbildung 3.17. Während sich bei einer Futterkonzentration von 1.0 mgC/L *D. hyalina* gewöhnlich oberhalb der Futterschicht aufhielt und maximal 50 % direkt innerhalb der Futterschicht waren, hielten sich bei der geringeren Futterkonzentration von 0.5 mgC/L fast alle Daphnien direkt innerhalb der Futterschicht (82 %) auf. Zum Zeitpunkt der maximalen Aggregation der Tiere lag die Futterkonzentration bei 0.36 mgC/L. Wenige Minuten später nahm die Anzahl der Tiere im Patch langsam wieder ab.

Im zweiten Teil des Versuchs wurde erneut eine Futterschicht an der Thermocline erzeugt, 5 h nach der ersten Futterzugabe. Die erzeugte Futterkonzentration von 0.30 mgC/L war niedriger als zuvor und entsprach der Futterkonzentration, bei der 3 h vorher die Auflösung der Aggregation begann. Obwohl die Futterkonzentration vergleichbar war, kam es wenige Minuten nach der Futterzugabe zu einer erneuten Aggregation.

Der Versuch wurde in einer anderen Orgelröhre mit einer anderen Population zeitgleich mit fast identischem Ergebnis durchgeführt und mehrfach mit vergleichbarem Ergebnis wiederholt.

3.3 Experimente zur Plastizität der Filtrieraktivität

3.3.1 Einfluß der Futterkonzentration auf die Filtrieraktivität

Daphnien wurden bei unterschiedlichen Kombinationen von Futterkonzentration (0.1, 0.25, 0.5 und 1.0 mgC/L) und Temperatur (15, 20 und 25 °C) bis zum Zeitpunkt der ersten Eiablage in Durchflußgefäßen gehalten. Die Tiere wurden in der Beobachtungskammer variierenden Futterkonzentrationen ausgesetzt und die Filtrieraktivität wurde bestimmt. Bei der Messung der Filtrieraktivität wurden drei Aspekte betrachtet. In den ersten 30 min eines Experiments wurde die an die Aufzuchtbedingungen angepaßte Filtrieraktivität ermittelt, danach die Reaktion auf einen Futterentzug von 60 min und in den letzten 30 min die Reaktion auf eine stetige, geringe Erhöhung der Futterkonzentration.

In Abbildung 3.19 sind die Mittelwerte der Filtrieraktivität von jeweils 4 Daphnien aus den unterschiedlichen Futterkonzentrationen und einer Temperatur von 20 °C dargestellt. Das Verhalten der 4 Daphnien, die aus 4 unterschiedlichen Durchflußgefäßen mit gleicher

Futterkonzentration stammen, ist nahezu identisch. Tiere aus unterschiedlichen Futterkonzentrationen zeigen jedoch deutlich abweichende Reaktionen in den einzelnen Phasen des Versuchs. Am Beispiel der Daphnien aus 20 °C soll im folgenden die Auswirkung der Futterkonzentration während der Aufzucht auf die Reaktion der Tiere in den einzelnen Phasen näher untersucht werden.

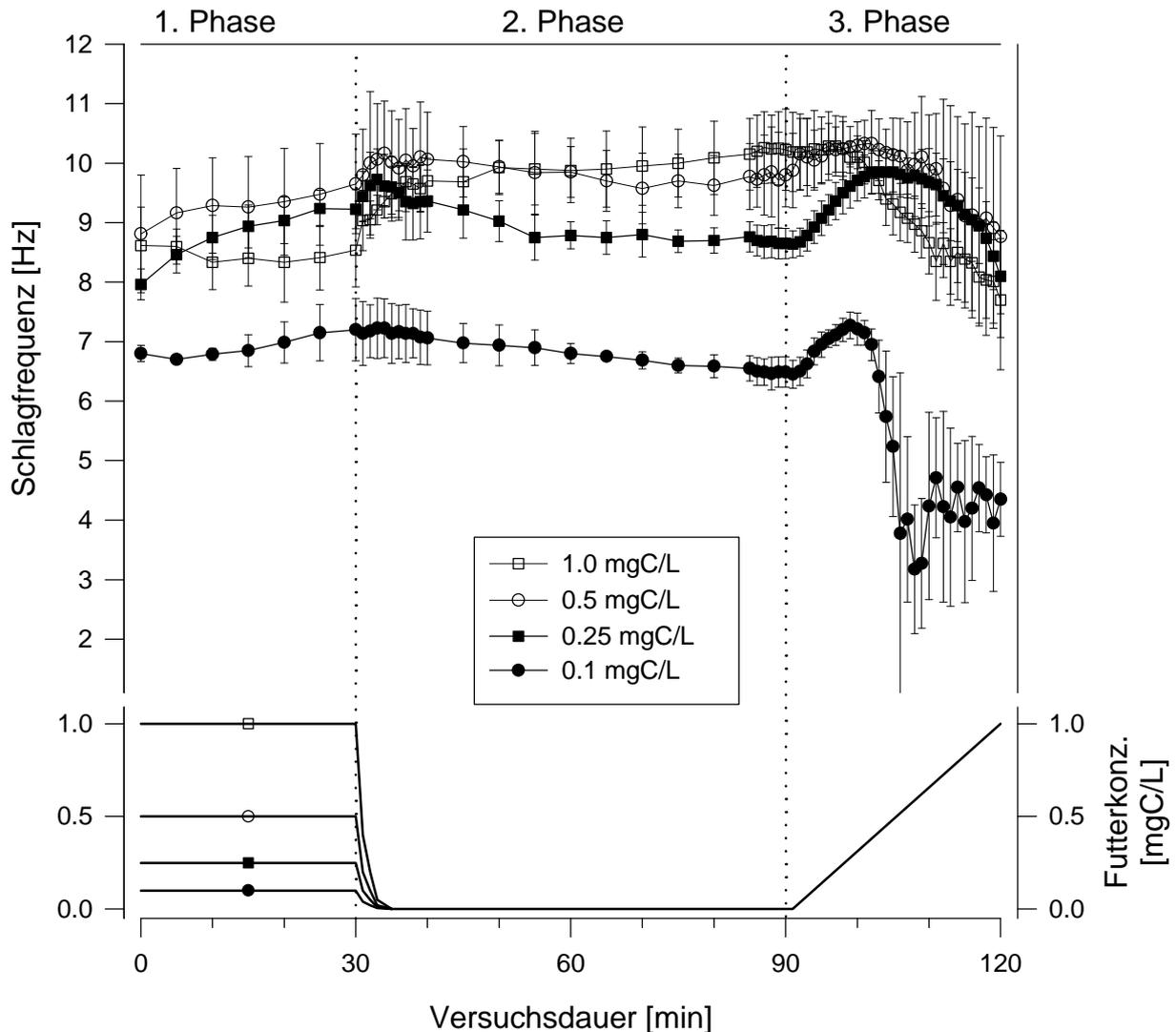


Abbildung 3.19 Reaktion der Daphnien auf unterschiedliche Futterbedingungen

Im unteren Teil der Abbildung ist der Verlauf der Futterkonzentration während des Versuchs dargestellt. In der 1. Phase des Versuchs wurde die Futterkonzentration verwendet, bei der die Daphnien gehalten wurden. In der 2. Phase wurde filtriertes Seewasser verwendet. In der 3. Phase wurde eine stetig steigende Futterkonzentration erzeugt. Die Daphnien stammen entsprechend der Legende aus 0.1, 0.25, 0.5 und 1.0 mgC/L. Im oberen Teil der Abbildung ist die Filtrieraktivität der Tiere dargestellt, gemessen als Thoracopodenschlagfrequenz. Die Werte stellen Mittelwerte von 4 Tieren dar. Die Fehlerbalken bezeichnen die Standardabweichung. Die Aufzucht und Messung der Tiere fand bei 20 °C statt.

In der 1. Phase des Versuchs ist die an die Aufzuchtbedingungen angepasste Filtrieraktivität zu sehen. Es fällt auf, daß die Daphnien aus der höchsten Futterkonzentration eine geringere Filtrieraktivität zeigen als die aus den nächst niedrigeren Futterkonzentrationen. Erst nach Futterentzug in der 2. Phase zeigen die Tiere aus 1.0 mgC/L maximale Schlagfrequenzen.

Zu Beginn der 2. Phase des Versuchs zeigen alle Tiere, mit Ausnahme der aus der geringsten Futterkonzentration, eine Erhöhung der Filtrieraktivität (Abbildung 3.20). Durch eine Varianzanalyse mit Meßwiederholung konnte bestätigt werden, daß sowohl die Futtereffekte, d.h. die Futterkonzentration während der Aufzucht, als auch die zeitlichen Effekte, d.h. die Veränderung der Futterkonzentration im Versuch, signifikant sind (jeweils $p < 0.001$). Weiterhin besteht eine signifikante Interaktion zwischen Futter- und Zeiteffekten ($p < 0.004$). Die Daphnien aus den unterschiedlichen Futterkonzentrationen zeigen demnach ein unterschiedliches Verhalten in Reaktion auf den Futterentzug.

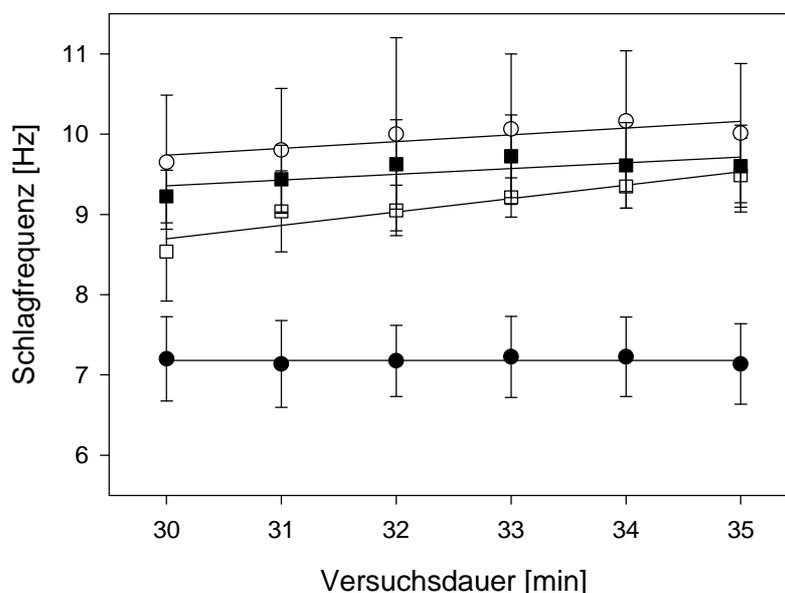


Abbildung 3.20 Filtrieraktivität zum Zeitpunkt des Futterentzugs

Dargestellt sind die Mittelwerte und Standardabweichung der Filtrieraktivität für jeweils 4 Daphnien für die ersten 5 min der 2. Phase (Futterentzug) aus entsprechend 0.1 (★), 0.25 (□), 0.5 (◆) und 1.0 (⊠) mgC/L.

Mit einem Duncan Test (post hoc) wurden diese Unterschiede näher untersucht. Bei den Daphnien aus der niedrigsten Futterkonzentration traten zu Beginn des Futterentzugs keine signifikante Veränderung der Schlagfrequenz auf. Die Schlagfrequenz der Tiere aus der niedrigsten Futterkonzentration ist in diesem Zeitraum konstant. Für alle Anderen gibt es

signifikante Änderungen der Schlagfrequenz über die Zeit. Eine anschließende multiple Regression konnte bestätigen, daß die Schlagfrequenz der Tiere aus der höchsten Futterkonzentration signifikant steigt und es keine signifikanten Unterschiede zu den anderen Treatments gibt. Der Verlauf der Filtrieraktivität von Daphnien aus der niedrigsten Futterkonzentration ist jedoch marginal signifikant unterschiedlich ($p = 0.084$), da es keine signifikante Steigung gibt. Dies bestätigt die Ergebnisse des Duncan Tests.

Die Daphnien aus der geringsten Futterkonzentration zeigen zu Beginn des Futterentzugs keine erhöhte Filtrieraktivität. Im weiteren Verlauf der 2. Phase nimmt die Filtrieraktivität kontinuierlich ab (Abbildung 3.21). Diese Abnahme der Filtrieraktivität läßt sich auch bei den Daphnien aus den beiden mittleren Futterkonzentrationen (0.5 und 0.25 mgC/L) beobachten, bei denen zu Beginn des Futterentzugs in den ersten 5 Minuten der 2. Phase eine Erhöhung der Filtrieraktivität auftrat. Nur die Daphnien, die während der Aufzucht die höchste Futterkonzentration (1.0 mgC/L) hatten, zeigen über den gesamten Zeitraum des Futterentzugs (60 min) eine kontinuierlich steigende Filtrieraktivität, obwohl spätestens 4 - 5 min nach dem Futterentzug kein Futter mehr in der Beobachtungskammer vorhanden ist.

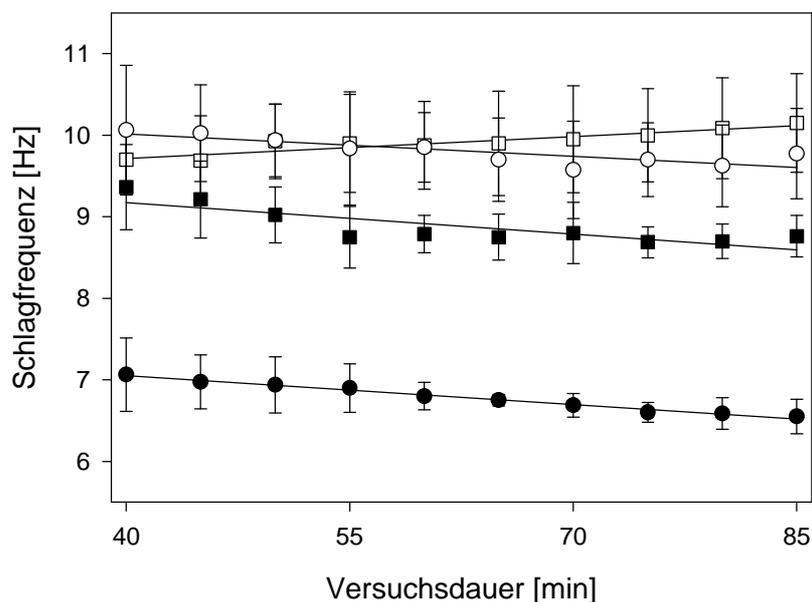


Abbildung 3.21 Filtrieraktivität nach Futterentzug

Dargestellt sind die Mittelwerte und Standardabweichung der Filtrieraktivität für jeweils 4 Daphnien während der 2. Phase (ohne Futter) aus entsprechend 0.1 (★), 0.25 (□), 0.5 (◊) und 1.0 (⊠) mgC/L.

Durch eine Varianzanalyse mit Meßwiederholung konnte bestätigt werden, daß sowohl die Futtereffekte ($p < 0.001$) als auch die zeitlichen Effekte ($p < 0.001$) signifikant sind. Wei-

terhin besteht eine signifikante Interaktion zwischen Futter- und Zeiteffekten ($p < 0.001$). Bei einem Duncan Test (post hoc) wurden für alle Futterkonzentrationen signifikante Veränderungen der Filtrieraktivität über den Zeitraum des Futterentzugs gefunden. Mit Hilfe einer multiplen Regression konnte bestätigt werden, daß die Schlagfrequenz der Tiere aus der höchsten Futterkonzentration signifikant steigt, während bei allen anderen Tieren die Schlagfrequenz signifikant abnimmt. Der Unterschied zwischen den Tieren aus der höchsten Futterkonzentration und allen anderen ist signifikant ($p < 0.005$).

Die 3. und letzte Phase des Versuchs beginnt mit einer langsam steigenden Futterkonzentration. Mit der Zugabe von Futter nimmt die Filtrieraktivität der Tiere aus den beiden niedrigen Futterkonzentrationen wieder zu (Abbildung 3.22). Die sehr geringe Standardabweichung in diesem Bereich der Kurve weist darauf hin, daß die Reaktion der Tiere und die zugeführte Futtermenge stark korrelieren. Auch bei den Tieren aus der nächst höheren Futterkonzentration ist ein leichter Anstieg zu verzeichnen. Allerdings ist die Ausprägung schwach und die Standardabweichung hoch. Bei den Tieren aus der höchsten Futterkonzentration ist kein weiterer Anstieg der Filtrieraktivität als Reaktion auf die Futterzugabe zu erkennen.

