

6 Diskussion

Verschiedene Studien belegen, dass Ciliaten zum Beutespektrum von Copepoden gehören (z. B. Burns & Gilbert 1993, Wiackowski *et al.* 1994, Fessenden & Cowles 1994, Wickham 1995a, 1995b) und insbesondere adulte calanoide Arten in der Lage sind, Ciliatenabundanzen deutlich zu reduzieren, mehr noch als cyclopoide Arten dies können (Adrian & Schneider-Olt 1999, Burns & Schallenberg 2001). In dieser Arbeit konnte gezeigt werden, dass sowohl algivore als auch bakterivore Ciliaten als Nahrungsgrundlage die Copepodidentwicklung und auch die Eiproduktion sowohl von calanoiden als auch von cyclopoiden Copepoden ermöglichen. Es konnten signifikante sowohl räuber- als auch beutespezifische Unterschiede nachgewiesen werden.

6.1 Copepodidentwicklung-Laborexperimente

In den unterschiedlichen Versuchsansätzen zur Copepodidentwicklung sowohl von frühen C1-Stadien bei *M. leuckarti* und *T. oithonoides* als auch bei den älteren Copepodidstadien (C3–4) *E. gracilis*, *E. graciloides*, *C. vicinus* und *C. abyssorum* konnte gezeigt werden, dass Ciliaten unterschiedlicher trophischer Modi die Juvenilentwicklung von Copepoden ermöglichen. In fast allen getesteten Räuber-Beute-Kombinationen erreichten die Copepoden das Adultstadium. Unterschiedliche Entwicklungsgeschwindigkeiten lassen sich sowohl im Vergleich der Copepodenarten zueinander als auch innerhalb einer Copepodenart im Vergleich der unterschiedlichen Beuteangebote nachweisen. Verschiedene Ciliaten mit unterschiedlicher Nahrungsgrundlage (Algenfresser, Bakterienfiltrierer) sind eine adäquate Nahrungsgrundlage, um die Copepodidentwicklung von verschiedenen calanoiden und cyclopoiden Copepoden zu ermöglichen.

6.1.1 Copepodidentwicklung *M. leuckarti* und *T. oithonoides*

Das Ansprechverhalten von *M. leuckarti* auf die getesteten Beutesuspensionen entsprach weitgehend dem vom ebenfalls cyclopoiden *C. vicinus* und den beiden calanoiden *E. gracilis* und *E. graciloides* (siehe Kapitel 6.1.3) mit einer schnellen Copepodidentwicklung in den *Urotricha*-Ansätzen und einer langsameren Entwicklung in den Ansätzen mit einem bakterivoren Ciliaten (hier *Cyclidium*) sowie in den *Cryptomonas*-Ansätzen. Die Ergebnisse für *T. oithonoides* zeigten ein entgegengesetztes Muster. *Cryptomonas* ermöglichte die schnellsten Entwicklungszeiten und in den *Urotricha*-Ansätzen wurde gar keine Copepodidentwicklung

beobachtet. In den Hungeransätzen war für beide Copepoden keine durchgehende Entwicklung möglich. Die eingesetzten Copepodide konnten hier höchstens eine Häutung realisieren. Die absoluten Zeiten für die Stadiendauer der C1- und die C2-Stadien sind in diesen Experimenten eher unterschätzt, weil die Häutungszeitpunkte der eingesetzten Copepodidstadien nicht bekannt waren und somit die Dauer bis zur nächsten beobachteten Häutung nicht der gesamten Stadiendauer entsprach. Die absolute Stadiendauer sollte deshalb als um etwa einen Tag verlängert angesehen werden. Da die eingesetzten Copepodide für alle Ansätze aus derselben Laborpopulation stammten, wurde für den relativen Vergleich zwischen den einzelnen Beuteansätzen diese Korrektur nicht vorgenommen.

6.1.1.1 Entwicklungsgeschwindigkeit *M. leuckarti*

Der algivore Ciliat *Urotricha* war für *M. leuckarti* die mit Abstand beste Nahrung, und ermöglichte eine doppelt so schnelle Entwicklungsgeschwindigkeit als der bakterivore Ciliat *Cyclidium*. Die Entwicklungsgeschwindigkeit in den *Urotricha*-Ansätzen war signifikant ($P < 0,05$) schneller als in den *Cyclidium*- und den *Cryptomonas*-Ansätzen. Die in den *Urotricha*-Ansätzen ermittelten Entwicklungszeiten von *M. leuckarti* fügen sich gut in den in der Literatur berichteten Wertebereich ein. So lagen die in dieser Arbeit gemessenen Entwicklungszeiten noch unterhalb der niedrigsten von Hansen & Santer (1995) ermittelten Werten von 14–25 Tagen für die Entwicklung vom C2- bis zum Adultstadium bei 16,5 °C. Diese hatten die Entwicklungsgeschwindigkeit der Copepodide bei verschiedenen Algenkonzentrationen (0,3 bis 1,0 $\mu\text{g C mL}^{-1}$ bei 2-täglicher Fütterung) in An- und Abwesenheit des Rotatoriums *Brachionus rubens* als zusätzlichem Beuteangebot getestet. Maier (1989a) berichtete über kürzere Entwicklungszeiten von durchschnittlich 8,25 Tagen für Männchen und 10,43 Tagen für Weibchen für die Copepodidentwicklung bei 20 °C vom C1- bis zum Adultstadium. Als Beute wurde eine Mischung von *Ankistrodesmus* sp. (Chlorophyceae) und Ciliaten in „ausreichender“ (Maier 1989a) Konzentration genannt. Gophen (1976) nennt Copepodidentwicklungszeiten von 33,0 Tagen bei 15 °C bzw. 12,5 Tage bei 22 °C. Über kürzere Entwicklungszeiten berichteten Vijverberg (1980) mit 10,0 Tagen bei 15 °C und 7,5 Tagen bei 20 °C, Vijverberg & Richter (1982) mit 7,3 Tagen bei 17,5 °C, aber auch Zankai (1987), der eine Copepodidentwicklungszeit von 10,7 Tagen im Herbst im Plattensee gemessen hat. Die ermittelten Werte von Gras & Sait-Jean (1981) mit 15 Tagen bei einer Wassertemperatur von 24 °C sind dagegen unter Berücksichtigung der höheren Temperatur deutlich länger als die in meiner Arbeit ermittelten Werte. In allen diesen Fällen bleibt die Nahrung sowohl in Zusammensetzung als auch in Konzentration unspezifiziert.

Die Entwicklungskurve von *M. leuckarti* in den *Cryptomonas*-Ansätzen deckt sich bis zum C5-Stadium weitgehend mit der in den *Cyclidium*-Ansätzen (Abbildung 12). Während des C5-Stadiums kommt es zu einer Entwicklungsverzögerung in den *Cryptomonas*-Ansätzen, wobei die Unterschiede hier nicht signifikant waren. Die langsamste Entwicklung wurde deshalb in den *Cryptomonas*-Ansätzen gemessen, wobei nur männliche Copepoden das Adultstadium innerhalb des Versuchszeitraumes erreichten. In den *Cryptomonas*-Ansätzen hatten insgesamt 6 weibliche Tiere bis zum Versuchsende das C5-Stadium erreicht. Dieses Ergebnis steht im Widerspruch zu Untersuchungen von Hansen & Santer (1995), die gefunden hatten, dass *M. leuckarti* in reinen *Cryptomonas* sp.-Ansätzen keine vollständige Copepodidentwicklung durchführen konnte. In reinen *Cryptomonas*-Ansätzen bei niedrigen Nahrungskonzentrationen ($0,3 \mu\text{g C mL}^{-1}$) entwickelten sich die Copepodide nur bis zum C3-Stadium, während sich in der höchsten von ihnen getesteten Konzentration von $1,0 \mu\text{g C mL}^{-1}$ sowohl die Männchen als auch die Weibchen von *M. leuckarti* nur bis zum C5-Stadium entwickelten. Bei einer geringen Zugabe von *B. rubens* ($0,03 \mu\text{g mL}^{-1}$) konnte *M. leuckarti* innerhalb von 20–25 Tagen die Geschlechtsreife erreichen. Hansen & Santer (1995) postulierten daraufhin, dass *M. leuckarti* obligat carnivor und nicht in der Lage sei, sich auf einer reinen Algennahrung bis zur Geschlechtsreife zu entwickeln.

Meine Experimente zeigen dagegen, dass bei einer etwas höheren Nahrungskonzentration ($1,6 \mu\text{g C mL}^{-1}$), und bei täglicher Fütterung auch *Cryptomonas* die vollständige Entwicklung zumindest der Männchen bis zum Adultstadium ermöglicht. In der Regel entwickeln sich sowohl bei den calanoiden Arten (Landry 1983) als auch bei den cyclopoiden Arten (Elgmorg 1958, Zankai 1987, Maier 1989, Hart 1990, Hansen & Santer 1995) die männlichen Copepoden einer Alterskohorte schneller als die weiblichen Tiere. In meinen Experimenten war die durchschnittliche Stadienentwicklungsdauer der weiblichen C5-Copepodide in allen Versuchsansätzen wenn auch nicht signifikant, so doch in der Tendenz länger als die der männlichen. Dass diese Unterschiede nicht signifikant waren, könnte zum einen an der relativ kleinen Fallzahl liegen als auch in dem Umstand begründet sein, dass die Unterschiede erst ab dem C5-Stadium erfasst werden konnten und es durch die Zusammenfassung der früheren Stadien zu einer statistischen Verwischung der geschlechtsspezifischen Unterschiede kam. Diese Umstände lassen vermuten, dass auch die weiblichen Tiere von *M. leuckarti* bei Fütterung mit *Cryptomonas* nach einer längeren Entwicklungszeit die Geschlechtsreife erreichen können. Diese Vermutung wird erhärtet durch den ebenfalls in dieser Arbeit erbrachten Nachweis, dass *M. leuckarti* in der Lage ist, sich in reinen *Cryptomonas*-Ansätzen fortzupflanzen.

6.1.1.2 Entwicklungsgeschwindigkeit *T. oithonoides*

T. oithonoides konnte bei Fütterung mit *Urotricha* überhaupt keine Entwicklung realisieren. In den *Urotricha*-Ansätzen von *T. oithonoides* wurden im Gegensatz zu den anderen Beuteansätzen fast nur C1-Copepodide eingesetzt, die zwar aus der gleichen Planktonprobe entnommen wurden, aber etwas später geschlüpft waren. Über den Grund des negativen Einflusses von *Urotricha* auf die jungen Copepodidstadien von *T. oithonoides* können an dieser Stelle nur Vermutungen angestellt werden. Bekannt ist aus Ingestionsexperimenten (Ergebnisse nicht dargestellt), dass die älteren Copepodidstadien einen hohen Fraßdruck auf *Urotricha* ausüben können. Denkbar ist, dass die C1-Copepodide nicht in der Lage sind, den Ciliaten zu handhaben bzw. zu ingestieren und die Copepodide und *Urotricha* vielmehr in einer exploitativen Konkurrenzsituation um die wenigen noch vorhandenen *Cryptomonas*-Zellen standen. Aus Fraßexperimenten von Adrian *et al.* (2001) ist bekannt, dass kleine prostomatide Ciliaten für Copepoden weniger vulnerabel sind als koexistierende oligotriche Ciliaten. Auch ist für *T. oithonoides* die von Weisse & Frahm (2001) beschriebene negative chemisch induzierte Wirkungsweise von *Urotricha*-Arten auf das Populationswachstum des Rotatoriums *Keratella quadrata* denkbar, die im Zusammenhang mit den Mortalitätsraten in Kapitel 6.1.1.4 näher beschrieben und diskutiert wird.

Im Gegensatz zu *M. leuckarti* stellte für *T. oithonoides* *Cryptomonas* die signifikant ($P < 0,05$) beste Nahrungsquelle dar, die die schnellste Entwicklung im Vergleich der getesteten Beuteorganismen sowohl für männliche als auch für weibliche Tiere ermöglichte. Somit gibt es deutliche artspezifische Unterschiede in der Anforderung an die Nahrungszusammensetzung zwischen den beiden Copepoden, die in einer Arbeit von Nilssen & Wærvågen (2000) über die autökologische Charakterisierung der beiden Arten geschichtlich auch als „Zwillingsarten“ benannt werden.

Cyclidium ermöglichte innerhalb des Versuchszeitraumes nur die Entwicklung von männlichen Tieren bis zur Geschlechtsreife. Die weiblichen Tiere verblieben im C5-Stadium. Die Stadiendauer der späten Copepodidstadien (C4, C5) in den *Cyclidium*-Ansätzen war gegenüber den *Cryptomonas*-Ansätzen deutlich verlängert. *Cyclidium* ist somit keine optimale Nahrungsquelle für *T. oithonoides*. Ob der bakterivore Ciliat auch eine vollständige Entwicklung von weiblichen Tieren ermöglicht, ist ungeklärt.

