

3 Einleitung

Phytoplankton galt lange Zeit als die wichtigste Nahrungsgrundlage für das Zooplankton in limnischen pelagischen Systemen (Lampert 1977, Richman & Dodson 1983, Lampert *et al.* 1986, DeMott 1989). Mit der Entdeckung des *microbial loop* (Azam *et al.* 1983) rückten auch die vielfältigen trophischen Beziehungen des mikrobiellen Nahrungsnetzes und seine Bedeutung für die höheren trophischen Ebenen der klassischen Nahrungspyramide in den Fokus planktologischer Forschung (Pomeroy 1984, Porter *et al.* 1985, Stoecker & Evans 1985, Porter *et al.* 1988, Sherr & Sherr 1988, Stockner & Porter 1988, Weisse 1990). Die mikrobielle Schleife beruht auf der Feststellung, dass ein beträchtlicher Teil der Photosyntheseprodukte der Phytoplankter aus den Zellen exudiert wird (Fogg *et al.* 1965, Lancelot 1979, Larsson & Hagström 1982) und neben den klassischen Quellen von gelöstem organischen Kohlenstoff (DOC) aus tierischen Exkretionsprodukten oder dem mikrobiellem Abbau abgestorbener Organismen die Lebensgrundlage einer hohen Bakterienproduktion im Pelagial von marinen und limnischen Systemen bildet. Diese Bakterien sind wiederum die Nahrungsgrundlage für heterotrophe Nanoflagellaten (HNF) und kleine Ciliaten, welche wiederum von größeren Ciliaten und schließlich auch von Metazooplanktern gefressen werden. Somit ist der Anschluss an die klassische Nahrungskette vollzogen. Sowohl für Ciliaten als auch heterotrophe Flagellaten ist inzwischen bekannt, dass sie neben nanoplanktischen Algen eine wichtige quantitative Nahrungsressource für planktische Crustaceen, wie Copepoden, Cladoceren und auch Rotatorien darstellen (Stoecker & Capuzzo 1990, Carrick *et al.* 1991, Sanders & Wickham 1993, Jack & Gilbert 1993, Wiackowski *et al.* 1994, Wickham 1995a, Wickham 1995b, Sanders *et al.* 1996, Wickham 1998). Sowohl auf *Community*-Ebene als auch auf artspezifischer Ebene konnte besonders für Copepoden gezeigt werden, dass deren Fraßdruck auf Ciliaten zu einem messbaren negativen Einfluss auf das Populationswachstum der Ciliaten führen kann (Burns & Gilbert 1993, Burns & Schallenberg 1996, Adrian & Schneider-Olt 1999), wobei der *Top-down*-Effekt von calanoiden Arten oft größer ist als der von cyclopoiden Arten (Wiackowski *et al.* 1994, Adrian & Schneider-Olt 1999). Der Fraßdruck von Daphnien auf Ciliaten kann ebenfalls hoch sein (z. B. Jürgens *et al.* 1999), Burns & Schallenberg (2001) wiesen in mehreren Seen mit unterschiedlichen Trophiegraden im Vergleich zwischen calanoiden Copepoden und Daphnien allerdings deutlich höhere Ingestionsraten pro Biomasseeinheit für die Copepoden nach. Copepoden – calanoide wie auch cyclopoide – zeigen in ihrem Fraßverhalten ein starkes Selektionsvermögen nach Beutegröße, Geschmack und Fluchtvermögen der Beuteorganismen (Brandel & Fernando 1978, Stemberger 1985, DeMott 1986, 1989), während Daph-

nien mit ihrer rein filtrierenden Ernährungsweise deutlich weniger selektiv sind (DeMott 1982, Burns & Schallenberg 2001).