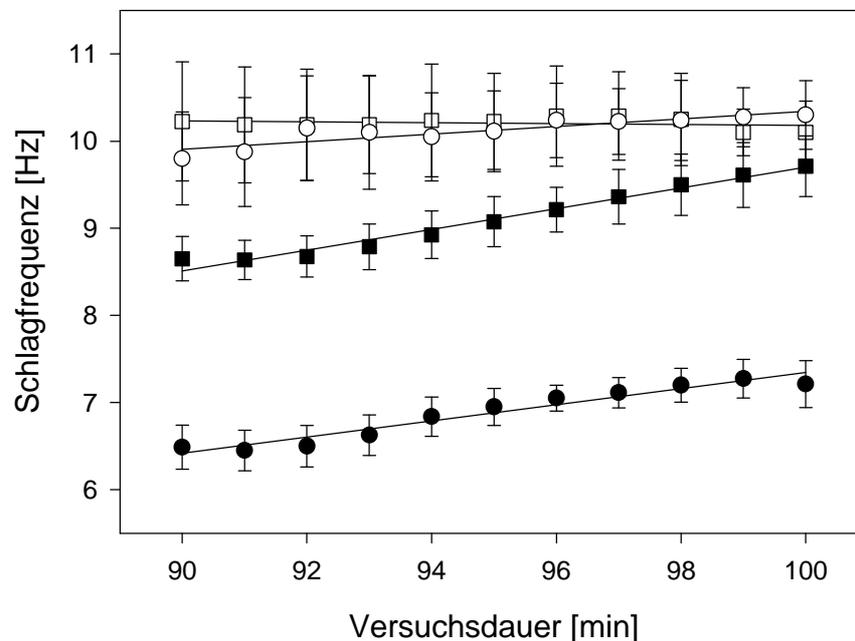


Abbildung 3.22 Filtrieraktivität bei Futterzugabe

Dargestellt sind die Mittelwerte und Standardabweichung der Filtrieraktivität für jeweils 4 Daphnien aus entsprechend 0.1 (●), 0.25 (■), 0.5 (□) und 1.0 (○) mgC/L bei Zugabe einer steigenden Futterkonzentration im ersten Abschnitt der 3. Phase.

Durch eine Varianzanalyse mit Meßwiederholung konnte bestätigt werden, daß sowohl die Futtereffekte ($p < 0.001$) als auch die zeitlichen Effekte signifikant ($p < 0.001$) sind. Weiterhin besteht eine signifikante Interaktion zwischen Futter- und Zeiteffekten ($p < 0.001$). Bei einem Duncan Test (post hoc) wurden für die Tiere aus der höchsten Futterkonzentration keine signifikanten Änderungen für die ersten 10 min der 3. Phase gefunden. Bei den Tieren aus der nächst niedrigeren Futterkonzentration (0.5 mgC/L) ergab sich ein signifikanter Unterschied zwischen den ersten beiden Minuten und dem restlichen Abschnitt. Für die beiden niedrigen Futterkonzentrationen (0.25 und 0.1 mgC/L) ergaben sich ab der 94. Minute signifikante Unterschiede in der Filtrieraktivität. Für die beiden niedrigen Futterkonzentrationen konnten diese Unterschiede auch mit konservativeren Tests (Tukey und Scheffé) bestätigt werden. Mit einer multiplen Regression konnte gezeigt werden, daß die Schlagfrequenz der Tiere aus der höchsten Futterkonzentration innerhalb der ersten 10 min keine signifikanten Änderungen aufweist. Der Verlauf der Schlagfrequenz der Tiere aus der nächst niedrigeren Futterkonzentration ist marginal signifikant unterschiedlich ($p = 0.057$). Die Schlagfrequenz der Tiere aus den beiden niedrigen Futterkonzentrationen steigt und ist signifikant verschieden vom Verlauf der Schlagfrequenz der Tiere aus der höchsten Futterkonzentration ($p < 0.001$ für 0.5 mgC/L; $p < 0.001$ für 0.1 mgC/L).

Im weiteren Verlauf der 3. Phase kommt es ab einer entsprechend hohen Futterkonzentration bei allen Daphnien zu einer Verringerung der Filtrieraktivität. Für die Daphnien aus den beiden niedrigen Futterkonzentrationen erfolgt die Abnahme relativ synchron. Daher ist es möglich die Futterkonzentration zu bestimmen, ab der es zu einer Beschränkung der Futteraufnahme (ILL) kommt. Die Tiere, die bei 0.1 mgC/L gehalten wurden, zeigen eine starke, synchrone Abnahme der Filtrieraktivität bei ca. 0.3 mgC/L. Die Tiere, die bei 0.25 mgC/L gehalten wurden, reagieren deutlich später, bei ca. 0.5 mgC/L, mit einer Abnahme der Filtrieraktivität. Für die Tiere aus den beiden höheren Futterkonzentrationen läßt sich keine konkrete, limitierende Futterkonzentration erkennen, da der Zeitpunkt der Abnahme der Filtrieraktivität nicht synchron erfolgt, sondern bei den einzelnen Tieren unterschiedlich ist. Eine Abnahme der Filtrieraktivität setzt im Vergleich zu der Futterkonzentration während der Vorzucht bei relativ geringen Futterkonzentrationen ein.

Daphnien, die bei hohen Futterkonzentrationen gehalten wurden, zeigen eine maximale Filtrieraktivität bei geringen Futterkonzentrationen. Die Filtrieraktivität nimmt erst bei höheren Futterkonzentrationen wieder ab. Im Gegensatz dazu reagieren Daphnien, die bei

geringen Futterkonzentrationen gehalten wurden, mit einer Abnahme der Filtrieraktivität, wenn kein Futter vorhanden ist. Erst nachdem die Futterkonzentration wieder ansteigt, wird die Filtrieraktivität erhöht. Dieser Unterschied im Filtrierverhalten ist plastisch, denn Daphnien zeigen abhängig von der Futterkonzentration während der Aufzucht sowohl eine erhöhte Schlagfrequenz bei Futterentzug als auch eine Abnahme der Schlagfrequenz während des Futterentzugs und nach folgender Futterzugabe eine Erhöhung der Schlagfrequenz. Daphnien aus unterschiedlichen Futterkonzentrationen unterschieden sich in ihrem Filtrierverhalten signifikant voneinander in mindestens einer Phase des Versuchs.

3.3.2 Temperatureinfluß auf die Filtrieraktivität

Die für 20 °C dargestellten Ergebnisse lassen sich ebenfalls bei 15 und 25 °C nachvollziehen. Im weiteren soll der Einfluß der Temperatur auf die Filtrieraktivität untersucht werden. Zum Vergleich der Filtrieraktivität bei unterschiedlichen Temperaturen wurden die jeweiligen Mittelwerte der Schlagfrequenzen während der 2. Phase, d.h. für die Dauer des Futterentzugs, herangezogen (Abbildung 3.23). Für die einzelnen Temperaturen und Futterkonzentrationen stand eine unterschiedliche Anzahl an Versuchstieren zur Verfügung.

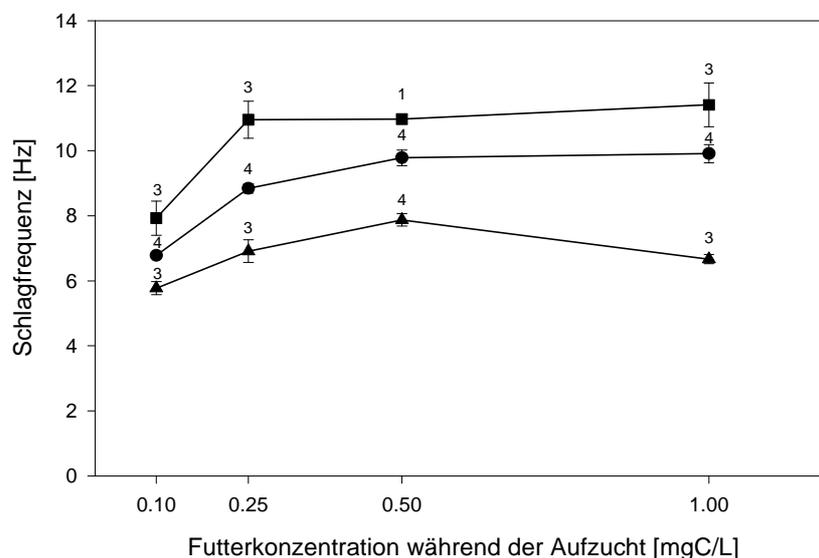


Abbildung 3.23 Einfluß von Temperatur und Futterkonzentration auf die Filtrieraktivität

Dargestellt sind die Mittelwerte der Schlagfrequenzen während der 2. Phase (ohne Futter) für die 4 Futterkonzentrationen und die 3 Temperaturen während der Aufzucht (■ = 25 °C; ● = 20 °C; ▲ = 15 °C). Die Anzahl der Replikate ist über den Symbolen notiert. Die Fehlerbalken stellen Standardfehler dar.

In Abbildung 3.23 ist zu erkennen, daß bei gleicher Futterkonzentration die Höhe der Schlagfrequenz von der Temperatur während der Aufzucht abhängig ist. Eine statistische Auswertung der Daten mit Hilfe einer Varianzanalyse ergab, daß sowohl die Futterkonzentration während der Vorzucht ($p < 0.001$) als auch die Temperatur der Vorzucht ($p < 0.001$) einen signifikanten Einfluß auf die Schlagfrequenz haben. Weiterhin gibt es eine signifikante Interaktion zwischen dem Effekt der Futterkonzentration und dem der Temperatur während der Vorzucht ($p = 0.016$). Der Einfluß der Futterkonzentration ist bei den drei Temperaturen unterschiedlich.

Bei 25 °C zeigen nur die Tiere aus der niedrigsten Futterkonzentration eine geringere Filtrieraktivität. Die Schlagfrequenzen der anderen Tiere sind vergleichbar. Bei 20 °C haben auch die Tiere aus 0.25 mgC/L eine geringere Filtrieraktivität. Bei 15 °C ist die Filtrieraktivität der Tiere aus 0.5 mgC/L maximal, während Tiere sowohl aus den beiden niedrigen Futterkonzentrationen als auch aus 1.0 mgC/L eine geringere Schlagfrequenz aufweisen.

Bei einem Duncan Test (post hoc) wurden für Daphnien aus 25 °C keine signifikanten Unterschiede zwischen den 3 höchsten Futterkonzentrationen gefunden. Daphnien aus 0.1 mgC/L haben eine signifikant niedrigere Schlagfrequenz ($p < 0.001$). Auch bei 20 °C haben Daphnien aus 0.1 mgC/L eine signifikant niedrigere Schlagfrequenz ($p < 0.001$). Zusätzlich gibt es bei 20 °C einen marginal signifikanten Unterschied zwischen Tieren aus 0.25 und 0.5 mgC/L ($p = 0.074$), bzw. 1.0 mgC/L ($p = 0.054$). Bei 15 °C haben Daphnien aus 0.5 mgC/L eine signifikant höhere Schlagfrequenz im Vergleich zu Daphnien aus 0.1 mgC/L ($p = 0.001$) und 1.0 mgC/L ($p = 0.037$). Ebenfalls signifikante Unterschiede in der Schlagfrequenz gibt es zwischen Tieren aus 0.25 mgC/L und 0.1 mgC/L ($p = 0.047$).

Die Filtrieraktivität ist abhängig von der Futterkonzentration während der Aufzucht. Dabei zeigen die Daphnien aus der geringsten Futterkonzentration für die jeweilige Temperatur die niedrigsten Schlagfrequenzen. Bei 20 und 25 °C zeigen Daphnien aus höheren Futterkonzentrationen höhere Schlagfrequenzen. Bei 15 °C hingegen ist die Filtrieraktivität von Daphnien aus 1.0 mgC/L geringer als die von Daphnien aus 0.5 mgC/L.

3.4 Modellvoraussagen

Es wurde ein Modell entwickelt, das den Energie-Gehalt und den Gehalt an limitierenden Ressourcen der Nahrung in einer Kosten-Nutzen-Analyse der Filtrieraktivität betrachtet. In der Darstellung der Modellvoraussagen wurde Phosphat als limitierende Ressource gewählt. Das Modell ist auf andere limitierende Ressourcen übertragbar.

Mit Hilfe des Modells wurde untersucht, welchen Einfluß die Filtrieraktivität auf das C:P Verhältnis der inkorporierten Nahrung hat. In Abbildung 3.24 ist der Verlauf von Kosten und Nutzen in Abhängigkeit von der Filtrieraktivität beschrieben. Unter der Annahme eines konstanten Grundumsatzes, wurde aus diesem Verlauf die Nettoenergieaufnahme berechnet. Wenn die Qualität des Futters hoch ist, d.h. genügend Ressourcen vorhanden sind, sollte das Tier die Nettoenergieaufnahme maximieren. Bei der Futterkonzentration in dem Beispiel liegt die optimale Schlagfrequenz bei ca. 8 Hz.

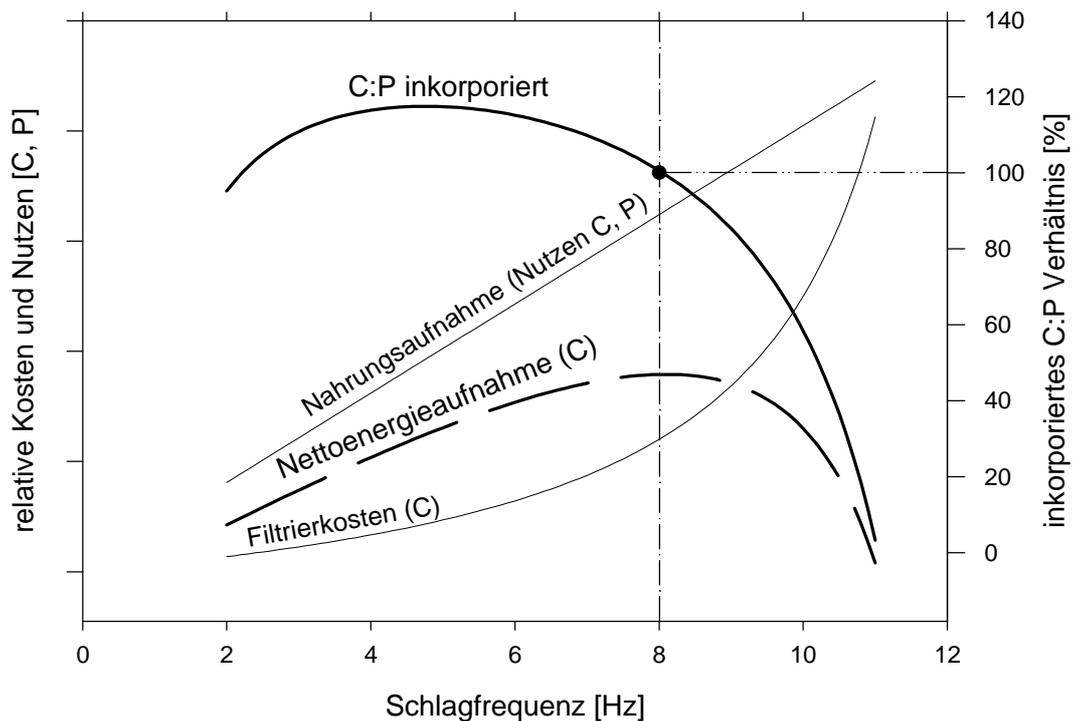


Abbildung 3.24 Kosten-Nutzen-Analyse der Filtrieraktivität

Dargestellt sind die relativen energetischen Kosten und Nutzen der Filtrieraktivität, sowie der Verlauf der Nettoenergieaufnahme und des relativen C:P Verhältnisses der inkorporierten Nahrung. Bei ca. 8 Hz liegt das Maximum der Nettoenergieaufnahme und das relative C:P Verhältnis wurde dort auf 100 % gesetzt (siehe Text).

Während in dem Modell die Nettoenergieaufnahme sowohl von der Nahrungsaufnahme als auch von den Kosten der Filtrieraktivität beeinflusst wird, hängt die Ressourcenaufnahme nur von der Quantität der Nahrungsaufnahme ab. Das Verhältnis, in dem Energie (C) und Ressourcen (P) inkorporiert werden, ist daher abhängig von der Filtrieraktivität. Bei einer Schlagfrequenz von 8 Hz, der optimalen Filtrieraktivität zur Maximierung der Nettoenergieaufnahme, wurde das relative C:P Verhältnis der inkorporierten Nahrung als 100 % definiert. Eine Änderung der Filtrieraktivität verändert auch das relative C:P Verhältnis der inkorporierten Nahrung. Aufgrund der stöchiometrischen Homöostasis der Tiere, benötigen die Tiere ein bestimmtes C:P Verhältnis, um optimal zu wachsen. Wenn das Futter von geringer Qualität ist, also ein höheres C:P Verhältnis hat als vom Tier benötigt, würde das Tier bei der 'optimalen' Filtrieraktivität einen Überschuß an Energie (C) haben und nicht ausreichend Ressourcen (P) aufnehmen. Das Wachstum wäre in diesem Fall phosphatlimitiert. Wird die Filtrieraktivität nun leicht erhöht, kommt es zu einer verringerten Nettoenergieaufnahme und gleichzeitig zu einer erhöhten Nahrungsaufnahme. Die Ressourcenaufnahme steigt und das relative C:P Verhältnis der inkorporierten Nahrung liegt dann wieder in einem optimalen Bereich. In Abbildung 3.24 kann das relative C:P Verhältnis durch eine Steigerung der Filtrieraktivität von 8 Hz auf 10 Hz um ca. 40 % verringert werden. Durch die Steigerung der Filtrieraktivität kann das Tier mehr Nahrung in einem optimalen C:P Verhältnis aufnehmen. Dies gilt allerdings nur, wenn erstens Energie im Überschuß vorhanden ist, also grundsätzlich nur oberhalb des Schwellenwertes des Nullwachstums, und wenn zweitens die Aufnahmekapazität noch nicht voll ausgelastet ist, also hauptsächlich unterhalb des ILL.

In Abbildung 3.25 sind schematisch die Modellvoraussagen für die Wachstumsraten bei unterschiedlicher Futterquantität und -qualität dargestellt. Der Verlauf der Isolinien für die Wachstumsraten wurde dabei anhand mehrerer Parameter schematisch eingezeichnet.