Aus der Literatur sind kaum Copepodidentwicklungsdaten für *T. oithonoides* bekannt. Nilssen & Wærvågen (2000) zitieren zwei norwegische Dissertationen (Hessen 1982; Oksum-Eriksen 1982), und treffen die Aussage, dass sich *T. oithonoides* sowohl in Labor- als auch in Freiland-*Enclosure*-Experimenten langsamer entwickelt als *M. leuckarti*. Diese Aussage wird von

meiner Arbeit unterstützt (siehe Abbildung 12 zur kumulativen Entwicklungszeiten von *M. leuckarti* und *T. oithonoides*).

Maier (1989) hat die Copepodidentwicklung vom nahe verwandten *Thermocylops crassus* bei verschiedenen Versuchstemperaturen untersucht. Er nennt Copepodidentwicklungszeiten vom C1-Stadium bis zur Geschlechtsreife von 12,7–14,2 Tagen bzw. für die Entwicklung vom C4-bis zum Adultstadium von 8,1 Tagen für Männchen und 11,7 Tagen für Weibchen bei 15 °C sowie 5,3 Tagen für die nicht geschlechtsspezifisch unterschiedene Entwicklung bei 20 °C. Die Copepoden wurden bei ihm mit einer Mischung von *Ankistrodesmus* sp. (Chlorophyceae) und Ciliaten in „ausreichender“ (Maier 1989a) Konzentration gefüttert. Die Entwicklungszeiten aus meinen Experimenten fügen sich gut in diese Wertereihe ein und sind somit verlässlich für die intra- und interspezifischen Bewertungen der Entwicklungszeiten.

6.1.1.3 Größenzunahme *M. leuckarti* / *T. oithonoides*

Die durchschnittlich gemessenen Größen der adulten Copepoden von *M. leuckarti* und von *T. oithonoides* mit den bekannten geschlechtsspezifischen Größendimorphismen liegen im unteren Bereich der in der Literatur genannten Messungen (Maier 1994, Santer 1996, Einsle 1993). Der geringere Größenzuwachs bei den männlichen Tieren spiegelt den niedrigeren Energiebedarf sowie die kürzere Entwicklungszeit wider. Da es keine Unterschiede in der Copepodengröße zwischen den untersuchten Beutesuspensionen gab, lassen sich aus diesem Parameter keine Aussagen über Unterschiede in der Qualität der Beuteorganismen folgern. Die geringen erreichten Körpergrößen in allen Beuteansätzen könnten einer insgesamt schlechten Nahrungsqualität aller untersuchten Beuteorganismen geschuldet sein. Da aber deutliche Unterschiede in der Entwicklungsgeschwindigkeit als Parameter für die Nahrungsqualität nachgewiesen wurden, ist es wahrscheinlicher, dass die erreichte Körpergröße unabhängig von der Nahrungsqualität der untersuchten Beuteorganismen war. Twombly & Burns (1996) hatten bei ihren Untersuchungen zur individuellen postembryonalen Entwicklung zweier calanoider Copepodenarten gezeigt, dass die Streuung in der individuellen Körpergröße innerhalb der Copepodidstadien deutlich geringer ist als zwischen den Entwicklungszeiten, sodass die Körpergröße sehr viel stärker artspezifisch determiniert ist als die Entwicklungsgeschwindigkeit. Die geringe Körperlänge könnte in dem Versuchsdesign mit seinen häufigen Störungen der Copepoden oder sogar genotypisch bedingt gewesen sein. Leider liegen mir keine Größenmessungen von Copepoden aus dem Großen Vätersee vor. Bekannt ist, dass die Größe sowohl von *M. leuckarti* als auch von *T. oithonoides* *in situ* korreliert mit der Gelegetgröße im Verlauf der Jahreszeit abnimmt (Santer & Lampert 1995, Nilssen & Wærvågen

2000). Diese Tendenz ist aber wohl der verschlechterten Nahrungssituation bzw. der Konkurrenzsituation mit anderen Zooplanktern sowie dem Prädationsdruck geschuldet. Ob die geringere Körpergröße eine rein phänotypische Erscheinung war oder genotypisch manifestiert war, ist unklar. Die Tiere aus meinen Experimenten stammten auf jeden Fall in erster Generation von Copepoden ab, die im August–September, also spät im Jahr, im Großen Vätersee gefangen wurden. Das Größenwachstum während der Copepodidentwicklung sowohl von cyclopoiden (Santer & van den Bosch 1994), als auch von calanoiden Copepoden (Hart 1996) ist auf jeden Fall abhängig von der Nahrungskonzentration. In den beiden genannten Arbeiten konnte für *Cyclops vicinus* (Santer & van den Bosch 1994) und die calanoiden *Trophodiatomus spectabilis* und *Metadiaptomus meridianus* (Hart 1996) eine positive Korrelation des Größenwachstums mit zunehmender Nahrungskonzentration bis zu einem Nahrungsschwellenwerte gezeigt werden, ab dem keine weitere Größenzunahme zu messen war. Da ich in meinen Experimenten keinen Unterschied in der Größenzunahme zwischen den unterschiedlichen Beuteansätzen feststellen konnte, ist dies ein weiterer Hinweis darauf, dass in allen Beuteansätzen (außer den Hungeransätzen) keine Nahrungslimitation geherrscht hat.

6.1.1.4 Mortalität *M. leuckarti* / *T. oithonoides*

Insgesamt lagen die Mortalitätsraten in den Experimenten mit *M. leuckarti* und *T. oithonoides* deutlich höher als in den Experimenten mit den beiden *Eudiaptomus*- und *Cyclops*-Arten. Diese Tatsache könnte an der deutlich erhöhten – 24-stündigen statt 48-stündigen – Störungsfrequenz in den Experimenten mit *M. leuckarti* und *T. oithonoides* oder einer höheren Sensitivität der kleineren Copepodenarten liegen. Gegen letztere Annahme spricht allerdings die Erfahrung aus dem Umgang mit den Laborkulturen, in denen die calanoiden Arten stets empfindlicher auf das Aussortieren unter der Stereolupe reagierten als die cyclopoiden Arten.

Innerhalb der Experimente kam es zu signifikanten beutespezifischen Unterschieden in den Mortalitätsraten. So waren die Mortalitätsraten von *M. leuckarti* in den *Cryptomonas*-Ansätzen signifikant ($P < 0,05$) niedriger als in den *Urotricha*-, *Cyclidium*- und Hungeransätzen. Die Bewertung der Qualität der untersuchten Beuteorganismen für *M. leuckarti* aufgrund der Mortalitätsraten steht im Widerspruch zu der Bewertung anhand der Entwicklungsgeschwindigkeiten. Die höchste Entwicklungsgeschwindigkeit in den *Urotricha*-Ansätzen ging einher mit signifikant höheren Mortalitätsraten als in den *Cryptomonas*-Ansätzen und stellt einen gewissen Widerspruch in der Bewertung der Nahrungsqualität dar. Die hohe Mortalität lässt sich kaum mit der exploitativen Konkurrenz erklären, in der *Urotricha* und *M. leuckarti* um *Cryptomonas* – die als Beuteorganismus nur ein Weniges kleiner ist als der Ciliat – ste-

hen, da *M. leuckarti* den Ciliaten in hohen Raten ingestieren kann und offensichtlich auch während der Copepodidentwicklung umsetzen kann. Ein möglicher Erklärungsansatz wäre ein chemisch vermittelter negativer Einfluss von *Urotricha* auf *M. leuckarti*, wie er von Weisse & Frahm (2001) für *Urotricha furcata* und *Urotricha farcta* auf das Populationswachstum des Rotatoriums *Keratella quadrata* postuliert wurde. Die Autoren hatten in Populationswachstumsexperimenten eine signifikant erhöhte Mortalität von *K. quadrata* bei Fütterung mit den kleinen prostomatiden Ciliaten im Vergleich zur Fütterung mit *Cryptomonas* nachgewiesen. Allerdings ließen sich in den von mir durchgeführten Reproduktionsexperimenten in den *Urotricha*-Ansätzen keine erhöhten Mortalitätsraten von *M. leuckarti* im Vergleich zu den anderen untersuchten Beuteansätzen nachweisen. Insofern ist nicht anzunehmen, dass *Urotricha* eine negative chemisch induzierte Wirkung auf *M. leuckarti* hat, es sei denn, diese würde unterschiedlich auf Juvenil- und Adultstadien wirken. Denkbar ist eine interferierende Wirkung des äußerst agilen räuberischen Ciliaten auf die Copepodide in den Phasen direkt nach der Häutung, wenn das Cutinexoskelett der Copepodide noch nicht ausgehärtet ist. Während der Experimente zur Copepodidentwicklung konnte häufiger beobachtet werden, dass mehrere Ciliaten einen bereits verstorbenen Copepodiden, der auf den Boden des Versuchsgefäßes absedimentiert war, in einem dichten Schwarm umschwirrten. Die Mortalitätsraten in den *Cyclidium*-Ansätzen waren nicht unterschiedlich zu den *Urotricha*-Ansätzen. Auch in diesen Ansätzen konnte mehrfach beobachtet werden, dass tote Copepodide von innen von den Ciliaten aufgefressen wurden. Insofern stellen abgestorbene Copepoden für beide potentiell histophage Ciliaten ebenfalls eine mögliche Nahrungsressource dar.

Im Vergleich zu den Mortalitätsraten in den Hungeransätzen gab es in beiden Ciliatenansätzen zwar nicht signifikant, aber doch in der Tendenz mehr Todesfälle pro Zeiteinheit, deshalb lässt sich vermuten, dass beide Ciliaten eine negative Wirkung auf die Copepoden haben können. Die geringeren Mortalitätsraten in den *Cryptomonas*-Ansätzen würden sich dann durch einen jeweils geringeren Störfaktor auf die Copepodide erklären.

Die Mortalitätsraten in den *T. oithonoides*-Ansätzen spiegeln die Aussagen aus den Entwicklungszeiten wider, so dass es hier nicht zu den widersprüchlichen Bewertungen wie bei den Experimenten mit *M. leuckarti* kommt. Die klaren signifikanten Unterschiede in den Mortalitätsraten zwischen allen Beuteansätzen weisen *T. oithonoides* als vorwiegend algivoren Copepoden aus.

6.1.2 Vergleich *M. leuckarti* und *T. oithonoides*

Urotricha farcta ist eine adäquate Nahrungsressource für die Copepodidentwicklung und das Wachstum des als carnivor beschriebenen *M. leuckarti* (z. B. Brandel & Fernando 1978 und 1986, Williamson 1980, Williamson & Gilbert 1980, Papinska 1985, Hansen & Santer 1995, Nilssen & Wærvågen 2000) und kann dessen wichtigste mesozooplanktische Nahrungsquellen (Rotatorien und Cladoceren) substituieren, mit der Einschränkung, dass *Urotricha* auch einen negativen Effekt auf die Überlebensrate von *M. leuckarti* haben kann. *T. oithonoides* hingegen konnte sich bei Fütterung mit diesem algivoren Ciliaten nicht entwickeln. Hier liegt eine deutliche Unterscheidung der beiden Copepodenarten.

In der Nutzbarkeit des bakterivoren Ciliaten *Cyclidium* sp. und *Cryptomonas phaseolus* überschneiden sich die Beutespektren der beiden Copepodenarten. Beide Cyclopoida können eine komplette Copepodidentwicklung bis zur Geschlechtsreife realisieren, wobei dies im Falle von *T. oithonoides* bei Fütterung mit *Cyclidium* nur für die Männchen definitiv nachgewiesen wurde. *Cryptomonas* erwies sich als beste Nahrungsgrundlage für *T. oithonoides*, während sich von *M. leuckarti* auf jeden Fall die Männchen nachweislich bis zur Geschlechtsreife entwickeln konnten.

Die Copepodidentwicklung von *M. leuckarti* in meinen Versuchen zeigte eine zunehmende Verzögerung in den späteren Copepodidstadien. Dies ging einher mit einer deutlich ausgeprägten Größenzunahme vom C4- zum C5-Stadium, während die Größenzunahme vom C5- zum Adultstadium bei den Männchen deutlich geringer ausfiel. *T. oithonoides* zeigte dagegen einen linearen Verlauf der stadiumspezifischen Entwicklungszeiten sowie der Größenzunahme. Erstere Ergebnisse stimmen mit den Befunden von Hart (1990) überein, der in seinem Vergleich von Literaturdaten für im Süßwasser lebende Copepoden eine relativ konstante Stadiendauer der C1- bis C3-Stadien, bei den Cyclopoida etwas verlängerte C4- und C5-Stadien und bei den Calanoida eine deutliche Verzögerung in der Entwicklung der späten Stadien fand. Hansen & Santer (1995) bzw. Maier (1989) fanden dagegen einen eher einen linearen Verlauf der stadienspezifischen Entwicklungszeiten von *M. leuckarti* bei Fütterung mit *Cryptomonas* und *Brachionus rubens* als zusätzlichem Beuteangebot bzw. von *Thermocyclops crassus* bei Fütterung mit *Ankistrodesmus* sp. (Chlorophyceae) und Ciliaten in „ausreichender“ Konzentration.

