

Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei,
Abteilung Limnologie Geschichteter Seen,
Alte Fischerhütte 2, 16775 Stechlin - Neuglobsow

DISSERTATION

Die Relevanz von Fettsäuren in der Ernährung von Daphnien

zur Erlangung des akademischen Grades

doctor rerum naturalium

(Dr. rer.nat.)

im Fach Biologie

eingereicht an der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät I

der Humboldt-Universität zu Berlin

von Winfried Weiler

17.4.1962, Bad Hönningen

Präsident der Humboldt-Universität zu Berlin

Prof. Dr. Jürgen Mlynek

Dekan der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät I

Prof. Dr. Bernhard Ronacher

Gutachter: 1. Prof. Dr. Christian Steinberg

2. Prof. Dr. Jürgen Benndorf

3. PD Dr. Eric von Elert

eingereicht: 13.07.2001

Datum der Promotion: 30.11.2001

Widmung:

gewidmet

Meinen Eltern Irmgard und Jakob

Inhaltsverzeichnis:

Widmung:	3
Abkürzungen:	6
1. Allgemeine Einleitung	7
2. Methoden	11
2.1 Probenentnahme.....	11
2.1.1 Seston	11
2.1.2 Phytoplankton.....	11
2.1.3 Daphnien	12
2.2 Analytik	13
2.2.1 Fettsäuren	13
2.2.1.1 Seston und Phytoplanktonreinkulturen	13
2.2.1.2 Daphnien.....	15
2.2.2 Partikulärer organischer Kohlenstoff ("Particulate Organic Carbon" POC)	15
2.2.3 Partikulärer Phosphor	15
2.2.4 Auswertungs- und Berechnungsverfahren	16
2.2.4.1 Sestonfettsäuren	16
2.2.4.2 Sestonfettsäuren und POC.....	17
2.2.4.3 Sestonfettsäuren und Phytoplankton.....	17
2.2.4.4 Sestonfettsäuren und Daphnien	18
2.3 Laborkulturen	19
2.3.1 Phytoplanktonreinkulturen	19
2.3.2 Kulturversuche mit Daphnien	19
2.3.2.1 <i>batch</i> -Kulturen.....	19
2.3.2.2 Semi-kontinuierliche Kulturen	20
2.3.2.3 Durchflusskulturen.....	21
3. Dynamik von Fettsäuren im Seston von Seen	24
3.1. Einleitung	24
3.3. Ergebnisse	26
3.4. Diskussion.....	40
4. Fettsäurezusammensetzung von Daphnien und ihrer Nahrung.....	48
4.1. Einleitung	48
4.3. Ergebnisse	49
4.4. Diskussion.....	55
5. Wachstum juveniler Daphnien bei Fütterung mit Seston und Algen	63
5.1 Einleitung	63
5.2 Ergebnisse	65

5.3 Diskussion.....	72
6. Einfluss von Nahrung und Temperatur auf den Fettsäuregehalt und die Gelegegröße von Daphnien	79
6.1 Einleitung	79
6.2 Ergebnisse	80
6.3 Diskussion.....	86
7. Kapitel übergreifende Diskussion.....	92
8. Zusammenfassung	96
9. Literatur	98
Anhang: Probleme durch die Tangentialflow-Filtration für die Fettsäureanalytik von Seston	109
Danksagung	113
Lebenslauf.....	115
Selbständigkeitserklärung.....	117

Abkürzungen:

Liste der im Text mehrfach verwandten Abkürzung, Synonyme und der vollständigen wissenschaftlichen Bezeichnung der gemessenen Fettsäuren:

ANOVA	Varianzanalyse ("Analysis of variance")
APP	autotrophes Picoplankton
GV	Großer Vätersee
PCA	Hauptkomponenten-Analyse ("Principal component analysis")
POC	Partikulärer organischer Kohlenstoff ("Particulate organic Carbon")
Tsp.	Talsperre

Fettsäuren:

Trivialname oder Abkürzung	wissenschaftlicher Name	Kurzbezeichnung
Myristinsäure	Tetradecanat	14:0
	Δ 9-Tetradecenat	14:1 ω 5
Palmitinsäure	Pentadecanat	15:0
	Hexadecanat	16:0
Palmitolensäure	Δ 7-Hexadecenat	16:1 ω 9
	Δ 9-Hexadecenat	16:1 ω 7
	Δ 11-Hexadecenat	16:1 ω 5
	Δ 9,12-Hexadecadienat	16:2 ω 4
Stearinsäure	Δ 6,9,12-Hexadecatrienat	16:3 ω 4
	Heptadecanat	17:0
	Octadecanat	18:0
Ölsäure	Δ 9-Octadecenat	18:1 ω 9
Vaccinsäure	Δ 11-Octadecenat	18:1 ω 7
Linolsäure	Δ 9,12-Octadecadienat	18:2 ω 6
γ -Linolensäure	Δ 6,9,12-Octadecatrienat	18:3 ω 6
	Δ 9,12,14-Octadecatrienat	18:3 ω 4
α -Linolensäure	Δ 9,12,15-Octadecatrienat	18:3 ω 3
Stearidonsäure	Δ 6,9,12,15-Octadecatetraenat	18:4 ω 3
	Nonadecanat	19:0
Arachidonsäure	Eicosanat	20:0
	Δ 11-Eicosenat	20:1 ω 9
	Δ 11,14-Eicosadienat	20:2 ω 6
	Δ 8,11,14-Eicosatrienat	20:3 ω 6
	Δ 11,14,17-Eicosatrienat	20:3 ω 3
EPA	Δ 5,8,11,14-Eicosatetraenat	20:4 ω 6
	Δ 8,11,14,17-Eicosatetraenat	20:4 ω 3
DHA	Δ 5,8,11,14,17-Eicosapentaenat	20:5 ω 3
	Behenat	21:0
	Docosanat	22:0
	Δ 13-Docosenat	22:1 ω 9
	Δ 13,16-Docosadienat	22:2 ω 6
	Δ 13,16,19-Docosatrienat	22:3 ω 3
	Δ 7,10,13,16-Docosatetraenat	22:4 ω 6
Δ 7,10,13,16,19-Docosapentaenat	22:5 ω 3	
Tetracosanat	Δ 5,7,10,13,16,19-Docosahexaenat	22:6 ω 3
	Tricosanat	23:0
	Tetracosanat	24:0

1. Allgemeine Einleitung

Fettsäuren stellen eine der wichtigsten Klassen organischer Moleküle dar. Fettsäuren sind für jeden Organismus unentbehrlich. Sie erfüllen als Komponenten komplexerer Moleküle die verschiedensten physiologischen Aufgaben. Die drei wichtigsten sind die Energiespeicherung, die Strukturbildung und die Signalübertragung.

Zur Energiespeicherung bilden Fettsäuren mit Glycerin oder höheren, einwertigen Alkoholen unpolare Moleküle, wie Triacylglyceride oder Wachsester. Diese können Organismen platzsparend als Energiereserven anlegen. Triacylglyceride stellen für Daphnien und andere limnische Zooplankter die wichtigsten Energiereservestoffe dar (ARTS et al. 1992). Wachsester sind dagegen wichtige Reservestoffe calanoider Copepoden der Polarmeere (MAUCHLINE 1998).

Fettsäuren sind Bestandteil polarer Lipide (z. B. Phospholipide oder Phosphosphingolipide). Diese Lipide haben struktur bildende Funktionen; sie stellen das Grundgerüst biologischer Membranen dar. Darüber hinaus beeinflussen die in die polaren Lipide eingebauten Fettsäuren die Fluidität und damit die Funktionalität der Membranen (STRYER 1996).

Einzelne Fettsäuren [z.B. Arachidonsäure (20:4 ω 6) und Eicosapentaensäure (EPA; 20:5 ω 3)] sind die Ausgangsstoffe für die Synthese von Eicosanoiden, Verbindungen mit hormonähnlichen Eigenschaften. Eicosanoide spielen auch in Arthropoden eine Rolle z. B. bei der Reproduktion und der Häutung (BLOMQUIST et al. 1991; STANLEY-SAMUELSON 1994a, b).

Die von Eukaryoten synthetisierten Fettsäuren unterscheiden sich in der Länge ihrer Kohlenstoffketten und in der Anzahl ihrer Doppelbindungen. Bis zu einer Länge von 16 C-Atomen werden die Fettsäuren durch einen Multienzym-Komplex gebildet (STRYER 1996). Das entsprechende Syntheseprodukt ist die Palmitinsäure (16:0). Zu dieser Syntheseleistung sind wahrscheinlich alle Organismen im Stande. Für eine Kettenverlängerung der Palmitinsäure und für das Einfügen von Doppelbindungen sind andere Enzyme notwendig, deren Verbreitung jedoch weniger universell ist. In aquatischen Systemen besitzen Algen das höchste Potenzial, langkettige hochungesättigte Fettsäuren und besonders essenzielle Fettsäuren zu synthetisieren (BRETT & MÜLLER-NAVARRA 1997). Dadurch stellen Algen eine hochwertige Nahrungsquelle dar. Als Bestandteil des Sestons sind Algen und die von ihnen synthetisierten Fettsäuren in der Nahrung von Daphnien enthalten. Die Fragen welcher Dynamik dabei die Fettsäuren durch saisonale Veränderungen der Algen- bzw. Sestonzusammensetzung unterliegen und welche Veränderungen der Verfügbarkeit von Fettsäuren sich daraus für Daphnien ergeben, sind bisher noch nicht untersucht worden.

Im Gegensatz zu Algen ist für die meisten Tiere die Synthese bestimmter Fettsäuren nicht möglich, weil ihnen die dazu notwendigen Enzyme fehlen. Es handelt sich dabei vor allem um die als essenziell geltenden Fettsäuren der ω 6- bzw. ω 3-Reihe (SPECTOR 1999; Abb. 1).

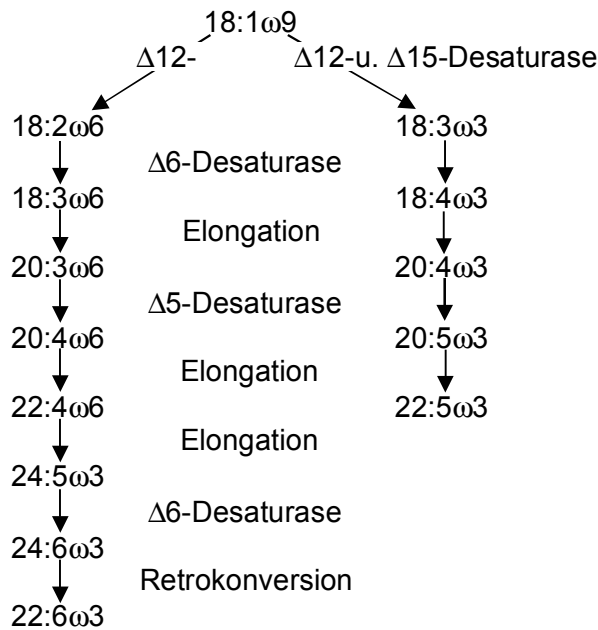


Abb. 1: Synthesewege von Fettsäuren der ω 6- bzw. ω 3-Reihe ausgehend von Ölsäure (18:1 ω 9) [verändert nach SPECTOR (1999)].

Die ursprüngliche, auch Heute noch in vielen Lehrbüchern zu findende Definition von Essentialität, dass eine Substanz dann als essenziell gilt, wenn sie von einem Organismus benötigt von diesem aber selbst nicht synthetisiert werden kann und deshalb mit der Nahrung aufgenommen werden muss, wird seit der jüngeren Vergangenheit im Bezug auf Fettsäuren etwas differenzierter betrachtet. So gelten Fettsäuren auch dann noch als essenziell, wenn sie von einem Organismus selbst synthetisiert werden. Jedoch nur dann, wenn die Synthese in solch geringen Raten abläuft, dass die entsprechende Fettsäure mit der Nahrung zugeführt werden muss, um eine ausreichende Versorgung zu gewährleisten (STERNER & SCHULZ 1998; SPECTOR 1999; BRETT et al. 2000). Nach der ursprünglichen Auffassung gelten nur die beiden Fettsäuren Linolsäure (18:2 ω 6) und α -Linolensäure (18:3 ω 3) als essenziell, da, von wenigen Ausnahmen abgesehen (BLOMQUIST et al. 1991; BRETT & MÜLLER-NAVARRA 1997), Tieren die zur Synthese notwendigen Δ 12- und Δ 15-Desaturasen fehlen. Eher scheint dagegen sowohl Arthropoden als auch Vertebraten die Fähigkeit eigen zu sein, aus Linolsäure und α -Linolensäure weitere physiologisch wichtige Fettsäuren, wie Arachidonsäure, EPA und Docosahexaensäure (DHA; 22:6 ω 3), zu synthetisieren (NANTON & CASTELL 1998; SPECTOR 1999). Nach der Definition von SPECTOR (1999) können diese Fettsäuren aber auch als essenziell angesehen werden, wenn sie in einem nicht ausreichenden Maße synthetisiert werden können. Zwar wurde die Fähigkeit von Daphnien Fettsäuren zu synthetisieren bereits untersucht (GOULDEN & PLACE 1990). Es ist jedoch noch weitgehend unklar, ob Daphnien innerhalb der ω 6- bzw. ω 3-Reihe die verschiedenen Fettsäuren ineinander umwandeln können. Sollten Daphnien dazu in der Lage sein, stellt sich die Frage, inwieweit sie davon

Gebrauch machen. Und ob diese Fähigkeit, einzelne ω 6- bzw. ω 3-Fettsäuren in andere ω 6- bzw. ω 3-Fettsäuren umzuwandeln, ausreicht, um ihren Bedarf an diesen Fettsäuren zu decken, oder ob diese Fettsäuren zur vollständigen Bedarfsdeckung noch zusätzlich in der Nahrung enthalten sein müssen.

In Seen und Talsperren spielen Daphnien oft eine zentrale Rolle im Energietransfer zwischen den verschiedenen trophischen Niveaus (z. B. LAMPERT 1988). Aufgrund der hohen Effizienz der Nahrungsaufnahme (HALL et al. 1976) und aufgrund des durch die parthenogenetische Fortpflanzungsweise hohen Reproduktionspotenzials können Daphnien einen großen Einfluss auf die Primärproduzenten ausüben (STERNER 1989). Andererseits können Daphnien selbst eine ergiebige Nahrungsquelle für planktivore Fische (z. B. GARRISON & SOLTIS 1988) und auch für invertebrate Räuber darstellen (HALL 1964; DODSON 1972; DE BERNARDI 1974). Da Fettsäuren für Daphnien und deren Konsumenten wichtige Energieträger sind (z. B. JU et al. 1997; WIRTH & STEFFENS 1998) und auch einige der Primärproduzenten Fettsäuren als wichtige Energiespeicher nutzen (GRAHAM & WILCOX 2000) und Fettsäuren somit einen wesentlichen Anteil an den Stoff- und Energieflüssen im Pelagial eines Sees haben, erschien die Untersuchung zur Bedeutung der Fettsäuren für Daphnien auch aus ökosystemarer Betrachtungsweise sehr nützlich. Aufgrund ihrer verschiedenen Funktionen im Organismus reichte es nicht aus, allein die Rolle der Fettsäuren als Energieträger zu betrachten. Es war auch notwendig die Rolle einzelner Fettsäuren insbesondere der möglicherweise essenziellen poly-ungesättigten Fettsäuren zu untersuchen. Gerade der Gehalt an bestimmten poly-ungesättigten Fettsäuren in der Nahrung kann die Effizienz des Energietransfers zwischen der Nahrung und den Daphnien beeinflussen, was Auswirkungen auf Wachstum und Reproduktion der Daphnien haben kann (MÜLLER-NAVARRA et al. 2000; WEILER et al. 2000; WACKER & VON ELERT im Druck).

Ziel dieser Arbeit war es, vor allem Fragen zur Herkunft und zum Verbleib der von Daphnien konsumierten Fettsäuren zu beantworten und zu untersuchen, welche Konsequenzen sich daraus für Wachstum und Reproduktion der Daphnien und damit für den Energietransfer und dessen Effizienz zwischen Nahrung und Daphnien ergeben. Die Arbeit wurde in vier Kapitel aufgeteilt, wobei in jedem Kapitel noch weiterführende Zielstellungen bearbeitet wurden.

Das Kapitel, "**Dynamik von Sestonfettsäuren in Seen**", hat die Nahrungssituation zum Gegenstand, der die Daphnien im natürlichen System ausgesetzt sind. Es stehen Fragen zur Verfügbarkeit und der Herkunft von Fettsäuren in der Nahrung der Daphnien zur Diskussion. Im Kapitel, "**Fettsäurezusammensetzung von Daphnien und ihrer Nahrung**", wird dargestellt, wie sich das Fettsäuremuster der Daphnien unter verschiedenen Nahrungsbedingungen verändert und welche Beeinflussungen die Daphnien selbst vornehmen. Es wird diskutiert, in wie weit sich Fettsäuren als Marker-Substanzen für trophische Transferbetrachtun-

gen von Daphnien und ihrer Nahrung eignen.

Im Kapitel, "**Wachstum juveniler Daphnien bei Fütterung mit Seston und Algen**", wird eine kritische Betrachtung der Relevanz von Fettsäuren und anderer die Nahrungsqualität bestimmender Faktoren für Wachstum und Reproduktion von Daphnien vorgenommen.

Im Kapitel, "**Einfluss von Nahrung und Temperatur auf den Fettsäuregehalt und die Gelegegröße von Daphnien**", wird auf der Grundlage bekannter physiologischer und reproduktionsbiologischer Vorgänge gezeigt, wie die Gelegegröße, ein wichtiger demographischer Parameter, durch die Nahrungsverfügbarkeit und die Umgebungstemperatur beeinflusst wird. Im Gegensatz zu den vorangegangenen Kapiteln, wo die Fettsäurezusammensetzung bzw. einzelne Fettsäuren im Mittelpunkt der Betrachtungen standen, wurden die Fettsäuren in diesem Kapitel vor allem in ihrer Funktion als Stoff- und Energiespeicher betrachtet.

Abschließend werden die Ergebnisse der einzelnen Kapitel untereinander und in Bezug auf den Energietransfer auf höhere trophische Niveaus diskutiert.

Die vorliegende Arbeit wurde im Rahmen des Vernetzungsschwerpunkts "Top-down Steuerung planktischer Biozöosen" am Leibniz-Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei (Berlin) angefertigt. Ein Ziel dieses Schwerpunkts ist die Quantifizierung der Transfereffektivität des Energieflusses zwischen den trophischen Niveaus einer pelagischen Nahrungskette unter mesotrophen Bedingungen. Diese Arbeit soll dazu beitragen, die Rolle der Fettsäuren im Hinblick auf den Energie- und Stofftransfer zwischen Phytoplankton und Daphnien näher zu charakterisieren.

2. Methoden

2.1 Probenentnahme

2.1.1 Seston

In den Jahren 1997-99 wurden in den Monaten Mai bis Juli Sestonproben aus der sächsischen Talsperre (Tsp.) Bautzen in mindestens wöchentlichem Rhythmus entnommen. Der brandenburgische Große Vätersee (GV) wurde 1998 von März bis Juli und 1999 von April bis Juli beprobt. Im GV erfolgten die Probenentnahmen 1998 zweimal wöchentlich und 1999 wöchentlich. Die Proben wurden jeweils an der tiefsten Stelle des Gewässers entnommen (Tsp. Bautzen: 12 m; GV: 11 m). Eine detaillierte Beschreibung der hoch eutrophen, polymiktischen und biomanipulierten Talsperre findet sich z. B. in WAGNER (1998); eine Beschreibung des meso- bis schwach eutrophen, dimiktischen und nicht biomanipulierten GV ist in KASPRZAK et al. (2000) zu finden. In der Tsp. Bautzen wurde mit einem 2 l Schöpfer (Typ: FRIEDINGER) die gesamte Wassersäule in 1 m-Schritten und im GV die oxische Wasserschicht mit einem 1 m langen Röhrenschöpfer (Volumen = 4 l) integrierend beprobt. Vor Ort wurde jede Probe sofort durch ein 30 µm-Netz vorfiltriert. Dieses Vorfiltrat wurde sowohl für die chemische Analytik als auch für einen Teil der Wachstumsversuche verwandt.

2.1.2 Phytoplankton

Die Probenentnahme des Phytoplanktons erfolgte im GV in beiden Untersuchungsjahren alle vierzehn Tage. Die Proben wurden der oxischen Wasserschicht bzw. der oxischen Wasserschicht oberhalb des Tiefenchlorophyllmaximums entnommen. Näheres zur Methodik der Datenerhebung und -auswertung ist in KASPRZAK et al. (2000) dargestellt. Vom Gesamtphytoplankton sind lediglich die Daten der Taxa dargestellt, die in ihrer längsten Ausdehnung 30 µm nicht überschreiten. Die Daten des Phytoplanktons im GV wurden freundlicherweise von F. GERVAIS (Alfred-Wegener-Institut, Bremerhaven) zur Verfügung gestellt.

Die Phytoplanktondaten der Tsp. Bautzen wurden freundlicherweise von S. NOACK (1997) und M. BOLLENBACH (1998 und 1999) (beide aus dem Institut für Hydrobiologie, TU-Dresden) zur Verfügung gestellt. Vom Gesamtphytoplankton wurden nur die als fressbar geltenden Phytoplankter berücksichtigt. Die Phytoplanktonproben wurden an der Stelle der Talsperre integrierend über die gesamte Wassersäule entnommen, an der auch die Sestonproben entnommen wurden.

2.1.3 Daphnien

Aus der Tsp. Bautzen wurden vom 5.5.97 bis zum 31.7.97 wöchentlich mittels eines vertikalen Planktonnetzzuges 500 adulte Daphnien gefangen, lebend isoliert und bis zur Fettsäureanalyse bei -75°C eingefroren. Aus dem GV wurden vom 23.4.98 bis 30.7.98 und vom 29.4.99 bis 8.7.99 ebenfalls wöchentlich adulte Daphnien auf die gleiche Weise gefangen, isoliert und bei -80°C eingefroren. Die zum Fang der Daphnien in der Tsp. Bautzen und im GV eingesetzten Planktonnetze (Hydrobios, Kiel) besaßen Maschenweiten von $250\ \mu\text{m}$ oder größer. 1998 wurden je Fettsäureanalyse 250 und 1999 je 100 Tiere verwendet. Als adult wurden Tiere angesehen, die entweder Gelege trugen oder mindestens so groß waren wie Gelege tragende Daphnien. Die Daphnien der Tsp. Bautzen gehören zur Art *Daphnia galeata*. Die im GV vorkommenden Populationen von *Daphnia hyalina* und dem Hybrid von *D. hyalina* und *D. galeata* wurden als eine Population betrachtet, was sich als Konsequenz aus der schlechten morphologischen Unterscheidbarkeit ergab (FLÖBNER 2000; GIEßLER 2001).