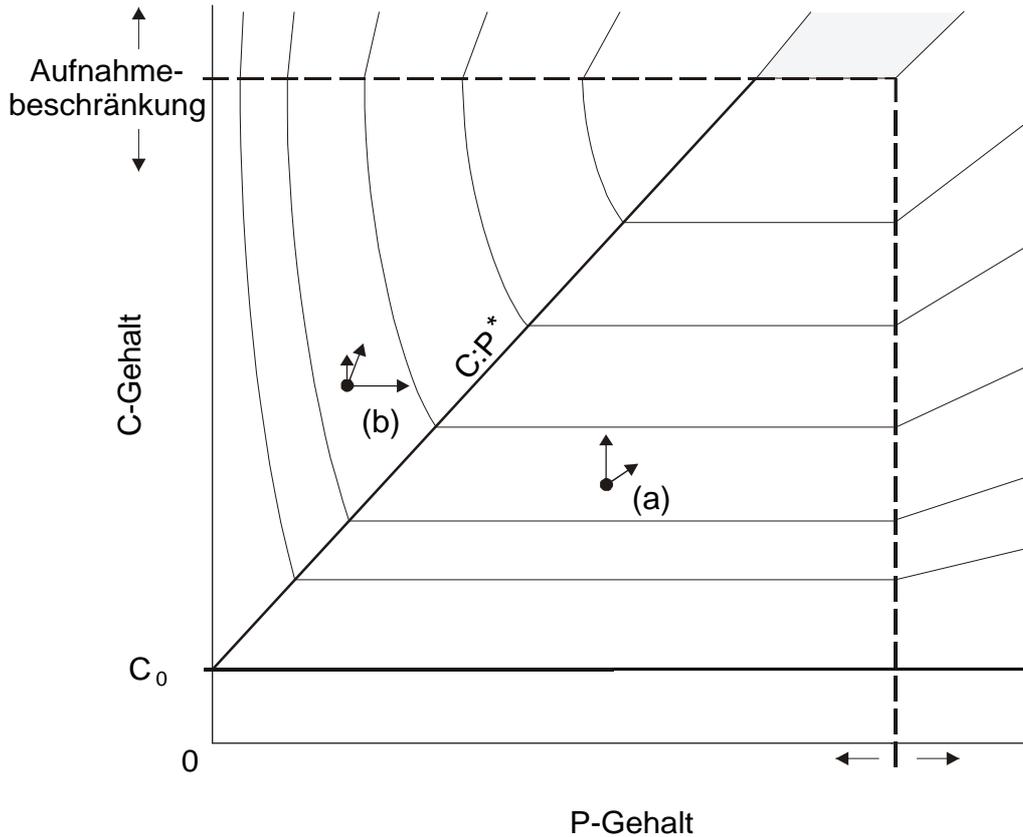


Abbildung 3.25 Wachstumsraten bei unterschiedlicher Quantität und Qualität des Futters

Dargestellt sind schematisch die Wachstumsraten für den Energie- (C) und Ressourcen- (P) des Futters. $C:P^*$ bezeichnet das optimale C: P Verhältnis vom Futter. Die gestrichelte Linie stellt eine Aufnahmebeschränkung durch Volumen (V) oder Gehalt (G) der Nahrung dar (siehe Text). Die grauschattierte Fläche bezeichnet maximale Wachstumsraten. Das Wachstum nimmt bis zum Schwellenwert des Nullwachstums (C_0) den Isolinien entsprechend kontinuierlich ab. Die Punkte stellen Futterkonzentrationen dar, phosphatlimitiert (a) und co-limitiert (b). Die Pfeile stellen die Änderung der Wachstumsrate durch eine Zunahme des P-Gehalts (horizontal), des C-Gehalts (vertikal) und der Futterkonzentration (diagonal) bei der entsprechenden Futterkonzentration dar.

Unterhalb des Schwellenwerts des Nullwachstums (C_0) findet kein Wachstum statt. Für den P-Gehalt ist kein Schwellenwert vorhanden. Die mit $C:P^*$ beschriftete Linie bezeichnet das optimale C:P Verhältnis des Futters und ist gleichzusetzen mit dem C:P Verhältnis des Tiers nach Berücksichtigung des Grundumsatzes. Auf dieser Linie maximiert das Tier die Nettoenergieaufnahme und assimiliert die Nahrung in einem optimalen C:P Verhältnis. Die Wachstumsrate ist maximal beim Schnittpunkt von $C:P^*$ mit der Aufnahmebeschränkung. Eine Aufnahmebeschränkung kann durch einen von mehreren Faktoren gegeben sein und wird gebräuchlich als ILL bezeichnet. In diesem Fall wird die Aufnahme durch eine

maximale Assimilationsrate oder durch eine maximale Ingestionsrate begrenzt, d.h. entweder von dem Gehalt (G) oder dem Volumen (V) der Nahrung. Das Einsetzen einer Aufnahmebeschränkung (für G oder V) hängt von der Art der Nahrung ab und ist variabel. Eine Trennung von Quantität und C-Gehalt der Nahrung ist in Abbildung 3.25 nicht möglich und daher ist auch die Aufnahmebeschränkung nicht absolut. Dadurch kann auch die Lage der Isolinien zwischen der maximalen Wachstumsrate und dem Nullwachstum nur schematisch dargestellt werden.

Unterhalb der C:P* Linie hat die Nahrung mehr Phosphat als das Tier benötigt. Überschüssiges Phosphat kann nicht für das Wachstum genutzt werden und daher verlaufen die Isolinien unterhalb C:P* parallel zur Phosphat-Achse. Eine Zugabe von Phosphat hat keinen Effekt, die Tiere sind energie-limitiert (**a** in Abbildung 3.25). Durch die Zugabe von Energie (C) zum Futter kann unterhalb der Aufnahmebeschränkung (G) die Wachstumsrate erhöht werden. Durch eine Erhöhung der Futtermenge kann ebenfalls das Wachstum verbessert werden, jedoch nur bis die Aufnahmebeschränkung (V) einsetzt. Danach ist die Wachstumsrate konstant.

Oberhalb der C:P* Linie ist das Tier potentiell phosphat-limitiert. Allerdings kann nach dem oben besprochenen Mechanismus die überschüssige Energie verwendet werden, um mehr Phosphat zu erhalten und das C:P Verhältnis der Nahrung dem C:P* anzupassen. Dadurch wird das Phosphat zu einer quasi substituierbaren Ressource. Die Tiere sind co-limitiert (**b** in Abbildung 3.25). Dementsprechend verlaufen die Isolinien nicht parallel zur Energie-Achse, vielmehr steigt die Wachstumsrate sowohl bei der Zugabe von Phosphat als auch bei alleiniger Zugabe von Energie (C). Die Zugabe von Energie kann sich allerdings nur im Rahmen der Aufnahmebeschränkung (G) bewegen. Durch eine Erhöhung der Futtermenge kann ebenfalls das Wachstum verbessert werden. Zusätzliche Zufuhr von Energie oder eine Erhöhung der Futtermenge hat oberhalb der Aufnahmebeschränkung (V) keinen Effekt auf die Wachstumsrate.

Sowohl die Zugabe von Phosphat als auch die von Energie, wenngleich im geringeren Maße, bewirkt oberhalb von C:P* und unterhalb der Aufnahmebeschränkung eine Erhöhung der Wachstumsraten. Damit ist in diesem Bereich eine Co-Limitierung von C und P vorhanden. Eine reine Phosphat-Limitierung ist daher nur oberhalb der Aufnahmebeschränkung (G und V) zu erwarten, da dann keine Kompensation möglich ist.

3.5 Experimentelle Überprüfung der Modellvoraussagen

Die Versuche zum Einfluß der Futterqualität auf die Filtrieraktivität von Daphnien wurden mit phosphat-limitierten *Scenedesmus* durchgeführt. Im ersten Versuchsansatz wurden die Versuchstiere in einem Durchflußsystem bei 0.5 mgC/L phosphat-limitierten Algen gehalten. Im Experiment wurden phosphat-limitierte Algen verwendet, die entweder ohne Phosphat-Zugabe (P^-) benutzt wurden oder vor der Verwendung mit Phosphat angereichert wurden (P^+). Die Filtrieraktivität der Tiere wurde kontinuierlich bei wechselnder Algenqualität gemessen. In der ersten Versuchsserie konnten nur 3 Tiere gemessen werden (Abbildung 3.26). Die Tiere reagierten auf die Futterqualität mit einer Erhöhung der Filtrieraktivität bei geringer Qualität (P^-) und einer Verringerung der Filtrieraktivität bei höherer Qualität (P^+).

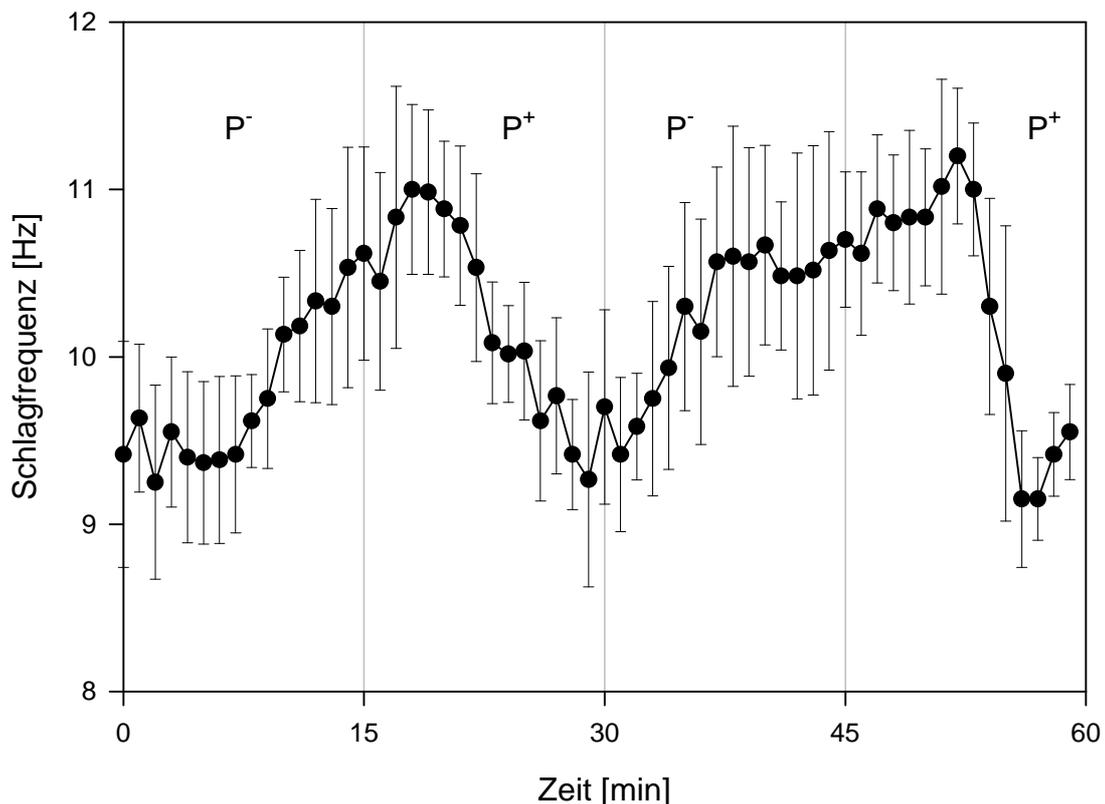


Abbildung 3.26 Reaktion der Daphnien auf Algen unterschiedlicher Futterqualität

Dargestellt ist die Filtrieraktivität von Tieren ($n = 3$), die unter phosphat-limitierten Bedingungen aufgewachsen sind. Die Fehlerbalken stellen den Standardfehler dar. Der Wechsel von einer Phase in die nächste findet um ca. 3 min verzögert statt.

Aufgrund der geringen Anzahl an Versuchstieren wurden weitere Versuchsreihen angesetzt. In den folgenden Versuchsreihen stellte sich jedoch heraus, daß die Ergebnisse der ersten Versuchsreihe nicht reproduziert werden konnten. Da bei der Vorzucht der Daphnien filtriertes Seewasser benutzt wurde, das saisonal variierende Phosphat-Konzentrationen enthielt, gelang es nicht die Tiere unter Bedingungen zu halten, die identisch mit denen der ersten Versuchsreihe waren. Das Seewasser wird vor dem Filtrieren beim Lagern im Vorratsbehälter durch den Abbau des Phytoplanktons mit Phosphat angereichert. Im Versuch können die phosphat-limitierten Algen innerhalb weniger Minuten den gelösten Phosphat aus dem filtriertem Seewasser aufnehmen (vergleiche Abbildung 2.5) und stellen dann eine höhere Futterqualität für die Daphnien dar. Wenn die Tiere bei dieser Futterqualität nicht durch Phosphat limitiert sind, ist nach den Modellvoraussagen auch nicht mit einer Reaktion der Filtrieraktivität auf Futter mit unterschiedlichem Phosphat-Gehalt zu rechnen.

Da der Phosphat-Gehalt des filtrierten Seewassers nicht konstant war, wurde die Aufzucht bei weiteren Versuchen zur Futterqualität mit einem künstlichen, phosphat-freien Medium durchgeführt, um sicherzustellen, daß die Tiere beim Versuch durch Phosphat limitiert waren. Bei dem Wechsel zum phosphat-freien Medium stellte sich jedoch heraus, daß die Tiere unter den Bedingungen von 0.5 mgC/L phosphat-limitierten Algen sehr schlecht wuchsen. Anscheinend war diese Kombination von Futterquantität und -qualität unzureichend. Daher wurde in einem zweiten Versuchsansatz die Futterquantität auf 1.0 mgC/L erhöht und eine Reihe von verschiedenen Futterqualitäten getestet.

Im zweiten Versuchsansatz wurden die Versuchstiere (*D. magna*) bei 1.0 mgC/L phosphat-limitierten Algen mit einer Zugabe jeweils 0, 4, 8, 16, 32 und 280 µgP/L im Durchflußsystem mit künstlichem, phosphat-freiem Medium gehalten. Die somatische Wachstumsrate der Tiere wurde durch die Bestimmung der Trockengewichte zu Beginn und nach 6 Tagen ermittelt. Weiterhin wurde die Annahme der Homöostasis bei Daphnien durch die Bestimmung der stöchiometrischen Parameter der Tiere überprüft. Die Filtrieraktivität der Tiere wurde in der Beobachtungskammer für jeweils 30 min in filtriertem Seewasser und anschließend 30 min bei 0.5 mgC/L Standardalgen gemessen.

In Abbildung 3.27 sind die somatische Wachstumsrate und das C:P Verhältnis der Tiere nach 6 Tagen bei unterschiedlicher Futterqualität dargestellt. Die Tiere zeigen bei mittlerem Phosphat-Gehalt der Algen ein maximales Wachstum. Sowohl bei höheren als auch bei niedrigeren Phosphat-Gehalten nimmt das Wachstum der Tiere ab. Das C:P Verhältnis der Tiere nimmt mit Zunahme des C:P Verhältnisses der Algen leicht zu. Allerdings ist das C:P Verhältnis wesentlich stabiler als das der Algen.

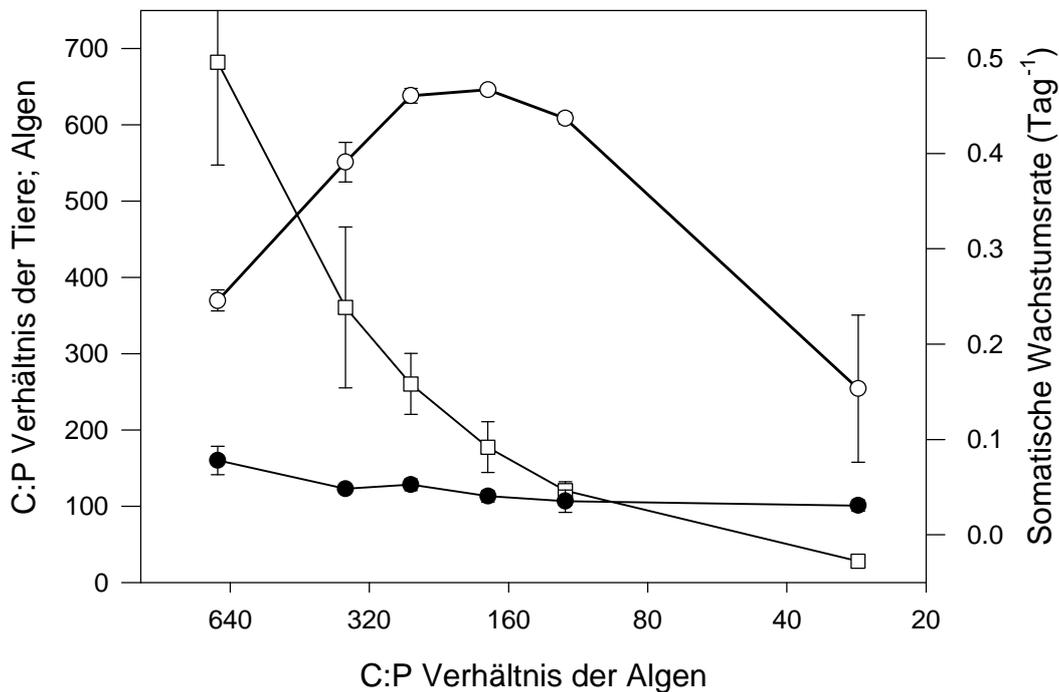


Abbildung 3.27 Wachstum bei unterschiedlicher Futterqualität

Dargestellt ist die somatische Wachstumsrate der Tiere (○) und das C:P Verhältnis der Tiere (●) bei gleicher Algenkonzentration, jedoch mit unterschiedlichem Phosphat-Gehalt der Algen (□). Die Fehlerbalken bezeichnen die Standardfehler.