Für verschiedene Copepoden ist bekannt, dass sie sowohl *in situ* als auch im Laborexperiment bestimmte Ciliaten vor alternativ angebotenen Algen bevorzugt fressen (Stoecker & Egloff 1987, Stoecker & Capuzzo 1990, Burns & Gilbert 1993, Ehret 2000). Wenn diese Präferenz in einer besseren Nutzbarkeit der Protozoennahrung begründet ist und zu höheren Reproduktions- und Entwicklungsraten führt, bedeutet dies unter limitierten Nahrungsbedingungen einen Fitnessvorteil von Copepoden gegenüber Daphnien. Copepoden könnten somit den *microbial loop* gezielter ausnutzen als Daphnien.

Es gibt zahlreiche Untersuchungen darüber, welche qualitative und/oder quantitative Bedeutung verschiedene Algenspezies für das Wachstum, die Reproduktion und die Juvenilentwicklung oder die Überlebensfähigkeit von herbivoren und carnivoren Copepoden haben und inwieweit die Zufütterung von tierischer Nahrung – meistens in Form von Rotatorien oder Nauplien – diese ökophysiologischen Parameter beeinflussen (z. B. Jamieson & Burns 1988, Adrian & Frost 1993, Santer 1993, 1994, 1996, Santer & van den Bosch 1994, Hansen & Santer 1995, Maier 1995, Twombly & Burns 1996, Hopp *et al.* 1997, von Elert & Stampfel 2000). Weitgehend unbekannt ist, welche Qualität Ciliaten als Nahrungsgrundlage für die Reproduktion, die Juvenilentwicklung und das Überleben von Copepoden haben. Sanders *et al.* (1996) konnten nachweisen, dass sich der calanoide *Diaptomus oregonensis* auf einer gemischten Beutesuspension aus Algen (*Cryptomonas reflexa*) und Ciliaten (*Cyclidium* sp.) besser reproduzieren konnte als auf einer reinen *Cryptomonas*-Suspension. Die positive Selektion von Ciliaten gegenüber Algen wie auch die verbesserte Reproduktionsfähigkeit sind Hinweise dafür, dass Ciliaten nicht nur eine zusätzliche Nahrungsquelle für Copepoden darstellen, sondern dass sie eine bessere Nahrungsqualität haben als viele Phytoplankter. In dieser Arbeit sollte deshalb der Frage nachgegangen werden, welche Qualität Ciliaten als Beuteorganismen für die Copepodidentwicklung und die Reproduktion von verschiedenen Copepoden im Vergleich zu Algen haben, deren gute Nahrungsqualität bereits aus Laborversuchen bekannt ist.

In der Vergangenheit wurden verschiedene Copepodenspezies bezüglich ihrer vornehmlichen Ernährungsweise als entweder herbivor oder carnivor kategorisiert. Dabei gelten die limnischen calanoiden Arten eher als algivor und die cyclopoiden Arten als eher carnivore Räuber, mit Ausnahme der kleineren cyclopoiden Arten wie *Thermocyclos*, der als eher algivor angenommen wird (Moriarty *et al.* 1973, Clarke 1978, Hopp *et al.* 1997). Inzwischen weiß man aus Darminhaltuntersuchungen (z. B. Tóth & Zánkai 1985), Kotballenuntersuchungen (Adrian

1988, 1991), sowie *in situ*- und Laborexperimenten (z. B. Adrian & Frost 1993, Hansen & Santer 1995, Hopp *et al.* 1997), dass die meisten räuberischen cyclopoiden Copepoden der Gattungen *Cyclops*, *Mesocyclops*, *Diacyclops* auch Algen fressen, also eher als omnivor einzustufen sind. Die Bedeutung von Algen als Nahrungsbestandteil ist dabei negativ mit der Größe der Copepoden korreliert (Adrian & Frost 1993, Hopp *et al.* 1997, Brandl 1998). Kleinere cyclopoide Arten wie *Trophocyclops prasinus mexicanus* (Adrian & Frost 1993) und *Thermocyclops crassus* (Hopp *et al.* 1997) erreichen mit Algennahrung deutlich höhere Eiproduktionsraten als mit invertibrater tierischer Beute. Für den adulten *Mesocyclops leuckarti* manifestierte sich andererseits die Einschätzung, dass für eine erfolgreiche Reproduktion eine obligat carnivore Ernährungsweise notwendig sei (Hansen & Santer 1995, Hopp *et al.* 1997). Von *M. leuckarti* ist aber auch bekannt, dass er Detritus konsumiert und damit auch längere Zeit überleben kann (Papinska 1985). Diese Verhaltensweise erscheint ökologisch sinnvoll, da sich eitragende Weibchen oft in Seegrundnähe (Vijverberg & Richter 1982) oder im Littoral aufhalten (Nielsen & Wærvågen 2000 sowie Referenzen darin), was als Räuber-vermeidungsstrategie gedeutet wird, in einer Lebensphase, in der die Weibchen mit ihren gut sichtbaren Eiballen einem erhöhten Fraßdruck durch planktivore Fische ausgesetzt sind.