Zur Populationsanalyse wurden adulte Daphnien im GV vom 23.4.98 - 30.7.98 und vom 29.4.99 - 8.7.99 zweimal wöchentlich mit einem vertikalen Netzzug ($90\ \mu\text{m}$ Maschenweite) von 10 m bis zur Wasseroberfläche an der tiefsten Stelle des GV gefangen. Der auf dem Planktonnetz (Hydrobios, Kiel) befestigte Aufsatzkegel hatte eine obere Öffnungsweite von 17 cm. Die gefangenen Tiere wurden mit CO_2 betäubt und mit einer Formol-Zucker-Lösung (HANEY & HALL 1973) fixiert. Aus jeder Probe wurden von 100 zufällig ausgewählten, Eier tragenden Daphnien die Länge und die Gelegegröße festgestellt. Unter Gelegegröße wird stets die durchschnittliche Anzahl der Eier je Eier tragendem Tier verstanden.

Die temperaturabhängige Eientwicklungszeit (D), die der Dauer der Embryonalentwicklung entspricht, wurde nach BOTRELL et al. (1976) mit den für Daphnidae angegebenen Parametern berechnet:

$$\ln D = 3,3956 + 0,2193 \cdot \ln T - 0,3414 \cdot (\ln T)^2 \quad (1)$$

mit T als Temperatur [$^{\circ}\text{C}$]. Die Temperatur wurde entsprechend der vertikalen Verteilung und der diurnalen Wanderungsaktivität der adulten Daphnien von STEINER (in Vorbereitung) berechnet.

2.2 Analytik

2.2.1 Fettsäuren

2.2.1.1 Seston und Phytoplanktonreinkulturen

Für die Fettsäureanalytik wurde das Seston (< 30 µm) aus den oben beschriebenen Vorfiltraten der Tsp. Bautzen mit einer Durchlaufzentrifuge (RS17, Heraeus, Hanau) eingeeengt und auf Glasfaserfilter (GMF 5, Filtrak, Niederschlag) abgefiltert. Die filtrierten Volumina waren 1997 20 l, 1998 15 - 18 l und 1999 10 - 15 l. Das Seston aus 20 l des Vorfiltrats aus dem GV wurde 1998 über eine Tangentialflow-Filtration (Pellicon HMVP, Millipore, Eschborn) eingeeengt und der Rückstand über o. g. Glasfaserfilter filtriert. Die Porenweite der eingesetzten Filterkassette der Tangentialflow-Filtrationsanlage betrug 0,45 µm. Im darauf folgenden Jahr wurden vom GV jeweils 10 l Vorfiltrat direkt über Glasfaserfilter filtriert¹.

Je nach Dichte der Phytoplanktonreinkulturen wurden 100 - 500 ml der Suspension auf Glasfaserfilter filtriert, was einer Biomasse von ca. 4 mg Kohlenstoff (C) entsprach.

Die Filter mit dem Seston der Tsp. Bautzen wurden bis zur Lipidextraktion bei -75°C alle anderen Filter bei -80°C aufbewahrt.

Vor der Lipidextraktion wurde der Probe Tricosansäure (23:0) als interner Standard zugegeben. 1997 wurde Heneicosansäure (21:0) als interner Standard benutzt. Tricosan- und Heneicosansäure waren zu 0,4 mg ml⁻¹ bzw. 1 mg ml⁻¹ in Chloroform gelöst. Je nach der zu erwartenden Menge an extrahierten Lipiden wurde jeder Probe ein definiertes Volumen Standardlösung zwischen 50 µl und 300 µl zugegeben. Die Lipidextraktion erfolgte nach BLIGH & DYER (1959). Zur Extraktion wurde eine Lösung aus 10 ml Chloroform, 20 ml Methanol und 4 ml Aqua bidest. zu den Proben gegeben. Die Extraktion dauerte bei 20°C eine halbe Stunde und wurde durch eine 5-minütige Ultraschallbehandlung (Ultraschall-Desintegrator USD 20, VDE Wiss. Gerätebau, Berlin) unterstützt. Anschließend wurde der Probe 10 ml Chloroform und 10 ml Aqua bidest. zugegeben. Die die Lipide enthaltende Chloroformphase wurde mit einem Scheidetrichter von der polaren Phase getrennt und im Vakuum-Rotationsverdampfer (R-3000, Büchi, Konstanz) bis zur Trocknung eingeeengt. Die Umesterung der gebundenen und freien Fettsäuren zu Fettsäuremethylestern (FAME) erfolgte mittels 5 % (v/v) konz. Schwefelsäure in Methanol. Der Probe wurde 5 ml dieser Lösung zugeführt. Sie wurde dann für 4 h auf 80°C erwärmt. Nach dem Erkalten wurde die Probe mit 10 ml Aqua bidest. versetzt. Anschließend wurden die FAME zweimal mit je 2,25 ml n-Hexan extrahiert. Die Hexanphase wurde mit einem Scheidetrichter von der wässrigen Phase getrennt und im Reagenzglas aufgefangen. Die nach der Trennung in der Hexanphase verbliebene Restmenge wässriger Lösung wurde mittel getrocknetem Natriumsulfat gebunden. Das Hexan wurde in Spitzkolben dekantiert und im Rotationsverdampfer bis zur Trocknung eingeeengt.

¹ Methodenvergleich zwischen Tangentialflow- und direkter Filtration im Anhang (S. 103)

Zur Analyse wurden die FAME je nach Probenmenge mit 50 µl - 500 µl n-Hexan rückgelöst. Die Analyse erfolgte gaschromatographisch in einem HP 5890 (Hewlett-Packard, Waldbronn), der mit einem Flammen-Ionisations-Detektor (FID) und einem Autoinjektor (HP 7673) ausgestattet war. Es wurde je Analyse 1 µl der FAME-Lösung injiziert. Als Trennsäule wurde 1997 eine gepackte Säule (WIRTH et al.1997) und für alle anderen Proben eine 30 m lange, polare Kapillarsäule (Omegawax 320, Supelco, Deisenhofen) benutzt. Im letzteren Fall erfolgte die Probeninjektion "splitless". Die gepackte Säule wurde bei konstanten Ofen-, Injektor- und Detektortemperaturen von 189°C, 230°C bzw. 250°C benutzt, als Trägergas diente Stickstoff (N₂). Die Kapillarsäule wurde bei folgendem Temperaturprogramm betrieben: 65°C für 2 min., 40°C/min. bis 180°C, 180°C für 14 min., 6°C/min. bis 240°C und 240°C für 8 min. Die Temperatur von Injektor und Detektor war auf 250°C bzw. 260°C eingestellt. Hier diente Helium (He) als Träger- und N₂ als "Make-up"-Gas. Der FID wurde stets mit Wasserstoff (H₂) und synthetischer Luft betrieben. Die Gase H₂, He und N₂ wurden stets in der Reinheitsstufe 5.0 verwandt. Die organischen Lösungsmittel, die Schwefelsäure und das Natriumsulfat besaßen den Reinheitsgrad "zur Analyse" (p.A.).

Jede FAME-Probe wurde zweimal analysiert. Der Mittelwert der Peakflächen einer Fettsäure aus beiden Analysen war die Grundlage für die weiteren Berechnungen. Die Quantifizierung der Menge einer Fettsäure in einer Probe erfolgte über eine Verhältnisgleichung, in die die Menge an zugegebenen internen Standard, dessen Peakfläche und die Peakfläche der jeweiligen Fettsäure eingingen.

Die Identifikation der Peaks erfolgte mittels käuflicher Standards (Sigma und Supelco, Deisenhofen) und der Berechnung relativer Retentionszeiten (bezogen auf Stearinsäuremethyl-ester [Me-18:0] und, wenn in den Proben vorhanden, auf Me-EPA). Außer den identifizierten Fettsäuren eluierten in den Chromatogrammen eine Anzahl weiterer Substanzen, die keiner Fettsäure zugeordnet werden konnten. Bei der Analyse einer Sestonprobe aus dem GV vom 18.6.98 an einem GC in Verbindung mit einem Massenspektrometer (GC-MS) zeigte sich, dass es sich bei diesen Peaks nicht nur um Fettsäuren sondern u. a. auch um Sterole und Phthalate handelte (Details siehe Anhang S. 103). Deshalb fanden nicht als Fettsäuren zu identifizierende Peaks in der weiteren Auswertung keine Berücksichtigung. Die Benennung der Fettsäuren erfolgte nach folgender Regel: x:y_ωz, dabei bezeichnet x die Anzahl der Kohlenstoffatome, y die Anzahl der Doppelbindungen und z die Lage des ersten C-Atoms, das an der dem Methyl-Ende nächstliegenden Doppelbindung beteiligt ist.

2.2.1.2 Daphnien

Lipidextraktion, Umesterung und FAME-Analyse erfolgten für die Daphnien aus dem GV und den *batch*-Kulturen (Kap. 2.3.2.1) mit geringfügigen Abweichungen nach der gleichen Methode, wie sie für das Seston die Algen des GV oben beschrieben wurde. Bei der Lipidextraktion wurde nur die Hälfte der dort angegebenen Lösungsmittel verwendet (5 ml Chloroform, 10 ml Methanol und 2 ml Wasser bzw. 5 ml Chloroform und 5 ml Wasser). Außerdem wurde auf die Ultraschallbehandlung verzichtet. Den Daphnienproben aus den *batch*-Kulturen wurde kein interner Standard zugegeben.

Lipidextraktion, Umesterung und FAME-Analyse der Daphnien aus der Tsp. Bautzen erfolgten nach der Methode von WIRTH et al. (1997). Wesentliche Unterschiede zur zuvor genannten Methode waren dabei der Verzicht auf den internen Standard, die Lipidextraktion nach FOLCH et al. (1957) und der Einsatz von Natrium-Methylat zur Umesterung. Da Na-Methylat freie Fettsäuren nicht in dem Maße zu FAME verestert, wie gebundene Fettsäuren (M. WIRTH, IBG Berlin, pers. Mitteilung) und für 1998 und 1999 eine Quantifizierung mittels eines internen Standards (23:0) durchgeführt werden sollte, wurde die Methode von WIRTH et al. (1997) 1998 und 1999 nicht weiter angewandt.

2.2.2 Partikulärer organischer Kohlenstoff ("Particulate Organic Carbon" POC)

Für die POC-Messungen wurden dreimal 1 l des Seewasser-Filtrats einer jeden Probe bzw. dreimal 20 ml Algensuspension über je ein Glasfaserfilter (GMF 5, Filtrak, Niederschlag) filtriert. Die durchschnittliche Porenweite dieser Filter beträgt ca. 0,6 µm. Die Messungen selbst erfolgten in den Kohlenstoff-Analysatoren C 200 (Leco Instrumente GmbH, Mönchengladbach) im Falle der Sestonproben der Tsp. Bautzen bzw. TOC 5050 mit SSM 5000 (Shimadzu, Duisburg) im Falle der Sestonproben aus dem GV und den Algen. Die POC-Daten der Tsp. Bautzen wurden freundlicherweise von H. VOIGT zur Verfügung gestellt (Institut für Hydrobiologie, TU Dresden).

2.2.3 Partikulärer Phosphor

Zur Messung des partikulären Phosphors wurde vorfiltriertes Seewasser oder Algensuspension über Membranfilter (NC 60, Schleicher & Schüll, Dassel) mit 0,6 µm Porenweite gefiltert. Der Filter wurde in 20 ml einer wässrigen Persulfat-Lösung ($K_2S_2O_5$) für 30 Min. bei 136°C autoklaviert, um den Phosphor aufzuschließen. Die Analyse des aufgeschlossenen Phos-

phors wurde spektrometrisch an einem FIAstar 5010/5030 (Tecator, Rodgau) gemäß der Tecator-Applikationsvorschrift 60-03/83 durchgeführt (HEHMANN et al. im Druck). Die Ergebnisse der Messungen von POC und partikulärem Phosphor wurden dazu benutzt, das molare Verhältnis von Kohlenstoff und Phosphor (C/P) der Nahrungspartikel zu berechnen.

2.2.4 Auswertungs- und Berechnungsverfahren

2.2.4.1 Sestonfettsäuren

Um die Unterschiede im Fettsäuremuster zwischen den Gewässern und zwischen den Jahren darzustellen, wurde das statistische Verfahren der Clusteranalyse angewandt. Die Anteile der 25 in Tab. 17.1 mit einem "*" gekennzeichneten Fettsäuren am Gesamtfettsäuregehalt einer Probe bildeten die Datengrundlage. Es wurden die log-transformierten Prozentanteile jeder Fettsäure am Gesamtfettsäuremuster einer Probe eingesetzt, um den unverhältnismäßig großen Einfluss der in großen Mengen enthaltenen Fettsäuren auf das Ergebnis zu verringern. Die Ergebnisse jeder der 81 gemessenen Sestonproben aus der Tsp. Bautzen und dem GV von 1998 und 1999 gingen in die Clusteranalyse ein. Als Abstandsmaß der Cluster wurde der quadrierte Euklidische Abstand gewählt und die Methode, mit der die Cluster schrittweise zusammengefasst wurden, heißt "linkage between groups". Die Ergebnisse sind in einem Dendrogramm dargestellt, mit dem die Ähnlichkeitsstruktur der einzelnen Fettsäuremuster zueinander wiedergegeben wird. Letztere werden durch eine Gewässer-Datums-Angabe repräsentiert. Die Ähnlichkeit ist durch den Abstand der Verzweigungen vom linken Rand des Dendrogramms festgelegt. Je näher eine Verzweigung am linken Rand liegt, desto ähnlicher sind sich die Fettsäuremuster oder die Gruppen von Fettsäuremustern, die sich am Ende der "Äste" befinden. Die Daten wurden mit dem Computerprogramm SPSS 9.0 für Windows (SPSS Inc., München) verarbeitet.

Um die Unterschiede in den Fettsäuremustern zwischen zwei Terminen und deren Dynamik während einer Messperiode zu charakterisieren, wurde das Bestimmtheitsmaß einer linearen Regression der Prozentwerte der Fettsäuren zweier Termine berechnet. Dabei bildeten der Prozentwert einer Fettsäure des einen Termins und der Prozentwert der gleichen Fettsäure des anderen Termins ein Wertepaar. Im Falle der Daten der Tsp. Bautzen von 1997 basierte jede Regression auf 15 Wertepaaren. Bei den übrigen Daten der Tsp. Bautzen und den Daten des GV wurde jede Regression anhand von 35 Wertepaaren berechnet. Die Bestimmtheitsmaße der Regression eines Termins mit jedem der darauf folgenden Termine wurden berechnet. Die Ergebnisse hierzu sind graphisch dargestellt. Auf der Ordinate befinden sich die Bestimmtheitsmaße auf der Abszisse die Probenentnahmetermine. Das Bestimmtheitsmaß einer Regression zweier Termine ist dabei unterhalb des späteren Ter-

mins eingezeichnet und liegt auf einer Linie, die an dem früheren der beiden Termine mit dem Wert $r^2 = 1$ beginnt. Diese Linie verbindet somit alle Bestimmtheitsmaße der Regressionen des Termins bei dem sie beginnt mit dem Nächsten, dem Übernächsten und allen Folgenden. Grundsätzlich gilt: je steiler die Linien zwischen zwei Terminen verlaufen, desto größer sind die Veränderungen im Fettsäuremuster des Sestons zwischen diesen beiden Terminen.

2.2.4.2 Sestonfettsäuren und POC

Die Bestimmtheitsmaße der linearen Regressionen zwischen den Konzentrationen der einzelnen Fettsäuren [$\mu\text{g l}^{-1}$] und der POC-Konzentration [mgC l^{-1}] wurden als Maß für die unterschiedliche Dynamik von Fettsäuren und POC angesehen. Dazu wurden die Konzentrationen einer Fettsäure, die an den verschiedenen Terminen einer Untersuchungsperiode gemessen wurden, mit den entsprechenden POC-Konzentrationen des gleichen Untersuchungszeitraums in Beziehung gesetzt.

Um zu zeigen, welcher Dynamik die biomassespezifische Gesamtfettsäurekonzentration [$\mu\text{g mgC}^{-1}$] des Sestons unterworfen ist, wurde diese Größe mittels linearer Regressionen mit der Biomassekonzentration des Sestons, ausgedrückt als POC-Gehalt [mgC l^{-1}], in Beziehung gesetzt.

2.2.4.3 Sestonfettsäuren und Phytoplankton

Da nur von wenigen Algentaxa bekannt ist, dass sie die Fettsäuren EPA und DHA beinhalten, sollte versucht werden, die Herkunft dieser Fettsäuren in den Sestonproben am Beispiel der Situation des GV 1998 festzustellen. Dazu wurde die theoretisch minimale Phytoplanktonbiomasse berechnet, die notwendig ist, um diese Fettsäuren zu produzieren. Cryptomonaden waren im GV 1998 die einzigen Phytoplankter, die als Produzent von EPA und DHA verantwortlich gemacht werden konnten. Auf der Grundlage der gemessenen Konzentrationen (FA_{konz}) [$\mu\text{g l}^{-1}$] von EPA bzw. DHA im Seston wurde die minimale Cryptomonadenbiomasse, ausgedrückt als Kohlenstoffkonzentration (C_{pot}) [$\mu\text{gC l}^{-1}$], wie folgt berechnet:

$$C_{\text{pot}} = \frac{FA_{\text{konz}}}{FA\% \cdot L} \quad (2)$$

Für den Anteil der Fettsäuren am Sestonkohlenstoff (L) wird angenommen, dass dieser zu 70 % aus Fettsäuren besteht. Der Wert wurde damit als etwa doppelt so hoch angenommen wie der für *Choricystis minor* gemessenen Anteil (Tab. 11). Damit wurde der Annahme ent-

sprochen, dass der Fettsäuregehalt in Chlorophyceen geringer ist als in Cryptomonaden (BRETT & MÜLLER-NAVARRA 1997). Der Anteil von EPA bzw. DHA am Gesamtfettsäuremuster (FA%) wird mit 0,17 bzw. 0,066 angenommen. Diese Werte sind COBELAS & LECHADO (1989) entnommen und geben die höchsten Anteile dieser Fettsäuren an, die in den dort vorgestellten Cryptomonaden gemessen wurden. Diese minimale Cryptomonadenbiomasse, die sich auf der Grundlage der im Seston gemessenen Konzentrationen von EPA bzw. DHA ergab, wurde mit der aufgrund mikroskopischer Phytoplanktonanalysen berechneten Cryptomonadenbiomasse verglichen. Dazu wurden die von F. GERVAIS bereitgestellten Daten des Biovolumens der Cryptomonaden in Kohlenstoff umgerechnet. Die Umrechnung erfolgte nach IBP ("International Biosphere Project")-Empfehlungen. Dabei entspricht die Frischmasse dem zehnfachen des Kohlenstoffs. Das spezifische Gewicht der Phytoplankter wird mit 1 g cm^{-3} angenommen (WINBERG et al. 1971).

2.2.4.4 Sestonfettsäuren und Daphnien

Zum Vergleich der Fettsäuremuster von Seston und Daphnien wurde eine Hauptkomponentenanalyse ("Principal component analysis", PCA) durchgeführt. Wegen der unterschiedlichen Methodik der Fettsäureanalytik der Proben der Tsp. Bautzen 1997 und der Proben vom GV und der sich daraus ergebenden Unterschiede in der Anzahl der detektierbaren Fettsäuren war es nicht sinnvoll, die Daten aus allen drei Jahren gemeinsam zu analysieren. Die Daten aus 1998 und 1999 vom GV wurden jedoch gemeinsam ausgewertet. Wie schon für die Clusteranalyse wurden die Daten auch für die PCA log-transformiert. Bei der Auswahl der für die Hauptkomponentenanalyse verwandten Fettsäuren wurde darauf geachtet, dass die zwei bzw. drei berechneten Hauptkomponenten eine möglichst hohe Variabilität dieser Fettsäuren abdecken und dass durch Kommunalitäten nahe 1 die Fettsäuren wiederum möglichst gut durch die Hauptkomponenten repräsentiert wurden. Um ein eindeutiges Ergebnis der Komponentenmatrix zu erreichen, wurde die Matrix nach der Varimax-Methode rotiert. Die für die PCA notwendigen Kalkulationen wurden mit dem Computerprogramm SPSS 9.0 für Windows durchgeführt.

Tab. 1: Picoplanktische Cyanobakterien und Algen, die als Futterorganismen für Daphnien dienen.

Art	Klasse	Stammbezeichnung	Größe [μm]
<i>Aphanothece</i> sp.	Cyanobakterien	-	0,8 - 1 x 1,5 - 2
<i>Choricystis minor</i>	Trebouxiophyceae	Krienitz 1988/8	2 x 3
<i>Mychonastes</i> sp.	Chlorophyceae	Hepperle 2C1	\varnothing 3 - 6
<i>Nannochloropsis limnetica</i>	Eustigmatophyceae	SAG 18.99	1,5 - 6 x 2,5 - 6

2.3 Laborkulturen

2.3.1 Phytoplanktonreinkulturen

Als Nahrungsorganismen wurden die in Tab. 1 aufgeführten Phytoplanktonstämme verwendet. Bei der Auswahl der Phytoplankter wurde darauf geachtet, dass sie sich einerseits möglichst stark in ihrem Fettsäuremuster unterschieden und dass sie sich andererseits morphologisch möglichst ähnlich waren. Deshalb fiel die Wahl auf die zum Picoplankton gehörenden *Aphanothece* sp., *C. minor*, *Mychonastes* sp. und *Nannochloropsis limnetica*. Die Phytoplankter wurden in Chemostaten kultiviert. Die Chemostaten fassten 1 l und hatten einen Durchmesser von 6 cm. Sie waren von einem Wassermantel umgeben, mit dem die Kultur konstant auf 20°C gehalten wurde. Die Kulturen waren einer konstanten Lichtenergie von 50 μE ausgesetzt und wurden mit WC-Medium (GUILLARD & LORENZEN 1972) versorgt. Die Kulturen wurden mit Raumluft begast. Unter diesen Kulturbedingungen waren die maximalen Wachstumsraten der vier Phytoplankter mit durchschnittlich einer Zellteilung innerhalb von zwei Tagen annähernd gleich. Die Durchflussrate des Nährmediums war mit 0,4 - 0,45 d^{-1} wenig geringer als die jeweilige maximale Wachstumsrate der Algen. Die Phytoplankter aus diesen Kulturen wurden auch für die chemischen und biochemischen Analysen verwendet (siehe Kap. 2.2.1.1).

2.3.2 Kulturversuche mit Daphnien

Als Versuchstiere wurden stets neugeborene *Daphnia hyalina* eines im Frühjahr 1997 aus dem GV isolierten Klons eingesetzt. Die Muttertiere sämtlicher Versuchstiere wurden unter nicht limitierten Bedingungen mit der Grünalge *Scenedesmus obliquus* gefüttert. Die Versuchstiere entstammten dem zweiten oder einem späteren Gelege der Muttertiere. Die Versuchstiere eines jeden Versuchsansatz waren stets innerhalb eines Zeitintervalls von 8 h geboren worden. War die Gelegegröße von Adulten Untersuchungsgegenstand, so wurde darunter stets die durchschnittliche Anzahl der Eier je Eier tragendem Tier verstanden.