In Abbildung 3.28 ist die durchschnittliche Filtrieraktivität der Daphnien aus den Ansätzen mit unterschiedlicher Futterqualität dargestellt. Zum Vergleich ist die somatische Wachstumsrate der Tiere innerhalb von 6 Tagen aus Abbildung 3.27 aufgetragen. Da bei allen Ansätzen die gleiche Futterquantität verwendet wurde, sind Unterschiede zwischen den Ansätzen auf die unterschiedliche Futterqualität zurückzuführen. Zur Messung der Filtrier-

aktivität wurden jeweils 2 Daphnien verwendet, mit Ausnahme der Ansätze mit dem niedrigsten Phosphat-Gehalt (680 C:P, 3 Tiere) und mit dem höchsten Phosphat-Gehalt (28 C:P, 1 Tier), bei dem nur eine geringe Anzahl der Tiere überlebte. Im Gegensatz zum Verlauf des Wachstums, ist bei der Filtrieraktivität eine starke Erhöhung bei sehr geringer Futterqualität (hohes C:P Verhältnis) zu beobachten. Dies gilt sowohl für die maximale Filtrieraktivität, gemessen bei filtriertem Seewasser ohne Futter, als auch für die Filtrieraktivität bei 0.5 mgC/L. Mit der Ausnahme des einen Tiers, das bei sehr geringem C:P Verhältnis der Algen gehalten wurde, nimmt die Filtrieraktivität nach Zugabe von Futter ab (Wilcoxon matched pairs test; $p < 0.001$).

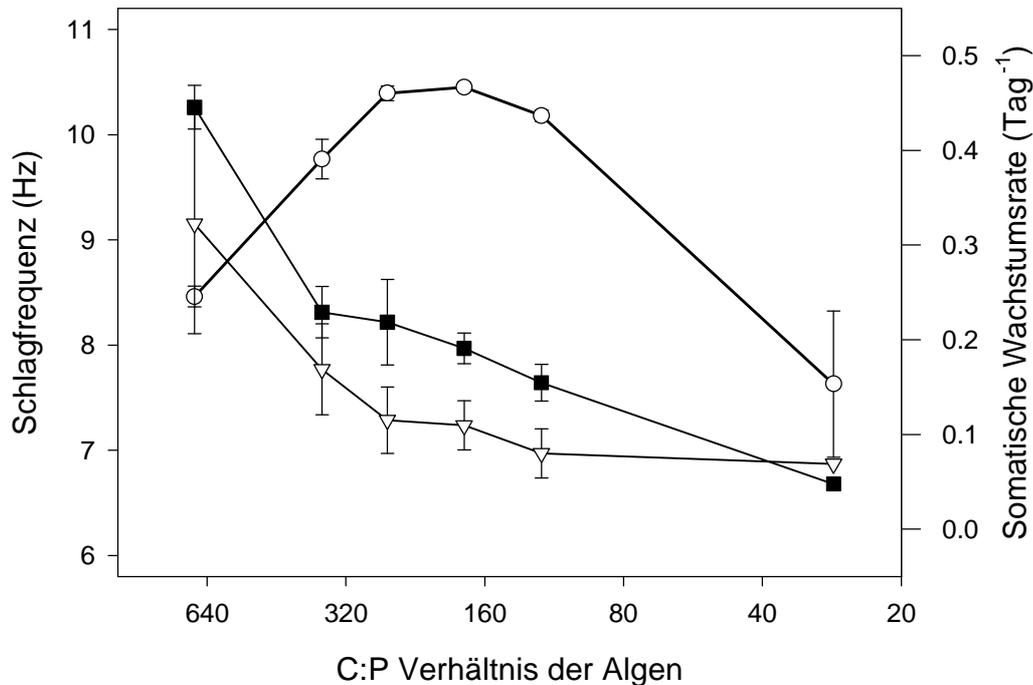


Abbildung 3.28 Filtrieraktivität bei unterschiedlicher Futterqualität

Dargestellt ist die durchschnittliche Filtrieraktivität von Tieren ohne Futter (□) und mit 0.5 mgC/L (○), die bei gleichen Mengen von Algen mit unterschiedlichem Phosphat-Gehalt gehalten wurden, sowie das Trockengewicht der Tiere nach 6 Tagen (■). Fehlerbalken bezeichnen den Standardfehler. Für die Messung der Filtrieraktivität standen jeweils 3 Tiere bei 680 C:P, 1 Tier bei 28 C:P und sonst 2 Tiere zur Verfügung.

4 Diskussion

Organismen leben in einer veränderlichen Umwelt. Sowohl biotische als auch abiotische Faktoren sind räumlich und zeitlich variabel. Die Variabilität eines Habitats kann durch die Frequenz und Amplitude der Faktoren oder der Störung beschrieben werden. Die Verteilung und Koexistenz von Organismen aufgrund dieser Variabilität (Störung) ist eine wesentliche Aussage der IDH (intermediate disturbance hypothesis; CONNELL 1978). Ein grundlegendes Problem der IDH besteht jedoch in der Definition von Störung. Störungen in der räumlichen und zeitlichen Kontinuität eines Habitats werden von den Organismen häufig nicht als Störung wahrgenommen, da diese an die Variabilität des Habitats angepaßt sind. Je nach Art und Stärke der Störung können Anpassungen dabei z.B. den Lebenszyklus, die Morphologie, die Physiologie oder aber das Verhalten betreffen. Beispiele dieser Anpassungen gibt es auch aus dem Bereich der Daphnien. Veränderungen in der Größe bei der ersten Reproduktion oder der Eigröße, die Induzierung der Zyklomorphose, der Vertikalmigration oder der Produktion von Dauereiern sind Beispiele einer Anpassung von Daphnien an die Variabilität ihrer Umwelt.

Die Möglichkeit auf kleinräumige und kurzfristige Variabilität im Habitat zu reagieren, beruht hauptsächlich in einer Verhaltensanpassung. In Bezug auf Variabilität in den Nahrungsbedingungen betrifft dies maßgeblich die Optimierung des Nahrungserwerbs, bei Daphnien das Filtrierverhalten. Das Filtrierverhalten, bestehend einerseits aus der räumlichen Verteilung der Daphnien relativ zum Futter und andererseits aus der Filtrieraktivität, wurde bei verschiedenen Nahrungsbedingungen untersucht. Die Nahrungsbedingungen im Habitat können sich sowohl in der Futterquantität als auch in der Futterqualität unterscheiden.

Der adaptive Wert eines Verhaltens steht im engen Zusammenhang mit der Umwelt. Die reine Existenz eines plastischen Verhaltens kann nicht ausreichen, das Verhalten als eine Anpassung zu beurteilen. Daher muß ein direkter Bezug des Verhaltens an die Bedingungen des Habitats hergestellt werden. Die Bedingungen für eine Anpassung des Filtrierhaltens werden im wesentlichen durch eine zeitliche und räumliche Variabilität der Ressourcen im Habitat gegeben.

4.1 Beschreibung des Habitats

Im Vergleich zu terrestrischen Lebensräumen wird das Pelagial eines Sees sowohl räumlich als auch zeitlich als relativ konstant angesehen (HUTCHINSON 1957; LAMPERT & SOMMER 1993). Dies liegt zum einen an der fehlenden Struktur und zum anderen an der puffernden Wirkung des Wassers. Jedoch gerade durch diese puffernde Wirkung des Wassers können entstandene Unterschiede sich über einen langen Zeitraum aufrechterhalten. Vermischungsprozesse erfolgen im Wasser hauptsächlich über turbulente Diffusion, Eddy Diffusion, und werden durch Dichteunterschiede und die Viskosität des Wassers behindert. Besonders im kleinräumigen Maßstab wird die Viskosität des Wassers einer Vermischung entgegen wirken und eine potentielle Variabilität in der Verteilung aufrechterhalten.

Im Rahmen dieser Arbeit wurde exemplarisch die kleinräumige Variabilität eines Habitats, des mesotrophen Schöhsees, beschrieben. Dabei wurde die räumliche und zeitliche Verteilung von Chlorophyll-a als Maß der Ressourcenverteilung im Habitat gewertet. Die gemessenen Chlorophyll-Konzentrationen um $2 \mu\text{gChl/L}$ sind vergleichbar mit anderen Untersuchungen im Schöhsee in den Jahren 1992 - 1995 (FUBMANN 1996a).

4.1.1 Vertikale Ressourcenverteilung im Schöhsee

Der Schöhsee ist ein typischer dimiktischer See. Der Wasserkörper ist somit im Sommer geschichtet. Zusammen mit dem Lichtgradienten ergibt sich eine vertikale Strukturierung der Wassersäule. Sekundär entsteht durch biotische und abiotische Prozesse eine weitere Differenzierung des Wasserkörpers. Es ist z.B. bekannt, daß sich Organismen in dieser vertikalen Struktur in bestimmten Tiefen aktiv einschichten können. Außerdem führt der starke Dichtegradient an der Thermocline zu einer Verlangsamung der Sinkgeschwindigkeit, so daß es passiv zu einer erhöhten Partikelkonzentration an der Sprungschicht kommen kann.

Die Vorhersagbarkeit der Ressourcenverteilung hängt wesentlich von dieser Strukturierung ab. Während der Sommerstagnation ist die Sprungschicht relativ stabil (Abbildung 3.2). Sowohl die aktive als auch die passive Einschichtung an der Thermocline sollten daher ebenfalls relativ stabil sein, was wiederum zu einer hohen Vorhersagbarkeit der Ressourcenverteilung in dieser Wassertiefe führt. Dies läßt sich exemplarisch für den Schöhsee im

Zeitraum von zwei Wochen Ende Juni beobachten. In diesem Zeitraum kommt es im Schöhsee an der Thermocline zu einem Tiefen-Chlorophyll-a-Maximum (Abbildung 3.3). Die Variation in diesen zwei Wochen ist für den Bereich um die Sprungschicht am geringsten, die Vorhersagbarkeit somit am höchsten (Abbildung 3.4). Im Oberflächenwasser ist die höchste zeitliche Variation vorhanden. Für die Daphnien bedeutet dies, daß trotz der vertikalen Strukturierung des Wasserkörpers die Ressourcenverteilung und damit die exakten Nahrungsbedingungen in der Wassersäule während einer Woche nicht vorhersagbar sind. Auch FUBMANN (1996a), der Chlorophyll-Messungen aus drei Wassertiefen (2, 6 und 10 m) darstellt, findet im Juli höhere Chlorophyll-Konzentrationen in den tieferen Wasserschichten. Er beschreibt weiterhin, daß es zu Schwankungen in der vertikalen Verteilung kommt, sowohl saisonal als auch zwischen verschiedenen Jahren.

Ein weiterer Aspekt der Freilanduntersuchungen ist die Messung des Phycoerythrins. Diese Daten geben Hinweise auf die qualitative Variabilität des Habitats in Bezug auf die Zusammensetzung des Phytoplanktons. Die vom Chlorophyll-a verschiedene Verteilung des Phycoerythrins mit einem Maximum unterhalb der Sprungschicht weist auf eine unterschiedliche Zusammensetzung des Sestons innerhalb der Wassersäule hin (Abbildung 3.5). Diese einfache Unterscheidung zeigt, daß die Tiefe, in der sich die Tiere aufhalten, maßgeblich die Zusammensetzung der zur Verfügung stehenden Nahrung beeinflusst. Da Daphnien nicht in der Lage sind Partikel selektiv zu filtrieren, ist für eine optimale Nahrungsaufnahme die Wahl des Aufenthaltsorts entscheidend. Untersuchungen im Schöhsee von SCHÖPS (1999) ergaben, daß die Wachstumsraten von Daphnien bei natürlichem Seston aus unterschiedlichen Tiefen zeitlich starken Schwankungen unterlagen. Es kann also nicht pauschal gesagt werden in welcher Tiefe die besten Wachstumsbedingungen herrschen. Die Qualität des Sestons ist sowohl räumlich (diese Untersuchung) als auch zeitlich (SCHÖPS 1999) variabel.

Die Vertikalverteilung der Ressourcen ist nicht homogen. Die zeitliche Variabilität der vertikalen Ressourcenverteilung im Habitat entspricht auf der für Daphnien relevanten Zeitskala in Bezug auf Futterquantität und -qualität einem nicht vorhersagbaren Habitat. Während die generellen saisonalen Voraussagen des PEG-Modells (SOMMER *et al.* 1986) auch im Schöhsee nachvollzogen werden können (z.B. FUBMANN 1996a), zeigen die Untersuchungen, daß die saisonalen Trends von täglichen Vorgängen überlagert werden, die nicht vorhersagbar sind. Diese chaotischen Schwankungen spielen sich in einem Zeitraum

von wenigen Tagen oder sogar Stunden ab. Der Lebenszyklus der Daphnien beträgt im natürlichen Habitat nur wenige Wochen, so daß generelle Trends von mehreren Wochen keine Rolle spielen. Das Habitat ist daher für Daphnien zeitlich sehr heterogen.

4.1.2 Horizontale Ressourcenverteilung im Schöhsee

Die horizontalen Profile beschreiben in erster Linie die räumliche Ressourcenverteilung im Schöhsee. Räumlich heterogene Ressourcenverteilungen wurden schon in der Literatur beschrieben (z.B. MALONE & MCQUEEN 1983). Meistens handelt es sich aber um Trends, z.B. durch Wind induzierte Gradienten, die sich über den gesamten See erstrecken (siehe VERHAGEN 1994). Trends, also Gradienten mit einem globalem Maximum, sind aufgrund der Distanzen bei der Beurteilung des Filtrierverhaltens von Daphnien in Bezug auf eine Anpassung an ein variables Habitat relativ unbedeutend. Aus demselben Grund wurden bei der Auswertung der horizontalen Profile Schwankungen über 20 m nicht berücksichtigt.

Bei der Betrachtung der Horizontalprofile fällt auf, daß die Chlorophyll-Konzentration relativ homogen über den gesamten See verteilt ist. Große Unterschiede in der Chlorophyll-Konzentration wie im unteren Profil in Abbildung 3.6 bilden die Ausnahme. Dennoch gibt es wesentliche Unterschiede zu den Eichmessungen, die einer homogenen Verteilung am nächsten kommen. Nachdem Trends und Wellenlängen über 40 m, sowie das Hintergrundrauschen vom Datensatz entfernt wurden, sind nur noch Schwankungen vorhanden, die im Bereich von 1 - 20 m liegen (vgl. Abschnitt 2.2.3). In Abbildung 3.8 wird deutlich, daß die Freilanddaten teilweise wesentlich höhere Schwankungen in der Chlorophyll-Konzentration aufweisen als die Eichmessungen, die annähernd homogen verteilt waren. Der Bereich in dem diese Schwankungen auftreten ist mit ca. 3 m die unmittelbare Umgebung eines Individuums. Weiterhin wird aus dieser Abbildung ersichtlich, daß die Streuung im Freiland sehr unterschiedlich sein kann, aber auch annähernd homogen.

Das Fehlen von distinkten, horizontalen Patchen mag auf der eine Seite auf eine homogene Verteilung hinweisen, kann aber andererseits auch durch die Einwirkung des Konsumenten entstehen. Die Auswirkung des Fraßdrucks auf die Verteilung der Ressource in einem heterogenen Habitat wird durch die relative Mobilität des Konsumenten entscheidend beeinflusst. Ein schneller Konsument hat im allgemeinen eine ausgleichende Wirkung auf die

Ressourcenverteilung. Wenn der Konsument eine höhere Ressourcenkonzentration finden und diese stark vermindern kann, wird die höhere Ressourcenkonzentration schnell auf die umgebende Ressourcenkonzentration reduziert werden (siehe SUTHERLAND 1996). Für Freilandmessungen bedeutet dies, daß die Verteilungen der Ressourcen nicht ohne den (ausgleichenden) Einfluß des Konsumenten gemessen wird und daher nicht direkt der Ressourcenverteilung entspricht, die der Konsument antrifft.

Enclosure-Experimente im Schöhsee zeigten, daß das Phytoplankton durch das Zooplankton kontrolliert wird (z.B. FUBMANN 1996b). Dies bedeutet, daß die Voraussetzungen für eine ausgleichende Wirkung von *Daphnia* auf die Phytoplanktonverteilung im Schöhsee gegeben sind, denn das Phytoplankton im Schöhsee kann wesentlich höhere Konzentrationen aufbauen, während Daphnien kleinräumig erhöhte Algenkonzentrationen finden und effektiv reduzieren können (siehe Abschnitt 4.2).

4.2 Anpassung an räumliche Variabilität

In den Freilanduntersuchungen konnte verdeutlicht werden, daß die Ressourcenverteilung im Habitat kleinräumig heterogen und teilweise nicht vorhersagbar ist. In den folgenden Experimenten wurde untersucht, wie Daphnien auf die räumliche Variabilität der Umwelt reagieren.