6.1.3 Copepodidentwicklung *Eudiaptomus* / *Cyclops*

Aus dem Vergleich der Entwicklungsgeschwindigkeit der späten Copepodidstadien resultierten zwei grundsätzliche Ergebnisse. Zum einen war der algivore Ciliat *Urotricha* – immer in Verbindung mit einem Minimum an der Futteralge *Cryptomonas* – die mit Abstand beste Beutegrundlage für die späte Copepodidentwicklung von drei der vier getesteten Copepodenarten. *C. abyssorum* zeigte eine schnellere Entwicklung bei Fütterung mit dem bakterivoren *Colpidium*. Zum Zweiten entwickelten sich die calanoiden Arten grundsätzlich schneller als die cyclopoiden Arten.

Nach den Entwicklungszeiten der normalisierten Copepodidstadien (siehe Abbildung 16), war – mit Ausnahme für *E. gracilis* – der bakterivore *Colpidium* eine ähnlich gute oder sogar bessere Nahrungsgrundlage als *Cryptomonas* sp., die in der Literatur als qualitativ gute Nahrungsressource für die Juvenilentwicklung von verschiedenen Copepoden bekannt ist (Hansen & Santer 1995, Santer 1994, von Elert & Stampfl 2000).

Der algivore Ciliat *Urotricha* – zusammen mit einem Minimum an seiner Beutealge *Cryptomonas* sp. – scheint eine bessere Nahrungsqualität für die Juvenilentwicklung der untersuchten Copepoden darzustellen als die reine *Cryptomonas*- oder *Colpidium*-Suspension, mit Ausnahme von *C. abyssorum*, bei dem kaum Unterschiede in der Entwicklungszeit zwischen den unterschiedlichen Beutesuspensionen messbar waren. Da es nicht möglich war, *Urotricha* von seiner ähnlich großen Futteralge zu trennen, konnte die Nahrungsqualität des Ciliaten in reiner Kultur leider nicht getestet werden. Allerdings waren die Häutungsraten sowohl von beiden *Eudiaptomus*-Arten als auch von *C. vicinus* in den Ansätzen mit *Urotricha* doppelt so hoch wie in den reinen *Cryptomonas*-Ansätzen (Abbildung 16). Die Unterschiede in den Häutungsraten zwischen den beiden gemischten Beutesuspensionen weisen darauf hin, dass der algivore Ciliat *Urotricha* die bessere Nahrungsressource als der bakterivore *Colpidium* darstellt (Abbildung 16). Dies steht in Übereinstimmung mit der Annahme, dass sich algivore und bakterivore Ciliaten in ihrer Nahrungsqualität unterscheiden und stimmt ebenfalls mit Ergebnissen von Mohr & Adrian (2002) überein, die entsprechende Unterschiede im Populationswachstum des Rotatoriums *Brachionus calyciflorus* nachgewiesen haben. In den Experimenten von Mohr & Adrian (2002) konnte der Reproduktionserfolg von *B. calyciflorus* bei Fütterung mit einer Alge (*Monoraphidium minutum*) mit guter Nahrungsqualität unter Zugabe eines algivoren Ciliaten (*Coleps* sp.) signifikant gesteigert werden, wohingegen die zusätzliche Fütterung eines bakterivoren Ciliaten (*Tetrahymena*) zu geringerem Populationswachstum führte als die Fütterung mit der Alge allein.

Da die Copepodidentwicklung von verschiedenen Faktoren, wie Nahrungsquantität und -qualität (Santer & van den Bosch, 1994, Ban, 1994), Temperatur (Cognard 1973, Munro, 1974, Jamieson & Burns 1988) und physiologischer Prækonditionierung der Copepoden (Smyly 1970, Whitehouse & Lewis 1973, Munro 1974, Nielssen 1980) abhängig ist, sollten Unterschiede in den Häutungs- bzw. Entwicklungsraten vorsichtig interpretiert werden. Twombly (1995) sowie Twombly & Burns (1996) berichteten über signifikante individuelle intraspezifische Unterschiede in den Entwicklungsraten bei zwei *Boeckella*-Arten, die unter gleichen Bedingungen kultiviert wurden. Das Ausmaß der dort berichteten Variationsbreite war allerdings geringer als die in dieser Arbeit gefundenen Unterschiede. So betrug die Entwicklungsdauer von *Boeckella hamata* vom N2- bis zum C4-Stadium im Mittel $34,1 \pm 10,7$ Tage, von *B. triarticulata* vom N1- bis zum C5-Stadium $19,3 \pm 1,9$ Tage.

Die in dieser Arbeit gefundenen Entwicklungszeit für *E. gracilis* liegen im Bereich der in der Literatur beschriebenen Werte von 11,7–15,0 Tagen für die gesamte Copepodidentwicklung vom C1- bis zum Adultstadium bei rein algivorer Ernährungsweise (Santer 1994, Munro 1974, Zánkai 1978, von Elert & Stampfel 2000, Eckstein 1964). Lediglich Cognard (1973) berichtet über deutlich längere Copepodidentwicklungszeiten von 3 Wochen bis zu 2 Monaten bei Fütterung mit *Pandorina* sp. (Euchlorophyceae) bei 18 °C. Die Dauer der späten Stadien wird bei Munro (1974) mit 1,8 Tagen (C4) plus 4,0 (C5) Tagen für Männchen von *E. gracilis* sowie mit 2–10 Tagen (C4) plus 6–16 Tage (C5) für die Weibchen angegeben, während Cognard (1973) 17–20 Tage (C4) plus 3–9 Tage (C5) für Weibchen fand.

Die Entwicklungsgeschwindigkeit von *E. gracilis* war in den reinen *Cryptomonas*-Ansätzen trotz des in Kohlenstoffeinheiten 3-fach niedrigeren Nahrungsangebotes signifikant höher als in den *Colpidium* + *Cryptomonas*-Ansätzen. Die Zellgröße von *Colpidium* mit $56 \times 154 \mu\text{m}$ könnte für eine deutlich schlechtere Handhabung des Ciliaten bei dem Ingestionsmechanismus von *E. gracilis* verantwortlich sein, wohingegen sowohl *Cryptomonas* ($11,9 \times 18,6 \mu\text{m}$), als auch *Urotricha* ($18 \mu\text{m}$) im optimalen Größenspektrum (Zánkai 1994) von *E. gracilis* liegen. Wie in Vorversuchen zur funktionellen Reaktion gezeigt werden konnte (Ergebnisse nicht dargestellt), war *E. gracilis* trotz der suboptimalen Partikelgröße in der Lage, *Colpidium* zu dezimieren, was durch die weiche Zellstruktur des Ciliaten begünstigt worden sein könnte, und auch imstande, seine Juvenilentwicklung bis zum Adultstadium abschließen.

Die Entwicklungszeiten von *E. graciloides* vom C4- bis zum Adultstadium wurden von Hamburger & Boetius (1987) mit 7,1 Tagen bei einer Fütterung mit *Chlamydomonas reinhardtii* als einziger Nahrung oder in Anreicherung mit natürlichem Seeseston der Größenfraktion $< 45 \mu\text{m}$ bzw. von Pasternak *et al.* (1996) mit 9,5 Tagen bei alleiniger Fütterung mit natürli-

chem Seeseston der Größenfraktion $< 150 \mu\text{m}$ angegeben. Diese Entwicklungszeiten waren grundsätzlich kürzer als die in dieser Arbeit gefundenen Zeiten. Die kürzeren Entwicklungszeiten in den zitierten Arbeiten könnten an einer besseren und ausgewogeneren Nahrungsqualität der Sestonzusammensetzung im Gegensatz der einseitigen Beutezusammensetzung mit Ciliaten oder der Kombination von Ciliaten mit Algen, die in dieser Arbeit getestet wurde, begründet sein. Aber auch andere Faktoren wie eine schlechtere physiologische Präkonditionierung könnten in den Experimenten eine Rolle gespielt haben.

Im Vergleich der beiden hier untersuchten calanoiden Arten, aber auch zu den beiden cyclopoiden Arten erreichte *E. gracilis* immer die höchsten Entwicklungsraten in allen Beuteansätzen. Diese Unterschiede waren signifikant in den *Urotricha*- und in den reinen *Cryptomonas*-Ansätzen, was in Übereinstimmung steht mit den in der Literatur gefundenen Vergleichen von Entwicklungszeiten (vgl. z. B. Hart (1990) mit einer umfangreichen Übersichtstabelle).

Die Unterschiede der beiden in manchen Seen sympatrisch vorkommenden *E. gracilis* und *E. graciloides*, die sich auch in ihrem Beutespektrum sehr ähneln, sind höchst interessant in Hinblick auf ihre ökologische Einnischung, die noch nicht gänzlich befriedigend beschrieben wurde. Die langsamere Entwicklung von *E. graciloides* passt zu den Ergebnissen von Pasternak & Arashkevich (1999), die für *E. graciloides* eine Verzögerung der Entwicklung in den Sommermonaten während der C4–C5-Stadien nachgewiesen haben. Diese Befunde wurden von Santer *et al.* (2000) bestätigt, die die Lebenszyklusstrategien von *E. gracilis* im Vergleich zu *E. graciloides* untersucht haben. Sie konnten die Ausprägung dieser Form einer aktiven Diapause für *E. graciloides* nachweisen, während sie für *E. gracilis* keine solche Entwicklungsverzögerung gefunden haben. Weiterhin konnten sie einen niedrigeren Nahrungsschwellenwert für *E. gracilis* in Bezug auf die Reproduktion im Vergleich zu *E. graciloides* nachweisen.

Die in dieser Arbeit bei der Laborkultivierung der beiden Copepodenarten gemachten Beobachtungen zeigten in Nahrungsmangelsituationen ein besseres Überleben der *E. graciloides*-Kulturen im Vergleich zu den *E. gracilis*-Kulturen. *E. gracilis* ist ein effizienter Filtrierer, der auch bei niedrigen Beutekonzentrationen keinen nachweisbaren Nahrungsschwellenwert in Bezug auf Ingestionsraten zeigt, wie Muck & Lampert (1980) für die späten Copepodidstadien und für die Adulten von *E. gracilis* zeigen konnten. Offensichtlich kann *E. gracilis* schneller auf die Verfügbarkeit von Nahrung reagieren, während *E. graciloides* besser mit den Nachteilen einer niedrigeren Nahrungsverfügbarkeit fertig wird, indem er niedrige Nahrungskonzentrationen z. B. durch eine aktive Diapause überdauert.

In der Literatur finden sich weitere Hinweise auf unterschiedliche Nahrungsbedürfnisse der beiden Arten. Während sich *E. graciloides* bei Fütterung mit einer reinen *Chlamydomonas reinhardtii*-Kultur vom Ei bis zum Adulttier entwickelt (Hamburger & Boëtius 1987), kann *E. gracilis* bei Fütterung mit derselben Alge zwar die Nauplienentwicklung, aber nicht die Copepodidentwicklung durchlaufen (von Elert & Stampfel 2000).

Für *C. vicinus* lassen sich in der Literatur höchst unterschiedliche Angaben über die Copepodidentwicklungsdauer finden. Munro (1974) berichtet von Entwicklungszeiten vom C1 bis zum Adultstadium von 7 Tagen für männliche Tiere bzw. 12 Tagen für weibliche Tiere, während Hansen & Santer (1995) 21 bzw. 37 Tage gefunden haben. Die letztgenannten Entwicklungszeiten liegen im Bereich der in dieser Arbeit gefundenen Werte.

Die Copepodidentwicklung von *C. vicinus* in den *Urotricha*-Ansätzen, wie auch in den reinen *Cryptomonas*-Ansätzen waren in den ersten 10 Tage verzögert. Die wahrscheinlichste Erklärung liegt in einer Nahrungslimitierung durch die relativ langen Fütterungsintervalle von 48 Stunden. Nach der Erhöhung der Nahrungskonzentration zuerst auf 2 und schließlich auf 3 $\mu\text{g C ml}^{-1}$ (siehe Abschnitt 4.1.5.2.1) wurden vermehrt Häutungen beobachtet. Für die Berechnung der Häutungsraten wurde deshalb erst die spätere Fütterungsphase ab Tag 10 zu Grunde gelegt, als die Nahrungskonzentration erhöht worden war und Häutungen registriert wurden.

Die einzigen Entwicklungsdaten von *C. abyssorum*, die in der Literatur gefunden wurden, stammen aus einer Laborstudie von Whitehouse & Lewis (1973), in der die Copepodidentwicklung in Abhängigkeit von verschiedenen Beuteorganismen getestet wurde. Die gesamte postembryonische Entwicklung dauerte zwischen 50 und 60 Tagen, wobei die Entwicklungszeiten der Weibchen ein wenig länger als die der Männchen waren. Die von Whitehouse & Lewis gefundene durchschnittliche Stadiendauer der C4- und C5-Stadien betragen 6,5 bzw. 15 Tage. Diese Werte korrespondieren mit den in dieser Arbeit gefundenen Werten von 14,1 Tagen in den *Colpidium*-Ansätzen, während die Entwicklungszeiten in den anderen untersuchten Beuteansätzen deutlich länger waren (Abbildung 16). Whitehouse & Lewis (1973) fanden keinen Unterschied in der Entwicklungsgeschwindigkeit und auch nicht in den Eiproduktionsraten zwischen den autotrophen (*Euglena viridis*) und heterotrophen (Nauplien von *Artemia salina*) Beuteansätzen. Hopp *et al.* (1997) berichten allerdings von größeren Eigelegen von *C. abyssorum* bei Fütterung mit aufkonzentriertem natürlichem Plankton im Vergleich zu einer reinen *Chlamydomonas reinhardtii*-Diät. In meinen Experimenten zeigte *C. abyssorum* keine signifikanten Unterschiede der Entwicklungsgeschwindigkeit in den untersuchten Beuteansätzen, was den Befund von Whitehouse & Lewis (1973) stützt.