Die Juvenilstadien von Copepoden sind oft auf nanoplanktische Algen angewiesen, weil sie invertibrate Beutetiere wegen der Größe gar nicht überwältigen könnten (Santer & Lampert 1995). Neben dem Vorteil einer optimalen Größe für die Handhabbarkeit als Beuteorganismen dienen viele nanoplanktische Algen als Lieferanten für viele essentielle Nährstoffe, die heterotrophe Organismen nicht selbst synthetisieren, wohl aber aufnehmen und speichern können (Harvey *et al.* 1987, Harvey *et al.* 1997, Boëchat & Adrian 2005).

Algivore Ciliaten wie die im Pelagial von Seen aus gemäßigten Breiten häufig vertretenen Prostomatida *Urotricha*, *Balanion* oder *Coleps* sind mit ihrer schlingenden Ernährungsweise wichtige Algenräuber und somit Räuber erster Ordnung. Sie stehen in der klassischen Nahrungspyramide auf einer Stufe mit Rotatorien, Cladoceren oder algivoren Copepoden. *Balanion planctonicum*, wie auch *Urotricha* spp. sind z. B. im Bodensee die ersten Primärkonsumenten, die noch vor den Rotatorien auf die Algenfrühjahrsblüte reagieren (Weisse *et al.* 1990). Unter Laborbedingungen lassen sich diese Arten sehr gut mit Cryptomonaden als Beuteorganismen kultivieren und erreichen sehr hohe Wachstumsraten (Weisse *et al.* 2001). Simek *et al.* (1996) fanden in *Grazing*-Experimenten im eutrophen Rimov-Reservoir sowie im oligo- bis mesotrophen Piburger See, dass *Balanion* und *Urotricha* nur sehr wenige Bakterien und wenig autotrophes Pikoplankton ingestierten, dagegen viele eukaryotische Algen. Diese Ciliaten liegen im gleichen Größenspektrum wie Algen und sind damit für Copepoden und

ihre Juvenilstadien gut fressbar. Verschiedene bakterivore Ciliaten wie die Hymenostomata *Cyclidium*, *Colpidium* oder *Tetrahymena* liegen im gleichen Größenspektrum. Sie stehen eine Stufe über den Destruenten.