4.2.1 Großräumige Verteilung

In den Planktontürmen wurde überprüft wie Daphnien auf eine nicht vorhersagbare, kleinräumige Ressourcenverteilung reagieren. Dazu wurde sowohl der Zeitpunkt als auch der Ort der Futterzugabe variiert.

Die kleinräumige Zugabe einer hohen Futterkonzentration hat eine drastische Auswirkung auf die Vertikalverteilung der Daphnien. Dabei ist es egal, ob das Futter in die obere Sprungschicht (Abbildung 3.12) oder in die untere Sprungschicht (Abbildung 3.13) hinzugefügt wird. In beiden Fällen sind nach nur 2 ½ h die meisten Daphnien innerhalb der Futterschicht. Die Zunahme des Anteils der Daphnien in der entsprechenden Tiefe beträgt im Durchschnitt 300 – 500 %. Weiterhin ist in fast allen anderen Wassertiefen eine Abnahme der Abundanzen festzustellen, teilweise bis zu 80 %. Die Zunahme in der Futter-

schicht beruht demnach nicht nur auf einer lokalen Veränderung der Verteilung in der direkten Umgebung der Futterschicht sondern auch darauf, daß Tiere aus anderen Schichten zuwandern. Die lokale kleinräumige Zugabe von Futter zeigt daher einen Effekt auf die Verteilung der Daphnien über die gesamte Wassersäule.

Es stellt sich die Frage nach den Mechanismen, die über mehrere Meter hinweg zur globalen Aggregation der Daphnien in der Futterschicht führen. Ein direkter Einfluß oder ein chemisches Signal durch die hinzugefügten Algen ist nur in unmittelbarer Nähe der Futterschicht möglich. Da die Algen bei diesen Versuchen stabil in der Thermocline geschichtet sind, ist eine Verteilung durch Diffusion oder Turbulenzen auszuschließen. Als Alternative würde ein visuelles Signal in Frage kommen. Es ist bekannt, daß Daphnien auf Veränderungen in der Lichtintensität reagieren (VAN GOOL & RINGELBERG 1995; YOUNG & GETTY 1987; YOUNG *et al.* 1984). Generell ist ein Einfluß durch visuelle Signale in diesen Versuchen unwahrscheinlich. Bei einer Zugabe des Futters in der oberen Sprungschicht könnte die Veränderung in der Lichtintensität die Abnahme der Daphnien in den tieferen Schichten erklären, nicht jedoch die in den oberen Wasserschichten. Ebenso verhält es sich bei den Versuchen mit der Futterzugabe in der unteren Sprungschicht, wobei sich hier die meisten Tiere oberhalb der Futterzugabe aufhalten und hier keine Veränderung der Lichtintensität zu erwarten ist.

Da durch die Futterzugabe weder chemische noch physikalische Signale über mehrere hinweg Meter zu erwarten sind, ist anzunehmen, daß die globale Aggregation der Daphnien in der Futterschicht auf einer kontinuierlichen Mobilität der Daphnien über die gesamte Wassersäule beruht. Die stabile Vertikalverteilung der Daphnien ohne Futterzugabe (Abbildung 3.9) ist dem entsprechend ein dynamisches Gleichgewicht. Es entsteht aus der Summe der Daphnien, die in jeder Wassertiefe eine entsprechende Zeit verweilen. Die Dauer des Aufenthalts in einer bestimmten Wassertiefe ist von den dort momentan herrschenden Bedingungen abhängig. Veränderungen in den Bedingungen führen ihrerseits zu einer sofortigen Veränderung der Verweildauer.

Daphnien weisen keine statische Vertikalverteilung auf, sondern wandern ständig über die gesamte Wassersäule, was sich als ein Suchverhalten interpretieren läßt. Durch ein Suchverhalten können Daphnien günstige Bedingungen finden, z.B. erhöhte Futterkonzentrationen, die zeitlich und räumlich begrenzt auftreten. In einem homogenen, zeitlich stabilen

Habitat wäre dieses Verhalten von keinem Nutzen. In einem heterogenen und zeitlich variablen Habitat, wie z.B. durch die Freilanduntersuchungen beschrieben (Abschnitt 4.1), ist dieses Verhalten durchaus sinnvoll und kann als Adaptation an diese variable Umwelt verstanden werden.

Ein solches Verhalten könnte jedoch auch Kosten verursachen, z.B. durch die Schwimmbewegungen. Aus physikalischer Sicht ist jedoch mit keinem Mehraufwand zu rechnen. Beim Aufenthalt in einer bestimmten Tiefe muß Energie aufgewandt werden, um ein Absinken zu verhindern. Beim Aufsteigen in der Wassersäule muß zwar zusätzliche Energie aufgewandt werden, diese kann jedoch beim Absinken bis zur Ausgangstiefe wieder eingespart werden. Solange die Daphnien nicht aktiv nach unten schwimmen, sollten die Kosten somit ausgeglichen sein. Die physiologischen Kosten dieses Verhaltens sind schwer abzuschätzen. Es ist möglich, daß z.B. die Effizienz des Schwimmens mit der Geschwindigkeit oder mit zunehmender Temperatur abnimmt. Dadurch könnten physiologische Kosten beim Wanderverhalten entstehen. LOOSE & DAWIDOWICZ (1994) konnten in ihren Versuchen jedoch keine meßbaren Kosten des Schwimmens feststellen.

4.2.2 Kleinräumige Verteilung

Die kleinräumige Verteilung der Daphnien relativ zu einer Futterschicht wurde in der Planktonorgel untersucht. Ähnlich wie in den Versuchen in den Planktontürmen wurde hier eine erhöhte Futterkonzentration an der Sprungschicht erzeugt. Während die Versuche in den Planktontürmen zeigen, daß Daphnien erhöhte Futterkonzentrationen innerhalb kürzester Zeit finden, unabhängig von der Position der Futterschicht und selbst über größere Distanzen hinweg, ermöglichen es die Versuche in der Planktonorgel die Verteilung der Daphnien und die Auswirkung auf die Futterschicht genauer zu verfolgen.

In Abbildung 3.15 ist ersichtlich, daß die Futterschicht durch das Filtrierverhalten, Schwimmverhalten und Filtrieraktivität, innerhalb weniger Stunden an die umgebene Futterkonzentration angeglichen wird. Unter der Voraussetzung, daß sich alle Daphnien innerhalb der Futterschicht befinden, entspricht die eingezeichnete theoretische Abnahme der Algenkonzentration einer maximalen Abnahme der Futterkonzentration durch Grazing. In den ersten Stunden nach der Schichtung nimmt die beobachtete Futterkonzentration in

den Versuchen mit Daphnien stärker ab als durch Grazing der Tiere allein möglich wäre. Dies deutet auf eine Vermischung der Algensuspension durch die turbulenten Filtrier- und Schwimmbewegungen der Daphnien hin. Nach 5 – 6 h ist die Abnahme der Futterkonzentration jedoch geringer als vorausgesagt. Dies liegt daran, daß die Daphnien sich zu diesem Zeitpunkt wieder über einen größeren Bereich ausgebreitet haben und die Anzahl der Tiere im Patch stark abgenommen hat. Bei der Berechnung wird aber weiterhin davon ausgegangen, daß sich alle Daphnien innerhalb der Futterschicht aufhalten. Grundsätzlich ist die Abnahme der Futterkonzentration durch die Aktivität der Daphnien wesentlich beschleunigt. Mit Tieren ist die Futterkonzentration nach 2 – 3 h um 50 % reduziert, während diese Abnahme ohne Tiere erst nach 7 – 9 h zu verzeichnen ist. Eine ausgleichende Wirkung der Daphnien auf die Verteilung der Futterkonzentration im Freiland, wie in Abschnitt 4.1.2 besprochen, ist daher vorstellbar.

Die Planktonorgel ermöglicht eine genaue Untersuchung der Dynamik der Aggregation der Daphnien in einer Futterschicht. In Abbildung 3.16 ist exemplarisch die zeitliche Entwicklung einer Aggregation von Daphnien dargestellt. Bevor die Futterschicht etabliert wurde, waren die Daphnien in der Röhre in zwei Gruppen unterteilt, eine im oberen Teil der Röhre und eine am Boden der Röhre. Diese Verteilung, die relativ konstant über 2 h war, verändert sich durch die Zugabe von Futter an der Sprungschicht. Nach nur 30 min wird eine Aggregation der Daphnien im Bereich der Futterschicht deutlich. Sowohl die Tiere aus der Nähe der Oberfläche als auch die Tiere vom Boden der Röhre reagieren auf die Futterzugabe. Die maximale Dichte der Aggregation wird nach ca. 2 h erreicht. Danach breitet sich die Aggregation der Tiere über einen immer größeren Bereich aus.

Wie in den Versuchen in den Planktontürmen (Abschnitt 4.2.1) läßt sich die schnelle Reaktion der Daphnien auf die Futterzugabe nur durch ein ständiges Suchverhalten der Tiere erklären. Trotz der unterschiedlichen Größe von Planktontürmen und Planktonorgel sind die Ergebnisse vergleichbar. Die Vertikalverteilung von Daphnien spiegelt die durchschnittliche Verweildauer in den einzelnen Wassertiefen wider, während die Verweildauer von den jeweiligen Bedingungen abhängig ist. Die günstigsten Bedingungen sollten in der Futterschicht sein, da in allen anderen Wassertiefen wesentlich geringere Futterkonzentrationen vorhanden sind.

Unter der Voraussetzung, daß es bei der Nahrungsaufnahme zu keiner mechanischen Interferenz zwischen Individuen kommt, sollten nach der Theorie der Idealen Freien Verteilung (ideal free distribution; IFD; FRETWELL & LUCAS 1970) sich alle Daphnien direkt innerhalb der Futterschicht aufhalten, da die Ingestionsraten nur von der Futterkonzentration abhängig sind. Erst wenn die Futterkonzentration im Patch soweit abgenommen hat, daß sie mit der umgebenden Futterkonzentration übereinstimmt, sollten die Tiere den Patch verlassen. Obwohl der Anteil der Tiere im Bereich der Futterkonzentration mit teilweise über 90 % beträchtlich ist, befinden sich davon nicht alle Tiere direkt innerhalb der Futterschicht wie durch die IFD vorausgesagt. Die Daphnien sind maximal zu 80 % direkt innerhalb der Futterschicht und es gibt große Unterschiede zwischen einzelnen Arten (Klonen) (Abbildung 3.17). *D. pulex* zeigt die schnellste und stärkste Aggregation nach einer Futterzugabe von ca. 1 mgC/L. Die Aggregation von *D. hyalina* ist wesentlich langsamer und es sind deutlich weniger Tiere direkt innerhalb der Futterschicht. *D. magna* zeigt die geringste Reaktion auf eine Futterzugabe. Die Anzahl der Tiere im Bereich der Futterschicht nimmt über die gesamte Versuchsdauer von 6 h zu, erreicht mit maximal 60 % der Tiere nach 5 h jedoch nie das Ausmaß der Aggregationen der anderen Arten. Nach dieser Zeit ist jedoch auch die Futterkonzentration im Patch wesentlich geringer (vgl. Abbildung 3.15).

Für die Abweichung von der IFD kommen mehrere Gründe in Frage. Bei einer sehr hohen Dichte an Tieren im Patch, teilweise 400 Tiere pro Liter, könnte mechanische Interferenz zwischen den Tieren auftreten und so die Futteraufnahme behindert werden. Durch das Ausweichen in den Bereich um die Futterschicht würden die Daphnien der mechanischen Interferenz entgehen und trotz der niedrigeren Futterkonzentration die gleiche Aufnahme rate erzielen. Negative Effekte auf das Wachstum von Daphnien durch hohe Dichten werden in der Literatur beschrieben (z.B. BOERSMA *et al.* 1999; BURNS 1995; HELGEN 1987), jedoch wird in der Regel von chemischen Effekten ausgegangen und nicht von mechanischer Interferenz (siehe jedoch DE BERNARDI *et al.* 1979). In den hier vorgestellten Versuchen gibt es keine Hinweise auf mechanische Interferenz zwischen den Daphnien, denn unabhängig von der absoluten Anzahl der Daphnien im Versuch zeigen die Tiere eine vergleichbares Verteilungsmuster nach der Futterzugabe.

Andere Gründe für ein von der IFD abweichendes Verhalten könnten in Kosten begründet liegen, die nicht von der IFD berücksichtigt werden. So haben z.B. Unterschiede in der Temperatur, wie sie innerhalb der Röhren vorkommen, einen starken Einfluß auf die Ent-

wicklungsdauer der Daphnien. *D. hyalina* hält sich nach der Futterzugabe am Rand der Futterschicht oben im wärmeren, jedoch nicht unten im kälteren Wasser auf. Teilweise werden geringere Temperaturen als der größte Nachteil des vertikalen Wanderverhaltens von Daphnien vermutet (z.B. LOOSE & DAWIDOWICZ 1994). Auch das Wanderverhalten selbst als potentielle Räubervermeidungsstrategie kann ein weiterer Kostenfaktor sein, der von der IFD nicht berücksichtigt wird. Klonale Unterschiede in der Ausprägung des Wanderverhaltens sind bekannt (z.B. DE MEESTER & DUMONT 1989; DE MEESTER *et al.* 1995) und könnten zu einer unterschiedlichen Reaktion einzelner Klone auf die Futterzugabe führen. Diese und andere Kosten sind in den Versuchen nicht auszuschließen.

Eine von der IFD abweichende Verteilung kann jedoch auch darin begründet liegen, daß die Information der Tiere über die Futterbedingungen alles andere als 'ideal' ist. Da Daphnien ein Suchverhalten zeigen, könnte es möglich sein, daß die Tiere, obwohl 'genügend' Futter vorhanden ist, immer wieder auf der Suche nach günstigeren Futterschichten sind. Auch die Möglichkeit, daß einige Tiere die Futterkonzentration noch nicht gefunden haben, z.B. aufgrund geringer Schwimmbewegungen, könnte eine Ursache für ein abweichendes Verhalten darstellen. Diese Erklärung dürfte besonders für *D. magna* in Frage kommen, die zwar eine Tendenz zur Aggregation zeigen, jedoch nur sehr langsam.

Aber auch Gründe, die direkt mit der Futteraufnahme zusammenhängen, können mit den Voraussagen der IFD in Konflikt stehen. *D. hyalina* wandert erst spät in die Futterschicht, da die Futterkonzentration vorher mit 1 mgC/L anscheinend zu hoch ist. Bei einem Versuch, bei dem eine geringere Futterkonzentration verwendet wurde, sind innerhalb von ca. 90 min 84 % der Daphnien im Bereich der Futterschicht (Abbildung 3.18). *D. hyalina* scheint bei geringeren Futterkonzentrationen wesentlich schneller in die Futterschicht zu wandern. Verschiedene Arbeiten zeigen, daß Daphnien in einem horizontalen Futtergradienten zu den höheren Futterkonzentrationen wandern, jedoch besonders hohe Futterkonzentrationen meiden (CUDDINGTON & MCCAULEY 1994; LARSSON 1997; NEARY *et al.* 1994). Die Höhe der maximal tolerierten Futterkonzentration scheint artspezifisch zu sein.

Ein weiterer Aspekt, der sowohl in Abbildung 3.16 als auch in Abbildung 3.18 zu erkennen ist, ist das langsame Absinken der Aggregation der Daphnien, die der absinkenden Futterschicht folgen, und die Ausbreitung der Aggregation nach oben und nach unten. Die Ausbreitung der Aggregation ist offenbar durch das Einsetzen eines Suchverhaltens zu

erklären. Bei dem Versuch mit *D. hyalina* kommt es nach einer zweiten Futterzugabe zu einer sofortigen Aggregation der Tiere, was auf ein ausgeprägtes Suchverhalten der Tiere hinweist (Abbildung 3.18). Die 2. Aggregation reagiert auf eine Futterkonzentration, die sogar geringer ist als die Futterkonzentration, bei der die 1. Aggregation wieder abnahm. Es ist daher anzunehmen, daß das Suchverhalten nicht beim Erreichen einer bestimmten Futterkonzentration einsetzt, sondern durch die Änderung in der Futterkonzentration ausgelöst wird.

4.3 Anpassung an zeitliche Variabilität

Während bei einer räumlichen Variabilität der optimale Aufenthaltsort durch Suchbewegungen erreicht werden kann, ist bei einer zeitlichen Variabilität ein optimaler Zeitraum für das Individuum nicht erreichbar. Häufig sind ungünstige Verhältnisse nur von geringer Dauer. Auf die Futterkonzentration im Habitat bezogen, kann dies wenige Minuten, bei der Bewegung von einem Patch zum nächsten, oder wenige Stunden bedeuten, z.B. durch eine induzierte Vertikalmigration. Als Anpassung an diese kurzfristigen Schwankungen in der Futterkonzentration kommen Verhaltensänderungen in Betracht.