Alle hier untersuchten Copepodenarten müssen als omnivor angesehen werden, auch wenn sie in ihren Präferenzen für Ciliaten als Beuteorganismen differieren. Insofern kommt es zu mehr oder weniger großen Überlappungen im Beutespektrum der vier hier beschriebenen Arten, was einen hohen potenziellen Konkurrenzdruck auf die Beuteorganismen zumindest in Zeiten von Nahrungsknappheit impliziert.

Diese Ergebnisse zeigen ein ineinander übergehendes Muster der Beutespektren der vier hier untersuchten Copepodenarten. *E. gracilis* zeigte sich als durchsetzungsfähigster Nahrungskonkurrent gegenüber den anderen drei Arten, für den eine positive Selektion von Ciliaten gegenüber Phytoplanktern von Ehret (2000) nachgewiesen wurde. *E. graciloides* steht in dieser Rangfolge der Entwicklungsraten an zweiter Stelle und ist nachgewiesenermaßen ebenfalls in der Lage, einen erheblichen Fraßdruck auf das Ciliatenplankton auszuüben (Adrian & Schneider-Olt 1999). Die beiden cyclopoiden Arten sind in Lage, Ciliaten als Nahrung für die Umsetzung ihrer Copepodidentwicklung zu nutzen, wobei sie tendenziell mehr Nahrung benötigen als die beiden untersuchten calanoiden Arten. Diese Ergebnisse stimmen überein mit Hansen (2000), die einen starken Fraßdruck einer Alterskohorte von *C. vicinus* auf eine artenreiche Ciliatengemeinschaft fand, welcher im Laufe der Copepodidentwicklung bis zum Adultstadium allerdings sukzessive abnahm. Die jüngeren Copepodidstadien zeigten eine positive Selektion für oligotriche Ciliaten gegenüber *Cryptomonas*. Ältere Copepodidstadien und Adulte können einen Präferenzwechsel in ihrer Beuteselektion von einzelligen Beuteorganismen auf kleinere Mesozooplankter, wie Rotatorien hauptsächlich aber auf die Juvenilstadien anderer Copepoden vollziehen (Zánkai 1984). Das Beutespektrum von *C. abyssorum* mag einem ähnlichen Muster folgen, so konnte Wickham (1995a) in Experimenten ein Präferenzwechsel in der Beuteauswahl von adulten weiblichen *C. abyssorum* hin zu oligotrichen Ciliaten bei Abwesenheit von kleineren Mesozooplanktern nachweisen.

6.2 Eiproduktion Laborexperimente

6.2.1 Eiproduktion *Eudiaptomus gracilis*

Für *E. gracilis* wurde – anders als für *E. graciloides* (s.u.) – in allen getesteten Beuteansätzen eine Eiproduktion festgestellt, ohne dass signifikante Unterschiede in den Reproduktionsparametern gefunden wurden. Sowohl in den Ansätzen mit *Cryptomonas*, dem algivoren Ciliaten *Urotriche farcta* in Verbindung mit seiner Futteralge *Cryptomonas* als auch in den Ansätzen mit dem bakterivoren Ciliaten *Colpidium campylum* allein oder in Verbindung mit *Cryptomonas* konnten innerhalb weniger Tage (3–5 Tage) nach Erreichen der Geschlechtsreife die

ersten Gelege festgestellt werden. Obwohl in den *Colpidium*-Ansätzen das Nahrungsangebot 3-fach höher war ($9 \mu\text{g C mL}^{-1}$) als in den *Urotricha*- oder den *Cryptomonas*-Ansätzen, konnten keine signifikanten Unterschiede in der Gelegegröße nachgewiesen werden. Das deutet darauf hin, dass die Copepoden nicht nahrungslimitiert waren und bestätigt die eher niedrigen sättigenden Kohlenstoffkonzentrationen ($1 \mu\text{g C mL}^{-1}$), die Santer (1994a) für die Reproduktion von *E. gracilis* bei Fütterung mit *Cryptomonas* in Laborexperimenten gefunden hat. Allerdings hat sie mit 20 Eiern pro Gelege deutlich höhere Gelegegrößen gefunden als in den hier beschriebenen Experimenten. Santer *et al.* (2000) fanden im Freiland in 3 norddeutschen Seen Gelegegrößen von 12–15 Eiern pro Gelege bei POC-Gehalten von $0,4 \text{ mg L}^{-1}$. *E. gracilis* kann nach diesen Befunden als deutlich omnivor eingestuft werden. Er ist eindeutig in der Lage, sich mit Ciliaten als alleiniger Nahrung zu reproduzieren. In seinen Reproduktionsparametern (Zeit bis zur Bildung des ersten Geleges, Gelegegröße) konnte keine signifikant höhere Leistung bei Fütterung mit algivoren gegenüber bakterivoren Ciliaten festgestellt werden.

6.2.2 Eiproduktion *Eudiaptomus graciloides*

Im Gegensatz zu *E. gracilis* ließen sich für die Schwesterart *E. graciloides* deutliche Unterschiede in der Reproduktionsleistung zwischen den getesteten Beuteansätzen feststellen. Die Ergebnisse aus den Reproduktionsexperimenten mit *E. graciloides* im Vergleich bei Fütterung mit dem algivoren Ciliaten *Coleps* sp., *Cryptomona phaseolus*, dem bakterivoren Ciliaten *Tetrahymena pyriformis* und in Hungeransätzen ohne Beutezugabe bestätigten die Einschätzung dieses calanoiden Copepoden als vorwiegend algivor. Die besten Reproduktionsergebnisse in Form der Eibildungsrate konnte *E. graciloides* bei Fütterung mit dem Phytoflagellaten realisieren. Aber auch die Fütterung mit dem algivoren *Coleps* sorgte für die Bildung von fertilen Eiern, aus denen der Schlupf von Nauplien beobachtet werden konnte. Die Gelegegröße von *E. graciloides* zeigte keine Unterschiede zwischen den getesteten Beuteansätzen und lag im Bereich der von Hofmann (1979) für Freilandbeobachtungen aus drei holsteinischen Seen beschriebenen Gelegegröße, die für die Zeit von Juni bis Dezember zwischen 3 und 8 Eiern pro Gelege lag. Während des Frühlings (April bis Juni) beschreibt er maximale mittlere Gelegegrößen für *E. graciloides* zwischen 12,4–15,4 Eiern pro Gelege.

Während die Frequenz der Gelegebildung bei Fütterung mit *Cryptomonas* höher war als mit dem Ciliaten, waren die realisierten Gelegegrößen in beiden Beuteansätzen gleich. Die Frequenz der Gelegebildung ist grundsätzlich abhängig von der aktuellen Nahrungssituation (Marshall & Orr 1972, Nielssen 1980) und der Nahrungssituation der Weibchen vor dem Er-

reichen der Geschlechtsreife (Smyly 1970, Whitehouse & Lewis 1973). Je mehr Nahrung zur Verfügung steht, desto mehr Gelege können gebildet werden. Wenn Nahrung im Überschuss vorhanden ist, ist die Frequenz der Gelegebildung abhängig von der Entwicklungsgeschwindigkeit der Eier, also von der Temperatur (McLaren 1965, Corkett & McLaren 1969, Nielssen 1980), die aber hier im Experiment für alle Ansätze gleich und konstant war.

Die Versuchstiere in diesem Experiment stammten aus einer Population und sollten somit den gleichen vorgeschlechtsreifen Nahrungsbedingungen ausgesetzt gewesen sein. Die zur Verfügung gestellte Kohlenstoffmenge in den Versuchsansätzen (mit Ausnahme der Hungeransätze) sowie die Temperaturbedingungen waren in allen Beuteansätzen gleich. Daraus folgt, dass die Qualität von *Coleps* für die Reproduktion von *E. graciloides* schlechter einzustufen ist als die von *Cryptomonas*.

Dies könnte zum einen in der biochemischen Zusammensetzung und dem darin begründeten Mangel einer Komponente – z. B. der für die Entwicklung der Copepoden als essentiell erkannten mehrfach ungesättigten Fettsäuren (von Elert & Stampfel 2000) – in den Ciliaten begründet sein oder in einer schlechteren Handhabbarkeit des gepanzerten Ciliaten im Vergleich zu dem Phytoflagellaten.

In den Vorexperimenten zur funktionellen Reaktion hatte sich zwar gezeigt, dass *Coleps* stark von *E. graciloides* dezimiert wurde, aber trotzdem könnte die Kalkplättchenpanzerung von *Coleps* die tatsächliche Ingestion erschwert haben, sodass die Dezimierung zu einem Teil auf mechanische Interferenz und weniger auf tatsächliche Ingestion zurückzuführen sein könnte. Die Nutzbarkeit durch *E. graciloides* könnte somit herabgesetzt sein. Möglich ist ebenfalls, dass die biochemische Zusammensetzung der Beuteorganismen und die Verwertbarkeit durch die Copepoden für die Unterschiede in der Reproduktionsleistung verantwortlich waren.

Bei Fütterung mit dem bakterivoren Ciliaten *Tetrahymena* war – genau wie in den Hungeransätzen – so gut wie gar keine Reproduktion zu beobachten. Das eine Eigelege, das in den *Tetrahymena*-Ansätzen gebildet wurde, muss als Nachwirkung der Nahrungsbedingungen vor dem Versuch gewertet werden, da es schon am 1. Tag nach Versuchsansatz gebildet wurde und danach keine weitere Produktion mehr festgestellt werden konnte. Die Mortalität des Copepoden war in den Ansätzen mit *Tetrahymena* und in den Hungeransätzen war gegenüber den *Coleps*- und den *Cryptomonas*-Ansätzen signifikant ($P < 0,05$) erhöht. Da zwischen den Mortalitäten in den *Tetrahymena*- und den Hungeransätzen kein Unterschied festzustellen war, hatte *Tetrahymena* gegenüber dem absoluten Nahrungsmangel auch keine lebensverlängernde Wirkung. Der bakterivore Ciliat *Tetrahymena* stellte also eine gänzlich ungeeignete Nahrungsquelle für die Reproduktion von *E. graciloides* dar. Diese Bewertung von *Tetrahymena*

mena als inadäquate Nahrung stehen in Übereinstimmung mit Ergebnissen von Mohr & Adrian (2002), die in ihren Experimenten zum Populationswachstum von *B. calyciflorus* (Rotatoria) bei Fütterung mit der Alge *Monoraphidium minutum* eine stärkere Zunahme der Versuchspopulation bei Fütterung mit *M. minutum* + *Coleps* sp. gegenüber den reinen Algenansätzen feststellen konnten, während die Zugabe von *Tetrahymena* einen inhibitorischen Effekt auf das Populationswachstum hatte.

Boëchat (2005) konnte in ihrer Arbeit zur biochemischen Zusammensetzung von verschiedenen algivoren und bakterivoren Protisten zeigen, dass algivore Ciliaten deutlich größere Zellkonzentrationen an Fettsäuren aufweisen als bakterivore Ciliaten. Die von ihr untersuchten Ciliaten wiesen weitgehend das gleiche Fettsäuremuster auf wie ihre jeweiligen Beuteorganismen. Trotzdem konnten auch bakterivore Ciliaten (*Cyclidium* sp.) hohe Konzentrationen an ungesättigten und hochungesättigten Fettsäuren anreichern, die deutlich höher lagen als in ihren Beuteorganismen, den Bakterien. Sowohl algivore als auch bakterivore Ciliaten sind bei deutlichen speziesspezifischen Unterschieden in der Lage, essentielle Nährstoffe wie ungesättigte Fettsäuren gegenüber ihren Beuteorganismen anzureichern, bzw. durch Verlängerung der aufgenommenen Fettsäureketten selbst zu synthetisieren (Boëchat & Adrian 2005).

Im Gegensatz zu den Ergebnissen mit *Tetrahymena* konnte in den Reproduktionsbeobachtungen im Anschluss an die Copepodidentwicklung bei Fütterung mit dem ebenfalls bakterivoren Ciliaten *Colpidium campylum* eine Gelegebildung von *E. graciloides* nachgewiesen werden. Insofern können also auch bakterivore Ciliaten die Reproduktion dieses calanoiden Copepoden unterstützen. Die Qualität von Ciliaten als Beuteorganismen für die Reproduktion von Copepoden lässt sich also nicht pauschal am trophischen Modus des Ciliaten manifestieren, sondern hängt von vielen Faktoren ab.