Der trophische Modus von Protisten hat dabei einen großen Einfluss auf ihre biochemische Zusammensetzung vor allem in Bezug auf ihre Fettsäure- und Sterolzusammensetzung (Desvillettes *et al.* 1997, Harvey *et al.* 1997a, Boëchat & Adrian 2005, Boëchat *et al.* 2006). Als wichtige biochemische Bausteine, die die Nahrungsqualität mitbestimmen, wurden insbesondere mehrfach ungesättigte Fettsäuren (z. B. Eicosapentaensäure = EPA und Docosahexaensäure = DHA) identifiziert (Ahlgren *et al.* 1990, Brett *et al.* 1997, von Elert & Stampfel 2000, Boëchat & Adrian 2005). Diese werden fast ausschließlich von autotrophen Organismen wie höheren Pflanzen und photoautotrophen Protisten (z. B. *Cryptomonas*) produziert und werden in der Folge der Nahrungskette von Konsumenten höherer Ordnung höchstens verlängert oder umgebaut. Sowohl für *Balanion planctonicum*, als auch für *Urotricha farcta* ist inzwischen bekannt (Boëchat & Adrian 2005), dass sie höhere kohlenstoffspezifische Konzentrationen einfach-, aber auch mehrfach ungesättigter Fettsäuren sowie Aminosäuren aufweisen als ihre Beutealgen. Die Ciliaten reichern also diese biochemischen Bausteine aus ihren Beutealgen an und können sie wiederum den Räubern höherer Ordnung in höheren Konzentrationen zur Verfügung stellen. Wenn algivore Ciliaten diese hochungesättigten Fettsäuren durch Ingestion inkorporieren oder sogar anreichern, sollten sie als Beuteorganismen eine bessere Qualität für die Juvenilentwicklung und Reproduktion von Copepoden haben als bakterivore Ciliaten, die diese Fettsäuren aus ihrer Nahrungsgrundlage nicht assimilieren können. In dieser Arbeit sollte anhand von Laborexperimenten sowohl für vorwiegend algivore Copepoden als auch für vorwiegend carnivore Copepoden getestet werden, ob es einen Unterschied in der Nahrungsqualität von algivoren gegenüber bakterivoren Ciliaten gibt, die sich auf die ökophysiologischen Fitnessparameter in Form von schnellerer Juvenilentwicklung und erhöhter Reproduktion auswirken.

Bei einer gegebenen Fähigkeit zur Beuteselektion (DeMott 1986, 1989, 1995) sollten Copepoden die Nahrung bevorzugt ingestieren, die ihnen eine bessere Entwicklungs- und Reproduktionsleistung ermöglichen. Für die *in situ*-Untersuchung des Grazingverhaltens von Copepoden sowie möglicher positiv selektiver Ingestion von Ciliaten gegenüber Phytoplankton ist es hilfreich, Habitate zu untersuchen, die natürlicherweise eine hohe Ciliatenkonzentration aufweisen und für planktische Copepoden auch zugänglich sind. Tiefenchlorophyllmaxima (DCM = *Deep Chlorophyll Maximum*) an der Chemokline von mesotrophen geschichteten Seen sind temporäre Habitate, die oft mit einer hohen Ciliatenkonzentration assoziiert sind.

Typische beschriebene DCM sind oft monospezifisch dominiert von Diatomeen, Cryptophyceen, Chrysophyceen, APP oder filamentösen Cyanobakterien (Pedrós-Alió 1987, Lindholm 1992, Gasol *et al.* 1992, Adler *et al.* 2000). Sie können sich durch passive Anreicherung auf- oder absteigende Phytoplanktonorganismen an physikalischen Dichtegradienten (Temperatursprungschicht), durch aktive Bewegung in Ausrichtung an den Licht- und Nährstoffgradienten sowie durch starkes Wachstum der Phytoplankter in der optimal versorgten Wasserschicht ausbilden, wenn diese an niedrige Lichtintensitäten adaptiert sind (Fee 1976, Lindholm 1992). DCM sind verbreitet während der sommerlichen Wasserschichtung in oligotrophen und mesotrophen Seen (Padisak *et al.* 1997, Adler *et al.* 2000, Barbiero & Tuchman 2001), sind aber im Spätsommer auch in eutrophen Seen zu finden (Fee 1976, Williamson *et al.* 1996). Ein DCM mit seiner hohen Biomasseakkumulation stellt für das Zooplankton gegenüber dem Epilimnion eine konzentrierte potentielle Nahrungsrecource in einer licht- und sauerstoffarmen Wasserschicht bei niedrigeren Temperaturen dar. In dieser Arbeit sollte das Fraß- und Selektionsverhalten von verschiedenen Copepoden im Rahmen des von der DFG finanzierten Gemeinschaftsprojektes „Top-down-Steuerung pelagischer Biozönosen“ in *in situ*-Grazing-Experimenten im Großen Vätersee in der Schorfheide in Brandenburg nördlich von Berlin untersucht werden.