2.3.2.1 batch-Kulturen

Die neugeborenen Daphnien wurden in 750 ml Kulturgefäße eingesetzt. Gefüttert wurden sie mit einer Phytoplankton suspension, die je Versuchsansatz eine der vier in Tab. 1 aufgeführten Phytoplankter enthielt. Die Konzentration der Phytoplankton suspension betrug stets 1,5 mgC l^{-1} . Ein Aliquot der jeweiligen Phytoplanktonkultur wurde mit partikelfrei filtriertem

Wasser (0,45 µm) aus dem Stechlinsee (Brandenburg) auf 1,5 mgC l⁻¹ verdünnt. Das dazu notwendige Volumen der Phytoplanktonkultur wurde aufgrund des Mittelwerts von drei Trübungsmessungen (Ratio/XR Turbidimeter, Hach, Loveland, Colorado) bei jeder Entnahme neu bestimmt. Die Relation zwischen Trübung der Phytoplanktonkultur und deren Kohlenstoffkonzentration wurde zuvor einmalig für jede Phytoplanktonkultur durch eine lineare Regression einer Trübungs-POC-Eichreihe bestimmt.

Die Fettsäure DHA war in keiner der kultivierten Algen enthalten. Um die Reaktion der Daphnien auch auf diese Fettsäure zu beobachten, wurde sie in einem gesonderten Versuch vor dem Füttern an die Grünalge *C. minor* gebunden und mit dieser unter sonst gleichen Versuchsbedingungen an die Daphnien verfüttert. Die Fettsäure wurde nach dem von VON ELERT (eingereicht) entwickelten Verfahren an die Alge gebunden. Ein Aliquot der Algenkultur, das eine Biomasse von 1,13 mgC enthielt, wurde zentrifugiert (3 min bei 4000 min⁻¹). Das überstehende Nährmedium wurde dekantiert und das Algenpellet in 3 ml WC-Medium rückgelöst. Die in Ethanol gelöste Fettsäure DHA (1 mg ml⁻¹) wurde mit Hilfe einer wässrigen Rinderserum-Albumin-(BSA)-Lösung (50 mg ml⁻¹) in 7 ml WC-Medium gelöst. Dieser Lösung wurde die 3 ml Algensuspension zugeführt. In dieser Suspension von ca. 10 ml waren 88,5 µg DHA je mgC der Algenbiomasse gelöst. Die Suspension wurde 4 h inkubiert. Danach wurde Algen mehrfach mit partikelfrei filtriertem Stechlinseewasser gewaschen und mit 750 ml Stechlinseewasser auf 1,5 mgC l⁻¹ verdünnt und in dieser Konzentration an die Daphnien verfüttert.

Kulturgefäße und Nahrungssuspension der Daphnien wurden täglich gewechselt. Die Kulturen wurden bei Raumtemperatur und Tageslicht gehalten. Nachdem sich die Tiere auf eine für die Fettsäureanalytik ausreichenden Anzahl von ca. 100 Individuen vermehrt hatten, wurden die Tiere isoliert und bis zur Analyse bei -80°C tiefgefroren.

2.3.2.2 Semi-kontinuierliche Kulturen

Um den Einfluss der Nahrungsbedingungen und der Temperatur auf die Gelegegröße und die Dauer eines Reproduktionszykluses zu untersuchen, wurden folgende Experimente durchgeführt:

In einer ersten Versuchsreihe bei 20°C wurden neugeborene *D. hyalina* unter zwei verschiedenen Nahrungskonzentrationen in semi-kontinuierlichen Kulturen bis zum Schlüpfen ihrer vierten Brut gehältert. Als Nahrung der Versuchstiere wurde *C. minor* in den Konzentrationen 0,1 bzw. 1,5 mgC l⁻¹ angeboten. Jeder Versuchsansatz wurde in zwei Parallelen zu je fünfzehn Tieren durchgeführt. Die Tiere je einer Parallele der niedrigen bzw. hohen Nahrungskonzentration wurden unmittelbar nach Anlage des dritten Geleges im Nahrungsangebot auf

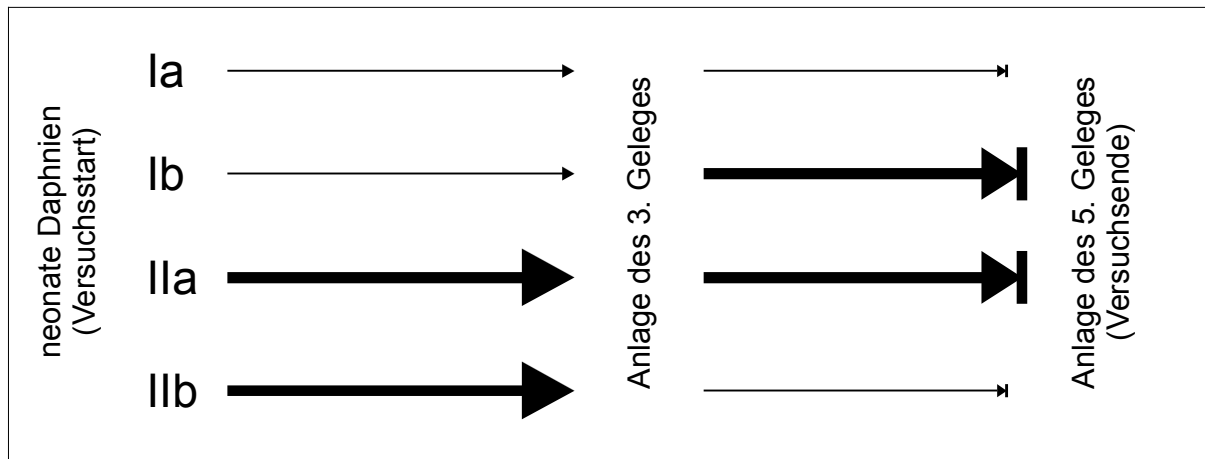


Abb. 2: Nahrungskonzentrationen von *D. hyalina* im Versuchsablauf. Die Versuche wurden bei 10°C und 20°C durchgeführt. Die Versuche bei 10°C wurden nach der Anlage der dritten Gelege abgebrochen. Ia – IIb: Bezeichnung des Versuchsansatzes; Dünne Linien: 0,1 mgC l⁻¹; dicke Linien: 1,5 mgC l⁻¹.

die hohe bzw. niedrige Nahrungskonzentration umgestellt (Abb. 2). Bei der jeweils anderen Parallele der beiden Versuchsansätze blieb die Nahrungskonzentration auch nach Anlage des dritten Geleges unverändert. Die Versuche wurden nach dem Schlüpfen der vierten Brut und der anschließenden Häutung der Mütter beendet. Die Kulturen wurden bei einer konstanten Temperatur von 20°C gehalten. Die Kulturgefäße waren aus Glas und hatten ein Volumen von 750 ml; sie wurden vor Gebrauch gereinigt und autoklaviert. Das Medium wurde alle 12 h erneuert. Im gleichen Zeittakt wurden auch die Anlage von Gelegen und deren Größe erfasst. Nach Abschluss der Versuchsreihe wurde die Länge der Adulten gemessen.

Vergleichend wurde in einer weiteren Versuchsreihe bei 10°C der Einfluss der Temperatur auf die Gelegegröße und die Dauer des Reproduktionszykluses untersucht. Dabei wurden die gleichen Nahrungsbedingungen und Kulturgefäße verwandt, wie in der zuvor beschriebenen Versuchsreihe. Je zwei parallele Versuchsansätze mit je fünfzehn neonaten *D. hyalina* enthielten 0,1 mgC l⁻¹ bzw. 1,5 mgC l⁻¹ der Alge *C. minor*. Alle 24 h wurde das Medium gegen frisches ausgetauscht und die Anlage von Gelegen und deren Größe erfasst. Die Versuche wurden mit der Anlage der dritten Gelege der Versuchstiere abgeschlossen.

2.3.2.3 Durchflusskulturen

Es wurden zwei Reihen von Wachstumsversuchen durchgeführt. Bei der einen wurden die Tiere mit natürlichem (Konzentration und Zusammensetzung), vorfiltriertem (< 30 µm) Seston aus dem GV gefüttert, in der zweiten wurden Tiere unter sonst gleichen Bedingungen mit unterschiedlichen Konzentrationen verschiedener Phytoplanktonreinkulturen gefüttert.

Die erste Versuchsreihe, bei der Seston gefüttert wurde, lag zwischen dem 4.5.98 und dem 30.7.98. Die Wachstumsversuche wurden wöchentlich angesetzt. Lediglich in der Woche vom 2.6.98 konnte kein Versuch gestartet werden.

In der zweiten Versuchsreihe wurden die Phytoplankter *Aphanothece* sp., *C. minor* und *N. limnetica* gefüttert. Jeder der kultivierten Phytoplankter wurde den Versuchstieren in fünf verschiedenen Konzentrationen angeboten (0,05; 0,1; 0,4; 0,8 und 1,6 mgC l⁻¹). Der Versuch mit *Aphanothece* bei 0,05 mgC l⁻¹ konnte aus technischen Gründen nicht durchgeführt werden. Um Nahrungssuspensionen in diesen Konzentrationen herzustellen, wurde jeweils ein Aliquot einer Phytoplanktonkultur mit einem bestimmten Volumen partikelfrei (0,45 µm) filtriertem Wasser aus dem Stechlinsee verdünnt. Das Verfahren hierzu wurde bereits in Kap. 2.3.2.1 beschrieben.

Um eine gleichmäßige Nahrungsversorgung zu gewährleisten, wurden die Versuchstiere in Durchflusssystemen gehalten (LAMPERT et al. 1988). Die Kulturgefäße hatten ein Volumen von ca. 250 ml. Die Nahrungssuspension wurde mit einer Peristaltikpumpe dem Kulturgefäß kontinuierlich zugeführt. Dadurch wurde das Medium im Kulturgefäß täglich mindestens fünf Mal ausgetauscht. Damit sollte gewährleistet werden, dass die Versuchstiere einen nur vernachlässigbar kleinen Einfluss auf die Nahrungskonzentration nehmen konnten. Die Nahrungssuspension im Vorratsgefäß wurde täglich erneuert. Wurde Seston gefüttert, dann wurde der Seewasserfiltratvorrat nach der Hälfte eines jeden Versuchs gegen frisches Seewasserfiltrat ersetzt. Sämtliche Versuche wurden bei 20°C und Schwachlicht durchgeführt. Um zu verhindern, dass die Versuchstiere aufgrund der hydrophoben Eigenschaften ihrer Kutikula an der Wasseroberfläche haften bleiben, wurde die Wasseroberfläche der Kulturgefäße mit Cetylalkohol bestreut (DESMARIS 1997).

Für jeden Versuch wurden fünfzehn neugeborene Daphnien in ein Kulturgefäß eingesetzt. Wurde einer der Phytoplankter aus den Reinkulturen gefüttert, sind je Nahrungskonzentration zwei Replikate angesetzt worden. Von zehn weiteren Neugeborenen, die während des gleichen 8-stündigen Zeitintervalls geboren wurden, wurde die Länge gemessen. Nach einer Versuchsdauer von fünf Tagen, in denen die Tiere ausschließlich Seston bzw. einem der Picoplankter gefüttert wurden, wurde die Länge der Versuchstiere gemessen. Zur besseren Vergleichbarkeit mit anderen Untersuchungen wurde statt der Längen- die Biomassewachstumsrate berechnet. Die Umrechnung von Länge in Biomasse erfolgte mit Hilfe der Umrechnungsformel von KASPRZAK (1984):

$$M_x = 3,09 \cdot x^{2,56} \tag{3}$$

Dabei sind M_x die Biomasse [µg] und x die Länge [mm] des Tieres. Die somatische Wachs-

tumsrate (g) und der Standardfehler² von g (SE) berechnen sich wie folgt:

$$g = \frac{\ln(M_e) - \ln(M_s)}{\Delta t} \quad (4)$$

$$SE = \frac{1}{\Delta t} \sqrt{\frac{SD_s^2}{n_s \cdot M_s^2} + \frac{SD_e^2}{n_e \cdot M_e^2}} \quad (5)$$

mit M_s und M_e als durchschnittliche Biomasse zu Kulturbeginn bzw. -ende. SD_s und SD_e und n_s und n_e sind Standardabweichung und Stichprobenumfang von M_s und M_e . Δt ist die Dauer des Experiments in Tagen.

Eine hyperbolische Sättigungsfunktion (MICHAELIS-MENTEN-Gleichung) wurde zur Berechnung der Regression zwischen Nahrungskonzentrationen und Wachstumsrate verwandt:

$$g = \frac{a \cdot X}{b + X} + c \quad (6)$$

mit X als Nahrungsvariable. Die Parameter a , b und c wurden mit dem Computerprogramm SigmaPlot 4.01 (SPSS Inc., München) iterativ nach der Methode der kleinsten Quadrate berechnet. Die Summe der Parameter a und c entspricht dabei der maximalen Wachstumsrate g_{\max} . Da davon ausgegangen werden kann, dass der Organismus für die Aufrechterhaltung seiner Lebensfunktionen auch bei Nullwachstum ein Minimum an Energiezufuhr benötigt, ist in der Gleichung (6) der ursprünglichen Form der MICHAELIS-MENTEN-Gleichung der Summand c hinzugefügt worden. Dadurch sind Lösungen von Regressionsgleichungen möglich, die nicht zwangsläufig durch den Koordinatenursprung verlaufen.

Außerdem wurde gegen Versuchsende der Anteil der Eier tragenden Daphnien von den zu Versuchsende Überlebenden und die durchschnittliche Gelegegröße der Eier tragenden Daphnien festgestellt.

² Diese Formel wurde von Dr. JOHANNES GLADITZ "Statistik Service", Berlin, entwickelt.

3. Dynamik von Fettsäuren im Seston von Seen

3.1. Einleitung

Eines der Hauptargumente für die besondere Rolle der Fettsäuren als Qualitätsfaktor der Nahrung von Zooplankton sind die großen Unterschiede in ihrer Zusammensetzung, mit denen sie in den verschiedenen Phytoplanktontaxa auftreten. Das Vorhandensein bzw. das Fehlen polyungesättigter Fettsäuren gilt als wesentliches Qualitätsmerkmal (D'ABRAMO 1979; AHLGREN et al. 1990; BRETT & MÜLLER-NAVARRA 1997).

Aus den großen Unterschieden der Fettsäuremuster von Phytoplanktontaxa ergibt sich, dass bestimmte Fettsäuren als charakteristisch für die verschiedenen Phytoplanktongruppen angesehen werden.

So sind Cyanobakterien durch hohe Prozentanteile an Palmitolensäure (16:1 ω 7), Vaccinsäure (18:1 ω 7), Linolsäure (18:2 ω 6), γ -Linolensäure (18:3 ω 6) und α -Linolensäure (18:3 ω 3) charakterisiert (NAPOLITANO 1999). Dennoch existieren innerhalb der Gruppe der Cyanobakterien beträchtliche Unterschiede in der Fettsäurezusammensetzung, die derart kennzeichnend sind, dass sie für taxonomische Zwecke genutzt werden können (KENYON & STANIER 1970; COHEN et al. 1995; KRÜGER et al. 1995). Darüber hinaus ist das Verhältnis von Ölsäure (18:1 ω 9) zu Vaccinsäure in Bakterien typischerweise kleiner als 1 in Eukaryoten dagegen größer (NAPOLITANO 1999).

Die Chlorophyta zeichnen sich durch relativ hohe Prozentanteile an C16 poly-ungesättigten Fettsäuren, Ölsäure, Linolsäure und α -Linolensäure aus (NAPOLITANO 1999). Auch innerhalb der Chlorophyta können taxonomisch relevante Unterschiede im Fettsäuremuster der einzelnen Vertreter festgestellt werden (WEILER unveröff. Daten).

Kieselalgen (Bacillariophyceae) und andere Vertreter der Heterokontophyta, wie z. B. die Eustigmatophyceae und Chrysophyceae, treten durch hohe Prozentanteile an Palmitolensäure, C16 poly-ungesättigte Fettsäuren und Eicosapentaensäure (20:5 ω 3; EPA) hervor. Einige Vertreter der Chrysophyceae beinhalten darüber hinaus hohe Anteile an 22:5 ω 3 und Docosahexaensäure (22:6 ω 3; DHA) (COBELAS & LECHADO 1989; NAPOLITANO 1999).

Cryptophyta sind durch hohe prozentuale Anteile an α -Linolensäure, Stearidonsäure (18:4 ω 3), EPA und in einigen Fällen auch DHA gekennzeichnet (BEACH et al. 1970; COBELAS & LECHADO 1989).

Charakteristisch für Dinophyta sind hohe Prozentanteile von Ölsäure, Stearidonsäure und vor allem DHA (COBELAS & LECHADO 1989; NAPOLITANO 1999)

Der Anteil der Lipide am partikulären Kohlenstoff in den verschiedenen Phytoplanktongruppen zeigte ebenfalls charakteristische Unterschiede. So speichern Diatomeen und Cryptomonaden wesentlich mehr Lipide als Cyanobakterien. Grünalgen nehmen eine Mittelstellung ein (BRETT & MÜLLER-NAVARRA 1997).

Im Gegensatz zum Unterschied in der Fettsäurezusammensetzung und im Lipidgehalt sind die Unterschiede anderer essenzieller, biochemischer Grundbausteine, wie z. B. der Aminosäuren, zwischen den Phytoplanktontaxa weit geringer (AHLGREN et al. 1992).

Über die Fettsäurezusammensetzung des Sestons stehender, limnischer Gewässer liegen wenige Arbeiten vor (POLTZ 1972; MIYAZAKI 1983; FREDRICKSON et al. 1986; MIYAZAKI et al. 1986; BOURDIER & AMBLARD 1987, 1988; HAMA et al. 1992; DESVILLETES et al. 1994a, 1997a; NAPOLITANO et al. 1995; DOMAIZON et al. 2000). Zwar wird in diesen Arbeiten immer wieder darauf hingewiesen, dass die Fettsäuremuster von der Phytoplanktonzusammensetzung oder gar von einzelnen Phytoplanktontaxa geprägt wird. Aber es ist zu erwarten, dass sich die teilweise extremen Unterschiede der Fettsäuremuster von Algen und Cyanobakterien im natürlichen Seston eines Sees nicht wieder finden lassen. Die für filtrierendes Zooplankton fressbare Größenfraktion des Sestons besteht nicht nur aus einer Vielzahl verschiedener Phytoplankter unterschiedlichster systematischer Zugehörigkeit sondern auch aus verschiedenen anderen Komponenten. Das Seston besteht aus totem organischen Material und heterotrophen Organismen, wie Bakterien und tierischen Einzellern. Die Fettsäuremuster der einzelnen Sestonbestandteile sind sicherlich sehr unterschiedlich, und alle tragen sie zum Gesamtfettsäuremuster des Sestons bei.

Es ist unklar, in wieweit die saisonalen Veränderungen in der Zusammensetzung der für Daphnien fressbaren Größenfraktion des Sestons dazu führen, dass sich die Unterschiede im Fettsäuremuster einzelner Komponenten zu einem gegebenen Zeitpunkt kompensieren. Die dann fehlende bzw. stark abgeschwächte Dynamik einzelner Fettsäuren des Sestons dürfte dazu führen, dass mögliche saisonale Veränderungen der Nahrungsqualität nicht auf den Gehalt einzelner Fettsäuren zurückzuführen wären. Dann spielte der zu Beginn dieser Einleitung prognostizierte Nahrungsqualitätseffekt der Fettsäuren unter natürlichen Bedingungen eventuell keine oder eine nur geringe Rolle. Sollte also die heterogene Zusammensetzung des Seston zu einer drastischen Reduzierung der saisonalen Dynamik des Fettsäuremusters und der Lipidkonzentrationen führen, könnte die Dynamik der Konzentrationen einzelner Fettsäuren hinreichend genau mit der Dynamik des POC-Gehalts des Sestons beschrieben werden.

Die wesentlichen Fragen, die diesem Kapitel voran stehen, sind:

- Welche Fettsäuren sind mit welcher Regelmäßigkeit im Seston stehender Gewässer enthalten?
- Wie groß sind die Unterschiede der Fettsäuremuster des Sestons während einer Vegetationsperiode innerhalb eines, und wie groß sind die Unterschiede zwischen Gewässern?
- Wird die Dynamik des Fettsäuremusters von der Dynamik des Phytoplanktons geprägt?
- Sind die verschiedenen Phytoplankter die wesentliche oder einzige Quelle der Fettsäuren

des Sestons?

- Unterscheidet sich die Dynamik der Sestonfettsäuren von der des POC?

Um diese Fragen zu beantworten, wurden in zwei Gewässern unterschiedlicher Trophie in verschiedenen Jahren über jeweils mehrere Monate die Fettsäuren des Sestons (<30 µm) qualitativ und quantitativ und die Konzentration des partikulären Kohlenstoffs (POC) der gleichen Größenfraktion gemessen.