Der fehlende Nachweis einer Eibildung bei Fütterung mit *Urotricha* in den Reproduktionsbeobachtungen im Anschluss an die Copepodidentwicklung war höchstwahrscheinlich weniger in der negativen Nahrungsqualität der Beuteorganismen als in der kurzen Beobachtungszeit begründet. Die gute Reproduktionsleistung von *E. graciloides* bei Fütterung mit *Cryptomonas* wurde ja schon nachgewiesen, auch wenn in den zuvor diskutierten Experimenten eine andere Spezies verwendet wurde, so wurden die Erhaltungskulturen dieser Copepoden doch lange Zeit hauptsächlich mit der im Experiment auch verwendeten *Cryptomonas* sp. gehältert und vermehrt.

6.2.3 Eiproduktion *Mesocyclops leuckarti*

Der weitgehend als carnivor angesehene cyclopoide Copepode *M. leuckarti* hatte seinen größten Reproduktionserfolg in Form der kumulativen Eibildung pro Weibchen in den Beuteansätzen mit Ciliaten und bestätigte damit seine Klassifizierung des Ernährungstypes. Die Fütterung mit dem algivoren *Urotricha* ermöglichte die höchsten kumulativen Eizahlen über den Versuchszeitraum, die signifikant höher waren als in den Ansätzen mit dem bakterivoren Ciliaten *Cyclidium*, welche wiederum signifikant höher waren als in den *Cryptomonas*-Ansätzen. Aber auch die Fütterung mit *Cryptomonas* ermöglichte die Reproduktion. Der deutliche Unterschied im Reproduktionserfolg zwischen den *Urotricha*-Ansätzen, mit dem unvermeidlichen Rest an *Cryptomonas* gegenüber den reinen *Cryptomonas*-Ansätzen, unterstreicht die Bedeutung von heterotrophen Beuteorganismen für *M. leuckarti*. Während die Copepodidentwicklung von *M. leuckarti* in der Literatur als obligat abhängig von carnivorer Ernährungsweise beschrieben ist (Hansen & Santer 1995, Hopp *et al.* 1997), fanden Hansen & Santer (1995) eine Reproduktion in ihren Laborexperimenten auch bei Fütterung mit reinen Algensuspensionen (*Cryptomonas* sp. bzw. *Chlamydomonas reinhardtii*), wobei zusätzlicher Fütterung mit dem Rotatorium *Brachionus rubens* deutlich höhere Eiproduktionsraten ermöglichte. Meine Ergebnisse bestätigen diese Befunde, wobei es unwesentlich zu sein scheint, ob die heterotrophe Beute aus Mesozooplanktern (Rotatorien) wie bei Hansen & Santer (1995) oder aus Protozoen (Ciliaten) wie in meiner Arbeit besteht. Die mittleren kumulativen Eizahlen pro Weibchen aus meinen Experimenten in den *Urotricha*-Ansätzen (41,6 Eier pro Weibchen nach 22 Tagen) stimmen sehr gut mit den Zahlen von Hansen & Santer (1995) in den Ansätzen mit *Cryptomonas* + *B. rubens* überein (40 Eier pro Weibchen nach 15 Tagen). Die jeweils niedrigeren Eizahlen in den reinen *Cryptomonas*-Ansätzen in meiner Arbeit (12,2 Eier pro Weibchen nach 22 Tagen) und bei Hansen & Santer (20 Eier nach 15 Tagen) bestätigen, dass diese Algen die Reproduktion von *M. leuckarti* ermöglichen, aber deutlich weniger gut in Reproduktion umgesetzt werden können als die heterotrophen Beuteorganismen. Hopp *et al.* (1997) fanden in ihren Experimenten, in denen sie *C. reinhardtii* verfütterten, zwar ebenfalls eine geringe Gelegebildung von *M. leuckarti*, erklärten dieses aber mit der vorexperimentellen Nahrungssituation, in der den Copepoden eine gemischte natürliche Sestonmischung zur Verfügung gestellt wurde. Santer (1996) konnte in Laborversuchen sogar eine Reproduktion von *M. leuckarti* bei Fütterung mit dem schwer handhabbaren Dinoflagellaten *Ceratium furcoides* nachweisen, mit ähnlichen Gelegegrößen (11,1–13,5 Eier pro Gelege) wie in meiner hier vorliegenden Arbeit.

Gelegegrößen aus verschiedenen Freilandbeobachtungen liegen dagegen zwischen 10–35 Eiern pro Gelege, wobei die größeren Gelege im Frühjahr und Sommer gebildet werden und zum Herbst hin abnehmen (Schönberg 1961, Wærvågen 1985, Nyberg 1982, Maier 1990; alle zitiert aus Nilssen & Wærvågen 2000).

Wie schon in den Experimenten mit *E. graciloides* beobachtet, waren auch bei *M. leuckarti* Unterschiede in der Reproduktion zwischen den getesteten Beuteansätzen nur in der Frequenz der Gelegebildung zu finden, nicht aber in der durchschnittlichen Gelegegröße. Dies deutet darauf hin, dass ein Gelege stets dann gebildet wird, wenn die notwendige Menge an Nahrung aufgenommen wurde. Die Ergebnisse aus den Vorexperimenten zur funktionellen Reaktion (Ergebnisse nicht dargestellt) zeigten, dass zumindest die Copepodidstadien von *M. leuckarti* bei maximaler Ingestionsrate von *Urotricha* etwa $175 \text{ ng C Cop}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ingestieren, beim Fraß von *Cyclidium* aber nur $78 \text{ ng C Cop}^{-1} \text{ h}^{-1}$. Die Ingestionsraten von weiblichen adulten Tieren sind in der Regel höher als die ihrer Juvenilstadien (z. B. Jamieson 1980). Da *Cyclidium* mit $250 \text{ pg C Zelle}^{-1}$ etwa dem halben Kohlenstoffgehalt von *Urotricha* ($528 \text{ pg C Zelle}^{-1}$) entspricht, erklärt dieses die geringere Aufnahmerate und damit die größere Zeitdauer zwischen zwei Gelegebildungen. Der noch geringere Kohlenstoffgehalt von *Cryptomonas phaseolus* ($39,2 \text{ pg C Zelle}^{-1}$) entspricht dann der noch geringeren Frequenz in der Gelegebildung im Vergleich zu den Versuchsansätzen mit den Ciliaten. Dies würde bedeuten, dass *M. leuckarti* in seiner Nahrungsaufnahme durch das Handling der Beutepartikel – also deren Anzahl pro Zeiteinheit – limitiert ist. Die Aufnahme größerer Beutepartikel ermöglichte dann eine höhere Kohlenstoffaufnahmerate und somit eine höhere Frequenz in der Gelegebildung. Die Qualität der Beuteorganismen wäre also eher in der Zellgröße statt in dem trophischen Modus bzw. der biochemischen Zusammensetzung begründet.

M. leuckarti ist eine Sommerart, die ihre höchst Eibildungsrate im Frühjahr bis Sommer aufweist (s. o.). Da die Experimente mit *M. leuckarti* im September und Oktober durchgeführt wurden und die Copepoden kurz zuvor aus dem Freiland selektiert wurden, könnten ältere Tiere selektiert worden sein, was die relativ geringen Gelegegrößen erklären würde. Da die befruchteten Weibchen ohne die Zugabe von Männchen in den Versuch eingeschlossen wurden, konnten nur eine begrenzte Zeit lang Eier gebildet werden (Maier 1992), so nahm die Frequenz der Gelegebildung im Laufe des Experimentes in allen Versuchsansätzen ab.

M. leuckarti ist also genau wie *C. vicinus* und die beiden *Eudiaptomus*-Arten in Bezug auf die Reproduktion als omnivor einzustufen. Von den getesteten Protisten ermöglichte der algivore *Urotricha* die höchste Reproduktionsrate, wobei die Mortalitätsraten in allen Beuteansätzen

gleich waren, was darauf hindeutet, dass keiner der getesteten Protisten einen negativen Einfluss auf *M. leuckarti* entwickeln kann.

6.2.4 Eiproduktion *Cyclops vicinus*

Eine Reproduktionsleistung von *C. vicinus* konnte nur in den Ansätzen mit dem Ciliaten *C. campylum* sowohl mit als auch ohne Zugabe von *Cryptomonas* beobachtet werden. In den *Urotricha*- und in den reinen *Cryptomonas*-Ansätzen wurden keine Eier gebildet. Obwohl *C. vicinus* in der älteren Literatur als vornehmlich carnivor angesehen wurde (z. B. Fryer 1957, Brandel 1973), ist inzwischen aus verschiedenen Arbeiten z. B. von Santer (1993), Santer & van den Bosch (1994) und Hopp *et al.* (1997) bekannt, dass sich *C. vicinus* auch mit verschiedenen Algen als alleiniger Nahrung reproduzieren kann.

Santer & van den Bosch (1994) fanden für *C. vicinus* einen Nahrungsschwellenwert von $0,5 \mu\text{g C mL}^{-1}$ *Chlamydomonas reinhardtii*, ab dem eine kontinuierliche Reproduktion möglich war, sodass die in dieser Arbeit angesetzte Nahrungskonzentration von $3 \mu\text{g C mL}^{-1}$ nicht limitierend gewesen sein sollte. Die in meiner Arbeit ermittelten Gelegegrößen lagen mit 26–28 Eiern pro Gelege oberhalb der von Santer & van den Bosch (1994) gefundenen Gelegegrößen, die bei Fütterung mit verschiedenen Phytoplanktern oberhalb einer Nahrungskonzentration von $1 \mu\text{g C mL}^{-1}$ mittlere Gelegegrößen von 18–22 Eiern pro Gelege gefunden hatten, während Maier (1992) von Gelegegrößen zwischen 39–49 Eiern pro Gelege bei Fütterung mit einer Mischung von *Scenedesmus* sp. und verschiedenen Rotatorienarten berichtet. Somit kann festgehalten werden, dass der bakterivore Ciliat *Colpidium campylum* eine adäquate Nahrungsqualität für die Reproduktion von *C. vicinus* aufweist.

Die Ergebnisse aus den Experimenten zur Copepodidentwicklung und Eiproduktion bestätigen die aufgestellte Hypothese I, nach der Copepoden ihre Juvenilentwicklung mit Ciliaten als alleiniger Nahrungsgrundlage abschließen können und darüber hinaus fertile Eier bilden, aus denen der Schlupf von Nauplien nachgewiesen wurde.

Die Qualität von Ciliaten als Beuteorganismen für Copepoden ließ sich nicht pauschal am trophischen Modus manifestieren. Trotzdem spricht einiges für die Gültigkeit von Hypothese II, nach der algivore Ciliaten eine bessere Nahrungsgrundlage für Copepoden darstellen als bakterivore Ciliaten. *Urotricha farcta* als algivorer Ciliat stellte für *M. leuckarti* eine signifikant bessere Nahrungsqualität dar als der bakterivore *Cyclidium* sp., wengleich auch letzterer für die Copepodidentwicklung und auch für die Umsetzung in Reproduktion genutzt werden

konnte. Die signifikant schnellere Copepodidentwicklung sowie höhere Eiproduktionsrate von *M. leuckarti* in den *Urotricha*-Ansätzen bestätigte Hypothese II. Auch bei der späten Copepodidentwicklung von *E. gracilis*, *E. graciloides* und von *C. vicinus* ermöglichte *Urotricha* signifikant schnellere Entwicklungszeiten als der bakterivore *Colpidium*.

Für *T. oithonoides* bestätigte sich diese Voraussage allerdings nicht, da *Urotricha* keine Juvenilentwicklung des kleinsten der getesteten Copepoden ermöglichte.

Coleps sp. als ebenfalls algivorer Ciliat erbrachte signifikant schlechtere Ergebnisse in Form der Eibildungsrate von *E. graciloides* als *Cryptomonas*, war aber eine signifikant bessere Nahrung als *Tetrahymena pyriformis*, was ebenfalls Hypothese II unterstützt.

Colpidium campylum als ebenfalls bakterivorer Ciliat ist sowohl von *E. gracilis*, *E. graciloides*, als auch von *C. vicinus* deutlich schlechter nutzbar als *Urotricha*, womit auch in diesen Fällen Hypothese II unterstützt wird. Für die Copepodidentwicklung von *C. abyssorum* ergaben sich hingegen keine Unterschiede in den Häutungsraten zwischen bakterivoren und algivoren Ciliaten.

6.3 In situ-Grazing-Experimente im DCM

6.3.1 *Eudiaptomus graciloides*

E. graciloides zeigte sowohl am 12./13. Juli als auch am 22./23. August einen hohen Fraßdruck auf die mikrobielle Planktongemeinschaft (inklusive der langfädigen Cyanobakterien) des DCM im Großen Vätersee. Am 5./6. September war dagegen die Gesamtkohlenstoffaufnahme um Größenklassen geringer (Tabelle 14). Dieser Umstand könnte mit der 4–5-fach höheren Räuberdichte im September-Experiment im Vergleich zu den anderen Experimenten (Tabelle 27) zu erklären sein, wodurch sich die Copepoden gegenseitig negativ in ihrer Nahrungsaufnahme beeinflusst haben (*mutual interference*). Eine negative Abhängigkeit der Ingestionsraten von der Räuberdichte ist sowohl für die calanoiden Copepoden *Epischura lacustris* und *Epischura nordenskioldi* bei natürlichen Räuberkonzentrationen von bis zu 24 Cop L⁻¹ (Schulze & Folt 1989) als auch bei extrem hohen Konzentrationen (~125 Rotatorien mL⁻¹) für das Rotatorium *Brachionus calyciflorus* (Fussmann *et al.* 2005) bekannt.