Für Daphnien wurde schon früh die Abhängigkeit der Nahrungsaufnahme von der Futterkonzentration (funktionelle Reaktion; functional response) beschrieben. *Daphnia* gilt in Lehrbüchern (z.B. BEGON *et al.* 1990) als das Beispiel für eine funktionelle Reaktion Typ-1 (HOLLING 1959). Frühe Arbeiten (BURNS 1968; BURNS & RIGLER 1967; MCMAHON 1965; MCMAHON & RIGLER 1963) beschreiben, daß die Nahrungsaufnahme von *Daphnia* linear ansteigt bis zu einer kritischen Futterkonzentration (incipient limiting level, ILL; MCMAHON & RIGLER 1965). RIGLER (1961) vermutet, daß Daphnien unterhalb des ILL nur durch die Menge des filtrierte Wassers beschränkt sind, während oberhalb des ILL die Nahrungsaufnahme konstant ist und durch Ingestions- oder Verdauungskapazität beschränkt wird.

In manchen Arbeiten, die nicht die Nahrungsaufnahme sondern die Filtrieraktivität der Daphnien betrachten, gibt es jedoch Hinweise darauf, daß die Tiere bei geringen Futterkonzentrationen nicht maximal schlagen (z.B. BURNS 1968; PORTER *et al.* 1982). Diese Abnahme der Filtrieraktivität bei geringen Futterkonzentrationen wird allgemein durch

Modelle des optimalen Nahrungserwerbs (optimal foraging theory, OFT MACARTHUR & PIANKA 1966) und im speziellen durch ein Modell für Filtrierer von LEHMAN (1976) vorausgesagt. In diesen Modellen wird angenommen, daß das Verhalten den Nahrungsbedingungen angepaßt werden kann. In den Experimenten wird daher davon ausgegangen, daß das Filtrierverhalten von Daphnien nicht festgelegt ist, sondern im Sinne der OFT angepaßt werden kann (vgl. auch Abschnitt 4.4).

Eine Voraussetzung in dem Modell von LEHMAN (1976) ist, daß die Organismen zu jeder Zeit vollständige Information über die Futterbedingungen im Habitat besitzen. Dies ist jedoch aufgrund der Anzahl der relevanten Faktoren, z.B. Anzahl, Größe, Nahrungsgehalt, Verdaulichkeit und Zusammensetzung der suspendierten Partikel, unwahrscheinlich. Da Daphnien also anscheinend nur unvollständige Information über die Futterbedingungen im Habitat besitzen, diese Information jedoch wichtig für die Anpassung der Filtrieraktivität ist, könnten die Futterbedingungen im vergangenen Zeitraum als Information über die allgemeinen Bedingungen im Habitat dienen.

Bei den Experimenten, die in Abbildung 3.19 dargestellt sind, wurde die Reaktion von Daphnien auf Schwankungen in der Futterkonzentration getestet. Dabei wurden Daphnien verwendet, die aus verschiedenen Futterkonzentrationen stammten, also unterschiedliche Futterbedingungen im vergangenen Zeitraum hatten. Der Einfluß dieser Vorbedingungen läßt sich in den unterschiedlichen Reaktionen der Daphnien auf die einzelnen Phasen des Versuchs erkennen. Die Unterschiede in der Reaktion können als unterschiedliche 'Einschätzung' des Habitats und als Investition der Daphnien in die 'Zukunft' gewertet werden. Zu Beginn des Futterentzugs in der 2. Phase zeigen Daphnien aus 1.0, 0.5 und 0.25 mgC/L, im Gegensatz zu den Tieren aus der niedrigsten Futterkonzentration, eine Zunahme der Filtrieraktivität (Abbildung 3.20). Mehrere Autoren sind der Auffassung, daß Daphnien die aktuellen Futterbedingungen durch Filtrieren und Ingestion der Partikel erfassen (z.B. CUDDINGTON & MCCAULEY 1994). Die Zunahme der Filtrieraktivität deutet daher darauf hin, daß die Tiere Reserven haben und eine höhere Futterkonzentration erwarten oder suchen. Im weiteren Verlauf der 2. Phase kommt es bei allen Daphnien, bis auf denen aus der höchsten Futterkonzentration, zu einer Abnahme der Filtrieraktivität (Abbildung 3.21). Erst nach der Zugabe von Futter steigt die Filtrieraktivität wieder an (Abbildung 3.22). Die Abnahme der Filtrieraktivität während des Futterentzugs stellt im Sinne der OFT eine Anpassung dar. Die Abnahme ist nicht durch Erschöpfung der

Daphnien zu erklären, sondern durch eine Veränderung des Verhaltens. Daphnien aus hohen Futterkonzentrationen zeigen diese Abnahme nur nach längerer Hungerperiode (MUCK & LAMPERT 1980; MUCK & LAMPERT 1984), reagieren dann aber auch mit einer Zunahme der Filtrieraktivität, wenn Futter zugegeben wird (PLATH 1996).

Die Reaktion auf den Futterentzug hängt von den Futterbedingungen bei der Aufzucht ab. Dies erscheint durchaus als sinnvoll, denn die Bedingungen vor dem Futterentzug spiegeln die Bedingungen des Habitats wieder. Dies ist auch in den Freilanddaten zu erkennen. Die durchschnittliche Futterkonzentration ändert sich nicht dramatisch über den See oder von einem Tag auf den nächsten. Obwohl das Habitat kleinräumig (im Bereich von wenigen Metern) heterogen und nicht vorhersagbar ist, ist es global (über den gesamten See) gesehen relativ konstant (vgl. Abschnitt 4.1.2).

4.4 Temperatureinfluß auf die Filtrieraktivität

Die Geschwindigkeit, mit der physiologische Prozesse ablaufen, wird entscheidend von der Temperatur beeinflusst. In Bezug auf die Nahrungsaufnahme beeinflusst die Temperatur die Geschwindigkeit der biochemischen Prozesse der Verdauung und Assimilation. Eine schnellere Assimilation der Nahrung wiederum führt dazu, daß die Futtermenge zunimmt, die verarbeitet werden kann, und damit zu einer höheren maximalen Ingestionsrate. Die Temperatur beeinflusst daher die maximale Ingestionsrate der Daphnien.

Die maximale Ingestionsrate und die gegenwärtige Futterkonzentration sind die wesentlichen Faktoren, nach denen Daphnien die Investition in den Nahrungserwerb optimieren sollten. Bei einer Optimierung des Nahrungserwerbs sollte unter anderem auch die Fähigkeit zu filtrieren, d.h. die maximale Filtrieraktivität, an die maximale Ingestionsrate und die gegenwärtige Futterkonzentration angepaßt werden. Unterschiede in der maximalen Filtrieraktivität sollten daher unterschiedliche Investitionen in den Nahrungserwerb widerspiegeln.

Die Investition in den Nahrungserwerb und damit auch die maximale Filtrieraktivität sollte in Abhängigkeit der Futterkonzentration die Form einer Optimumskurve aufweisen. Wenn wenig Nahrung vorhanden ist, kann nur wenig in den Nahrungserwerb investiert werden. Ab einer bestimmten Futterkonzentration ist die maximale Ingestionsrate erreicht. Zu die-

sem Zeitpunkt werden weitere Investitionen in den Nahrungserwerb unnötig, und mit steigender Futterkonzentration muß immer weniger investiert werden. Da die maximale Ingestionsrate bei höheren Temperaturen zunimmt, sollte mit steigender Temperatur auch die maximale Investition in den Nahrungserwerb, d.h. die höchste maximale Filtrieraktivität, erst bei höheren Futterkonzentrationen erreicht werden.

In Abbildung 3.23 ist der Einfluß der Temperatur auf die Filtrieraktivität von Daphnien aus unterschiedlichen Futterkonzentrationen dargestellt. Die Filtrieraktivität nimmt bei jeder Futterkonzentration mit der Temperatur zu. Der Verlauf der Filtrieraktivität bei 15 °C entspricht der erwarteten Optimumskurve. Dies spricht dafür, daß die gemessene Filtrieraktivität nicht nur energetisch eingestellt wird, sondern einer Investition in den Nahrungserwerb entspricht. Die maximale Investition in die Fähigkeit zu filtrieren ist bei 15 °C anscheinend schon zwischen 0.5 und 1.0 mgC/L gegeben. Bei höheren Temperaturen sollte die maximale Ingestionsrate aufgrund der erhöhten physiologischen Aktivität ebenfalls steigen. Bei 20 °C ist im Bereich der untersuchten Futterkonzentrationen keine Optimumskurve zu erkennen. Die maximale Investition in die Fähigkeit zu filtrieren liegt bei dieser Temperatur wahrscheinlich über 1.0 mgC/L. Bei 25 °C ist wiederum keine Optimumskurve zu beobachten. Betrachtet man die Änderungen der Schlagfrequenz im Bereich von 0.1 auf 0.25 mgC/L im Vergleich zu den anderen Temperaturen, so könnte man bei 25 °C für 0.5 und 1.0 mgC/L Schlagfrequenzen um 14 – 16 Hz erwarten. Die Filtrieraktivität zeigt jedoch schon bei 0.25 mgC/L ein Plateau. Da die Schlagfrequenz bis zum Erreichen der maximalen Investition in den Nahrungserwerb stetig steigen sollte, die Futterkonzentration, bei der eine maximale Filtrieraktivität erreicht wird, jedoch wesentlich höher als 1 mgC/L sein müßte, ist das Plateau wahrscheinlich auf eine physiologische Begrenzung der Schlagfrequenz (bei ca. 12 Hz für *D. magna*) zurückzuführen.

Die Filtrieraktivität der Daphnien wird durch mindestens zwei Komponenten bestimmt, die Optimierung des Nahrungserwerbs und die physiologische Begrenzung der Schlagfrequenz (LEHMAN 1976). Die Begrenzung der Schlagfrequenz setzt den äußeren Rahmen, innerhalb dessen die Daphnien eine optimale Investition in den Nahrungserwerb umsetzen können. Die signifikante Interaktion zwischen Temperatur- und Futtereffekten in den Versuchen weist auf die Abhängigkeit einer Optimierung der Filtrieraktivität und einer physiologischen Begrenzung der Filtrieraktivität hin. Während sich die Daphnien bei 15 °C entsprechend einer Optimierung des Nahrungserwerbs verhalten, ist die Filtrieraktivität bei

25 °C offensichtlich begrenzt. Das bedeutet, daß mit steigenden Temperaturen die Ausprägung einer Verhaltensanpassung immer stärker durch die Physiologie eingeschränkt wird.

Es ist anzunehmen, daß auch eine physiologische Begrenzung der Schlagfrequenz temperaturabhängig sein wird. Durch die abnehmende Viskosität des Wassers bei steigenden Temperaturen wird der Widerstand beim Filtrieren geringer, das Filtrieren leichter. Die Unterschiede in der Schlagfrequenz zwischen den unterschiedlichen Temperaturen werden vermutlich auch auf diesen Effekt zurückzuführen sein.

4.5 Qualität im Modell

Die Nahrung von Zooplanktern ist weder homogen verteilt, noch von konstanter Qualität. Besonders der Phosphat-Gehalt des Sestons kann großen Schwankungen unterliegen (STERNER *et al.* 1998). Im Gegensatz zu ihrer Nahrung sind viele Zooplankter in Bezug auf ihre mineralische Zusammensetzung relativ homöostatisch. In Versuchen konnte belegt werden, daß diese Homöostase über eine große Variationsbreite von unterschiedlichen Nahrungsqualitäten konstant bleibt und nicht nur auf einen zeitlich integrierenden Effekt der Nahrungsaufnahme zurückzuführen ist (z.B. HESSEN 1990). Aufgrund dieser Homöostase der Daphnien lassen sich die Bedingungen, unter denen Phosphat limitierend auf das Wachstum von Daphnien wirkt, über die mineralische Zusammensetzung der Nahrung voraussagen. Danach bildet Phosphat in vielen limnischen Systemen die limitierende Resource (STERNER 1997).

Viele Organismen können die Qualität der Nahrung abschätzen und die Nahrung dann selektiv aufnehmen (BELOVSKY 1978; DEMOTT 1993; KREBS *et al.* 1977). Daphnien können das Futter jedoch nicht selektiv aufnehmen (DEMOTT 1982; DEMOTT 1986) und sind daher besonders anfällig für Schwankungen in der Nahrungsqualität. Trotzdem haben Daphnien eine sehr konstante Stöchiometrie (HESSEN & LYCHE 1991). Die Mechanismen, die zu der Homöostase bei Daphnien führen, sind bislang unbekannt.

In dem vorgestellten Modell werden Aspekte der Stöchiometrie und der Verhaltensökologie (vgl. OFT, Abschnitt 4.3) kombiniert und der Einfluß der Futterqualität auf die optimale Filtrieraktivität untersucht. Das Modell sagt voraus, daß das Verhältnis, in dem

Ressourcen und Energie inkorporiert werden, durch die Filtrieraktivität beeinflusst wird, und daß dadurch ein Defizit an limitierenden Ressourcen in der Nahrung kompensiert werden kann (Abbildung 3.24). Bei den Modellvoraussagen wurde Phosphat exemplarisch als limitierende Ressource verwendet. In den Abbildungen bezieht sich der Phosphat-Gehalt dementsprechend auf den Gehalt an limitierenden Ressourcen. Grundsätzlich gelten die Voraussagen des Modells jedoch auch für jede andere limitierende Ressource.

Futterqualität wird häufig durch die Wirkung des Futters auf das Wachstum des Konsumenten definiert. Eine *a priori* Definition von Qualität kann in vielen Fällen nicht getroffen werden. Im Modell wird versucht, unabhängig von einer gemessenen Wirkung auf den Organismus, Futterqualität über einen mechanistischen Ansatz zu definieren. Die Nahrung wird durch den Energie-Gehalt und den Gehalt an limitierenden Ressourcen charakterisiert. Im Modell wird im Sinne des Gesetzes des Minimums (VON LIEBIG 1855) von einer nicht substituierbaren limitierenden Ressource ausgegangen. Beide Faktoren, der Energie-Gehalt und die enthaltenen limitierenden Ressourcen, haben Einfluß auf die Futterqualität. Während die limitierenden Ressourcen selbst beim Filtrieren (Nahrungserwerb) keine oder nur eine untergeordnete Rolle spielen (vgl. jedoch WILLOWS 1992), wird Energie benötigt, um zu filtrieren und Futter aufzunehmen.

In dem Modell können zwei Klassen von geringer Futterqualität beschrieben werden (Abbildung 3.25). Im Vergleich zu einer optimalen Nahrung, bei der das Verhältnis von Energie und limitierenden Ressourcen genau dem Bedürfnis des Konsumenten entspricht, gibt es die Möglichkeiten, daß die Nahrung im Verhältnis einen zu geringen Energie-Gehalt oder einen zu geringen Gehalt an limitierenden Ressourcen aufweist. Beide Möglichkeiten sollten zu einem verminderten Wachstum führen, durch das die Futterqualität häufig definiert wird. Das zu erwartende Filtrierverhalten sollte sich jedoch in den beiden oben beschriebenen Fällen unterscheiden. Im Falle eines verringerten Energie-Gehaltes des Futters ist zu erwarten, daß die Filtrieraktivität abnimmt, da weniger Energie zum Filtrieren zur Verfügung steht. Energie bildet in diesem Fall selbst die limitierende Ressource und die Voraussagen sind identisch mit denen eines einfachen Modells zur Maximierung der Nettoenergieaufnahme (LEHMAN 1976). Sind jedoch nicht genügend limitierende Ressourcen vorhanden, kann es bei ausreichendem Energie-Gehalt zu einer erhöhten Filtrieraktivität kommen (Abbildung 3.24). Das Wachstum wird in beiden Fällen gegenüber dem

Optimum vermindert sein, die verminderte Futterqualität ist jedoch auf verschiedene Ursachen zurückzuführen.

Aufgrund der potentiell unterschiedlichen Auswirkung auf das Filtrierverhalten, sollte die Futterqualität über den Energie-Gehalt und den Gehalt an limitierenden Ressourcen definiert werden. Der Vorteil dieser Definition von Qualität liegt in der Möglichkeit Voraussagen für das Wachstum und das Filtrierverhalten treffen zu können. Die Qualität einer Nahrung ist optimal, wenn das Verhältnis von limitierenden Ressourcen und Energie in der Nahrung dem Bedarf des Konsumenten entspricht. Dabei besteht allerdings das Problem die limitierende Ressource zu identifizieren. Für Daphnien werden häufig Phosphat oder ungesättigte Fettsäuren als limitierende Ressource diskutiert (GULATI & DEMOTT 1997). Die Konsumenten könnten jedoch auch durch ganz andere Ressourcen aus der Nahrung, z.B. Spurenelemente, Vitamine oder essentielle Aminosäuren, potentiell limitiert sein.

Die Ermittlung der limitierenden Ressource ist auch für die Organismen entscheidend. Die Optimierung der Aufnahme setzt voraus, daß die Konsumenten den Gehalt der einzelnen, potentiell limitierenden Ressourcen in der Nahrung bestimmen können. Ohne die Information über die Zusammensetzung der Nahrung kann keine Optimierung stattfinden. Geeignete Mechanismen müssen jedoch vorhanden sein. DEMOTT *et al.* (1998) konnten bei *D. magna* innerhalb von 30 min eine Reaktion der Kohlenstoff-Assimilation auf die Zugabe von phosphat-limitierten Algen feststellen (vgl. auch Abbildung 3.26). Die Mechanismen der Aufnahme und Regulierung müssen daher sehr effektiv sein.