3.1 Hypothesen

Die praktischen Experimente dieser Arbeit gliedern sich im Wesentlichen in einen labor- und einen freilandexperimentellen Bereich, der im DCM des Großen Vätersees durchgeführt wurde. In Laborexperimenten sollte sowohl für vorwiegend algivore Copepoden als auch für vorwiegend carnivore Copepoden getestet werden, ob diese mit Ciliaten als Beuteorganismen ihre Copepodidentwicklung durchlaufen und sich reproduzieren können. Weiterhin sollte getestet werden, ob es einen Unterschied in der Nahrungsqualität von algivoren gegenüber bakterivoren Ciliaten gibt, die sich auf die ökophysiologischen Fitnessparameter der Copepoden in Form von schnellerer Entwicklungsgeschwindigkeit, höherer Eibildungs- und Überlebensrate auswirken. Zwei Hypothesen wurden zur experimentellen Überprüfung im Labor formuliert:

Hypothese I: Copepoden können sich mit Ciliaten als alleiniger Nahrungsgrundlage reproduzieren und ihre Copepodidentwicklung durchlaufen.

Hypothese II: Ciliaten mit algivorer Ernährungsweise stellen für Copepoden eine bessere Nahrungsqualität dar als bakterivore Ciliaten. Die bessere Nahrungsqualität manifestiert sich in einer beschleunigten Copepodidentwicklung sowie einer erhöhten Eiproduktion.

Die Experimente wurden mit den verbreiteten, oft sympatrisch vorkommenden calanoiden *Eudiaptomus gracilis* und *Eudiaptomus graciloides* sowie den cyclopoiden *Cyclops vicinus*, *Cyclops abyssorum*, *Mesocyclops leuckarti* und *Thermocyclops oithonoides* durchgeführt.

Die potentielle Bedeutung einer natürlicherweise hohen Ciliatenkonzentration als Nahrungsressource für Copepoden sollte in einem Tiefenchlorophyllmaximum – bestehend aus vorwiegend schlecht fressbaren langfädigen Cyanobakterien – bei potentiell limitierenden abiotischen Umweltbedingungen (niedrige Temperatur, niedrige Lichtintensität, niedriger O₂-Gehalt) untersucht werden. Zwei weitere Hypothesen sollten im Freiland getestet werden:

Hypothese III: Die langfädigen Cyanobakterien des DCM im Großen Vätersee können von den Copepoden schlecht ingestiert werden.

Hypothese IV: Die Ciliatenfauna des DCM bietet eine gute Nahrungsgrundlage für das Copepodenplankton.

In *in situ*- *presence/absence*-Experimenten wurde der Einfluss von Copepoden auf Wachstumsraten und Abundanzen von Ciliaten, Phytoplankton, HNF und Bakterien im DCM des Großen Vätersees bestimmt. Für die Experimente wurden zum einen Copepodidstadien von *Mesocyclops leuckarti* und *Thermocyclops oithonoides* ausgewählt, weil sie sich regelmäßig im DCM des Großen Vätersees finden. Zum anderen wurden Adultstadien von *E. graciloides* getestet, weil diese temporär direkt oberhalb, aber auch innerhalb des DCM gefunden werden (Adrian & Schipolowski 2003 sowie eigene Beobachtungen).

Vorversuche im Labor hatten gezeigt, dass durch vorsichtiges Filtrieren O₂-freien Wassers (Ausgasung des O₂ durch N₂-Einleitung) eine Sauerstoffanreicherung von etwa 10 % erfolgt. Da sich diese Sauerstoffanreicherung nicht vermeiden ließ, wurden für eine Feststellung des Einflusses niedrigerer Sauerstoffkonzentrationen das Fraßverhalten von Copepoden wiederum im Labor untersucht, wo sich die Sauerstoffbedingungen besser kontrollieren ließen.