3.3. Ergebnisse

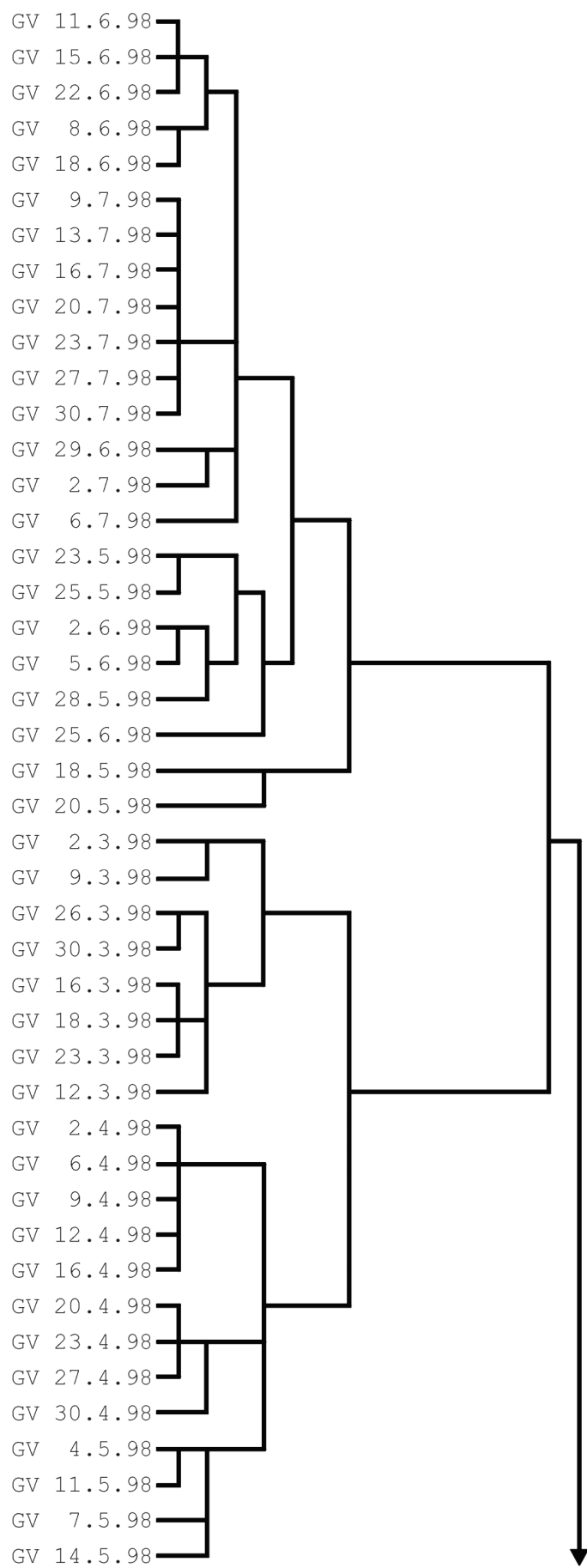
Nahezu jede Fettsäure, die in einer der 81 Sestonproben aus der Tsp. Bautzen und dem GV 1998 und 1999 mehr als 0,3 % der Gesamtfettsäuremenge ausmachte, konnte in allen anderen Proben ebenfalls nachgewiesen werden (Tab. 2). Das sind 30 von 35 Fettsäuren die in sämtlichen Proben zu finden waren. Von den Fettsäuren, die in manchen Proben mehr als 0,3 % der Gesamtfettsäuremenge stellten, waren lediglich die beiden Fettsäuren 19:0 und 20:3 ω 6 nicht in allen Proben enthalten. Die beiden Fettsäuren machten jedoch nie mehr als 1 % einer Probe aus. Insbesondere die poly-ungesättigten ω 6- und ω 3-Fettsäuren Linol-, α -Linolen-, Stearidon-, Arachidonsäure, EPA und DHA waren in sämtlichen Proben vorhanden. Wegen der Co-Elution eines Phthalats mit der Fettsäure 20:3 ω 3 konnte diese in den Proben des GV 1998 nicht quantifiziert werden (Details siehe Anhang, S. 103). Aufgrund der Trennschärfe, der für die Proben von 1997 benutzten gepackten Säule, konnten in diesen Proben nicht so viele Fettsäuren unterschieden werden wie mit der Kapillarsäule. Die in der Tsp. Bautzen für 1997 nicht, aber in den Folgejahren, nachgewiesenen Fettsäuren dürften in den Proben jedoch durchaus vorhanden gewesen sein.

Palmitinsäure (16:0) hatte in den meisten Proben den größten Anteil an der Gesamtfettsäuremenge. Die zehn Fettsäuren mit den größten Anteilen im Seston waren in beiden Gewässern: 14:0, 16:0, 16:1 ω 9/ ω 7, 18:0, 18:1 ω 9, 18:1 ω 7, 18:2 ω 6, 18:3 ω 3, 18:4 ω 3 und 20:5 ω 3. Diese Fettsäuren zeigten zum Teil enorme Unterschiede in ihrem Prozentanteil am Gesamtfettsäuremuster; dies gilt insbesondere für die ω 3-Fettsäuren. So schwankte z. B. der Anteil der α -Linolensäure in der Tsp. Bautzen 1998 um mehr als den Faktor 10. Im GV waren die Schwankungen deutlich geringer.

Tab. 2: Prozentanteile (Minima – Maxima) einzelner Fettsäuren an der Summe aller Fettsäuren des Sestons (< 30 µm) der Tsp. Bautzen (1997 – 1999) und des Großen Vätersees (GV) (1998 und 1999). n: Anzahl der gemessenen Proben; nd: nicht darstellbar; *: für Clusteranalyse verwandte Fettsäuren.

Fettsäuren	Bautzen 97 n=22	Bautzen 98 n=11	Bautzen 99 n=13	GV 98 n=46	GV 99 n=11
*14:0	4,48 - 18,63	3,49 - 12,50	7,06 - 19,36	5,90 - 17,79	14,11 - 25,94
*14:1ω5	0,77 - 4,96	0,31 - 0,84	0,23 - 0,48	0,35 - 2,01	0,41 - 1,59
*15:0	0,68 - 4,00	0,47 - 3,18	0,97 - 3,16	0,75 - 1,97	1,11 - 2,29
*16:0	10,20 - 34,60	18,44 - 34,42	19,02 - 36,62	16,11 - 31,85	22,68 - 34,74
*16:1ω9/ω7	7,58 - 29,53	9,78 - 23,52	5,61 - 26,62	8,13 - 16,54	9,00 - 15,55
*16:1ω5	nd	0,27 - 2,29	0,51 - 1,70	0,60 - 10,59	0,84 - 5,21
*16:2ω4	0,10 - 5,81	0,25 - 4,46	0,16 - 3,08	0,30 - 4,65	0,74 - 3,10
16:3ω4	nd	0,86 - 6,12	0,38 - 6,06	0,00 - 0,72	0,11 - 0,80
*17:0	0,53 - 2,71	nd - 1,41	0,30 - 0,96	0,27 - 1,12	nd - 0,71
*18:0	2,19 - 12,27	1,52 - 5,54	1,72 - 4,18	1,48 - 12,13	2,37 - 4,14
*18:1ω9	2,69 - 13,16	2,33 - 7,55	2,57 - 6,24	3,01 - 15,93	3,30 - 9,41
*18:1ω7	nd	1,00 - 3,24	1,18 - 3,50	1,64 - 4,63	1,50 - 2,49
*18:2ω6	0,43 - 6,90	1,72 - 5,11	1,82 - 5,72	2,40 - 6,04	3,51 - 5,10
*18:3ω6	nd	0,12 - 0,55	0,13 - 0,53	0,13 - 0,58	0,25 - 0,89
18:3ω4	nd	0,00 - 0,13	0,00 - 0,10	0,00 - 0,10	0,00 - 0,07
*18:3ω3	1,22 - 12,81	2,56 - 27,80	1,46 - 11,88	4,49 - 17,64	3,53 - 6,84
*18:4ω3	2,44 - 14,61	1,33 - 12,27	2,30 - 11,38	3,04 - 9,95	2,90 - 5,96
19:0	nd	0,00 - 0,88	0	0,00 - 0,16	0,00 - 0,02
*20:0	nd	0,11 - 1,02	0,15 - 0,62	0,07 - 0,36	0,37 - 0,64
*20:1ω9	nd	0,20 - 4,37	0,50 - 3,98	0,72 - 4,89	0,84 - 3,76
*20:2ω6	nd	0,15 - 0,61	0,14 - 0,46	0,49 - 1,66	0,11 - 0,32
20:3ω6	nd	0,01 - 0,16	0,01 - 0,17	0,00 - 1,04	0,16 - 0,36
20:3ω3	nd	0,26 - 1,23	0,10 - 0,73	nd	0,32 - 0,55
*20:4ω6	0,55 - 3,31	0,22 - 1,51	0,25 - 0,96	0,39 - 1,42	0,51 - 2,06
*20:4ω3	nd	0,14 - 0,50	0,13 - 0,27	0,17 - 0,62	0,15 - 0,38
*20:5ω3	3,55 - 20,70	2,02 - 8,56	2,12 - 6,65	1,45 - 5,08	1,35 - 2,97
21:0	nd	0,00 - 0,02	0	0,00 - 0,23	0
*22:0	nd	0,07 - 0,62	0,09 - 0,38	0,30 - 0,99	0,24 - 0,59
22:1ω9	nd	0,02 - 0,39	0,03 - 0,53	0,00 - 0,28	0,10 - 0,41
22:2ω6	nd	0,07 - 0,27	0,00 - 0,07	0,00 - 0,10	0,00 - 0,02
22:3ω6	nd	0,00 - 0,06	0	0,00 - 0,22	0,00 - 0,11
22:4ω6	nd	0,14 - 0,80	0,26 - 0,68	0,10 - 0,99	0,67 - 1,04
*22:5ω3	nd	0,07 - 0,57	0,05 - 0,09	0,15 - 0,56	0,06 - 0,18
*22:6ω3	1,12 - 3,61	0,50 - 1,83	0,54 - 1,35	0,78 - 3,13	0,24 - 1,55

C A S E 0 5 10 15 20 25



Fortsetzung nächste Seite

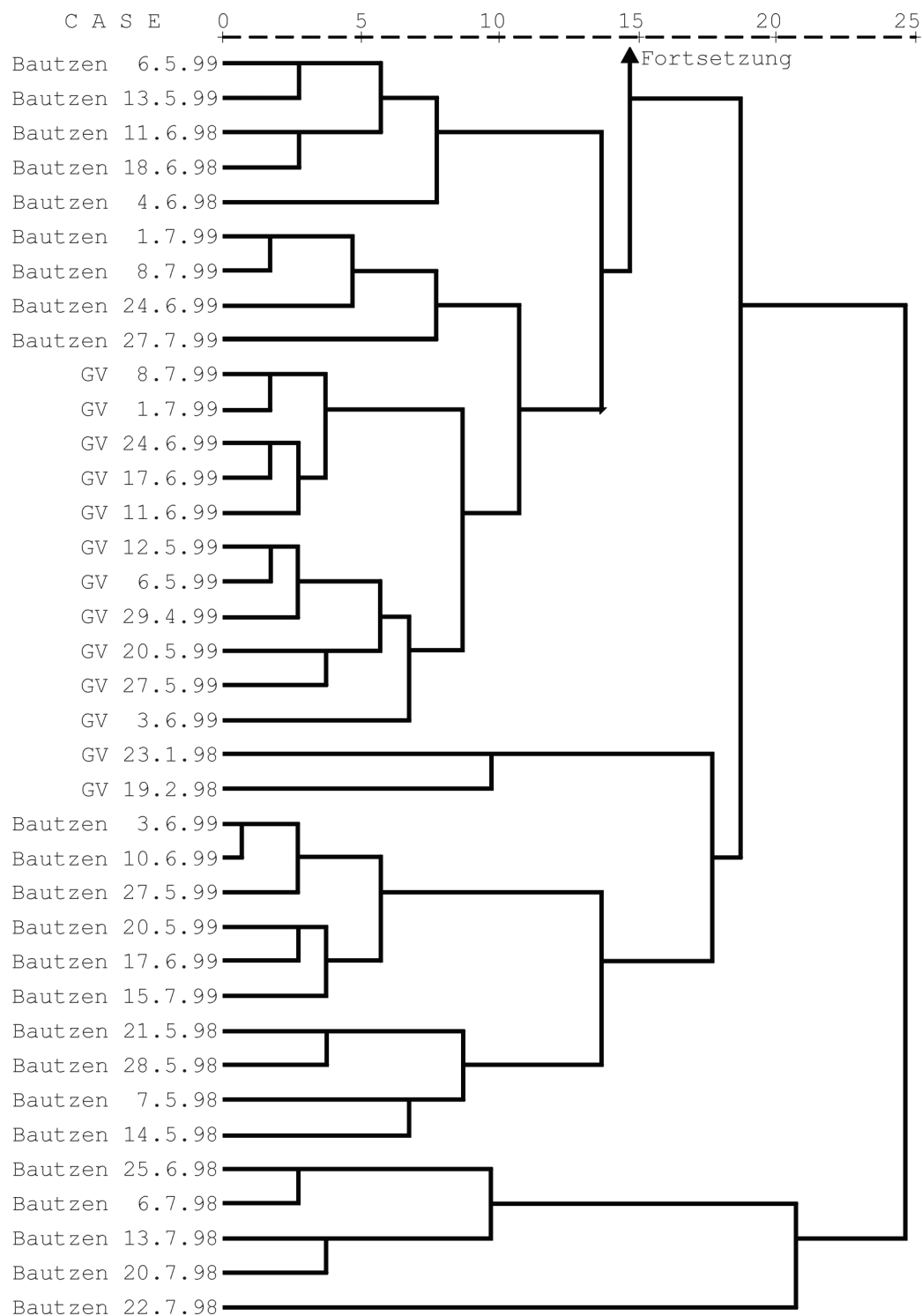


Abb. 3: Clusteranalyse (nach quadriertem Euklidischem Abstand) der Fettsäuremuster des Sestons (< 30 µm) der Tsp. Bautzen und des Großen Vätersees der Jahre 1998 und 1999.

Die Clusteranalyse ergab, dass sich die beiden Untersuchungsgewässer nicht anhand der Analyse ihrer Sestonfettsäuremuster unterscheiden lassen (Abb. 3). Die Proben aus der Tsp. Bautzen und dem GV lagen teilweise in gemeinsamen statt in getrennten Clustern, wie es für eine eindeutige Unterscheidung der beiden Gewässer anhand ihrer Fettsäuremuster notwendig gewesen wäre. Die Fettsäuremuster der Proben aus der Tsp. Bautzen zeigten

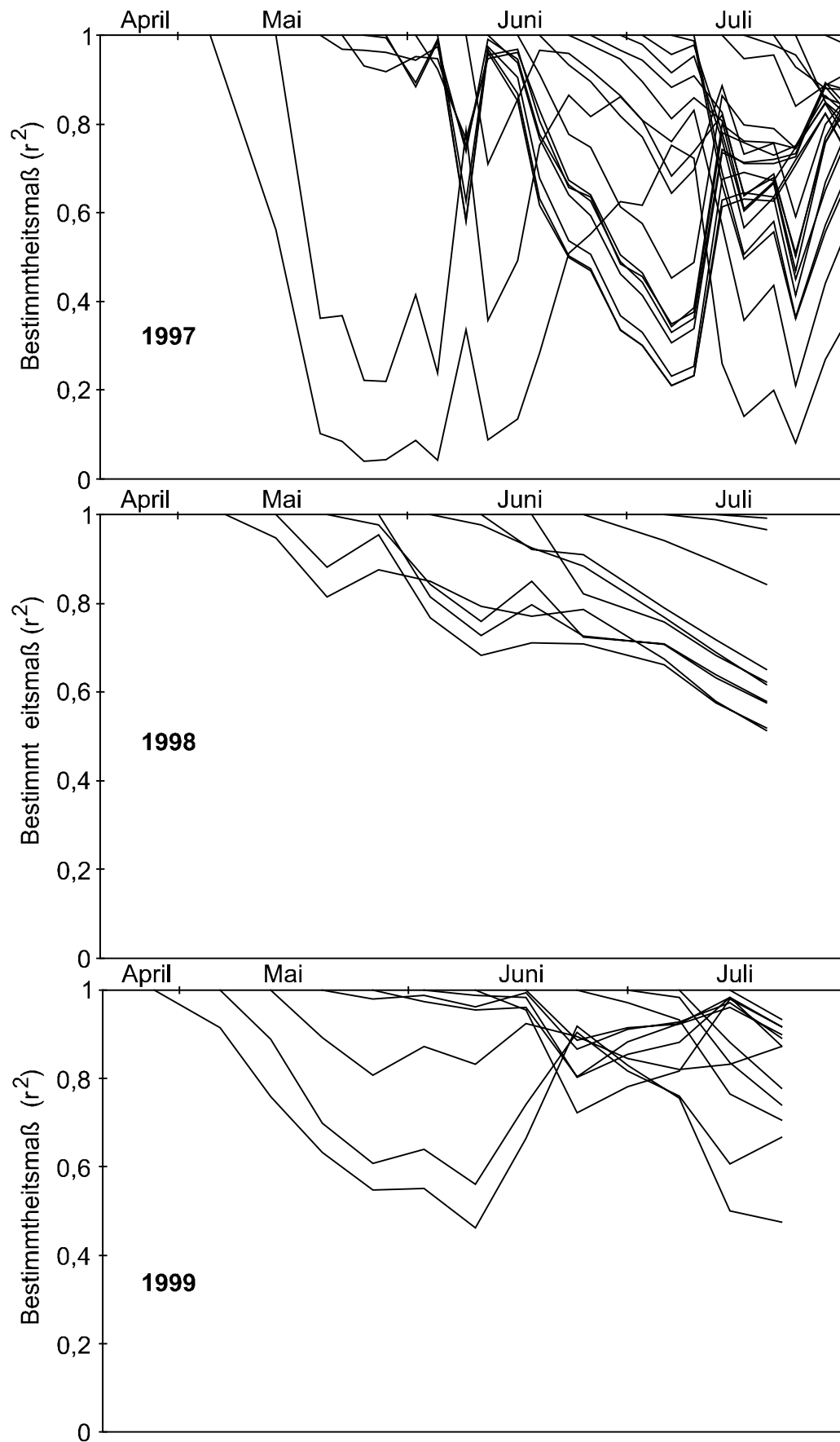


Abb. 4: Bestimmtheitsmaße linearer Regressionen der Fettsäuremuster des Sestons (< 30 μm) aus der Tsp. Bautzen von 1997 – 1999.

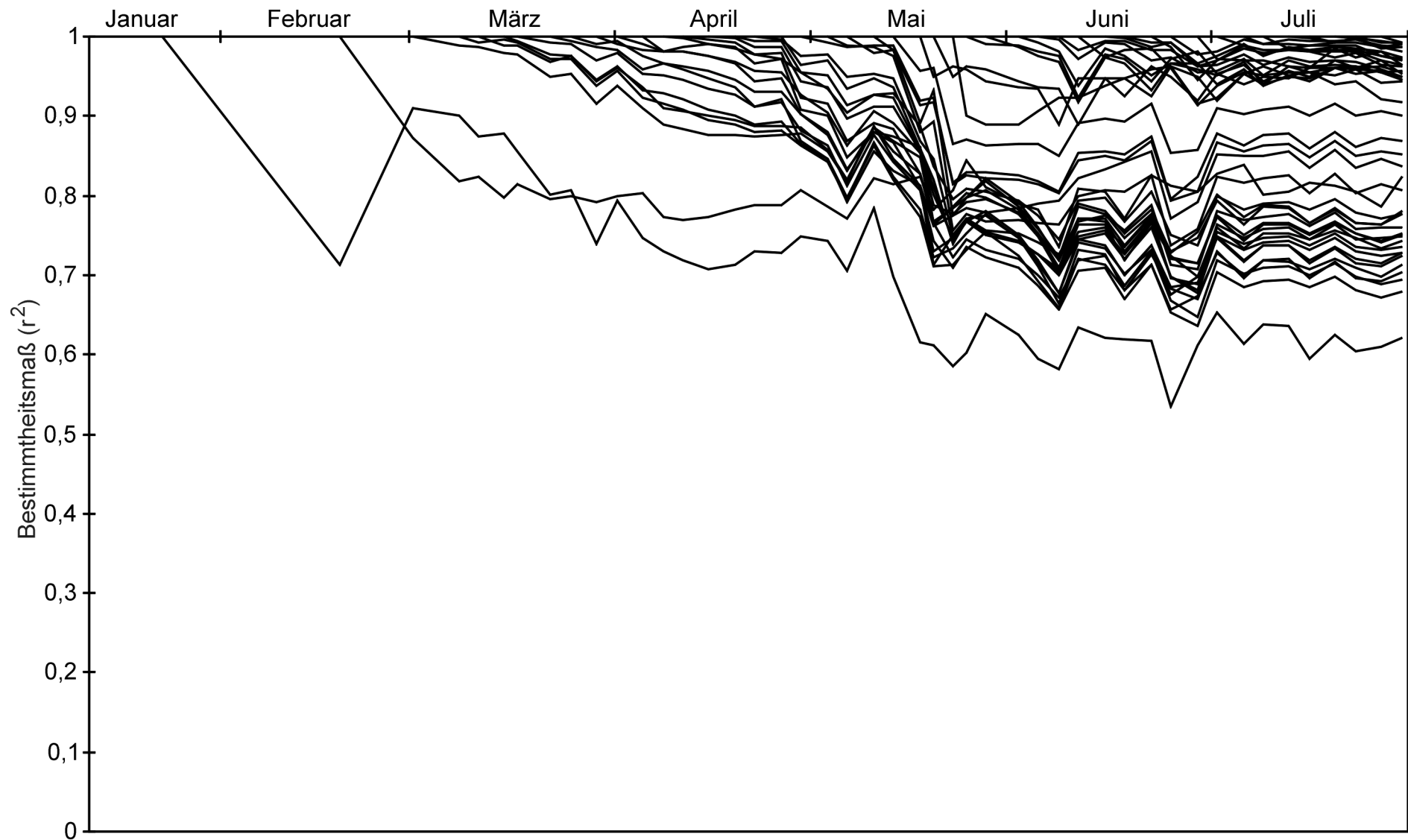


Abb. 5: Bestimmtheitsmaße linearer Regressionen der Fettsäuremuster des Sestons (< 30 µm) aus dem Großen Vätersee 1998.

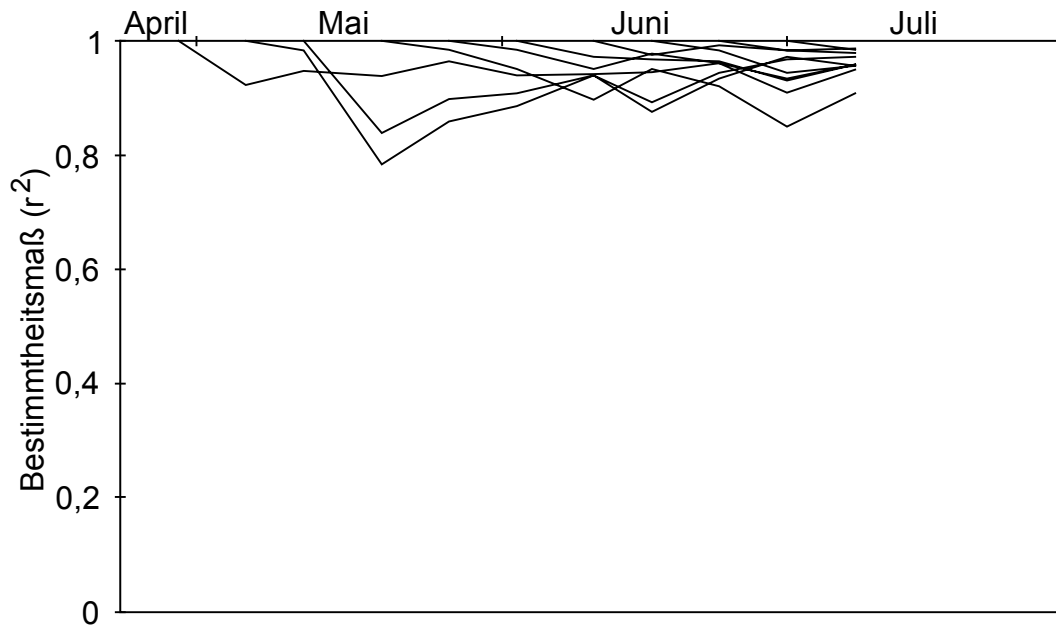


Abb. 6: Bestimmtheitsmaße linearer Regressionen der Fettsäuremuster des Sestons (< 30 µm) aus dem Großen Vätersee 1999.

ein weit heterogeneres Bild und wiesen größere Unterschiede untereinander auf als die Fettsäuremuster der Proben aus dem GV. Die Proben der beiden Untersuchungsjahre lagen in der Tsp. Bautzen teilweise in gemeinsamen Clustern, die jedoch untereinander starke Unterschiede aufweisen konnten. So wies das Fettsäuremuster vom 22.7.99 aus der Tsp. Bautzen größere Unterschiede zu allen übrigen Proben des gleichen Jahres auf als zu einigen Proben des Vorjahres. Mit Ausnahme der ersten beiden Termine im Januar und Februar lagen die übrigen Proben aus dem GV von 1998 in einem Cluster, das sich allerdings nicht sehr deutlich von den Proben aus dem GV von 1999 und einigen Proben aus der Tsp. Bautzen absetzte. Dieses Cluster ließ sich in zwei klar von einander getrennte Cluster einteilen, die zwei zusammenhängende Zeiträume beschreiben. Der erste Zeitraum ist vom 2.3. - 14.5. und der zweite vom 18.5. - 30.7. Einzig die Proben vom GV aus 1999 lagen ausnahmslos in einem Cluster, hatten aber eine größere Ähnlichkeit mit einigen Fettsäuremustern aus der Tsp. Bautzen als mit den übrigen Proben aus dem GV. Innerhalb des Clusters GV 1999 konnten zwei weitere deutlich von einander getrennte Cluster ausgemacht werden, die die Zeiträume 29.4. - 3.6. und 11.6. - 8.7. umfassen. Innerhalb des ersten Zeitraums zeigten wiederum die ersten drei Proben (29.4. - 12.5.) untereinander nur geringfügige Unterschiede im Fettsäuremuster.