Da in vielen limnischen Systemen Phosphat-Limitierung auftritt, wird die Ermittlung der Nahrungsqualität über den Phosphat-Gehalt der Nahrung häufig die beste Strategie sein. Weiterhin ist die mineralische und biochemische Zusammensetzung der Nahrung nicht willkürlich und unabhängig voneinander. Besonders bei der Limitierung durch ungesättigte Fettsäuren gibt es Hinweise auf eine Korrelationen mit einer Phosphat-Limitierung der Nahrung (GULATI & DEMOTT 1997). Der Phosphat-Gehalt der Nahrung spiegelt in vielen Fällen demnach die grundsätzliche Qualität der Nahrung wider. Die Optimierung der Filtrieraktivität über den Phosphat-Gehalt der Nahrung zu steuern, wird daher in den meisten Fällen günstiger sein, als die Nahrungsaufnahme nicht anzupassen.

4.6 Anpassung an Unterschiede in der Futterqualität

Mit dem Modell wurde analysiert, welchen Einfluß die Futterqualität auf die Filtrieraktivität hat. Die Voraussagen des Modells, eine Erhöhung der Filtrieraktivität bei geringem Gehalt an limitierender Ressource und ausreichender Energie in der Nahrung, wurden durch zwei Versuchsansätze getestet. Im ersten Versuch wurde den Daphnien phosphat-limitiertes Futter im Wechsel mit phosphat-angereichertem Futter angeboten. Die Versuche demonstrieren die Fähigkeit der Daphnien innerhalb kürzester Zeit die Qualität des Futters (Phosphat-Gehalt) zu erfassen und darauf zu reagieren. Die Reaktion der Daphnien, Erhöhung der Filtrieraktivität bei phosphat-limitiertem Futter, stimmt dabei mit den Modellvoraussagen überein (Abbildung 3.26). Die Versuche konnten nicht mit eindeutigen Ergebnissen wiederholt werden, jedoch unterstützen auch andere Ergebnisse diese Aussagen. Mit radioaktiv markierten Algen von unterschiedlicher Qualität konnten DEMOTT *et al.* (1998) bei *D. magna* die Assimilation von C und P messen. Schon innerhalb 30 min verringerte sich die C-Assimilation bei phosphat-limitierten Algen. Die Geschwindigkeit und die Richtung der Veränderung könnten durch eine verhaltensbedingte Veränderung der Filtrieraktivität im Sinne der Modellvoraussagen erklärt werden.

Auch die Ergebnisse des zweiten Versuchsansatzes unterstützen die Modellvoraussagen. Während die Homöostase bei unterschiedlicher Futterqualität und die limitierende Wirkung des Phosphat-Gehalts der Algen auf die Wachstumsrate in Abbildung 3.27 klar zum Ausdruck kommen, wird in Abbildung 3.28 deutlich, daß die maximale Filtrieraktivität bei der geringsten Futterqualität am höchsten ist und nicht bei den höchsten Wachstumsraten. Obwohl sich das Modell auf die kurzfristige Anpassung der Filtrieraktivität bezieht und keine langfristigen Anpassungen berücksichtigt, ist eine vorausgesagte Erhöhung der Filtrieraktivität zu beobachten. Langfristige Anpassungen durch Investition in den Nahrungserwerb, wie z.B. die Veränderungen der Filterflächen (LAMPERT & BRENDELBERGER 1996) oder eine Erhöhung der maximalen Ingestionsrate durch eine Erhöhung der Darmkapazität, würden zwar den absoluten Verlauf der Kosten-Nutzen-Kurven im Modell beeinflussen, den vorausgesagten Überschuß an Energie bei phosphat-limitierter Nahrung jedoch nicht. Es ist daher zu erwarten, daß die überschüssige Energie weiterhin für eine gesteigerte Filtrieraktivität und eine erhöhte Nahrungsaufnahme verwendet werden kann. Daher ist es durchaus plausibel das Modell trotz langfristiger Optimierungsprozesse anzuwenden. Das Modell und die vorausgesagten und beobachteten Verhaltensänderungen in der Filtrierak-

tivität könnten damit eine mechanistische Erklärung für die stöchiometrische Homöostase der Daphnien darstellen.

4.7 Synthese

Das Habitat eines Organismus ist weder räumlich homogen noch zeitlich konstant. Die Amplitude und die Frequenz der Schwankungen in den Nahrungsbedingungen sind ausschlaggebend für eine Anpassung des Nahrungserwerbs. Nur ein Organismus, der sich den variablen Bedingungen des Habitats anpaßt, kann auch den Hyperraum der ökologischen Nische (HUTCHINSON 1957) optimal ausnutzen.

Global gesehen sind die Nahrungsbedingungen im See horizontal relativ homogen und insgesamt zeitlich relativ konstant. Näher betrachtet sind jedoch starke Schwankungen zu beobachten, sowohl räumlich als auch zeitlich. Die Nahrungsbedingungen im Habitat können daher für Daphnien sehr heterogen und kleinräumig nicht vorhersagbar sein. Als Anpassung an diese Variabilität werden das Suchverhalten und die Abstimmung der Filtrieraktivität auf die Nahrungsbedingungen (Futterquantität und -qualität) gesehen.

Diese Anpassungen des Filtrierverhaltens ermöglichen den Daphnien eine effiziente Ausnutzung der Ressourcen in einem heterogenen Habitat. Besonders bei sehr geringen Futterkonzentrationen wird der Vorteil dieser Anpassung deutlich. Bei einer zufälligen Verteilung (ohne Suchverhalten) würden die Daphnien in einem bestimmten Zeitintervall nur die durchschnittliche Futterkonzentration des Habitats zur Verfügung haben. Da die Daphnien jedoch in der Lage sind auch kleine erhöhte Futterkonzentrationen ausfindig zu machen und dort ihre Filtrieraktivität anzupassen, nehmen sie grundsätzlich mehr Futter auf, als wenn sie zufällig verteilt wären. Durch das Suchverhalten wird der Schwellenwert des Nullwachstums bei einer heterogenen Ressourcenverteilung erst bei geringeren Futterkonzentrationen erreicht. Schon geringe Unterschiede in der Nahrungsaufnahme können einen Konkurrenzvorteil bedeuten (KREUTZER & LAMPERT 1999; LAMPERT & SCHÖBER 1980). Die Anpassungen des Filtrierverhaltens führen daher zu einer besseren Konkurrenzfähigkeit.

In diesem Zusammenhang ist die unterschiedliche Reaktion der einzelnen Arten bemerkenswert, da hier eine Anpassung an unterschiedliche Habitate vermutet werden kann.

Besonders das Verhalten von *D. magna* läßt sich in bezug auf die Lebensweise in Teichen interpretieren, wo sie bei geringen Futterkonzentrationen im Wasser zur Nahrungsaufnahme am und im Sediment wechseln (HORTON *et al.* 1979). Im See wäre solch ein Verhalten ungünstig und könnte unter Umständen die Konkurrenzfähigkeit von *D. magna* verringern.

Die Verteilung von Organismen innerhalb eines heterogenen Habitats kann durch die Theorie der Idealen Freien Verteilung (IFD) beschrieben werden. Bei einer IFD sollten sich die Organismen so verteilen, daß kein Individuum durch einen Wechsel von einem Patch zu einem anderen einen Vorteil erlangen kann. Bei der experimentellen Überprüfung der IFD wurde jedoch häufiger eine geringere Ausnutzung des besten Patches beobachtet. Unterschiedliche Gründe können zu einer von der IFD abweichenden Verteilung führen (SUTHERLAND 1996). Einerseits werden Beschränkungen in der Wahrnehmung der Qualität eines Patches angeführt (GRAY & KENNEDY 1994; SPENCER *et al.* 1996), andererseits Kosten, die aus der Bewegung von einem Patch zum nächsten resultieren (KENNEDY & GRAY 1993). Weiterhin besteht die Möglichkeit, daß die Konsumenten durch Lernen einen Patch bevorzugen und dadurch das Ergebnis stark beeinflussen können (MILINSKI 1994). Bei nur einem Patch insgesamt sind jedoch diese Begründungen für eine Abweichung nicht zutreffend. Daphnien können sehr geringe Unterschiede in der Futterkonzentration wahrnehmen, und sowohl die Verteilung als auch die Filtrieraktivität anpassen. Da auch keine mechanische Interferenz beobachtet werden konnte, wird die Erklärung in dem Suchverhalten und der Variabilität des Habitats liegen. Im Habitat ist zu erwarten, daß die Ressourcen kleinräumig stark heterogen verteilt sind. Durch das Grazing wird die Futterkonzentration in einem Patch innerhalb kürzester Zeit stark abnehmen. Die 'Lebensdauer' eines Patches ist daher von der Anzahl der Daphnien innerhalb des Patches abhängig. Da anzunehmen ist, daß in der näheren Umgebung weitere Patches vorhanden sind, und der erste in einem Patch am längsten die besten Bedingungen ausnutzen kann, kann es von Vorteil sein einen Patch vorzeitig zu verlassen, um einen anderen zu finden. Dieses Suchverhalten könnte die Erklärung für die geringere Ausnutzung des Patches und der von der IFD abweichenden Verteilung sein.

Die Verteilung der Organismen relativ zur Nahrung wird entscheidend von einem potentiellen Räuberdruck beeinflusst. So induziert z.B. Wasser, in dem Fische gehalten wurden, eine Vertikalmigration bei Daphnien (LOOSE 1993). Diese Räubervermeidungsstrategie

führt dazu, daß sich im See ein Großteil der Daphnien tagsüber in den tieferen, dunklen Wasserschichten aufhält bei meist ungünstigen Futter- und Temperaturbedingungen, um den optisch-jagenden Fischen zu entgehen. Dies muß jedoch keine gezielte Migration darstellen, sondern kann sich um eine Verschiebung des Verteilungsgleichgewichts durch eine Veränderung der Verweildauer in den einzelnen Wassertiefen handeln. Die Daphnien könnten immer noch ein Suchverhalten über die gesamte Wassersäule zeigen.

In einem Modell zeigt SUTHERLAND (1996), daß je dichter ein Organismus an einem Risiko (z.B. Räuberdruck) Nahrung aufnimmt, d.h. je höher das Risiko in einem Patch ist, um so geringer wird die Ausnutzung des Patches sein. Dennoch hängt die Verteilung der Organismen nicht ausschließlich von dem Risiko ab, sondern ist stark an die Verteilung der Nahrung gebunden. Auf den See bezogen bedeutet dies, daß mit steigendem Räuberdruck durch Fische die Patches im Epilimnion trotz der guten Futterbedingungen immer weniger genutzt werden (siehe z.B. LAMPERT 1992). Dies bedeutet jedoch nicht, daß die Nahrung im Epilimnion von den Daphnien gar nicht genutzt wird, wenn Fische vorkommen. Daphnien treten auch tagsüber im Epilimnion auf, wobei artspezifische (STICH & LAMPERT 1981), klonale (DE MEESTER *et al.* 1995) und demographische Unterschiede (DUNCAN *et al.* 1993) in der Ausprägung und Induzierung des vertikalen Wanderverhaltens beschrieben wurden. Die Vertikalverteilung wird daher nicht nur von dem Räuberdruck und der Temperatur abhängen, sondern auch von der Ressourcenverteilung in der Wassersäule bestimmt.

DAWKINS & KREBS (1979) formulieren den Konflikt zwischen Nahrungsaufnahme und Mortalität durch Räuberdruck in der Form des 'Life-Dinner' Prinzips. Obwohl in dem konkreten Fall, in dem ein Organismus die Wahl hat zwischen 'Flucht' und 'Futteraufnahme mit Todesfolge', die offensichtliche Entscheidung die 'Flucht' darstellt, wird jegliche Energie, die zur 'Flucht' verwendet werden muß, aus einer zuvor erfolgreichen Futteraufnahme stammen. Die Optimierung der Nahrungsaufnahme ist daher von elementarer Bedeutung für die Fitneß eines Organismus.

Das Filtrierverhalten von *Daphnia* ist an ein heterogenes und nicht vorhersagbares Habitat angepaßt. Besonders unter limitierenden Futterbedingungen kann dies einen entscheidenden Konkurrenzvorteil bedeuten und durch die effiziente Ausnutzung der Ressourcen im Habitat Energiereserven für z.B. Räubervermeidungsstrategien bereitstellen.

5 Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit den Anpassungen des Filtrierverhaltens von Daphnien an ein variables Habitat. Dazu wurden Untersuchungen auf unterschiedlichen ökologischen Ebenen durchgeführt.

Die Verteilung der Ressourcen im Habitat wurde exemplarisch über die Fluoreszenzmessungen von Chlorophyll-a und Phycoerythrin im Schöhsee untersucht. Im Habitat sind vertikal große Unterschiede in der Quantität und Qualität der Ressourcen vorhanden. Über den gesamten See betrachtet ist das Habitat horizontal relativ homogen und zeitlich stabil. Die größte zeitliche Stabilität ist an der Thermocline zu beobachten. Kleinräumig betrachtet sind die Ressourcen im Habitat jedoch heterogen und unvorhersagbar.

In Laborexperimenten wurde die Reaktion der Daphnien auf die heterogenen und unvorhersagbaren Futterbedingungen des Habitats untersucht. Daphnien haben keine starre Vertikalverteilung, sondern zeigen ein ausgesprochenes Suchverhalten, durch das sie erhöhte Futterkonzentrationen finden können. Die Verteilung relativ zum Futter entspricht im wesentlichen einer 'Idealen Freien Verteilung' (IFD), wobei die auftretenden Abweichungen durch das Suchverhalten der Daphnien erklärt werden können. Da es zwischen verschiedenen Arten Unterschiede in der Verteilung und der Abweichung zur IFD gibt, könnte zusätzlich eine Anpassung an unterschiedliche Habitate die Ursache sein.

Das Filtrierverhalten der Daphnien führt durch Grazing und erzeugte Turbulenzen schnell zu einer Abnahme der lokal-erhöhten Futterkonzentration. Im Verbindung mit dem Suchverhalten kann dies eine ausgleichende Wirkung auf heterogen-verteilte Ressourcen haben. Bei Freilandmessungen könnte dies zu einer Unterschätzung der Variabilität führen, da die Messungen nicht ohne diese ausgleichende Wirkung durchgeführt werden können.

Nicht nur die Verteilung der Daphnien relativ zum Futter sondern auch die Filtrieraktivität zeigt deutliche Anpassungen an ein räumlich (und somit zeitlich) variables Habitat. Die Futterbedingungen im Habitat sind von entscheidender Bedeutung für eine Anpassung der Filtrieraktivität. Daphnien aus verschiedenen Futterbedingungen unterscheiden sich in der Sensibilität gegenüber Schwankungen in den Futterbedingungen. Dies wird auf die unterschiedliche 'Einschätzung' der zukünftigen Futterbedingungen durch die Daphnien zurückgeführt.

Eine Anpassung des Nahrungserwerbs ist nur innerhalb der physiologischen Parameter möglich. Mit steigender Temperatur werden Verhaltensanpassungen der Filtrieraktivität immer stärker durch die physiologischen Parameter beschränkt.

In einem Modell konnte gezeigt werden, daß das Verhältnis, in dem Kohlenstoff und Phosphat inkorporiert werden, stark von der Filtrieraktivität beeinflußt wird. Das Modell basiert auf einer Kosten-Nutzen-Analyse, kombiniert mit einem stöchiometrischen Ansatz. Eine Anpassung der Filtrieraktivität könnte eine mechanistische Erklärung für die selbst bei unterschiedlicher Futterqualität häufig beobachtete Homöostase der Daphnien bieten. Das Modell sagt voraus, daß mit zunehmender Phosphat-Limitierung der Nahrung die Daphnien mit einer Erhöhung der Filtrieraktivität reagieren sollten. Die Modellvorausagen konnten experimentell bestätigt werden.

Daphnien zeigen Verhaltensweisen, die in bezug auf die beschriebene Variabilität des Habitats als Anpassungen gesehen werden können. Diese Anpassungen ermöglichen den Daphnien in einem heterogenen Habitat die Nahrung effizienter auszunutzen. Daphnien können Bereiche erhöhter Futterkonzentration finden und durch eine angepaßte Filtrieraktivität eine ausgleichende Wirkung auf die Phytoplanktonverteilung im See haben.