E. graciloides konnte in 2 von 3 Experimenten einen großen negativen Einfluss auf die filamentösen Cyanobakterien *Planktotrix clathrata* und *Pseudanabaena catenata* ausüben (Abbildung 40 A). Dass Copepoden in der Lage sind, fädige Cyanobakterien der Gattungen *Anabaena* und *Nostoc* zu konsumieren, ist für verschiedene calanoide Arten der Gattung *Boe-*

ckella beschrieben (Burns & Xu 1990, Xu & Burns 1991, Twombly & Burns 1996). Aber auch von *E. gracilis* ist bekannt, dass er in der Lage ist, die fädige *Anaebena flos-aquae* zu fressen (Knisly & Geller 1986). Durch die Filtration des DCM-Wassers bei der Befüllung der *Enclosures* kam es zu einer Verminderung um 11–53 % der sehr abundanten fädigen Cyanobakterien. Zum einen mag diese Verdünnung ein *Grazing* durch die Copepoden erleichtert haben, gleichzeitig ist aber auch eine Verschiebung in den Größenklassen der Blaualgenfäden hin zu einem größeren Anteil an kürzerfädigen Formen wahrscheinlich, die ebenfalls die Ingestion für die Copepoden erleichtert haben mag. Allerdings war die Verdünnung am 22./23. August, als die höchsten Ingestionsraten berechnet wurden, mit 11 % am geringsten, sodass vermutet wird, dass *E. graciloides* wenig Probleme hatte, die fädigen Cyanobakterien auch bei hohen Konzentrationen zu fressen.

Trotz der hohen angenommenen Konsumptionsraten sind Cyanophyceen in ihrer Nahrungsqualität aufgrund von Phosphorlimitation (Bernardi & Guissani 1990), aber auch aufgrund niedriger Konzentration an ungesättigten Fettsäuren (Ahlgren *et al.* 1990, DeBiase *et al.* 1990) als eher minderwertig einzustufen. Gleichwohl können sie Reproduktion und Juvenilentwicklung unterstützen (Burns & Xu 1990, Xu & Burns 1991, Twombly & Burns 1996). Neben den Cyanobakterien standen ebenfalls *Cryptomonas* spp., die reich an ungesättigten Fettsäuren sind (von Elert & Stampfel 2000), auf dem Speiseplan der Copepoden. Die ebenfalls konsumierten verschiedenen Ciliaten sind in der Lage, verschiedene essentielle Nährstoffe wie hochungesättigte Fettsäuren, aber auch Sterole aus ihrer jeweiligen Nahrung zu akkumulieren und z. T. auch selbst zu synthetisieren (Boëchat 2005). Daher dürfte für die Copepoden kein Mangel an essentiellen Nährstoffen geherrscht haben.

Das 3–4 µm große APP liegt im unteren Grössenbereich der fressbaren Partikelgröße für *E. graciloides*, wurde aber sowohl im Juli als auch im August-Experiment mit stark positiven Selektionsindizes berechnet. Zánkai (1994) fand in einer Untersuchung zur Größenselektion von *E. gracilis* mit größennormierten Latexkügelchen noch relativ hohe Ingestionsraten von Partikeln von 6 µm Durchmesser (im Mittel 15,4 Partikel pro Weibchen bei 10 Minuten Inkubationszeit). Eine positive Selektion der adulten Weibchen konnte er aber nur für Partikel feststellen, die größer als 22 µm waren. Da Copepoden ihre Nahrung nicht nur nach der Partikelgröße, sondern auch nach chemosensorischen Merkmalen auswählen (Demott 1986), könnte dieser Umstand eine positive Selektion erklären. Denkbar wäre ebenfalls, dass Ciliaten oder Rotatorien die Hauptkonsumenten des APP waren und für den positiven D-Wert verantwortlich waren. In den Kontrollansätzen war die tendenzielle Abnahme des APP mit einer Zunahme der Ciliaten verbunden. *B. planctonicum* und *Urotricha* spp. nahmen auch am 12./13.

Juli in den Ansätzen mit *E. graciloides* zu. Die Zuwachsraten in den Räuberansätzen waren allerdings geringer als in den Kontrollansätzen. In den *E. graciloides*-Ansätzen am 5./6. September waren die positiven Wachstumsraten dieser beiden Ciliatentaxa allerdings mit einem positiven Wachstum des kokkalen APP verbunden. Rotatorien waren in allen Versuchsansätzen vorhanden, wobei ihre Anzahl weder in den Kontrollansätzen noch in den Räuberansätzen zu- oder abnahmen. Am 5./6. September war die Anzahl der Rotatorien in allen Ansätzen am höchsten, was die Abnahme des kleinen stäbchenförmigen APP in den *E. graciloides*-Ansätzen mit stark positivem $D = 0,96$ erklären könnte.

Das kleine kokkale APP wurde sowohl am 12./13. Juli, als auch am 22./23. August mit neutralem D-Wert (0,12 bzw. 0,02 – vgl. Abbildung 35 A und B), also proportional zu seiner Konzentration, konsumiert, was dafür spricht, dass es eher passiv als Beifraß ingestiert wurde, wohingegen die größeren Zellen (3–4 μm) positiv selektiert wurden (Abbildung 35).

Zusammen mit den ebenfalls positiven Selektionsindizes für *Cryptomonas* spp. – außer im Experiment am 5./6. September, in welchem die Ingestion von *E. graciloides* insgesamt sehr gering war – unterstützt diese Tatsache die Charakterisierung von *E. graciloides* als vorwiegend herbivorem Konsumenten.

Dass *Chromatium* von verschiedenen Mesozooplanktern als Nahrungsquelle genutzt wird, berichteten verschiedene Autoren (Matsuyama & Shirouzu 1978, Culver & Brunskill 1969, Northcote & Halsey 1969, Walker 1975). Massana *et al.* (1994) fanden im Metalimnion des spanischen Cisó-Sees bei Peak-Konzentrationen von 10^6 *Chromatium* mL^{-1} Filtrieraten von *Daphnia pulex* von $0,7 \text{ mL Ind}^{-1}\text{h}^{-1}$.

Der absolute Anteil der großen Schwefelpurpurbakterien am Gesamtkohlenstoff im Großen Vätersee verdoppelte sich vom Juli-Experiment ($0,21 \mu\text{g C mL}^{-1}$) zum Versuch am 22./23. August ($0,42 \mu\text{g C mL}^{-1}$), während der relative Anteil in beiden Experimenten mit 14,2 % gleich war. Trotzdem hatte *E. graciloides* im Versuch am 22./23. August keinen negativen Effekt auf *Chromatium*. Stattdessen dezimierte er die Phytoplankter, deren absolute Konzentration sich im gleichen Zeitraum um den Faktor 2,5 auf eine Konzentration von $1,26 \mu\text{g C mL}^{-1}$ erhöhte. Der deutlich positive Selektionsindex von $D = 0,53$ (Abbildung 35 B) macht einen Präferenzwechsel von *E. graciloides* auf die fädigen Cyanobakterien wahrscheinlich.

Die kleinen Bakterien zeigten in Gegenwart der Copepoden einen leichten Anstieg in ihrer Biomasse. Ein negativer Effekt auf die kleinen Bakterien war auch nicht zu erwarten, weil sie außerhalb des fressbaren Größenbereichs von *Eudiatomus* liegen (Zankai 1994). Die Bakterienbiomasse in den hier beschriebenen Experimenten korrespondiert gut mit den von Adrian & Schipolowski (2003) für das DCM im Großen Vätersee beschriebenen Werten. Die Zu-

nahme der kleinen Bakterien in den *E. graciloides*-Ansätzen am 12./13. Juli. und am 22./23. August korrespondierte mit hohen Ingestionsraten des bakterienfiltrierenden Ciliaten *Dexiotricha* spp. sowie für die ebenfalls bakterienfiltrierenden heterotrophen Nanoflagellaten. Ein negativer Effekt auf die filamentösen Bakterien wäre denkbar gewesen, da *E. graciloides* auch die fädigen Cyanobakterien mit hohen Raten dezimiert hat. Aber auch eine separate Auswertung der größeren Bakterienfilamente (Chloroflexaceae oder Chlorobiaceae) mit einem Durchmesser 2 µm und Längen von bis zu 120 µm (Daten nicht dargestellt) ergab keinen Einfluss auf diese prokaryotischen Formen.

Die heterotrophen Nanoflagellaten in den Versuchsansätzen lagen im gleichen Größenspektrum wie die Schwefelpurpurbakterien, wurden aber in allen drei Experimenten von *E. graciloides* überproportional zu ihrem Vorkommen dezimiert (Abbildung 35). Jürgens *et al.* (1996) fanden für *E. gracilis*, denen in Laborversuchen *Spumella* sp und *Bodo saltans* angeboten wurden, etwa 3,5-fach geringere Filtrierraten (0,2 mL Cop⁻¹h⁻¹) als in meinen Experimenten. Allerdings machen sie keine Angaben über das Geschlecht der von ihnen getesteten Copepoden, weshalb davon auszugehen ist, dass es sich um Mischansätze handelte. Ich habe in meinen Experimenten mit adulten Weibchen gearbeitet, die in der Regel höhere Filtrierraten entwickeln als adulte Männchen. Außerdem haben Jürgens *et al.* (1996) in ihren Laborexperimenten mit sehr hohen Räuberkonzentrationen in kleinen Versuchsgefäßen gearbeitet (13–35 adulte Copepoden in 20-mL-Versuchsgefäßen). Wie sie selbst in der Diskussion ihrer Arbeit argumentieren, könnte es durch „crowding effects“ bzw. gegenseitiger Interferenz zu artifizialen Unterschätzungen der Fressraten gekommen sein. Weiterhin beschreiben die genannten Autoren, dass die Filtrierraten von *E. gracilis*, die zu hochselektiver Nahrungsaufnahme in der Lage sind, überraschenderweise sehr gut in einer Körpergrößen:Filtrierraten-Regression zu anderen nicht-selektiven rein filtrierenden Zooplanktern wie Cladoceren und einigen Rotalatorien passten. *E. graciloides* zeigte in meiner Arbeit hingegen sehr wohl positives Selektionsverhalten gegenüber den HNF (vgl. Abbildung 35), was ebenfalls ein Grund für höhere Filtrierraten in meinen Experimenten sein könnte, da calanoide Copepoden zwischen hochselektivem und rein filtrierendem Nahrungsaufnahmemodus wechseln können (Vanderploeg & Pfaffenhöfer 1985).

Zur Ingestion von Ciliaten existieren nur wenige vergleichbare Untersuchungen in der Literatur, da in den meisten mir bekannten Arbeiten *Grazing*-Experimente im Epilimnion und bei deutlich geringeren Ciliatenkonzentrationen durchgeführt wurden. Massana *et al.* (1994) untersuchten den Einfluss einer eingewanderten Population von *Daphnia pulex* auf eine metalimnische mikrobielle Planktongemeinschaft im Cisó-See im nördlichen Spanien, die sogar

eine deutlich höhere Ciliatenpopulation aufwies als im Großen Vätersee. Die dominierenden Ciliaten im Cisó-See waren *Coleps* sp. und *Prorodon* sp., die in Gesamtkonzentrationen von 1.200 Ciliaten mL⁻¹ vorkamen. Die Ciliaten wurden durch *D. pulex* fast vollständig dezimiert, allerdings konnten keine direkten Filtrier- oder Ingestionsraten bestimmt werden.

Die Ingestionsraten in meinen Experimenten lagen im Bereich der von Burns & Gilbert (1993) berichteten Ingestionsraten von 0,004–0,042 µg C Cop⁻¹ h⁻¹ für *Diaptomus pygmaeus* für *Strombidium* spp. und *Strobilidium* sp. (beide < 26 µm) und 0,05–0,14 µg C Cop⁻¹h⁻¹ für *Epischura lacustris*, die allerdings bei deutlich niedrigeren Ciliatenabundanzen (5 Ciliaten mL⁻¹) gemessen wurden. Adrian & Schneider-Olt (1999) haben ganz ähnlich aufgebaute *Enclosure-Grazing*-Experimente mit *E. graciloides* im Epilimnion des Großen Vätersees durchgeführt, wie ich sie beschreibe. Sie fanden maximale Ingestionsraten von 6 Ciliaten Cop⁻¹h⁻¹, allerdings bei Ciliatenkonzentrationen von etwa 10 Ciliaten mL⁻¹, wie sie im Epilimnion vorherrschen. Die in meinen Experimenten zur funktionellen Reaktion gefundenen Ingestionsraten waren entsprechend der Abhängigkeit der Ingestionsraten von der Beutedichte höher, sind aber nur mit Vorsicht für einen Vergleich heranzuziehen, weil die fressbare Gesamtbioasse der Planktonbiozönose im DCM sich deutlich von der des Epilimnions unterschied.