Auch in der Darstellung der Bestimmtheitsmaße linearer Regressionen der Fettsäuremuster untereinander zeigte die Tsp. Bautzen eine größere Dynamik als der GV, was dadurch belegt ist, dass die Minima der Bestimmtheitsmaße in der Tsp. Bautzen geringer waren als im GV (Abb. 4, Abb. 5, Abb. 6).

Besonders 1997 kam es in der Tsp. Bautzen zu enormen Veränderungen im Fettsäuremus-

ter des Sestons (Abb. 4). Danach unterschieden sich die Fettsäuremuster der ersten beiden Termine deutlich voneinander und besonders von denen die direkt darauf folgten. Das Fettsäuremuster vom dritten Termin im Mai bis zum vierten Termin im Juni waren sich sehr ähnlich, mit Ausnahme des dritten Juni-Termins. Dann kam es von Mitte Juni bis Anfang Juli zu einer erst starken, sich dann aber abschwächenden Veränderung. Zwischen dem dritten und vierten Termin im Juli (10.7. bzw. 14.7.) kam es dann wiederum zu einer drastischen Veränderung im Fettsäuremuster. Auch zwischen dem vorletzten und letzten Termin kam es noch einmal zu einer deutlichen Verschiebung.

Die Veränderungen im Fettsäuremuster waren 1998 in der Tsp. Bautzen moderater und folgten keinem erkennbaren Schema.

Vom zeitlichen Muster ähnelte das Jahr 1999 dem Jahr 1997 in der Tsp. Bautzen. Allerdings war die Amplitude, mit der die Veränderungen stattfanden deutlich geringer. Von Ende April bis Mitte Mai kam es zu deutlichen Veränderungen. Danach waren die Fettsäuremuster bis zum dritten Juni-Termin wiederum sehr ähnlich. Von da bis zum nächsten Termin gab es wieder eine deutliche Veränderung. Der letzte Termin im Juni und die ersten beiden im Juli waren wenig unterschiedlich.

Im GV unterschieden sich nur die ersten beiden Termine deutlich von den darauf folgenden (Abb. 5). Von März bis Mitte Mai kam es lediglich zu leichten Veränderungen im Fettsäuremuster des Sestons. Von Mitte Mai bis Ende Mai kam es dann zu deutlichen Veränderungen. Ab dem vorletzten Termin im Mai (25.5.) unterschieden sich die Fettsäuremuster kaum noch; besonders im Juli waren die Fettsäuremuster nahezu identisch.

Die Unterschiede im Fettsäuremuster des Sestons im GV waren 1999 während des gesamten Untersuchungszeitraums sehr gering (Abb. 6). Lediglich die ersten beiden Termine im Mai setzten sich etwas von den darauf folgenden ab.

In der Tsp. Bautzen ereignete sich 1997 unter den für Daphnien fressbaren Phytoplanktern während der Untersuchungszeit ein Wechsel in der Dominanz von den Bacillariophyceen hin zu den Cryptomonaden und Grünalgen (Tab. 3). 1998 waren Cryptomonaden und Grünalgen meist die dominanten Taxa des fressbaren Phytoplanktons. Nur Anfang Juni und gegen Ende der Untersuchung dominierten Dinoflagellaten bzw. Diatomeen. Diatomeen hatten 1999 nur Anfang Mai die höchste Biomasse der fressbaren Phytoplankter. Während der übrigen Zeit dominierten die Cryptomonaden. Nur am 19.7.99 kam es noch einmal zu einer Dominanz von Dinoflagellaten.

Das Phytoplankton ($< 30 \mu\text{m}$) des GV war 1998 durch einen hohen Anteil autotrophen Picoplanktons (APP) geprägt (Abb. 7, a). Bis Mitte Mai waren die picoplanktischen Grünalgen besonders stark vertreten und verschwanden danach. Die Biomassenanteile der übrigen

Tab. 3: Biomasseanteile des für Daphnien fressbaren Phytoplanktons der Tsp. Bautzen aus den Jahren 1997 bis 1999. +: ≤ 20 %; ++: ≤ 40 %; +++: ≤ 60 %; ++++: ≤ 80 %; +++++: ≤ 100 % (nach Werten des Instituts f. Hydrobiologie der TU Dresden).

	Bacillariophyceae	Cryptophyceae	Chlorophyta	Dinophyta
1997				
14. Mai	+++++			
28. Mai	+++	++	++	
11. Juni	++++	++		
25. Juni	++++	++	+	
9. Juli	+	++	++++	
23. Juli	+	+++	+++	
1998				
13. Mai		++++	++	
26. Mai		+++++	+	
28. Mai		++	++++	
4. Juni	+	+	+	++++
8. Juni	+++	+	++	
10. Juni	+	+++	+++	
15. Juni	+		+++++	
24. Juni	+	+++++	+	
8. Juli	+	+++	++	
22. Juli	++++	+	+	
1999				
10. Mai	+++	++	+	
17. Mai	+	+++++	+	
24. Mai		+++++	+	
31. Mai		++++	++	
7. Juni		+++++	+	
14. Juni		+++++	+	
21. Juni		++++	++	
28. Juni		+++++	+	
5. Juli		++++	++	
12. Juli		++++	+	+
19. Juli		++	+	+++
26. Juli	+	+++++	+	+

Phytoplankter wurden daraufhin größer. Der Anteil des cyanobakteriellen APP lag bis Ende April stets unter 50 % und ab Mitte Mai mehrfach deutlich darüber. Im Jahr 1999 waren nur bis zum 20.5. deutliche Veränderungen in der Zusammensetzung des Phytoplanktons festzustellen (Abb. 7, b). Die zentrischen Diatomeen und die picoplanktischen Grünalgen

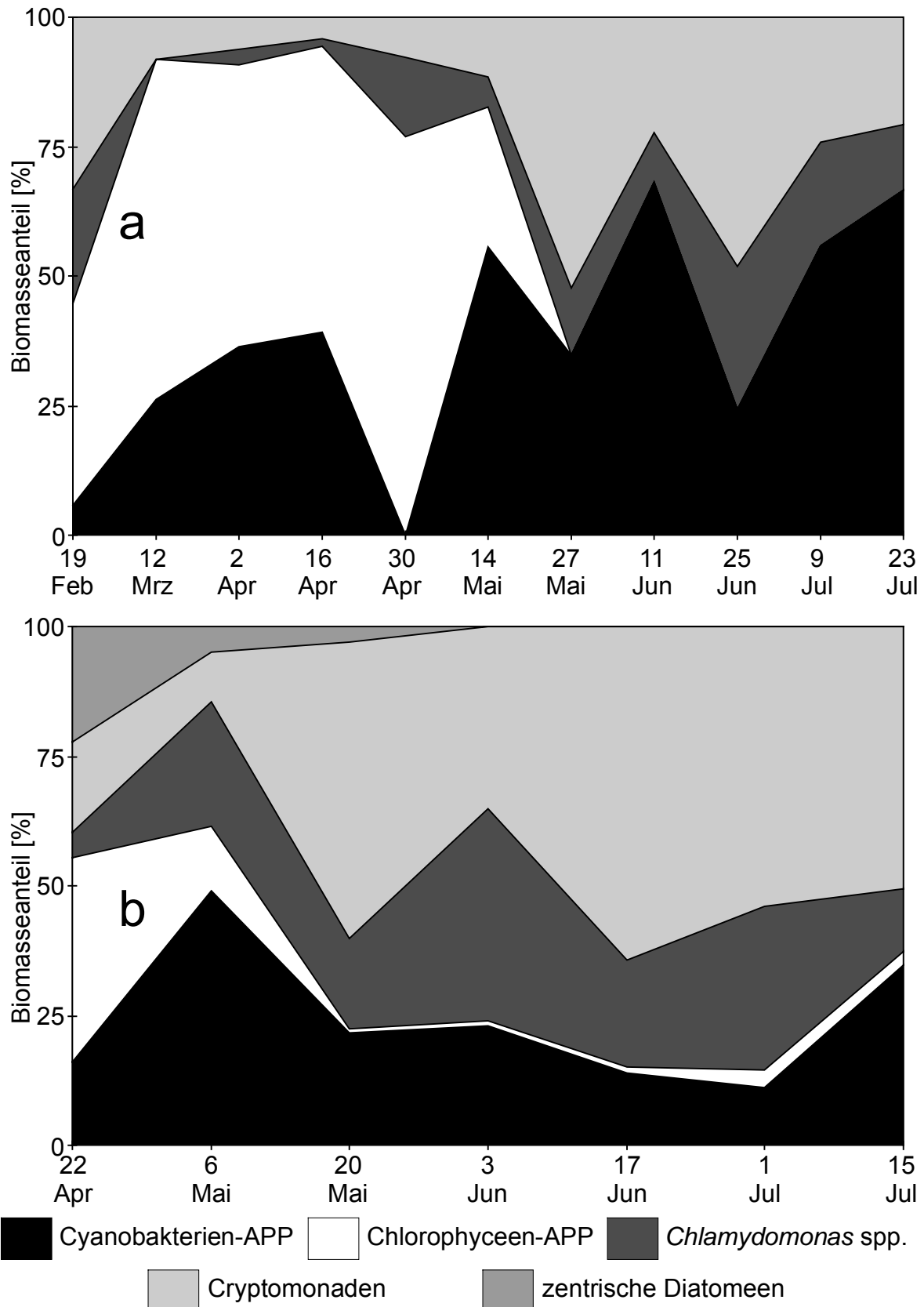


Abb. 7: Prozentanteile der Phytoplanktonbiomasse (< 30 µm) aus dem Großen Vätersee von 1998 (a) und 1999 (b) (GERVAIS, Alfred Wegener Institut, Bremerhaven, unveröff. Daten).

gingen vollständig zurück. Gleichzeitig nahmen die Cryptomonaden und *Chlamydomonas*

spp. zu. Nach einer kurzen Steigerung ihres Biomasseanteils am 6.5. ging das cyanobakterielle APP auf einen im Vergleich zum Vorjahr niedrigen Anteil zurück.

Es kann nicht ausgeschlossen werden, dass zeitweise die beiden Cyanobakterien *Microcystis* oder *Planktothrix* in manchen Sestonproben der Fraktion < 30 µm aus der Tsp. Bautzen einen geringen jedoch nicht näher quantifizierbaren Anteil an der Biomasse des Phytoplanktons gehabt haben.

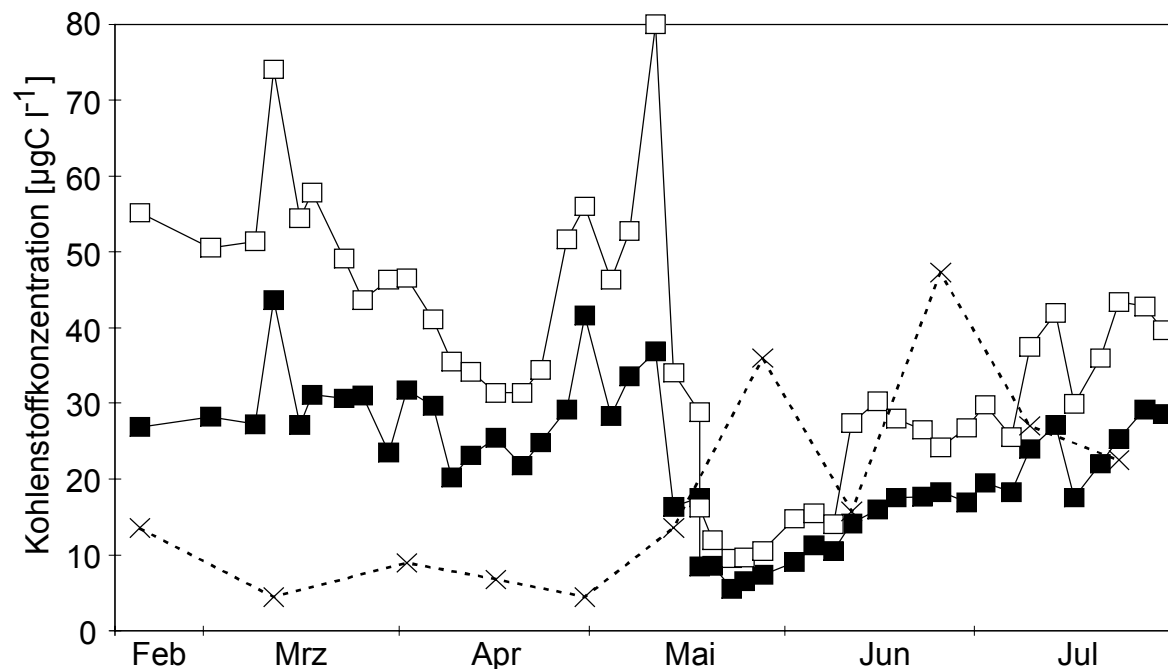


Abb. 8: Cryptophyceenbiomasse [$\mu\text{gC l}^{-1}$] im Großen Vätersee 1998: Berechnet auf der Basis mikroskopischer Abundanzbestimmung (gestrichelte Linie). Berechnet auf Grundlage der Konzentrationen von Eicosapentaen- (EPA) (volle Quadrate) bzw. Docosahexaensäure (DHA) (leere Quadrate) im Seston (< 30 µm).

Unter der Annahme, dass die im Seston (< 30 µm) des GV 1998 gefundenen Fettsäuren EPA und DHA allein von Cryptomonaden gebildet wurden, war die dazu notwendige Biomasse bis Mitte Mai um den Faktor 3 (EPA) bzw. 5 (DHA) höher als die Biomasse, die aufgrund mikroskopischer Quantifizierung der Cryptomonaden tatsächlich ermittelt wurde (Abb. 8). Von daher konnten die Cryptomonaden bis Mitte Mai nicht alleine für den EPA- und DHA-Gehalt des Sestons verantwortlich gewesen sein. Ab diesem Zeitpunkt jedoch könnten beide Fettsäuren alleinig von den Cryptomonaden produziert worden sein.

Prokaryotische Cyanobakterien und eukaryotische Algen sind durch ein unterschiedliches Verhältnis von Ölsäure und Vaccinsäure charakterisiert (NAPOLITANO 1999). Es sollte untersucht werden, ob die Dynamik des Mengenverhältnisses zwischen diesen beiden Fettsäuren im Seston der Dynamik des Verhältnisses der Biomassen von Algen und Cyanobakterien

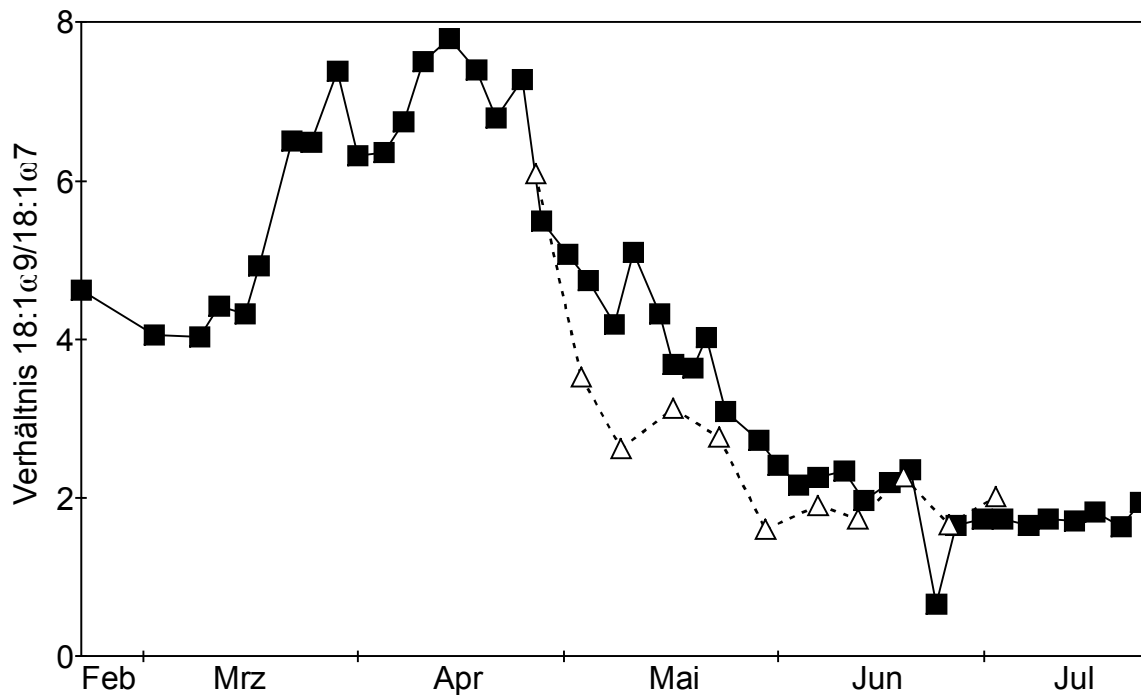


Abb. 9: Verhältnis der Öl- (18:1 ω 9) und Vaccinsäurekonzentrationen (18:1 ω 7) des Sestons (< 30 μ m) aus dem Großen Vätersee von 1998 (Quadrats) und 1999 (Dreiecke).

des GV von 1998 und 1999 ähnelt. Das Verhältnis von Ölsäure zu Vaccinsäure war mit Ausnahme des 29.6.98 im GV immer > 1 (Abb. 9). Bis Mitte März wurde in den Proben des gleichen Jahres viermal mehr Ölsäure als Vaccinsäure gefunden. Danach stieg der Anteil der Ölsäure weiter, um ab Ende April annähernd konstant bis Mitte Juni auf Werte um zwei abzufallen. Im Jahr 1999 war zum Beginn der Untersuchungen das Verhältnis der beiden Fettsäuren am höchsten, nahm bis Anfang Juni auf Werte um zwei ab und blieb bis Anfang Juli konstant.

In der Tsp. Bautzen ließen sich in den drei Untersuchungsjahren zwischen 76 % und 97 % der Varianzen in der Dynamik der Gesamtfettsäurekonzentration (Σ FA) mit der Dynamik des POC erklären (Tab. 4). Im GV ließen sich dagegen höchstens 32 % der Varianz der Gesamtfettsäurekonzentration durch den POC erklären. Auch die Konzentrationen verschiedener einzelner Fettsäuren entsprachen in ihrer zeitlichen Dynamik in der Tsp. Bautzen 1998 mit sehr guter Näherung der der POC-Konzentration. Für einzelne Fettsäuren (z. B. 16:2 ω 4, 20:5 ω 3 und 22:0) traf dies auch 1999 zu. In allen anderen Fällen der Tsp. Bautzen und stets im GV ließ sich die Dynamik einer Fettsäure nicht oder nur schlecht durch die Dynamik des POC wiedergegeben. Auch die Fettsäuren, die sich in ihrer Dynamik in der Tsp. Bautzen in einem der drei Untersuchungsjahre sehr gut durch die Dynamik des POC darstellen ließen, standen in den beiden anderen Jahren in keiner klaren Relation zu diesem Parameter.

Tab. 4: Bestimmtheitsmaße (r^2) von linearen Regressionen zwischen Fettsäure- [$\mu\text{g l}^{-1}$] und POC-Konzentrationen [mg l^{-1}] des Sestons ($< 30 \mu\text{m}$) für jede Messkampagne der Jahre 1997 – 1999. Bautzen: Tsp. Bautzen; GV: Großer Vätersee; n: Anzahl der Wertepaare je Regression; nd: nicht darstellbar.

Fettsäure	Bautzen 97	Bautzen 98	Bautzen 99	GV 98	GV 99
	n=22	n=11	n=13	n=46	n=11
14:0	0,745	0,636	0,775	0,209	0,336
14:1 ω 5	0,659	0,977	0,829	0,091	0,243
15:0	0,453	0,797	0,892	0,356	0,040
16:0	0,729	0,949	0,476	0,345	0,047
16:1 ω 7/ ω 9 ¹⁾	0,486	0,944	0,845	0,206	0,280
16:1 ω 5	nd	0,286	0,810	0,012	0,039
16:2 ω 4	0,489	0,793	0,911	0,366	0,396
16:3 ω 4	nd	0,657	0,816	0,020	0,313
17:0	0,587	0,219	0,806	0,258	0,019
18:0	0,433	0,911	0,593	0,072	0,184
18:1 ω 9 ¹⁾	0,831	0,898	0,601	0,136	0,003
18:1 ω 7	nd	0,614	0,591	0,491	0,209
18:2 ω 6	0,442	0,949	0,275	0,127	0,210
18:3 ω 6	nd	0,544	0,893	0,227	0,020
18:3 ω 4	nd	0,016	0,782	0,011	0,006
18:3 ω 3	0,407	0,898	0,127	0,062	0,184
18:4 ω 3	0,419	0,287	0,294	0,085	0,113
19:0	nd	0,274	nd	0,095	0,220
20:0	nd	0,744	0,838	0,279	0,146
20:1 ω 9	0,009	0,027	0,437	0,035	0,216
20:2 ω 6	nd	0,928	0,841	0,426	0,012
20:3 ω 6	0,297	0,620	0,311	0,159	0,260
20:3 ω 3	nd	0,638	0,299	nd	0,172
20:4 ω 6	0,018	0,344	0,486	0,414	0,279
20:4 ω 3	0,594	0,661	0,613	0,182	0,059
20:5 ω 3	0,590	0,635	0,919	0,163	0,276
22:0	nd	0,572	0,911	0,099	0,150
22:1 ω 9	0,345	0,137	0,407	0,016	0,267
22:2 ω 6	nd	0,663	0,789	0,020	0,286
22:3 ω 6	nd	0,204	nd	0,053	0,105
22:4 ω 6	nd	0,370	0,379	0,351	0,395
22:5 ω 3	nd	0,591	0,684	0,034	0,142
22:6 ω 3	0,725	0,581	0,630	0,112	0,235
24:0	0,030	0,631	0,824	0,024	0,000
Σ FA	0,788	0,971	0,764	0,252	0,317

¹⁾: Für Bautzen 97 konnte in den Chromatogrammen nur je ein Gesamtpeak für 16:1 und 18:1 identifiziert werden.