6 Abbildungsverzeichnis

Abbildung 2.1	Schematische Darstellung des Schöhsees	7
Abbildung 2.2	Schematische Darstellung von Patchdistanz und Patchfläche	9
Abbildung 2.3	Schematischer Aufbau eines Durchflußsystems	12
Abbildung 2.4	Eichkurven für Futterkonzentrationsmessungen mit dem CASY-1	14
Abbildung 2.5	Phosphat-Aufnahmekinetik von phosphat-limitierten Scenedesmus	16
Abbildung 2.6	Planktonorgel	18
Abbildung 2.7	Querschnitt der Beobachtungskammer	21
Abbildung 2.8	Versuchsordnung zur Messung der Filtrieraktivität	23
Abbildung 3.1	Original Daten eines Vertikalprofils	32
Abbildung 3.2	Temperaturschichtung im Schöhsee	33
Abbildung 3.3	Chlorophyll-a im Schöhsee	34
Abbildung 3.4	Stabilität der Chlorophyll-a Konzentration	35
Abbildung 3.5	Phycoerythrin im Schöhsee	36
Abbildung 3.6	Horizontalprofile	37
Abbildung 3.7	Fourier-Analyse von Horizontalprofilen	38
Abbildung 3.8	Serienanalyse der horizontalen Profile	39
Abbildung 3.9	Durchschnittliche Verteilung der Tiere ohne Futterzugabe	41
Abbildung 3.10	Verteilung der Tiere vor Futterzugabe	42
Abbildung 3.11	Verteilung der Tiere nach Futterzugabe	43
Abbildung 3.12	Einfluß der Futterzugabe in der oberen Sprungschicht	44
Abbildung 3.13	Einfluß der Futterzugabe in der unteren Sprungschicht	45
Abbildung 3.14	Einfluß einer gemischten Futterzugabe in unteren Bereich der Wassersäule	46
Abbildung 3.15	Einfluß des Filtrierverhaltens auf die geschichtete Algenkonzentration	48
Abbildung 3.16	Verteilung der Daphnien bei Futterschichtung	49
Abbildung 3.17	Reaktion verschiedener Klone auf eine Futterschichtung	50
Abbildung 3.18	Verteilung von <i>D. hyalina</i> bei Futterschichtung	51
Abbildung 3.19	Reaktion der Daphnien auf unterschiedliche Futterbedingungen	53
Abbildung 3.20	Filtrieraktivität zum Zeitpunkt des Futterentzugs	54
Abbildung 3.21	Filtrieraktivität nach Futterentzug	55
Abbildung 3.22	Filtrieraktivität bei Futterzugabe	56
Abbildung 3.23	Einfluß von Temperatur und Futterkonzentration auf die Filtrieraktivität	58
Abbildung 3.24	Kosten-Nutzen-Analyse der Filtrieraktivität	60
Abbildung 3.25	Wachstumsraten bei unterschiedlicher Quantität und Qualität des Futters	62
Abbildung 3.26	Reaktion der Daphnien auf Algen unterschiedlicher Futterqualität	64
Abbildung 3.27	Wachstum bei unterschiedlicher Futterqualität	66
Abbildung 3.28	Filtrieraktivität bei unterschiedlicher Futterqualität	67

7 Literaturverzeichnis

- Arditi, R. & Dacorogna, B. (1988): Optimal foraging on arbitrary food distributions and the definition of habitat patches.- *Am. Nat.* **131**: 837-846
- Baylor, E.R. (1959): Infra-red observation and cinematography of microcrustacea.- *Limnol. Oceanogr.* **4**: 498-499
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. (1990): *Ecology: individuals, populations, and communities.*- Blackwell Scientific Publications, Boston: 945 S.
- Belovsky, G.E. (1978): Diet optimization in a generalist herbivore: the moose.- *Theo. Pop. Biol.* **14**: 105-134
- Boersma, M., De Meester, L. & Spaak, P. (1999): Environmental stress and local adaptation in *Daphnia magna*.- *Limnol. Oceanogr.* **44**: 393-402
- Brendelberger, H. (1985): Filter mesh-size and retention efficiency for small particles: comparative studies with Cladocera.- *Archiv für Hydrobiologie Beiheft Ergebnisse der Limnology* **21**: 135-146
- Brendelberger, H. (1991): Filter mesh size of cladocerans predicts retention efficiency for bacteria.- *Limnol. Oceanogr.* **36**: 884-894
- Burns, C.W. (1968): Direct observations of mechanisms regulating feeding behavior of *Daphnia*, in lakewater.- *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **53**: 83-100
- Burns, C.W. (1995): Effects of crowding and different food levels on growth and reproductive investment of *Daphnia*.- *Oecologia* **101**: 234-244
- Burns, C.W. & Rigler, F.H. (1967): Comparison of filtering rates of *Daphnia rosea* in lake water and in suspensions of yeast.- *Limnol. Oceanogr.* **12**: 492-502
- Charnov, E.L. (1976): Optimal foraging: The marginal value theorem.- *Theo. Pop. Biol.* **9**: 129-136
- Cloern, J.E., Grenz, C. & Videgar-Lucas, L. (1995): An empirical model of the phytoplankton chlorophyll: carbon ratio-the conversion factor between productivity and growth rate.- *Limnol. Oceanogr.* **40**: 1313-1321
- Connell, J.H. (1978): Diversity in tropical rain forests and coral reefs.- *Science* **199**: 1302-1310
- Cuddington, K.M. & McCauley, E. (1994): Food-dependent aggregation and mobility of the water fleas *Ceriodaphnia dubia* and *Daphnia pulex*.- *Can. J. Zool.* **72**: 1217-1226

- Dawkins, R. & Krebs, J.R. (1979): Arms races between and within races.- Proceedings of the Royal Society of London Series B **205**: 489-511
- de Bernardi, R., Giussani, G. & Lasso Pedretti, E. (1979): Food suitability and availability, demographic parameters and population growth in *Daphnia obtusa* Kurz under laboratory conditions.- Mém. Ist. ital. Idrobiol. **37**: 233-242
- De Meester, L. & Dumont, H.J. (1989): Phototaxis in *Daphnia*: interaction of hunger and genotype.- Limnol. Oceanogr. **34**: 1322-1325
- De Meester, L., Weider, L.J. & Tollrian, R. (1995): Alternative antipredator defences and genetic polymorphism in a pelagic predator-prey system.- Nature **378**: 483-485
- DeMott, W.R. (1982): Feeding selectivities and relative ingestion rates of *Daphnia* and *Bosmina*.- Limnol. Oceanogr. **27**: 518-527
- DeMott, W.R. (1986): The role of taste in food selection by freshwater zooplankton.- Oecologia **69**: 334-340
- DeMott, W.R. (1993): Hunger-dependent diet selection in suspension-feeding zooplankton.- In: Hughes, R.N. (Ed.) - Diet selection: An interdisciplinary approach to foraging behavior - Blackwell Scientific, Oxford: 102-123
- DeMott, W.R., Gulati, R.D. & Siewertsen, K. (1998): Effects of phosphorus-deficient diets on the carbon and phosphorus balance of *Daphnia magna*.- Limnol. Oceanogr. **43**: 1147-1161
- Duncan, A., Guisande, C. & Lampert, W. (1993): Further trade offs in *Daphnia* vertical migration strategies.- Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. **39**: 99-108
- Forsyth, D.J., Haney, J.F. & James, M.R. (1992): Direct observation of toxic effects of cyanobacterial extracellular products on *Daphnia*.- Hydrobiologia **228**: 151-155
- Fretwell, S.D. & Lucas, J.H.J. (1970): On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds.- Acta Biotheoretica **19**: 16-36
- Fryer, G. (1991): Functional morphology and the adaptive radiation of Daphniidae (Branchiopoda: Anomopoda).- Phil. Trans. r. Soc., Lond. [B] **331**: 1-99
- Fußmann, G. (1996a): Die Kontrolle der Rotatorien im Pelagial eines mesotrophen Sees durch Bottom-up- und Top-down-Prozesse: Freilandbeobachtungen und Enclosure-Experimente.- Dissertation - Christian-Albrechts-Universität, Kiel: 124 S.
- Fußmann, G. (1996b): The importance of crustacean zooplankton in structuring rotifer and phytoplankton communities: an enclosure study.- J. Plankton Res. **18**: 1897-1915

- Geller, W. (1975): Die Nahrungsaufnahme von *Daphnia pulex* in Abhängigkeit von der Futterkonzentration, der Temperatur, der Körpergröße und dem Hungerzustand der Tiere.- Arch. Hydrobiol./Suppl. **48**: 47-107
- Gliwicz, Z.M. & Siedlar, E. (1980): Food size limitation and algae interfering with food collection in *Daphnia*.- Arch. Hydrobiol. **88**: 155-177
- Gray, R.D. & Kennedy, M. (1994): Perceptual constraints on optimal foraging: a reason for departures from the ideal free distribution?- Animal Behaviour **47**: 469-471
- Gulati, R.D. & DeMott, W.R. (1997): The role of food quality for zooplankton: remarks on the state-of-the-art, perspectives and priorities.- Freshwat. Biol. **38**: 753-768
- Haney, J.F., Sasner, J.J. & Ikawa, M. (1995): Effects of products released by *Aphanizomenon flos-aquae* and purified saxitoxin on the movements of *Daphnia carinata* feeding appendages.- Limnol. Oceanogr. **40**: 263-272
- Helgen, J.C. (1987): Feeding rate inhibition in crowded *Daphnia pulex*.- Hydrobiologia **154**: 113-119
- Hessen, D.O. (1990): Carbon, nitrogen and phosphorus status in *Daphnia* at varying food conditions.- J. Plankton Res. **12**: 1239-1249
- Hessen, D.O. & Lyche, A. (1991): Interspecific and intraspecific variations in zooplankton element composition.- Arch. Hydrobiol. **121**: 343-353
- Holling, C.S. (1959): The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European Pine Sawfly.- Canadian Entomologist **91**: 293-320
- Horton, P.A., Rowan, M., Webster, K.E. & Peters, R.H. (1979): Browsing and grazing by cladoceran filter feeders.- Can. J. Zool. **57**: 206-212
- Hutchinson, G.E. (1957): Concluding remarks.- Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology **22**: 415-427
- Hutchinson, G.E. (1961): The paradox of the plankton.- Am. Nat. **95**: 137-145
- Kennedy, M. & Gray, R.D. (1993): Can ecological theory predict the distribution of foraging animals?: a critical analysis of experiments on the ideal free distribution.- Oikos **68**: 158-166
- Klüttgen, B., Kuntz, N. & Ratte, H.T. (1996): Combined effects of 3,4-dichloroaniline and food concentration on life-table data of two related Cladocerans, *Daphnia magna* and *Ceriodaphnia quadrangula*.- Chemosphere **32**: 2015-2028

- Krebs, J.R., Erichsen, J.T., Webber, M.I. & Charnov, E.L. (1977): Optimal prey selection in the great tit *Parus major*.- *Animal Behaviour* **25**: 30-38
- Kreutzer, C. & Lampert, W. (1999): Exploitative competition in differently sized *Daphnia* species: a mechanistic explanation.- *Ecology* **80**: 2348-2357
- Lampert, W. (1987): Feeding and nutrition in *Daphnia*.- In: Peters, R.H. & de Bernardi, R. (Eds.) - *Daphnia* - Memorie dell'Instituto Italiano di Idrobiologia (Mem. Ist. Ital. Idrobiol.), Pallanza **45**: 143-192
- Lampert, W. (1992): Zooplankton vertical migrations: implications for phytoplankton-zooplankton interactions.- *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* **35**: 69-78
- Lampert, W. & Brendelberger, H. (1996): Strategies of phenotypic low-food adaptation in *Daphnia*: filter screens, mesh sizes, and appendage beat rates.- *Limnol. Oceanogr.* **41**: 216-223
- Lampert, W. & Loose, C.J. (1992): Plankton towers: bridging the gap between laboratory and field experiments.- *Arch. Hydrobiol.* **126**: 53-66
- Lampert, W. & Schober, U. (1980): The importance of "threshold" food concentrations.- In: Kerfoot (Ed.) - *Evolution and Ecology of Zooplankton Communities*: 264-267
- Lampert, W. & Sommer, U. (1993): *Limnoökologie*.- Georg Thieme Verlag, Stuttgart: 440 S.
- Larsson, P. (1997): Ideal free distribution in *Daphnia*? Are daphnids able to consider both the food patch quality and the position of competitors?- *Hydrobiologia* **360**: 143-152
- Legendre, L. & Legendre, P. (1983): *Numerical ecology*.- Elsevier, Amsterdam: 419 S.
- Lehman, J.T. (1976): The filter-feeder as an optimal forager, and the predicted shapes of feeding curves.- *Limnol. Oceanogr.* **21**: 501-516
- Loose, C.J. (1993): *Daphnia* diel vertical migration behavior: response to vertebrate predator abundance.- *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* **39**: 29-36
- Loose, C.J. & Dawidowicz, P. (1994): Trade-offs in diel vertical migration by zooplankton: the costs of predator avoidance.- *Ecology* **75**: 2255-2263
- MacArthur, R.H. & Pianka, E.R. (1966): On optimal use of a patchy environment.- *Am. Nat.* **100**: 603-609
- Malone, B.J. & McQueen, D.J. (1983): Horizontal patchiness in zooplankton populations in two Ontario kettle lakes.- *Hydrobiologia* **99**: 101-124

- McMahon, J.W. (1965): Some physical factors influencing the feeding behavior of *Daphnia magna* Straus.- Can. J. Zool. **43**: 603-611
- McMahon, J.W. & Rigler, F.H. (1963): Mechanisms regulating the feeding rate of *Daphnia magna* Straus.- Can. J. Zool. **41**: 321-332
- McMahon, J.W. & Rigler, F.H. (1965): Feeding rate of *Daphnia magna* Straus in different foods labeled with radioactive phosphorus.- Limnol. Oceanogr. **10**: 105-113
- Milinski, M. (1994): Long-term memory for food patches and implications for ideal free distributions in sticklebacks.- Ecology **75**: 1150-1156
- Muck, P. & Lampert, W. (1980): Feeding of freshwater filter-feeders at very low food concentrations: poor evidence for "threshold feeding" and "optimal foraging" in *Daphnia longispina* and *Eudiaptomus gracilis*.- J. Plankton Res. **2**: 367-379
- Muck, P. & Lampert, W. (1984): An experimental study on the importance of food concentrations for the relative abundance of calanoid copepods and cladocerans: Comparative feeding studies with *Eudiaptomus gracilis* and *Daphnia longispina*.- Arch. Hydrobiol./Suppl. **66**: 157-179
- Müller, H. (1972): Wachstum und Phosphatbedarf von *Nitzschia actinastroides* (Lemm.) v. Goor in statischer und homokontinuierlicher Kultur unter Phosphatlimitierung.- Arch. Hydrobiol./Suppl. **38**: 399-484
- Neary, J., Cash, K. & McCauley, E. (1994): Behavioural aggregation of *Daphnia pulex* in response to food gradients.- Functional Ecology **8**: 377-383
- Plath, K. (1996): Ökologische Untersuchungen zur Schlagfrequenz der Thoracopoden bei Daphnien (Cladocera, Crustacea).- Diplomarbeit - Christian-Albrechts-Universität, Kiel: 69 S.
- Porter, K.G., Gerritsen, J. & Orcutt, J.D.J. (1982): The effect of food concentration on swimming patterns, feeding behavior, ingestion, assimilation, and respiration by *Daphnia*.- Limnol. Oceanogr. **27**: 935-949
- Riemann, B., Simonsen, P. & Stensgaard, L. (1989): The carbon and chlorophyll content of phytoplankton from various nutrient regimes.- J. Plankton Res. **11**: 1037-1045
- Rigler, F.H. (1961): The relation between concentration of food and feeding rate of *Daphnia magna* Straus.- Can. J. Zool. **39**: 857-868
- Schöps, C. (1999): Einfluß der Nahrungsqualität auf das Wachstum von *Daphnia* sp.- Diplomarbeit - Christian-Albrechts-Universität, Kiel: 84 S.

- Sommer, U., Gliwicz, Z.M., Lampert, W. & Duncan, A. (1986): The PEG model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters.- Arch. Hydrobiol. **106**: 433-471
- Spencer, H.G., Kennedy, M. & Gray, R.D. (1996): Perceptual constraints on optimal foraging: the effects of variation among foragers.- Evol. Ecol. **10**: 331-339
- Sterner, R.W. (1997): Modelling interactions of food quality and quantity in homeostatic consumers.- Freshwat. Biol. **38**: 473-481
- Sterner, R.W., Clasen, J., Lampert, W. & Weisse, T. (1998): Carbon: phosphorus stoichiometry and food chain production.- Ecology Letters **1**: 146-150
- Stich, H.B. & Lampert, W. (1981): Predator evasion as an explanation of diurnal vertical migration by zooplankton.- Nature **293**: 396-398
- Sutherland, W.J. (1996): From individual behaviour to population ecology.- Oxford University Press, Oxford: 213 S.
- van Donk, E. & Hessen, D.O. (1995): Reduced digestibility of UV-B stressed and nutrient-limited algae by *Daphnia magna*.- Hydrobiologia **307**: 147-151
- van Donk, E., Lürling, M., Hessen, D.O. & Lokhorst, G.M. (1997): Altered cell wall morphology in nutrient-deficient phytoplankton and its impact on grazers.- Limnology and Oceanography **42**: 357-364
- van Gool, E. & Ringelberg, J. (1995): Swimming of *Daphnia galeata x hyalina* in response to changing light intensities: influence of food availability and predator kairomone.- Marine and Freshwater Behaviour and Physiology **26**: 259-265
- Verhagen, J.H.G. (1994): Modeling phytoplankton patchiness under the influence of wind-driven currents in lakes.- Limnol. Oceanogr. **39**: 1551-1565
- von Liebig, J. (1855): Die Grundsätze der Agrikulturchemie.- Vieweg, Braunschweig: 107 S.
- Willows, R.I. (1992): Optimal digestive investment: a model for filter feeders experiencing variable diets.- Limnol. Oceanogr. **37**: 829-847
- Young, S. & Getty, C. (1987): Visually guided feeding behaviour in the filter feeding cladoceran, *Daphnia magna*.- Animal Behaviour **35**: 541-548
- Young, S., Taylor, V.A. & Watts, E. (1984): Visual factors in *Daphnia* feeding.- Limnol. Oceanogr. **29**: 1300-1308
- Zehnder, A.A. & Gorham, P.R. (1960): Factor influencing the growth of *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk.- Canadian Journal of Microbiology **6**: 645-660