Die positiven Selektionsindizes in meinen Experimenten weisen auf eine wichtige qualitative Bedeutung der Ciliaten für die Ernährung von *E. graciloides* hin. So wurden die Ciliaten in allen Experimenten deutlich überproportional zu ihrem Vorkommen gefressen. Bei differenzierterer Betrachtung wurden ebenfalls deutlich positive Selektionsindizes für einzelne Ciliatentaxa festgestellt. So wurden die kleinen Ciliaten (< 35 µm) immer dann positiv selektiert, wenn sie in hohen Zellzahlen vorhanden waren. Die großen Formen (> 35 µm) wurden auch bei deutlich niedrigeren Abundanzen positiv selektiert, wenn die kleinen Formen in niedrigeren Konzentrationen vorkamen, wie am 12./13. Juli und 5./6. September, wobei der große prostomatide Ciliat *Coleps* (> 35 µm) am 22./23. August, als er die höchste Konzentration (0,7 Cil mL⁻¹) im Vergleich der drei Experimente aufwies, auch bei hohen Konzentrationen der kleinen (< 35 µm) Ciliaten positiv selektiert wurde. Diese positive Selektion der großen Formen steht im Einklang mit den in der Literatur gefundenen Angaben (z. B. Burns & Gilbert 1993, Adrian & Schneider-Olt 1999, Ehret 2000). Von den drei häufigsten kleinen Ciliatentaxa wurden die bakterivoren *Dexiotricha* spp. (< 35 µm) in allen drei Experimenten positiv selektiert. Für den kleinsten Ciliaten, den algivoren prostomatiden *B. planctonicum*, ergab sich kein eindeutiges Bild. So wurde er schon bei relativ geringen Abundanzen (5,4 Cil mL⁻¹) am 12./13. Juli deutlich positiv selektiert, während der Selektionsindex am 5./6. September bei wesentlich höheren Konzentration (27 Ciliaten mL⁻¹), die auch noch höher als die von

Dextotricha spp. $< 35 \mu\text{m}$ ($24,5 \text{ Ciliaten mL}^{-1}$) lagen, negativ ausfiel. Der ebenfalls prostomatide algivore *Urottricha* sp. ($< 35 \mu\text{m}$) als dritthäufigster Ciliat wurde nur im am 22./23. August positiv selektiert, als er seine höchste Konzentration im Vergleich der drei Versuchstermine hatte. Neben der Partikelgröße (z. B. Zánkai 1994) bestimmen sowohl chemosensorische Eigenschaften (Demott 1986, 1995), als auch das Fluchtverhalten der Beuteorganismen (z. B. Wickham 1995b) wesentlich das Selektionsverhalten von Copepoden. *B. planctonicum* ist zum einen die kleinste ($20 \mu\text{m}$) der hier identifizierten Ciliatenarten und ist zum anderen ebenso wie *Urottricha* spp. in der Lage, plötzliche sprungähnliche Bewegungsbeschleunigungen auszuführen (z. B. Foissner 1999 sowie eigene Beobachtungen), die den Fangerfolg von Räubern herabsetzen können. Sowohl die geringe Größe, als auch das Fluchtverhalten der kleinen prostomatiden Ciliaten können die negativen Selektionsindizes am 22./23. August und 5./6. September erklären. Im letztgenannten Experiment könnte zusätzlich die schon genannte gegenseitige Interferenz der Copepoden eine Rolle gespielt haben.

Die wechselnden Vorzeichen der Selektionsindizes der selteneren Ciliatengruppen sind am wahrscheinlichsten durch deren geringe Abundanzen sowie wechselnde Präferenzen gegenüber den übrigen potentiellen Beuteorganismen bei insgesamt gesättigten Nahrungsbedingungen zu erklären. Somit lässt sich im DCM des Großen Vätersees für *E. graciloides* keine Bevorzugung der algivoren vor den bakterivoren Ciliaten feststellen, sondern eine positive Selektion nach Größe und Häufigkeit der Ciliaten.

Der Sauerstoffmangel, der normalerweise im DCM vorherrscht, konnte in diesen Experimenten kaum berücksichtigt werden, da der versuchsbedingte Eintrag von O_2 in die *Enclosures* nicht zu vermeiden war. Aus den Fraßexperimenten im Labor mit *E. graciloides* bei unterschiedlichen O_2 -Konzentrationen ergab sich keinerlei Beeinträchtigung der Ingestion von *Copeps* bei O_2 -Sättigung von bis zu 5 %, bei Werten von 2%iger Sauerstoffsättigung starben allerdings alle Copepoden. Somit ist davon auszugehen, dass *E. graciloides* zu Beginn der DCM-Etablierung noch in der Lage sein sollte, das DCM als Nahrungsressource zu nutzen. Später im Jahr ist dagegen nur noch eine sehr eingeschränkte Nutzung vom oberen sauerstoffreicheren Bereich aus möglich, mit eventuellen kurzen Aufenthalten im mikroaeroben Bereich des DCM. Die mikrobielle Lebensgemeinschaft im DCM ist somit durch die geringen O_2 -Konzentrationen weitgehend vor dem Fraß durch *E. graciloides* geschützt. Die Ciliatenfauna des DCM stellt also für *E. graciloides* eine gute Nahrungsgrundlage dar (Bestätigung der Hypothese IV), die aber unter fortgeschrittener Etablierung des DCM mit mikroaeroben Milieu nur schwer genutzt werden kann.

6.3.2 *Thermocyclops oithonoides*

T. oithonoides ist – genau wie schon für *E. graciloides* beschrieben – in der Lage, einen signifikanten negativen Effekt auf die fädigen Cyanobakterien auszuüben und diese zu dezimieren. Eine vorwiegend algivore Ernährungsweise von *Thermocyclops* wurde weiterhin von den positiven Selektionsindizes für die fädigen Cyanobakterien wie auch für *Cryptomonas* spp. bestätigt.

Es wurden keine positiven Ingestionsraten für HNF gefunden, was zu Ergebnissen von Jürgens *et al.* (1996) passt, die cyclopoide Copepoden als sehr ineffiziente *Grazer* für HNF beschrieben. Für die Ciliaten wurden nur äußerst geringe positive Ingestionsraten für die großen (> 35 µm) Scuticociliaten gefunden (Abbildung 27, Seite 87). Der positive Selektionsindex von $D = 0,32$ (Abbildung 35) ist wohl als Artefakt zu werten, der auf einer zufälligen Ingestion bei niedrigen Konzentrationen beruht. Rechnerisch ergab sich ein Anteil der Ciliaten an der Gesamtkohlenstoffingestion von lediglich 0,03 %.

Die Befunde von *T. oithonoides* widersprechen also wiederum der Hypothese III, weil der Copepode kaum Probleme hat, die langfädigen Cyanobakterien zu dezimieren und widersprechen ebenfalls der Hypothese IV, da die Ciliaten kaum als Beute genutzt werden.

6.3.3 Cyclopoide Copepodide

Die fädigen Cyanophyceen *Planktothrix clathrata* und *Pseudanabaena catenata* wurden von den cyclopiden Copepodiden deutlich weniger beeinflusst als von *E. graciloides* und *T. oithonoides*. Der Einfluss der Copepodide sank mit der Zunahme der Blaualgenfäden. Wahrscheinlich ist, dass die Copepodide die langen Fäden schlecht handhaben konnten, sondern hauptsächlich kürzere Fäden oder Bruchstücke gefressen haben. Diese Beobachtung passt zu den Befunden von Opitz (2005), der eine jahreszeitliche Sukzession der Längenverteilung der Filamente von *Pl. clathrata* und *P. catenata* im Großen Vätersee beschreibt. So dominieren im Frühsommer die kleinsten Längsklassen (< 100 µm), zum Spätsommer dominieren die längeren Größenklassen (200–300 µm), um im Herbst wieder von den kurzen Fäden verdrängt zu werden. Die fädigen Cyanophyceen machten am 9./10. August nur etwa $0,047 \mu\text{g C Cop}^{-1}\text{h}^{-1}$ des durch die cyclopiden Copepodide beeinflussten Kohlenstoffflusses aus. Dies war im Vergleich der drei Versuchstermine der höchste Wert, aber weniger als ein Zehntel der Menge, die *T. oithonoides*, der am gleichen Termin getestet wurde, dezimiert hatte.

Die Abnahme des kleinen APP (< 2 µm) und der Bakterien ohne Chromatium war verbunden mit einer signifikanten Zunahme an HNF sowie einer leichten Zunahme der Vorticelliden, die

ebenfalls als effiziente Pikoplanktonfiltrierer bekannt sind (Simek 1996). Somit ist davon auszugehen, dass die Flagellaten und evtl. *Vorticella* für die Reduktion des Chl a in Form von APP sowie auch der kleinen Bakterien verantwortlich waren. Das kleine APP und die kleinen Bakterien liegen unterhalb des Beutegrößenspektrums der Copepodide. Wohl aber sollten sie in der Lage gewesen sein, die größeren Bakterien wie *Chromatium*, aber auch die Cryptomonaden zu fressen, da letztere als gute Nahrung für die Juvenilstadien verschiedener cyclopoider Copepoden bekannt sind (z. B. Hansen & Santer 1995, diese Arbeit). Die Anzahl der Schwefelpurpurbakterien und von *Cryptomonas* spp. wurde aber in den Versuchsansätzen am 9./10. August kaum beeinflusst. Somit ist davon auszugehen, dass die Ciliaten die bevorzugte Beute in diesen Ansätzen gewesen sind.

Wenn man davon ausgeht, dass in diesem Experiment von dem quantitativ erfassten mikrobiellen Plankton das APP und die kleinen Bakterien nicht gefressen wurden, da sie ausserhalb des fressbaren Größenbereichs der Copepodide liegen, sondern nur die fädigen Cyanobakterien und die Ciliaten konsumiert wurden, machten letztere etwa 1/3 des ingestierten Kohlenstoffes aus. Dann erhöhen sich die Selektionsindizes für die Ciliatentaxa, aber auch die der Blaualgenfilamente auf Werte zwischen 0,86–0,93. Das bedeutet, dass die cyclopoiden Copepodide die großen Beuteorganismen deutlich positiv selektieren, aber in ihrer Präferenz nicht zwischen den Cyanobakterien und den Ciliaten unterscheiden.

Der Rückgang des stäbchenförmigen sowie des großen kokkalen APP wie auch der kleinen Bakterien am 22./23. August war verbunden mit einer Zunahme der hypotrichen Ciliaten, sowie der großen ($> 35 \mu\text{m}$) *Dexiotricha* spp. und der großen Oligotrichida, die alle als potentielle Räuber der Pikoplankter in Frage kommen. Am 5./6. September war die Abnahme der großen Bakterien nicht mit einer Zunahme an bakterivoren Protozoen verbunden, da auch die Anzahl der HNF und der Ciliaten abnahm. Es ist allerdings fraglich, ob die Fraktion der großen Bakterien tatsächlich von den Copepodiden dezimiert wurde, da die Varianz zwischen den Parallelansätzen sehr groß war, und in einem von drei Ansätzen negative Ingestionsraten berechnet wurden. Die geringen Gesamt mortalitätsraten könnten zum einen – wie schon für *E. graciloides* (s. o.) diskutiert – durch gegenseitige Interferenz der Copepodide und zum anderen durch die Störung durch die abundanten, aber schlecht handhabbaren langen Blaualgenfilamente bedingt worden sein. Die kleineren Protisten wurden trotz der geringen Ingestionsraten stark positiv selektiert. Das Fraßverhalten der cyclopoiden Copepodide entspricht also eher der Annahme aus Hypothese III, nach der die langfädigen Cyanobakterien schlecht ingestierbar sein sollen, während die Ciliaten (Hypothese IV) wiederum eine gute Nahrungsgrundlage boten.