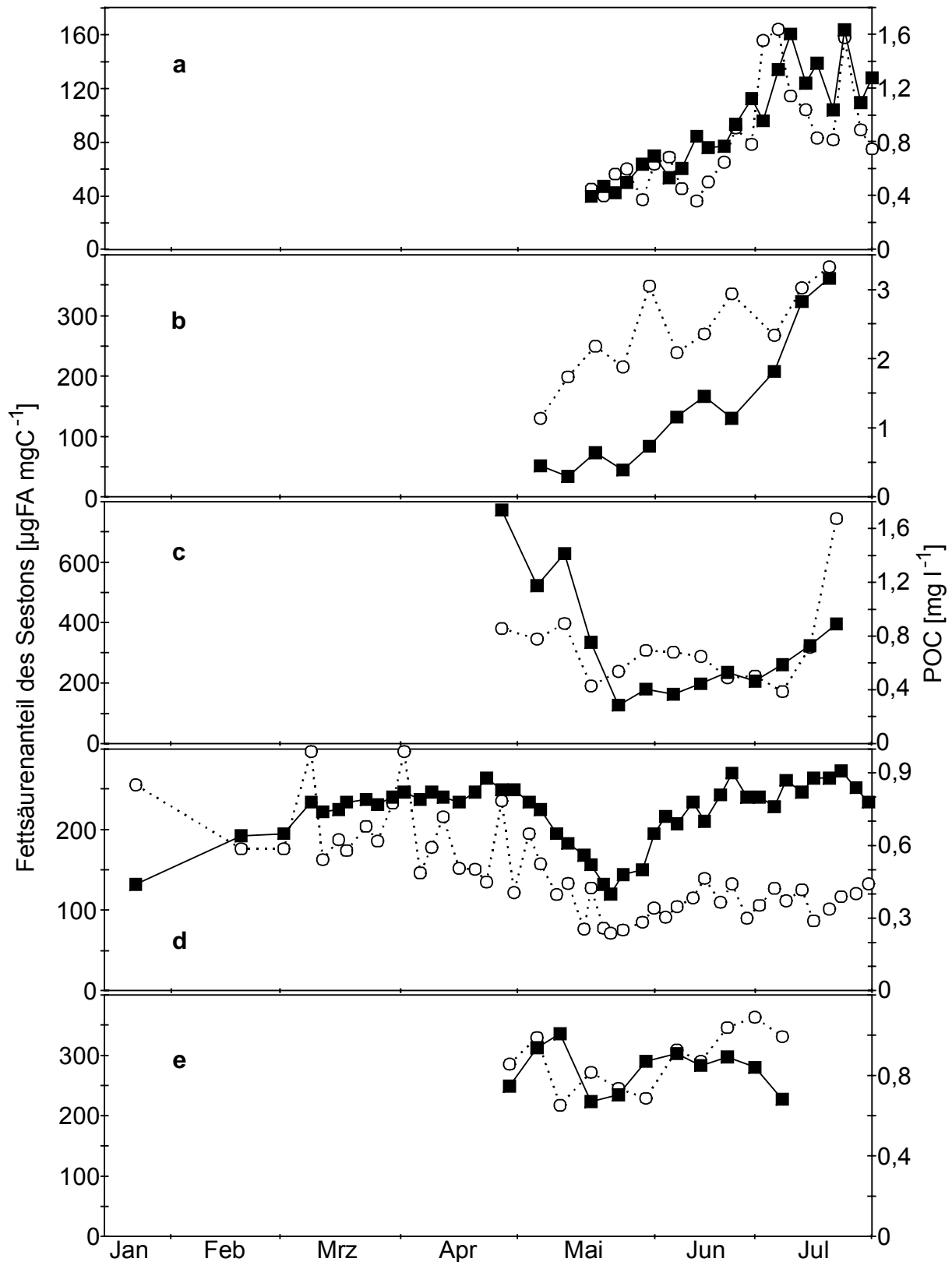


Abb. 10: Spezifischer Fettsäuregehalt [$\mu\text{g mgC}^{-1}$] (Kreise) und Konzentration des partikulären organischen Kohlenstoffs (POC, Quadrate) des Sestons ($< 30 \mu\text{m}$) aus der Tsp. Bautzen 1997 (a), 1998 (b) und 1999 (c) und des Großen Vätersees 1998 (d) und 1999 (e). (POC-Werte der Tsp. Bautzen aus dem Institut für Hydrobiologie, TU Dresden).

Der Fettsäuregehalt des Sestons bezogen auf dessen Biomasse [$\mu\text{g mgC}^{-1}$], im folgenden als spezifischer Fettsäuregehalt des Sestons bezeichnet, zeigte während einiger Untersuchungsperioden eine ähnliche Dynamik wie die POC-Konzentration selbst (Abb. 10). Die beiden Größen waren stets positiv miteinander korreliert (Tab. 5). Bis auf die Daten aus beiden Untersuchungsgewässern von 1999 waren diese Korrelationen signifikant.

Tab. 5: Bestimmtheitsmaße (r^2) und Signifikanzniveaus (p) linearer Regressionen zwischen der POC-Konzentration [mg l^{-1}] und dem spezifischen Fettsäuregehalt [$\mu\text{g mgC}^{-1}$] des Sestons ($< 30 \mu\text{m}$) der Tsp. Bautzen (1997 - 1999) und des Großen Vätersees (GV) (1998 u. 1999). ns: nicht signifikant; *: $p < 0,05$; **: $p < 0,001$.

Untersuchungsperiode	r^2	p
Tsp. Bautzen 1998	0,50	*
Tsp. Bautzen 1999	0,19	ns
GV 1998	0,13	*
GV 1999	0,06	ns

3.4. Diskussion

Die Ergebnisse dieser und bereits publizierter Arbeiten (s. u.) lassen den Schluss zu, dass das Seston eines stehenden limnischen Gewässers zu jedem Zeitpunkt mindestens die folgenden fünfzehn Fettsäuren, sozusagen als "Basis-Set", enthält: 14:0, 14:1, 15:0, 16:0, 16:1, 17:0, 18:0, 18:1 ω 9, 18:1 ω 7, 18:2 ω 6, 18:3 ω 3, 18:4 ω 3, 20:4 ω 6, 20:5 ω 3 und 22:6 ω 3. Dieses "Basis-Set" enthält damit sämtliche potenziell essenziellen Fettsäuren (unterstrichen). Für die Konsumenten des Sestons ergibt sich daraus bezüglich der Qualität ihrer Nahrung, dass diese stets alle essenziellen Fettsäuren enthält. Das Vorhandensein dieses "Basis-Sets" an Fettsäuren im Seston ist offenbar weitestgehend unabhängig von der jeweiligen Phytoplanktonzusammensetzung.

Die Untersuchungen von Sestonfettsäuren durch MIYAZAKI (1983) und MIYAZAKI et al. (1986) in japanischen Seen erbrachten ähnliche Fettsäuremuster wie sie im Seston der Tsp. Bautzen oder des GV gefunden wurden. Lediglich Arachidonsäure und DHA schienen kurzzeitig im Seston der japanischen Seen zu fehlen. DESVILLETES et al. (1994a) konnten in allen sechs Analysen des Mikroplanktons ($< 200 \mu\text{m}$) eines kleinen Fischteichs stets das o. g. "Basis-Set" an Fettsäuren nachweisen. In einer weiteren Untersuchung des Mikroplanktons zweier künstlicher Becken die mit durch Nährstoffe angereichertem, filtriertem Seewasser gefüllt waren, konnten von dem "Basis-Set" in einigen Analysen weder Arachidonsäure noch DHA nachgewiesen werden (DESVILLETES et al. 1997a). AHLGREN et al. (1997) untersuchten

das Netzplankton (25 - 300 μm) des mesotrophen See Erken (Schweden) über sechs Monate eines Jahres (Mai bis November). In allen der vierzehn untersuchten Proben waren alle potenziell essenziellen Fettsäuren enthalten. DOMAIZON et al. (2000) untersuchten das Seston eines Tanks, der mit unfiltriertem Wasser aus einem Stausee gefüllt war. Die Autoren konnten ebenfalls in allen ihrer Proben das "Basis-Set" an Fettsäuren nachweisen. Obwohl nicht explizit dargestellt, so lassen die Ergebnisse weiterer Autoren doch vermuten, dass in sämtlichen von ihnen untersuchten Sestonproben zumindest die potenziell essenziellen Fettsäuren gefunden wurden (AHLGREN 1993; MÜLLER-NAVARRA 1993; MÜLLER-NAVARRA et al. 2000; WACKER & VON ELERT im Druck). Dass das Seston stehender Gewässer offenbar zu jeder Zeit eine Vielzahl und insbesondere die als essenziell in Frage kommenden Fettsäuren enthält, gilt nicht nur für einen bestimmten Gewässertyp. So reicht die Spanne in der Produktivität der Untersuchungsgewässer vom mesotrophen, geschichteten Bodensee (WACKER & VON ELERT im Druck) bis zum polytrophen Teich (MÜLLER-NAVARRA et al. 2000). Selbst in der durch eine geringe Diversität des Planktons gekennzeichneten, sauren Großen Fuchskuhle (Brandenburg, Deutschland) ist das "Basis-Set" an Fettsäuren zu finden (WEILER unveröff. Daten). Auch bei Untersuchungen der Fettsäuremuster marinen Sestons fanden MAYZAUD et al. (1989) mit Ausnahme der Arachidonsäure in allen Proben die essenziellen ω 6- und ω 3-Fettsäuren. Zusätzlich zu den Fettsäuren des Süßwassersestons kommen im Marinen die Fettsäuren 18:5 ω 3 und 22:1 ω 11 in fast allen Messungen hinzu.

Auch wenn das Seston sich größtenteils aus dem o. g. "Basis-Set" an Fettsäuren zusammensetzt, können die Unterschiede zwischen den Fettsäuremustern von Sestonproben dennoch hoch sein. Sie sind jedoch nicht so groß wie die Unterschiede zwischen den verschiedenen höheren Phytoplanktontaxa. Die verschiedenen Phytoplanktontaxa unterscheiden sich vor allem durch das Vorhandensein bzw. Fehlen zumeist sehr langkettiger, poly-ungesättigter ω 6- und ω 3-Fettsäuren (NAPOLITANO 1999). Solche Unterschiede konnten zwischen den Sestonproben nicht festgestellt werden. In manchen Proben fehlten lediglich solche Fettsäuren, die selbst in den Proben, in denen sie vorkamen nur einen sehr geringen Anteil an der Gesamtfettsäurekonzentration hatten.

Diese stete Präsenz vieler Sestonfettsäuren auf der einen und die dennoch großen Unterschiede zwischen den Fettsäuremustern innerhalb eines Gewässers auf der anderen Seite dürften die Hauptursache dafür sein, dass sich die beiden Untersuchungsgewässer nicht anhand ihrer Fettsäuremuster unterscheiden ließen. Wären die Fettsäuremuster des Sestons im wesentlichen vom Phytoplankton geprägt gewesen, wäre jedoch zu erwarten gewesen, dass die beiden Gewässer anhand der Fettsäuremuster ihres jeweiligen Seston hätten unterschieden werden können. Die Phytoplanktonzusammensetzung der Untersuchungsgewässer unterschied sich stets sehr deutlich. So war die fressbare Fraktion des Phytoplanktons der

Tsp. Bautzen von Diatomeen und Cryptomonaden dominiert. Cyanobakterien spielten in dieser Größenfraktion, wenn überhaupt, nur eine untergeordnete Rolle. Im GV waren dagegen meist Cyanobakterien und Grünalgen dominierend. Diatomeen kamen nur selten vor und hatten dann auch nur einen geringen Anteil an der fressbaren Phytoplanktonbiomasse. Aufgrund weiterer mehrjähriger Untersuchungen scheinen die Phytoplanktonzusammensetzungen für das jeweilige Gewässer spezifisch zu sein (BENNDORF ET AL. 1991; BÖING ET AL. 1998; KASPRZAK et al. 2000). Diatomeen und Cryptomonaden auf der einen Seite und Cyanobakterien und Grünalgen auf der anderen sind in ihrer jeweiligen Fettsäurezusammensetzung sehr unterschiedlich (COBELAS & LECHADO 1989; NAPOLITANO 1999).

Da in der Talsperre Bautzen die Unterschiede zwischen den Fettsäuremustern des Sestons auch während einer Vegetationsperiode groß waren, ließen sich die Proben aus der Tsp. Bautzen der Jahre 1998 und 1999 nicht aufgrund ihrer Fettsäuremuster voneinander unterscheiden. Im GV waren die Unterschiede zwischen den Fettsäuremuster geringer. Mit Ausnahme der Proben vom Januar und Februar 1998 ließen sich die übrigen Proben aus 1998 anhand der Fettsäuremuster von den Proben von 1999 unterscheiden.

Die Fettsäurezusammensetzung und auch der spezifische Gesamtfettsäuregehalt des Sestons wurden sowohl in der Tsp. Bautzen als auch im GV nicht oder zumindest nicht in der erwarteten Weise von der Dynamik des Phytoplanktons geprägt. Diese Ansicht lässt sich anhand der Ergebnisse des Vergleichs der Dynamik der Fettsäuremuster und des spezifischen Gesamtfettsäuregehalts des Sestons mit der Phytoplanktonentwicklung, der Untersuchung zur Herkunft der Fettsäuren EPA und DHA im GV 1998 und durch den Vergleich der Dynamik des Ölsäure/Vaccinsäure-Verhältnis mit der Dynamik des Verhältnisses zwischen eu- und prokaryotischen Phytoplankter im GV vertreten.

Sowohl in der Tsp. Bautzen als auch im GV wurden Veränderungen in der taxonomischen Phytoplanktonzusammensetzung beobachtet, die eine andere Dynamik der Fettsäuremuster des Sestons hätten erwarten lassen, als die Dynamik, die beobachtet wurde. So waren im Fettsäuremuster des Sestons der Tsp. Bautzen 1997 mehrfach starke Veränderungen festzustellen. Aber gerade während der Zeit zwischen dem 25.6. und dem 9.7. als sich im Phytoplankton ein Dominanzwechsel von Diatomeen hin zu Grünalgen ereignete, wurden nur geringe Veränderungen im Fettsäuremuster des Sestons gemessen. Wegen des großen Unterschieds der Fettsäuremuster von Diatomeen und Grünalgen konnte aber gerade in dieser Zeit eine deutliche Veränderung des Fettsäuremusters des Sestons erwarten werden, falls das Phytoplankton die bestimmende Einflussgröße der Fettsäurezusammensetzung des Sestons gewesen wäre. Diatomeen sind reich an Palmitolensäure, EPA und auch DHA. Dagegen enthalten sie nur geringe Anteile an Öl- oder Vaccinsäure. Grünalgen besitzen im Vergleich dazu nur in Ausnahmefällen und dann auch nur in sehr geringen Mengen EPA

oder DHA. Palmitin-, Öl-, Linol- und α -Linolensäure sind die häufigsten Fettsäuren in Grünalgen (COBELAS & LECHADO 1989; AHLGREN et al. 1992; DUNSTAN et al. 1994; RENAUD et al. 1994).

1998 kam es in der Tsp. Bautzen zu häufigen Wechsel in der Dominanz der Phytoplankton-taxa. Die Veränderungen im Fettsäuremuster des Sestons waren weniger wechselhaft.

Lediglich im Mai 1999 wurden in der Tsp. Bautzen zur gleichen Zeit sowohl Veränderungen im Fettsäuremuster des Sestons als auch ein Dominanzwechsel beim Phytoplankton festgestellt. Dagegen wurden die Veränderungen im Fettsäuremuster des Seston im Juni nicht von Veränderungen in der taxonomischen Phytoplanktonzusammensetzung begleitet.

Wie die Ergebnisse der Clusteranalyse und die graphische Darstellung der Bestimmtheitsmaße nahe legen, fanden im GV 1998 zwischen Mitte und Ende Mai deutliche Veränderungen im Fettsäuremuster des Sestons statt. Zur gleichen Zeit veränderte sich auch die Phytoplanktonzusammensetzung. Wenn die Veränderungen im Phytoplankton die wesentliche Ursache der Veränderungen im Fettsäuremuster des Sestons gewesen wären, wäre allerdings eine andere Entwicklung der Prozentanteile einzelner Fettsäuren zu erwarten gewesen, als es tatsächlich geschehen ist. Wegen der Zunahme des Anteils der Cryptomonaden hätten sich die Anteile der Fettsäuren EPA und DHA ebenfalls erhöhen sollen, da innerhalb der untersuchten Größenfraktion des Sestons kein anderer Phytoplankter für diese beiden Fettsäuren verantwortlich gemacht werden konnte.

Im GV kam es 1999 trotz starker Veränderungen in der taxonomischen Phytoplanktonzusammensetzung zu nur sehr kleinen Veränderungen des Fettsäuremuster des Sestons. So war beispielsweise die Fettsäurezusammensetzung vom 29.4. der Fettsäurezusammensetzung vom 3.6. sehr ähnlich. Die Phytoplanktonzusammensetzung war an diesen beiden Terminen jedoch sehr unterschiedlich.

Die Dynamik des spezifischen Fettsäuregehalts verlief lediglich im GV 1998 so, wie man es anhand der Veränderungen in der Phytoplanktonzusammensetzung hätte annehmen können. Da Grünalgen und Cryptomonaden einen höheren spezifischen Fettsäuregehalt haben als Cyanobakterien (BRETT & MÜLLER-NAVARRA 1997), war zu erwarten, dass nach der Erhöhung des Anteils der Cyanobakterien am Phytoplankton der spezifische Fettsäuregehalt des Sestons sinkt, was auch tatsächlich eingetreten ist. Während der übrigen vier Messkampagnen in der Tsp. Bautzen und im GV wurde kein Zusammenhang zwischen der Dynamik des spezifischen Fettsäuregehalts des Sestons und der Dynamik der Phytoplanktonzusammensetzung festgestellt. Im Gegenteil, so hätte man aufgrund der Diatomeen-Dominanz in der Tsp. Bautzen im Mai 1997 wesentlich höhere Werte des spezifischen Fettsäuregehalts des Sestons messen müssen als im Juli des gleichen Jahres, als Grünalgen dominierten. Diatomeen, die als Hauptspeicherstoff Lipide besitzen (GRAHAM & WILCOX 2000), enthalten bezogen auf ihre Biomasse eine größere Menge an Fettsäuren als Grünalgen (BRETT &

MÜLLER-NAVARRA 1997). Gemessen wurde aber im Mai ein viel geringerer spezifischer Fettsäuregehalt als im Juli.

Auch wenn aufgrund der hier vorgestellten Untersuchungen das Phytoplankton nicht als die einzig bestimmende Quelle des Fettsäuremusters des Sestons gelten kann, legen andere Arbeiten jedoch eine prägende Beeinflussung von Sestonfettsäuren durch das Phytoplankton sehr nahe. Dabei handelt es sich aber stets um solche Situationen, in denen ein bestimmtes Taxon die Phytoplanktonzönose extrem dominiert. Beispiel hierfür ist die Arbeit von MIYAZAKI (1983), in der die Erhöhung der Palmitinsäure-Anteile und der gleichzeitige Rückgang der Palmitolensäure in den Proben auf das zeitgleiche Auftreten einer *Microcystis*-Blüte zurückgeführt werden. Von *Microcystis* ist bekannt, dass ihr Fettsäuregehalt etwa zur Hälfte nur von Palmitinsäure getragen wird, während Palmitolensäure höchstens 3 % ausmacht (KRÜGER et al. 1995; OTSUKA et al. 1999). FREDRICKSON et al. (1986) fanden in der polaren Lipidfraktion des epilimnischen Sestons des Sees Vechten (Die Niederlande) die Fettsäuren DHA, Ölsäure und EPA vorherrschend. Das epilimnetische Phytoplankton war durch den Dinoflagellaten *Ceratium hirundinella* dominiert. Dinophyceen zeichnen sich durch hohe Anteile an den genannten Fettsäuren aus (COBELAS & LECHADO 1989; AHLGREN et al. 1990). NAPOLITANO et al. (1995) fanden während der Dominanz des Dinoflagellaten *Peridinopsis pernardii* das Fettsäuremuster des Sestons geprägt durch einige für Dinoflagellaten typische Fettsäuren, wie Palmitin- und Palmitolensäure und DHA. Allerdings vermissten die Autoren in den Sestonproben die ebenfalls für den Dinoflagellaten typischen Fettsäuren Öl-, Stearidonsäure und 18:5 ω 3, die in weit geringeren Konzentrationen gefunden wurden, als die Autoren erwartet haben.

Im Falle des GV kann das Phytoplankton nicht die einzig nennenswerte Quelle der hochungesättigten Fettsäuren EPA und DHA gewesen sein. Damit bestätigt auch die Analyse dieser Ergebnisse, dass das Phytoplankton nicht den prägenden Einfluss auf die Fettsäurezusammensetzung des Sestons hatte. Außer dem Phytoplankton könnten Detritus, Bakterien und heterotrophe Einzeller als Träger dieser Fettsäuren in Frage kommen. Detritus erscheint als Quelle von EPA und DHA unwahrscheinlich. AHLGREN et al. (1997) begründen die geringe Nahrungsqualität sedimentierender Materialien insbesondere durch dessen geringen Gehalt an EPA und DHA bzw. dem Fehlen dieser beiden Fettsäuren. Außerdem werden polyen-Fettsäuren in totem organischem Material besonders schnell abgebaut (POLTZ 1972). Bakterien sind zwar in Einzelfällen in der Lage, zumindest EPA zu produzieren. Es handelt sich dabei jedoch ausnahmslos um Organismen der Tiefsee (WATANABE et al. 1996), um psychrophile Bakterien (NICHOLS et al. 1996) oder um Bakterien, die aus dem Verdauungstrakt von Tieren isoliert wurden (YANO et al. 1997). Deshalb dürften Bakterien als EPA bzw. DHA Produzenten im Seston des GV ebenfalls keine Rolle spielen. Ciliaten scheinen auch nicht als Produzenten dieser beiden Fettsäuren zu fungieren. Sie enthalten nur dann ω 3-Fettsäuren,

wenn diese auch in ihrer Nahrung enthalten sind (DESVIETTES et al. 1997b). Bei fettfreier Diät sind sie lediglich in der Lage ω 6-Fettsäuren zu synthetisieren (LECHEVALIER & LECHEVALIER 1988). Außer einigen Algen scheinen lediglich heterotrophe Flagellaten in der Lage zu sein, EPA und DHA in großen Mengen zu produzieren (BARCLAY et al. 1994; KLEIN BRETELER et al. 1999). Allerdings ist die Fähigkeit, diese Fettsäuren aus Linolsäure oder α -Linolensäure zu konvergieren, erst für marine, heterotrophe Dinoflagellaten nachgewiesen worden (KLEIN BRETELER et al. 1999). Ob und in welchem Maße heterotrophe Flagellaten auch im Süßwasser an der Synthese oder Konversion von EPA und DHA beteiligt sind, ist derzeit noch unklar. Doch kann man von diesen Organismen am ehesten erwarten, dass sie zu solchen Stoffwechsellleistungen fähig sind und damit einen substantziellen Beitrag zum Anteil der hoch-ungesättigten Fettsäuren im fressbaren Teil des Sestons leisten können.

Andere einzelne Fettsäuren als EPA und DHA eignen sich nicht, um im GV als mögliche Anzeiger für Veränderungen der Phytoplanktonstruktur zu dienen. Innerhalb der Chlorophyta sind die Unterschiede im jeweiligen Fettsäuremuster zu gering (COBELAS & LECHADO 1989; CRANWELL et al. 1990; AHLGREN et al. 1992), als dass man Zusammenhänge in der Entwicklung der Sestonfettsäuren und der Entwicklung der einzelnen Chlorophyta-Taxa ableiten könnte. Hinzu kommt, dass intraspezifische Unterschiede im Fettsäuremuster ebenso groß sein können wie interspezifische Unterschiede. Intraspezifische Unterschiede werden vor allem durch sich verändernde Umweltbedingungen hervorgerufen (z. B. EICHENBERGER 1976; COBELAS 1989; BELKOURA et al. 2000; MAKULLA 2000). Auch die im GV vorkommenden "Populationen" an Cyanobakterien- bzw. Chlorophyceen-APP müssen sich nicht zwangsläufig anhand ihrer Fettsäuremuster unterscheiden lassen. Picoplanktische Cyanobakterien gehören oft den Gattungen *Synechococcus* oder *Aphanothece* an, die beide durch eine mangelnde Fähigkeit, polyen-Fettsäuren zu synthetisieren, gekennzeichnet sind (COBELAS & LECHADO 1989; Kap. 4). Andere Cyanobakterien, die ebenfalls zum Picoplankton gerechnet werden können (STOCKNER et al. 2000), sind durchaus in der Lage die selben polyen-Fettsäuren zu synthetisieren, wie die Chlorophyta (COBELAS & LECHADO 1989; MURATA et al. 1992).

Auch die zeitliche Entwicklung des Verhältnisses von Öl- zu Vaccinsäure entwickelte sich im GV in beiden Jahren (1998 und 1999) anders als es aufgrund der Veränderungen der Biomasseanteile von eukaryotischen Algen und Cyanobakterien sowohl 1998 als auch 1999 zu erwarten war. Statt des kontinuierlichen Rückgangs des Öl-/Vaccinsäure-Verhältnisses zwischen Ende April und Anfang Juli 1998 wäre als Folge der Phytoplanktonentwicklung ein abrupter Rückgang zwischen Mitte und Ende Mai zu erwarten gewesen. Im Jahr 1999 hätte man Anfang Mai, als nahezu die Hälfte der Phytoplanktonbiomasse (< 30 μ m) aus Cyanobakterien bestand, ein geringes Öl-/Vaccinsäure-Verhältnis erwarten können, welches danach bis Anfang Juli wieder angestiegen wäre. Ob jedoch das Öl-/Vaccinsäure-Verhältnis

tatsächlich ein brauchbarer Indikator ist, um eukaryotische Algen und Cyanobakterien zu unterscheiden, kann bezweifelt werden. Zwar kann in Cyanobakterien der Vaccinsäure-Gehalt den Ölsäure-Gehalt um ein vielfaches übersteigen (z. B. COHEN et al. 1995) und bei Eukaryoten der Ölsäure-Gehalt viel höher sein (z.B. COBELAS & LECHADO 1989). Aber genauso gut können die beiden Fettsäuren zu beinahe identischen Anteilen sowohl in Cyanobakterien als auch in eukaryotischen Algen vorkommen (z. B. COBELAS & LECHADO 1989). In Cyanobakterien kann sogar der Anteil der Ölsäure überwiegen (z. B. AHLGREN et al. 1992).

Die Dynamik der Konzentration einer Fettsäure des Sestons ließ sich zwar in einigen Fällen sehr gut mit der Dynamik des POC darstellen, jedoch geschah dies in unvorhersagbarer Weise. Aus diesem Grund kann nicht davon ausgegangen werden, dass sich durch relativ einfache Messungen der Dynamik der POC-Konzentrationen des Sestons Rückschlüsse auf die Dynamik der Konzentration einer Fettsäure oder auch die Konzentration der Summe aller Fettsäuren ableiten lassen.

Sollten sich die hier gefundenen Tendenz auch in weiteren Untersuchungen bestätigen, dass der spezifische Fettsäuregehalt des Sestons dann am niedrigsten ist, wenn auch die Biomassekonzentration des Sestons am niedrigsten ist, hätte das für den Aspekt der Nahrungsqualität des Sestons weitreichende Konsequenzen. Da Fettsäuren und hiervon besonders die hochungesättigten Fettsäuren einen wichtigen Nahrungsqualitätsfaktor darstellen (GOULDEN & HENRY 1983; BRETT & MÜLLER-NAVARRA 1997), hieße das, dass die Nahrung von schlechter Qualität ist, je weniger Nahrung vorhanden ist.

Die Untersuchungen haben gezeigt, dass im Seston eines stehenden Gewässers stets eine Vielzahl verschiedener Fettsäuren vorhanden ist, zu denen auch die für Daphnien möglicherweise essenziellen Fettsäuren gehören.

Die Unterschiede der Fettsäuremuster waren innerhalb eines der Untersuchungsgewässers größer als zwischen den beiden Gewässern. Deshalb ließen sich die beiden Gewässer nicht anhand ihrer Fettsäuremuster unterscheiden.

Das Phytoplankton ist wahrscheinlich eine wichtige Quelle für Sestonfettsäuren. Aber die das Fettsäuremuster des Sestons bestimmende Quelle ist es nicht. Als weitere Quellen für gesättigte und einfach ungesättigte Fettsäuren kommen heterotrophe Organismen und totes organisches Material in Betracht. Für mehrfach ungesättigte Fettsäuren kommen wahrscheinlich nur heterotrophe eukaryotische Einzeller in Frage.

In einigen Fällen wiesen im Seston der Tsp. Bautzen die Dynamik der POC-Konzentration und die Dynamik der Konzentration einzelner Fettsäuren eine hohe Übereinstimmung auf.

Diese Übereinstimmung scheint jedoch nur zufällig zu sein. Deshalb eignet sich die POC-Konzentration nicht als Summenparameter für die Fettsäurekonzentration.

4. Fettsäurezusammensetzung von Daphnien und ihrer Nahrung

4.1. Einleitung

Ein wichtiges Anliegen der Ökologie ist es, den Transfer von Energie und Stoffen und die Effektivität dieses Transfers zwischen trophischen Niveaus zu beschreiben. Die Beantwortung der Frage welcher Nahrungsquelle(n) sich ein Konsument bedient, stellt in diesem Zusammenhang oft ein großes Problem dar (z. B. BEGON et al. 1998). Die Untersuchung von Mageninhalten ist ein häufig genutztes Instrument, stößt aber dann an Grenzen, wenn sich die Konsumenten auch von sehr fragilen Organismen ernähren oder ihre Nahrung so zerkleinern, dass anhand der Fragmente nicht mehr nachvollziehbar ist, wovon sie stammen. Eine weitere Methode ist die Verwendung sogenannter Marker. Diese Stoffe können in einem Konsumenten nachgewiesen werden und lassen dadurch Rückschlüsse auf die von ihm aufgenommene Nahrung zu. Stabile Isotope und Fettsäuren können beispielsweise als solche Markersubstanzen dienen (NAPOLITANO 1999; GREY et al. 2000; PINNEGAR & POLUNIN 2000; SAURIAU & KANG 2000). Fettsäuren stellen in limnischen Ökosystemen auf sämtlichen trophischen Niveaus einen der wichtigsten Energieträger dar. Die Verwendung von Fettsäuren als Biomarker liefert deshalb direkte Informationen über den Energietransfer innerhalb einer Nahrungskette.

In marinen Systemen finden Fettsäuren als Biomarker zur Klärung trophischer Beziehungen häufig Anwendung (z. B. GRAHL-NIELSEN & BARNUNG 1985; IVERSON et al. 1997; KIRSCH et al. 1998; CRIPPS & ATKINSON 2000). Dabei werden zur Interpretation der komplexen Daten in vielen Fällen multivariate statistische Verfahren eingesetzt (z. B. GRAHL-NIELSEN & MJAAVATTEN 1991; SMITH et al. 1997). Fettsäuren werden dagegen in limnischen Systemen selten als Biomarker benutzt (DESVILLETES et al. 1994a, 1997b; GOEDKOOP et al. 2000).

Um Fettsäuren als Biomarker zur Klärung trophischer Beziehungen von Daphnien einzusetzen, muss festgestellt werden, ob sich Fettsäuren in diesem Zusammenhang überhaupt als Biomarker eignen. Notwendige Voraussetzung für die Verwendung von Fettsäuren als Biomarker ist, dass die möglichen unterschiedlichen Nahrungsbestandteile durch unterschiedliche Fettsäuremuster charakterisiert werden können. Dazu gehört aber auch, dass Daphnien das Fettsäuremuster ihrer Nahrung annehmen und keine oder nur vorhersagbare Veränderungen daran vornehmen. Da jedoch Daphnien als relativ unselektive Partikelfiltrierer bekannt sind (LAMPERT 1987), stellt sich die Frage, ob die Fettsäurezusammensetzung der fressbaren Partikelfraktion ($< 30 \mu\text{m}$) die Fettsäurezusammensetzung der Daphnien bestimmt.

Daphnien sind zwar in der Lage Fettsäuren *de novo* zu synthetisieren, machen von dieser Fähigkeit aber kaum Gebrauch. GOULDEN & PLACE (1990) fanden, dass nur 2 % der gefundenen Fettsäurenmenge von *Daphnia pulex* und *D. magna* selbst synthetisiert und die rest-

lichen 98 % mit der Nahrung aufgenommen wurden.

Daphnien sind in der Lage ^{14}C radioaktiv markiertes Acetat, ein Grundbaustein der Fettsäuresynthese, in sämtliche körpereigenen Fettsäuren einzubauen (FARKAS et al. 1981; WEERS et al. 1997). Jedoch fand sich mehr als 90 % der gemessenen Radioaktivität in gesättigten und einfach ungesättigten Fettsäuren (WEERS et al. 1997). Da diese beiden Arbeiten Unklarheit darüber lassen, an welcher Position in der Kohlenstoffkette sich die ^{14}C -Atome befinden, kann nicht davon ausgegangen werden, dass Daphnien poly-ungesättigte Fettsäuren *de novo* synthetisieren können (WEERS et al. 1997). Selbst die Zugabe ^{14}C -markierter Linolsäure (18:2 ω 6) und α -Linolensäure (18:3 ω 3) führten, wenn überhaupt, nur zu einer sehr geringen Synthese von längerkettigen oder höher ungesättigten ω 6- bzw. ω 3-Fettsäuren, so dass auch die Konversion hochungesättigter Fettsäuren aus Vorstufen höchstens in sehr geringem Umfang stattfindet (WEERS et al. 1997). Neben der Synthese ist auch die Retrokonversion eine Möglichkeit, Fettsäuren in andere Fettsäuren umzuwandeln. So wurde die Retrokonversion von Docosahexaensäure (DHA; 22:6 ω 3) in Eicosapentaensäure (EPA; 20:5 ω 3) für verschiedene Crustaceenarten bereits nachgewiesen (z. B. MERICAN & SHIM 1996; NAVARRO et al. 1999; VON ELERT eingereicht).

Im folgenden werden die Fähigkeiten eines Klons von *Daphnia hyalina* aus dem Großen Vätersee (GV) zur Fettsäuresynthese und zur Konversion bzw. Retrokonversion von Fettsäuren betrachtet. Außerdem wurde untersucht, in wie weit die Fettsäurezusammensetzung der Daphnien von der Fettsäurezusammensetzung ihrer Nahrung beeinflusst wird. Hierzu wurden neben Daten aus Laboruntersuchungen die Daten der Fettsäuremuster von Seston und den sich davon ernährenden Daphnien aus der Tsp. Bautzen und dem GV heran gezogen. Die Fettsäurezusammensetzung von Seston und Daphnien wurde mittels Hauptkomponentenanalysen miteinander verglichen.

4.3. Ergebnisse

Die Futteralgen unterscheiden sich in ihrem Fettsäuremuster wesentlich voneinander, insbesondere im Hinblick auf bestimmte poly-ungesättigte Fettsäuren (Tab. 6). In *Aphanothece* sp. ist Linolsäure (18:2 ω 6) die einzige Fettsäure mit mehr als einer Doppelbindung. In *Choriocystis minor* sind zusätzlich C-16-polyen-Säuren und α -Linolensäure (18:3 ω 3) vorhanden. In *Mychonastes* sp. kommt 18:4 ω 3 hinzu. Bis auf Linolsäure fehlen in *Nannochloropsis limnetica* die C-18-polyen-Säuren, stattdessen verfügt diese Alge über hohe Anteile an EPA und Arachidonsäure.

Tab. 6: Fettsäuremuster von *Daphnia hyalina* und der von ihr jeweils konsumierten Nahrung. Fettsäuren als Prozent der Summe aller Fettsäuren; DHA: Docosahexaensäure; unident. 1 – 3: nicht identifizierte Fettsäuren 1 - 3.

	<i>Aphanothece</i> sp.		<i>Choricystis minor</i>		<i>Mychonastes</i> sp.		<i>Nannochloropsis limnetica</i>		<i>C. minor</i> + DHA	
	Nahrung	Daphnien	Nahrung	Daphnien	Nahrung	Daphnien	Nahrung	Daphnien	Nahrung	Daphnien
14:0	21,17	4,89	2,33	1,51	2,24	2,09	7,84	4,58	3,41	2,54
14:1 ω 5	1,10	0,90	0,65	-	0,42	-	0,49	0,18	0,31	-
15:0	0,55	2,25	0,71	2,47	0,32	1,98	0,91	1,20	1,12	2,89
16:0	20,98	44,12	15,05	21,50	18,50	25,81	20,35	27,43	21,16	23,12
16:1 ω 9	-	-	1,26	2,41	1,68	3,76	-	-	2,88	3,91
16:1 ω 7	52,00	31,14	1,57	1,37	2,50	1,74	30,41	25,62	0,79	2,03
16:1 ω 5	-	-	-	-	0,34	-	-	-	2,33	-
unident. 1	-	-	9,83	6,22	1,36	1,92	-	-	8,79	7,54
16:2 ω 4	-	-	0,44	-	0,20	0,88	0,52	0,51	-	-
unident. 2	-	-	13,62	10,56	2,20	2,82	-	-	12,61	7,77
unident. 3	-	-	-	-	21,90	9,78	-	-	-	-
17:0	0,33	-	-	1,04	-	-	0,37	0,62	-	-
18:0	1,22	5,04	0,47	2,41	0,83	2,90	0,72	2,88	1,48	3,11
18:1 ω 9	0,84	4,64	2,06	5,17	5,44	6,68	5,41	5,18	3,90	6,16
18:1 ω 7	1,04	4,00	0,92	1,18	1,84	1,55	0,54	2,29	0,65	1,84
18:2 ω 6	0,77	1,30	33,03	26,20	6,99	10,28	3,23	4,93	21,82	22,27
18:3 ω 6	-	0,81	-	-	0,33	0,60	0,27	0,57	-	-
18:3 ω 3	-	-	18,06	17,77	27,73	24,71	-	0,24	12,10	10,49
18:4 ω 3	-	-	-	-	5,19	2,20	-	1,08	-	0,76
20:0	-	-	-	0,23	-	0,29	-	-	-	-
20:1 ω 9	-	0,90	-	-	-	-	-	-	-	-
20:4 ω 6	-	-	-	-	-	-	4,12	4,03	-	-
20:5 ω 3	-	-	-	-	-	-	24,56	18,67	-	5,07
22:6 ω 3	-	-	-	-	-	-	-	-	6,66	0,51

Die ausgewählten Nahrungsalgen waren unter den gegebenen Versuchsbedingungen für die Versuchstiere von ausreichender Qualität, so dass sie sich über mehrere Generationen hinweg erfolgreich reproduzieren konnten. Trotz einiger deutlicher Unterschiede stimmten die Fettsäuremuster der Daphnien im Wesentlichen mit denen ihrer Nahrungsalgen überein (Tab. 6). Nur in einem Versuch konnte in den Daphnien eine höher ungesättigte Fettsäure nachgewiesen werden als in der Nahrungsalge vorhanden war. Das war γ -Linolensäure (18:3 ω 6) im Versuch mit *Aphanothece* als Nahrung. Die Fettsäure 14:0 ist in den Daphnien stets weniger präsent als in der Nahrung. Das Verhältnis von Palmitinsäure zu Palmitolensäure (16:1 ω 7) war in den Daphnien immer > 1 . Selbst dann, wenn das Verhältnis in den Nahrungsalgen umgekehrt war, wie bei *Aphanothece* sp. und *N. limnetica* der Fall gewesen ist. In den Daphnien waren stets höhere Anteile von Stearin-(18:0), Öl-(18:1 ω 9) und Vaccinsäure (18:1 ω 7) zu finden als in den Algen. Nur der Anteil der Ölsäure in den mit *N. limnetica* gefütterten Tieren wich von dieser Tendenz ab. In den Daphnien konnten α -Linolen- und Stearidonsäure (18:4 ω 3) nachgewiesen werden, obwohl diese Fettsäuren in der Nahrungsalge *N. limnetica* nicht vorhanden waren. Die beiden Grünalgen enthielten drei nicht näher identifizierbare Substanzen, bei denen es sich um weitere C-16-polyen-Fettsäuren handeln könnte. Diese Substanzen wurden in den Daphnien in ähnlichem Maße gefunden, wie sie in der jeweiligen Alge vorhanden waren. Lediglich eine Substanz (unident. 3) war in den Daphnien deutlich geringer vertreten als in *Mychonastes* sp. Der Versuch, die Fettsäure DHA an die Alge *C. minor* zu binden, war erfolgreich. Die Alge enthielt unter den angegebenen Inkubationsbedingungen 6,66 % DHA. In den Daphnien, die sich von dieser Alge ernährten, konnten allerdings nur 0,51 % DHA nachgewiesen werden. Stattdessen wiesen die Daphnien zwei andere ω 3-Fettsäuren auf, die in der Alge nicht vorhanden waren. Das waren EPA und Stearidonsäure. Die übrigen Fettsäuren waren in den Daphnien in ähnlichen Prozentanteilen zu finden, wie in den mit unbehandelter *C. minor* gefütterten Daphnien.

In den Daphnien der Tsp. Bautzen konnten die gleichen Fettsäuren nachgewiesen werden wie im Seston des gleichen Jahres (Tab. 7). Im GV konnten ähnlich wie bei den Fettsäureanalysen des Sestons in allen der 26 Daphnienproben 30 von 35 Fettsäuren nachgewiesen werden (Tab. 8). Palmitinsäure (16:0) hatte im GV stets den größten Anteil an der Gesamtfettsäuremenge. In Daphnien der Tsp. Bautzen war zeitweise die Palmitolensäure häufiger als die Palmitinsäure. Die Fettsäuren mit den größten Mengenanteile waren für Daphnien und Seston identisch. Die Variabilität dieser Fettsäuren als Anteil am Gesamtfettsäuremuster war in den Daphnien geringer als im Seston. Manche Fettsäuren waren in den Daphnien stärker präsent als im Seston. Das waren vor allem EPA und Arachidonsäure (20:4 ω 6). Aber auch Ölsäure und Vaccinsäure waren in den Daphnien stärker vertreten. Umgekehrt waren Myristinsäure (14:0) und besonders DHA in den Daphnien weniger präsent

als im Seston.

Die Daten der ausgewählten Fettsäuren eignen sich sowohl im Falle der Tsp. Bautzen als auch des GV für eine PCA. Das war das Ergebnis der Berechnung des Maßes der Stichprobenneigung nach KAISER-MEYER-OLKIN (Tsp. Bautzen: KMO = 0,756; GV: KMO = 0,748) und des Tests auf Sphaerizität nach BARTLETT, der keine Signifikanz ergab.

Tab. 7: Prozentanteile (Minima – Maxima) einzelner Fettsäuren von der Summe aller Fettsäuren von Seston (< 30 µm) und adulten Daphnien der Tsp. Bautzen (5.5.1997 - 31.7.1997).

Fettsäuren	Seston		Daphnien	
	n=26		n=13	
14:0	4,53	- 18,67	0,82	- 7,56
14:1ω5	0,78	- 5,15	0,18	- 5,05
16:0	10,24	- 35,23	12,57	- 23,13
16:1	7,60	- 29,85	8,25	- 24,83
16:2ω4	1,01	- 5,85	0,28	- 3,27
17:0	0,53	- 2,79	0,59	- 1,20
18:0	2,23	- 12,31	3,79	- 9,55
18:1	2,70	- 13,29	9,40	- 17,96
18:2ω6	0,43	- 6,92	0,91	- 10,74
18:3ω3	1,22	- 13,05	1,97	- 15,05
18:4ω3	2,46	- 14,79	2,06	- 14,26
20:4ω6	0,56	- 3,40	1,51	- 5,82
20:5ω3	3,66	- 20,78	10,60	- 21,27
22:1ω9	0,00	- 0,96	0,51	- 1,08
22:6ω3	1,28	- 3,71	0,00	- 0,45

Für die Daten der Tsp. Bautzen erklären die beiden Hauptkomponenten 80 % der Variabilität der in Tab 9 aufgeführten Fettsäuren von Seston und Daphnien. Im einzelnen erklärt die erste Hauptkomponente (PC 1) 54,1 % und die zweite (PC 2) 25,8 % der Variabilität. Außer Linol- und Stearidonsäure repräsentieren die beiden Hauptkomponenten die übrigen Fettsäuren sehr gut, da die Kommunalitäten der Fettsäuren bei 0,8 oder gar deutlich höher liegen. Die PC 1 wird von allen Fettsäuren beeinflusst. Lediglich Myristin- und Ölsäure haben einen geringen Einfluss auf diese Hauptkomponente, bestimmen jedoch neben EPA im Wesentlichen PC 2. Aber auch Palmitinsäure und 16:2 haben noch einen relativ großen Einfluss auf diese Hauptkomponente.