6.3.4 Community

Das *Grazing*-Verhalten in den *Community*-Ansätzen wurde zum einen von der Zusammensetzung der Mesozooplanktongemeinschaft und zum anderen über die Zusammensetzung bzw. den Anteil der langen Cyanobakterienfilamente an der Nahrung bestimmt. Während die Rotatorien nicht in der Lage waren, die filamentösen Cyanobakterien zu ingestieren/dezimieren (Bestätigung der Hypothese III), machten diese für die Copepodide einen substantiellen Anteil in der Kohlenstoffaufnahme aus (Ablehnung Hypothese III). Die Abnahme des absoluten wie auch des relativen Anteils der Blaualgenfäden an der Gesamtigestion in den copepodid-dominierten Versuchsansätzen vom 9./10. zum 22./23. August ging einher mit der Abnahme der Anzahl der Copepodide in den Versuchsansätzen und war negativ korreliert mit der Konzentration der Cyanobakterien. Ich vermute, dass die Zunahme der Cyanobakterienfilamente bei einer gleichzeitigen Zunahme der Filamentlänge (Opitz 2005) die Ingestion durch die Copepodide durch eine schwierigere Handhabung herabsetzte. Mit der Abnahme der negativen Beeinflussung/Ingestion der Cyanobakterien stieg aber der Anteil der Ciliaten an der Gesamtigestion der *Community*, sodass vom 9./10. auf den 22./23. August ein Präferenzwechsel in der Nahrungswahl der Copepodide von den Cyanobakterien (*P. clathrata* und *P. catenata*) hin zu den Ciliaten festzustellen war, der sich in den Selektionsindizes spiegelte (vgl. Abbildung 39). Im Vergleich der Experimente am 12./13. Juli mit dem 5./6. September, in denen die Rotatorien dominierten, sank dagegen das *Grazing* von Ciliaten, mit der Zunahme der Cyanobakterienfilamente. Zum einen könnte die dichtere Cyanobakterienkonzentration die Rotatorien mechanisch gestört haben bzw. die Blaualgen könnten als Fluchttrefugium für die Ciliaten gewirkt haben. Auch ein verstärktes Fluchtverhalten der Ciliaten kann zu einer Verminderung der Ingestionsraten durch die Rotatorien im Vergleich der beiden Versuchsansätze geführt haben. Bei ähnlichen Ciliatenzahlen hatte sich die Zusammensetzung der Ciliatengemeinschaft von einer Dominanz der kleinen *Dexiotricha* spp. am 12./13. Juli, die kein auffälliges Fluchtverhalten zeigen, zu einer Dominanz der kleinen prostomatiden Ciliaten verändert, die zu plötzlichen Fluchtbeschleunigungen befähigt sind.

Wie auch schon in den anderen diskutierten Räuberansätzen am 5./6. September war die Räuberdichte auch in den *Community*-Ansätzen gegenüber den anderen Versuchsterminen stark erhöht, diesmal allerdings durch die natürliche Mesozooplanktdichte bedingt, was nicht nur zu einer herabgesetzten *per-capita*-Ingestion, sondern auch der Gesamtverminderung der Konsumption geführt hat. Diese Verminderung in der Ingestion in Abhängigkeit der Räuberdichte zeigte sich deutlich für die Cryptomonaden, die trotz ähnlicher absoluter Konzentration in beiden Versuchen deutlich weniger konsumiert wurden. Für *Chromatium* dagegen stieg der

relative Anteil an der *per-capita*-Ingestion, während der absolute Anteil in etwa gleich blieb. Eine gegenseitige Interferenz wirkt also nicht auf alle Beuteorganismen gleich.

Auffällig war in allen vier Versuchen in den *Community*-Ansätzen ein deutlicher Anstieg der kleinen Bakterien. Dieser Biomasseanstieg ging zum Teil einher mit einer Reduktion an bakterivoren Flagellaten (9. August) bzw. hohen Ingestionsraten für die ebenfalls bakterienfiltrierenden *Dexiotricha* spp. Ein weiterer Grund für den Biomasseanstieg der kleinen Bakterien könnte die deutlich höhere Konzentration der Cyanophyceen *P. clathrata* und *P. catenata* gewesen sein, die in den *Community*-Ansätzen, die nicht über 64 µm filtriert wurden, in deutlich höheren Konzentrationen erhalten blieb als in den anderen Ansätzen und durch ihre Produktion ein hohes Bakterienwachstum ermöglichte, da exsudierte Nährstoffe nicht durch das Umgebungswasser verdünnt wurden, sondern sich in den relativ kleinen *Enclosures* anreicherten und so gut von den Bakterien genutzt werden konnten. Ein Anstieg der Nährstoffkonzentration konnte nicht beobachtet werden.

Die Ciliaten im DCM wurden von allen getesteten Mesozooplanktonansätzen bis auf *T. oithonoides* signifikant negativ beeinflusst. Es ist davon auszugehen, dass *E. graciloides*, die cyclopoiden Copepodide sowie die copepodid- als auch für die rotatoriendominierte natürliche Mesozooplanktongemeinschaft das Ciliatenplankton als Beute nutzen können. Es wurden stets positive Selektionsindizes für die Gesamtciliatengemeinschaft oder näher spezifizierte Ciliatentaxa gefunden. Das heißt, die Ciliaten wurden überdurchschnittlich zu ihrer Konzentration dezimiert, was auf eine gute Ingestier- und Nutzbarkeit der Ciliaten hindeutet und damit Hypothese IV stützt. In Verbindung mit den Ergebnissen aus den Laborexperimenten zur Copepodidentwicklung und der Reproduktion weisen die hohen Ingestionsraten und positiven Selektionsindizes auf eine gute Nahrungsqualität der Ciliaten hin. Während in den Laborexperimenten zur Copepodidentwicklung und Eibildung durchaus Unterschiede zwischen der Qualität von algivoren und bakterivoren Ciliaten gefunden wurden (Annahme von Hypothese II), lassen die berechneten Selektionsindizes aus den Freilandexperimenten keine allgemeingültige Zuweisung der Nahrungsqualität auf Grund von Algivorie und Bakterivorie der Ciliaten zu. Im DCM wurden die Ciliaten eher nach Größe und Häufigkeit selektiert, wobei der trophische Modus der Ciliaten keine erkennbare Rolle spielte (Ablehnung Hypothese II).

Die adulten Weibchen von *T. oithonoides* zeigten im DCM eine signifikant herbivore Ernährungsweise, was ebenfalls durch die Ergebnisse aus den Experimenten zur Copepodidentwicklung bestätigt wurde. Die ausgewachsenen Weibchen zeigten auch im DCM keinen nega-

tiven Einfluss auf die abundanten algivoren *Urotricha* spp. und *Balanion planctonicum*, sodass auch in diesem Fall die Algvorie der Ciliaten die Attraktivität für *T. oithonoides* nicht erhöhte.

Die filamentösen Cyanobakterien (*P. clathrata* und *P. catenata*) wurden entgegen der aufgestellten Hypothese III von den meisten getesteten Copepoden negativ beeinflusst. *E. graciloides* zeigte einen signifikant negativen Effekt auf das Chl a (22./23. August), der nicht allein durch eine Abnahme der Cryptomonaden und des APP erklärt werden konnte, sodass auch hier eine Ingestion wahrscheinlich ist. Auch der signifikant negative Einfluss auf das Chl a von *T. oithonoides* wie auch von den cyclopoiden Copepodiden am 9./10 August ließ sich nur zu einem geringen Anteil aus dem Rückgang der Cryptomonaden und des APP erklären, sodass auch diese Copepoden die Blaualgenfilamente konsumiert haben dürften. Die nicht mehr signifikanten Einflüsse der cyclopoiden Copepodide sowie in den copepodendominierten *Community*-Ansätzen am 22./23. August auf das Chl a deuten aber an, dass die längeren Blaualgenfäden, die zu diesem Zeitpunkt dominierten, doch eine Ingestion dieser Copepoden stören können, womit Hypothese III für diese Zooplankter doch Gültigkeit haben könnte.

Bisher gibt es nur wenige beschriebene Untersuchungen zum Grazingverhalten von Mesozooplanktern in Tiefenchlorophyllmaxima (z. B. Massana *et al.* 1994, Williamsson *et al.* 1996, Adrian *et al.* 2001, Kessler 2003). Williamsson *et al.* (1996) konnten für *Diatomus oregonensis* und *Daphnia pulicaria* eine höhere Eiproduktion bei Fütterung mit metalimnischen gegenüber epilimnischen Seston nachweisen, wobei im Epilimnion deutlich mehr Ciliaten ingestiert wurden als im Metalimnion. Die abiotischen Umweltbedingungen wie Temperatur, Lichtintensität und O₂-Gehalt entsprachen in diesen Laborexperimenten nicht denen des Metalimnions und wurden somit nicht als Einflussgrößen untersucht. Kessler (2003) setzte in Laborexperimenten in Planktontürmen mit einem künstlich erzeugten DCM aus *Scenedesmus obliquus* als einziger verfügbarer Nahrung Daphnien einem Temperatur- und Lichtgradienten aus und konnte höhere juvenile Wachstumsraten im kalten DCM mit höheren Nahrungskonzentrationen nachweisen, als im Epilimnion bei höheren Temperaturen und geringeren Nahrungskonzentrationen. Die Daphnien konnten sich im *trade-off* zwischen höherer Temperatur im Epilimnion und hoher Nahrungskonzentration im Metalimnion optimal einnischen. Dieses künstlich erzeugte DCM entsprach keinem der vier von Adler *et al.* (2000) beschriebenen, in geschichteten Seen gemäßiger Breiten vorkommenden Typen, sondern resultiert am ehesten aus dem Wegfraß der Algen im Epilimnion. Das DCM im Großen Vätersee besteht aus Arten, die nie im Epilimnion zu finden sind, sondern sich aus dem Sediment und Hypolimnion gene-

rieren und mit ihrem Pigmentbesteck optimal an die Lichtverhältnisse im Metalimnion angepasst sind (Gervais *et al.* 2003, Opitz 2005). Adrian *et al.* (2001) fanden in Verdünnungsexperimenten im DCM des Großen Vätersees nur einen geringen Einfluss des rotatoriendominierten Mesozooplanktons auf Ciliaten und HNF. Für Bakterien wurde gar kein Effekt festgestellt, der Einfluss auf Phytoplankter bzw. Chlorophyll wurde nicht erfasst. In meiner Arbeit habe ich die von verschiedenen Copepoden sowie der natürlichen Mesozooplanktongemeinschaft induzierte Mortalität auf ein natürliches DCM aufgeschlüsselt auf alle funktionellen Gruppen der mikrobiellen Planktongemeinschaft *in situ* untersucht. Dabei konnte ein großer potentieller Grazingdruck der Copepoden auf das hochkonzentrierte Ciliatenplankton, aber auch auf das filamentöse Cyanophyceenplankton im DCM nachgewiesen werden. In Verbindung mit den Laborexperimenten zur Copepodidentwicklung und Reproduktion vereinigt diese Arbeit Aspekte der Nahrungsqualität von Ciliaten für Copepoden mit Aspekten zur Ausnutzung dieser Nahrungsressource unter den extremen Bedingungen im DCM. Die Ergebnisse der *in situ*-Experimente bieten eine gute Erklärungsgrundlage für die von Adrian & Schipolowski (2003) gefundenen Ergebnisse zur kurzzeitigen kleinskaligen Vertikalmigration von *E. graciloides* aus dem oberen Metalimnion des Großen Vätersees in das DCM, nicht zur Räubervermeidung, sondern zum *Grazing*. Das DCM weist gegenüber dem Epilimnion eine hohe Konzentration an potentieller Beute bei extremen abiotischen Bedingungen (O_2 -Konzentration, Temperatur, beginnende H_2S -Konzentration) auf, die für die Copepoden nur temporär tolerierbar sind. Die Ausnutzung der Ressource DCM ist dabei am besten von den räumlichen und zeitlichen Rändern her möglich, also vom oberen Rand her, in dem noch ausreichend Sauerstoff vorhanden ist und zu Beginn der DCM-Etablierung, wenn die Sauerstoffbedingungen noch günstiger sind und die relativ kürzeren Cyanobakterienfilamente ein Handling und Ingestion durch die Copepoden noch ermöglichen. Dabei scheint *E. graciloides* auch bei längeren Filamentlängen relativ geringe Probleme beim Handling zu haben, wohingegen eine niedrige O_2 -Konzentration für ihn limitierend wirkt. Die kleineren cyclopoiden Copepodide können sich zwar an die niedrigeren O_2 -Konzentrationen adaptieren, können dagegen aber die langen Cyanobakterienfilamente schlecht handhaben.

Diese Arbeit zeigt also, dass Ciliaten eine gute Nahrungsqualität für viele Copepoden haben, wobei dies nicht für alle Arten gleichermaßen gilt, wie die negativen Ergebnisse für *T. oithonoides* zeigen. Die höheren Copepodidentwicklungs- und Eibildungsraten bei Fütterung mit Ciliaten im Vergleich zu Algen für einige Arten (*E. graciloides*, *E. gracilis*, *M. leuckarti*) bestätigen die Attraktivität und den in der Literatur beschriebenen hohen Fraßdruck, den Copepoden auf Ciliaten ausüben können (Stoecker & Capuzzo 1990, Carrick *et al.* 1991, Sanders

& Wickham 1993, Wiackowski *et al.* 1994, Wickham 1995a, Wickham 1995b, Sanders *et al.* 1996, Wickham 1998, Adrian & Schneider-Olt 1999) und bieten eine gute Erklärung für die mehrfach beschriebene positive Selektion von Ciliaten gegenüber Algennahrung (Stoecker & Egloff 1987, Stoecker & Capuzzo 1990, Burns & Gilbert 1993, Ehret 2000). Tiefenchlorophyllmaxima in Seen weisen vielfach auch eine hohe Abundanz von Ciliaten auf, die eine attraktive Nahrungsressource für Copepoden darstellen und zumindest von den zeitlichen und räumlichen Rändern her auch nutzbar sind.