In der Tsp. Bautzen ließen sich Seston und Daphnien anhand der Fettsäuren unterscheiden, die die PC 2 bestimmen (Abb. 11). Die PC 2 Faktorenwerte der Daphnien sind deutlich höher als die des Sestons. Das heißt, die Daphnien besitzen durchweg weniger Myristin- und Palmitinsäure und/oder mehr Ölsäure und EPA als das Seston. Bei den Unterschieden der Fettsäuremuster entlang der PC 1 fällt der weitgehend parallele Verlauf in der zeitlichen Entwicklung des Sestons und der Daphnien auf. Nur im Mai veränderten sich die Fettsäuremuster der Daphnien langsamer bzw. später als die des Sestons.

Tab. 8: Prozentanteile (Minima – Maxima) einzelner Fettsäuren an der Summe aller Fettsäuren von Seston (< 30 µm) und adulten Daphnien des Großen Vätersees 1998 und 1999. n: Anzahl der gemessenen Proben; nd: nicht darstellbar.

Fettsäuren	23.4.1998 - 30.7.1998				29.4.1999 - 8.7.1999			
	Seston n=30		Daphnien n=15		Seston n=11		Daphnien n=11	
14:0	5,90	- 17,79	3,54	- 10,23	14,11	- 25,94	6,75	- 14,64
14:1ω5	0,36	- 2,01	0,18	- 0,95	0,41	- 1,59	0,19	- 0,67
15:0	0,86	- 1,97	1,16	- 1,82	1,11	- 2,29	1,16	- 2,04
16:0	17,96	- 31,85	20,32	- 27,72	22,68	- 34,74	23,05	- 30,31
16:1ω9/ω7	8,13	- 16,54	9,19	- 16,71	9,00	- 15,55	6,42	- 14,97
16:1ω5	0,87	- 10,58	0,52	- 2,18	0,84	- 5,21	0,59	- 1,14
16:2ω4	1,80	- 4,65	0,14	- 2,06	0,74	- 3,10	0,44	- 1,38
16:3ω4	0,00	- 0,65	0,27	- 1,07	0,11	- 0,80	0,12	- 0,58
17:0	0,27	- 1,12	0,62	- 1,83	nd	- 0,71	0,53	- 1,06
18:0	1,71	- 7,60	2,32	- 4,75	2,37	- 4,14	2,21	- 3,86
18:1ω9	3,01	- 13,96	8,03	- 16,14	3,30	- 9,41	5,24	- 12,75
18:1ω7	1,64	- 4,63	2,37	- 6,32	1,50	- 2,49	1,91	- 5,14
18:2ω6	2,40	- 5,06	4,56	- 7,94	3,51	- 5,10	4,73	- 9,63
18:3ω6	0,15	- 0,51	0,47	- 0,83	0,25	- 0,89	0,82	- 1,41
18:3ω4	0,00	- 0,00	0,02	- 0,09	0,00	- 0,07	0,00	- 0,07
18:3ω3	4,49	- 10,13	4,96	- 10,52	3,53	- 6,84	4,29	- 7,88
18:4ω3	3,04	- 6,14	3,48	- 6,31	2,90	- 5,96	4,08	- 7,21
19:0	0,00	- 0,00	0,00	- 0,25	0,00	- 0,02	0	
20:0	0,07	- 0,36	0,11	- 0,39	0,37	- 0,64	0,13	- 0,34
20:1ω9	0,72	- 3,16	0,24	- 1,01	0,84	- 3,76	0,40	- 1,91
20:2ω6	0,80	- 1,66	0,03	- 0,21	0,11	- 0,32	0,10	- 0,14
20:3ω6	0,28	- 1,04	0,05	- 0,13	0,16	- 0,36	0,06	- 0,10
20:3ω3	nd		0,10	- 0,38	0,32	- 0,25	0,04	- 0,07
20:4ω6	0,39	- 1,42	1,07	- 4,46	0,51	- 2,06	2,62	- 4,15
20:4ω3	0,26	- 0,62	0,24	- 0,41	0,15	- 0,38	0,14	- 0,30
20:5ω3	1,55	- 3,71	3,71	- 8,65	1,35	- 2,97	5,49	- 6,88
21:0	0,00	- 0,00	0,00	- 0,03	0		0	
22:0	0,32	- 0,97	0,08	- 0,31	0,24	- 0,59	0,10	- 0,20
22:1ω9	0,00	- 0,28	0,01	- 0,04	0,10	- 0,41	0,01	- 0,05
22:2ω6	0,00	- 0,10	0,01	- 0,09	0,00	- 0,02	0	-
22:3ω6	0,00	- 0,12	0,00	- 0,02	0,00	- 0,11	0,00	- 0,06
22:4ω6	0,10	- 0,99	0,06	- 0,21	0,67	- 1,04	0,16	- 0,29
22:5ω3	0,15	- 0,56	0,05	- 0,24	0,06	- 0,18	0,06	- 0,44
22:6ω3	0,84	- 3,13	0,20	- 0,39	0,24	- 1,55	0,11	- 0,29
24:0	0,15	- 0,84	0,06	- 0,23	0,14	- 0,41	0,07	- 0,30

Für die Daten des GV erklären die drei Hauptkomponenten 85,6 % der Variabilität der in Tab. 10 aufgeführten Fettsäuren von Seston und Daphnien. Im einzelnen erklärt die erste Hauptkomponente (PC 1) 51 %, die zweite (PC 2) 20,5 % und die dritte (PC 3) 14,1 % der Variabilität. Mit Werten über 0,7 belegen die Kommunalitäten, dass die Fettsäuren sehr gut

Tab. 9: Hauptkomponentenanalyse der prozentualen Fettsäureanteile von Seston (< 30 µm) und adulten Daphnien der Tsp. Bautzen von 1997 Kommunalitäten und Faktorenladungen der rotierten Komponentenmatrix der beiden Hauptkomponenten (PC 1, PC 2).

Fettsäure	Kommunalitäten	Rotierte Komponentenmatrix	
		PC 1	PC 2
14:0	0,879	0,263	-0,900
16:0	0,907	-0,787	-0,535
16:1	0,806	0,893	-0,090
16:2	0,863	0,806	-0,463
18:0	0,858	0,923	0,081
18:1	0,790	-0,277	0,845
18:2ω6	0,476	-0,680	0,118
18:3ω3	0,936	-0,936	0,245
18:4ω3	0,612	-0,752	0,215
20:5ω3	0,869	0,604	0,710

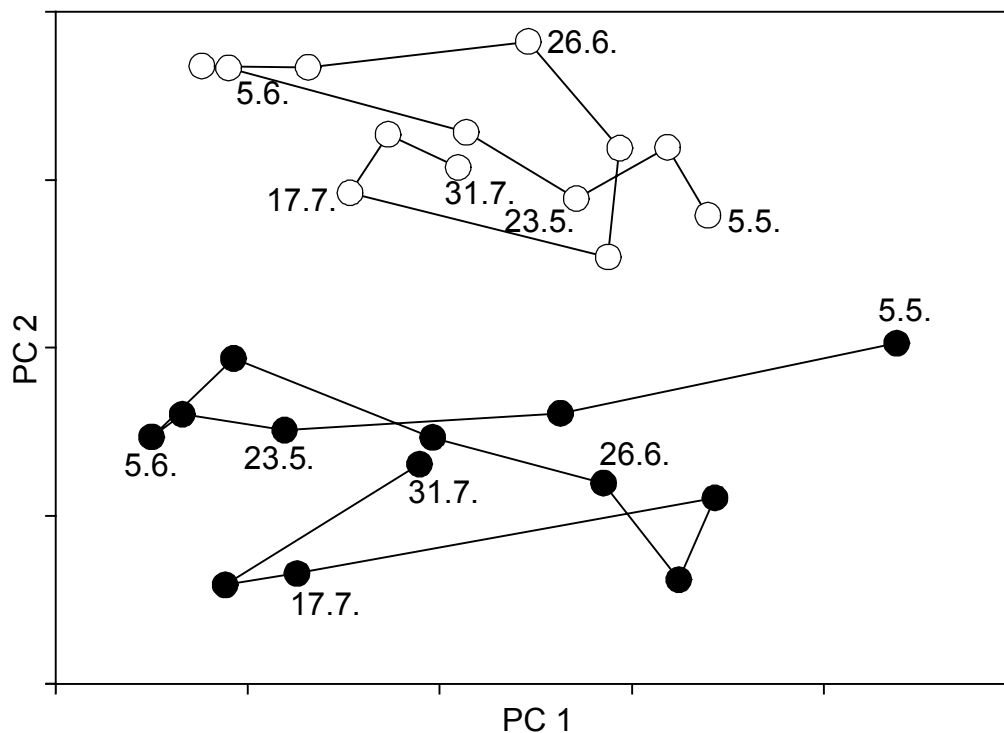


Abb. 11: Plot der ersten beiden Hauptkomponenten (PC 1, PC 2) einer Hauptkomponentenanalyse der Prozentanteile einzelner Fettsäuren von der Summe aller Fettsäuren des Sestons (< 30 µm) (volle Kreise) und adulten *D. galeata* (leere Kreise) aus der Tsp. Bautzen 1997.

durch die drei Hauptkomponenten repräsentiert sind. PC 1 umfasst die poly-ungesättigten Fettsäuren (PUFA) und außerdem 14:1ω5, die auch in PC 2 eine hohe Faktorladung besitzt. Die Faktoren PC 2 und PC 3 werden vor allem durch die gesättigten und mono-ungesättigten Fettsäuren bestimmt.

Tab. 10: Hauptkomponentenanalyse der prozentualen Fettsäureanteile von Seston (< 30 µm) und adulten Daphnien des Großen Vätersees von 1998 und 1999 Kommunalitäten und Faktorenladungen der rotierten Komponentenmatrix der drei Hauptkomponenten (PC 1, PC 2, PC 3).

Fettsäure	Kommunalitäten	Rotierte Komponentenmatrix		
		PC 1	PC 2	PC 3
14:0	0,906	0,248	0,919	0,008
14:1 ω 5	0,858	0,619	0,580	-0,374
16:0	0,812	0,025	0,064	0,898
16:1 ω 9/ ω 7	0,867	0,283	0,032	-0,886
16:2 ω 4	0,896	0,922	-0,191	-0,102
17:0	0,934	-0,246	0,896	0,266
18:0	0,939	0,410	0,585	0,655
18:1 ω 7	0,866	-0,375	0,851	-0,034
18:2 ω 6	0,863	-0,912	0,069	0,166
20:1 ω 9	0,728	0,469	-0,578	0,417
20:4 ω 6	0,826	-0,836	0,356	0,027
20:5 ω 3	0,884	-0,792	0,447	-0,240
22:6 ω 3	0,740	0,822	-0,247	0,061

Im GV lassen sich Daphnien und Seston in beiden Jahren von einander unterscheiden (Abb. 12 und Abb. 13). Vor allem entlang der mit den poly-ungesättigten Fettsäuren hoch korrelierenden PC 1 wird der Unterschied deutlich. Anhand der gesättigten und mono-ungesättigten Fettsäuren (PC 2, PC 3) lassen sich Seston und Daphnien nicht voneinander unterscheiden. Andeutungsweise lassen sich 1998 entlang der ersten beiden Hauptkomponenten für Seston und Daphnien die gleichen Zeiträume gruppieren. Die Termine bis zum 20.5.98 haben jeweils einen höheren Faktorenwert der PC 1 bei gleichzeitig niedrigerem PC 2 als die späteren Termine.

4.4. Diskussion

Der Versuchsklon von *D. hyalina* ist in der Lage, zumindest mittels Retrokonversion ω 3-Fettsäuren selbst zu synthetisieren. Da in den Versuchstieren jedoch nur geringe Mengen solcher ω 3-Fettsäuren vorhanden waren, die nicht in der jeweiligen Futteralge enthalten waren, scheint entweder die Fähigkeit oder der Bedarf diese Fettsäuren zu synthetisieren gering zu sein. Lediglich EPA konnte durch Retrokonversion aus DHA in beträchtlichen Mengen produziert werden. Die in der Nahrung befindliche DHA wird wahrscheinlich vollständig in EPA bzw. andere ω 3-Fettsäuren umgesetzt. Der in den Daphnienproben gemessene Anteil an

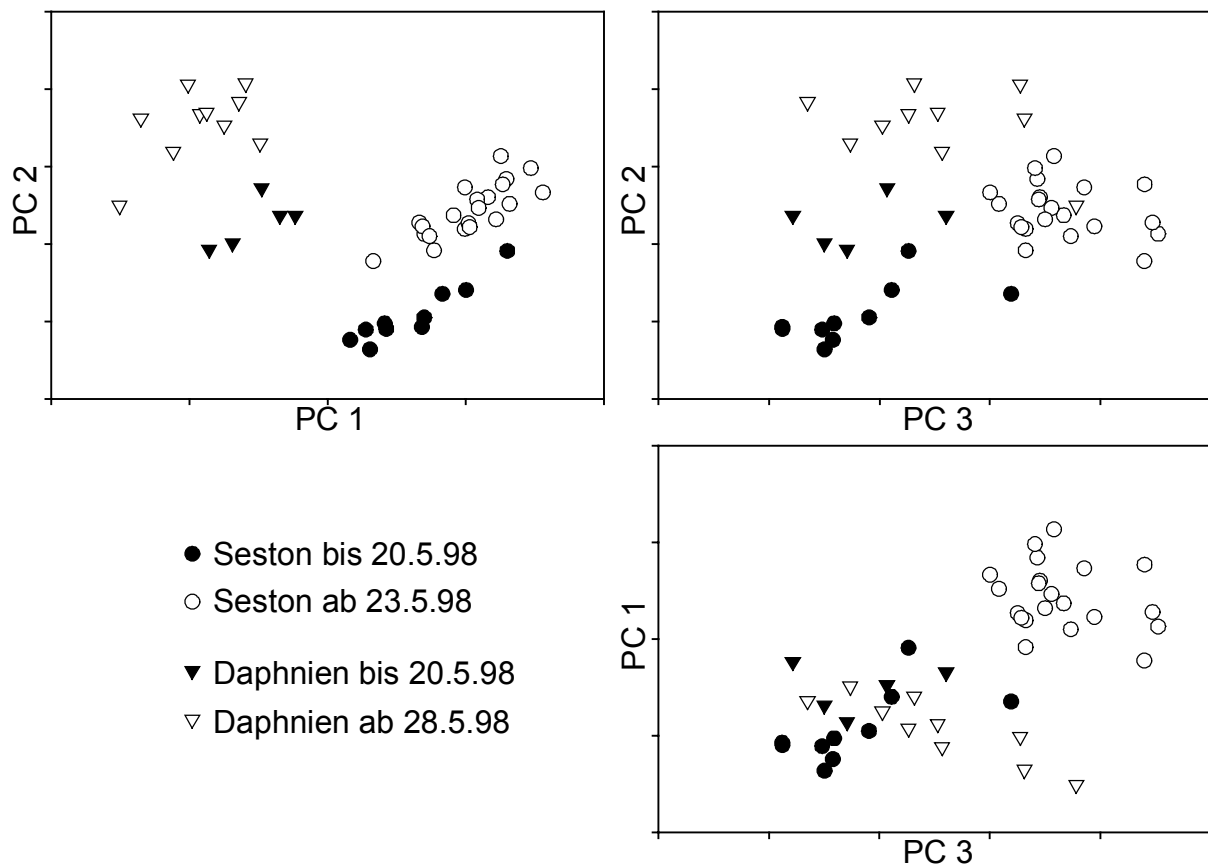


Abb. 12: Plots der ersten drei Hauptkomponenten (PC 1, PC 2, PC 3) einer Hauptkomponentenanalyse der Prozentanteile einzelner Fettsäuren der Summe aller Fettsäuren von Seston ($< 30 \mu\text{m}$) und adulten *D. hyalina* aus dem Großen Vätersee 1998.

DHA rührt eventuell nur von den im Verdauungstrakt befindlichen noch unverdauten Algen her. Das Phänomen, DHA aus der Nahrung weitestgehend in andere Fettsäuren umzuwandeln, ist bei Daphnien offenbar weit verbreitet. Einerseits gibt es den direkten Nachweis der Retrokonversion von DHA zu EPA für *D. galeata*, einer weiteren mit *D. hyalina* nah verwandten planktischen Daphnien-Art (VON ELERT eingereicht). Indirekte Nachweise sind in der Literatur beschrieben, auch wenn die gefundenen Phänomene von den Autoren nicht als Retrokonversion interpretiert wurden. ELENDET (1990) fütterte *D. magna* mit der Grünalge *Scenedesmus subspicatus*, die weder EPA noch DHA enthielt, und mit in Mikrokapseln eingeschlossenem künstlichem Futter, das zu 6 % EPA und zu 2,56 % DHA enthielt. Mikrokapseln und Algen wurden an die Daphnien in verschiedenen Mischungsverhältnissen verfüttert. DHA konnte in den Daphnien nie nachgewiesen werden. Bei reiner *Scenedesmus*-Diät war in den Daphnien auch kein EPA vorhanden. Der Anteil von EPA am Gesamtfettsäuremuster der Daphnien stieg mit zunehmendem Anteil an Mikrokapseln im Futter an. MÜLLER-NAVARRA (1993) fütterte *D. galeata* mit der Diatomee *Nitzschia* sp. und der Cryptomonade *Cryptomonas* sp. Beide Algen enthielten 1,5 % bzw. 1,2 % DHA. In den Daphnien, die sich von diesen Algen ernährten, waren jedoch nur 0,4 % bzw. 0,2 % DHA vorhanden. WEERS et al. (1997) fütterten *D. galeata* mit *Cryptomonas pyrenoidifera*, die 6,1 % DHA ent

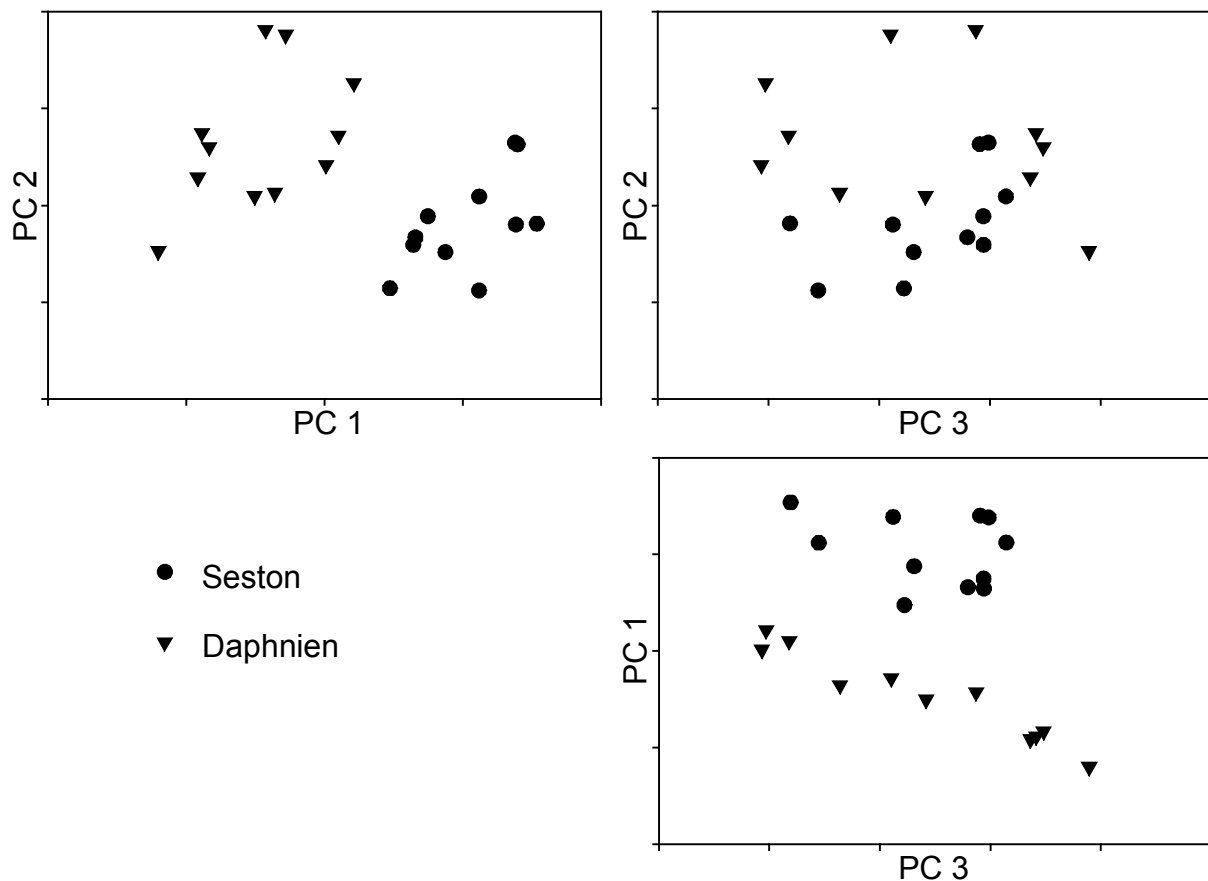


Abb. 13: Plots der ersten drei Hauptkomponenten (PC 1, PC 2, PC 3) einer Hauptkomponentenanalyse der Prozentanteile einzelner Fettsäuren der Summe aller Fettsäuren von Seston (< 30 µm) und adulten *D. hyalina* aus dem Großen Vätersee 1999.

hielt. In den Daphnien war dagegen nur 0,1 % DHA nachzuweisen. Die Autoren verfütterten an *D. galeata* auch Lipidemulsionen mit einem hohen Gehalt an DHA (11 - 23 %). Die Daphnien enthielten aber lediglich 0,3 - 2,8 % DHA. Wie die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen, enthalten auch unter natürlichen Bedingungen aufgewachsene Daphnien sehr wenig DHA im Vergleich zu ihrem Futter. Auch in anderen Arbeiten, bei denen das Fettsäuremuster von Daphnien bestimmt wurde, die unter natürlichen Bedingungen aufgewachsen sind, wird stets der geringe Gehalt an DHA in den Daphnien hervorgehoben (FARKAS & HERODEK 1964; FARKAS 1970; FARKAS et al. 1981; BOURDIER & BAUCHART 1986-1987; MIMS et al. 1991; MÜLLER-NAVARRA 1993). Ob dieses Phänomen der Retrokonversion von DHA zu EPA auf Daphnien beschränkt ist, oder bei Cladoceren allgemein verbreitet, ist unklar, da bisher nur wenige Fettsäureanalysen von anderen Cladoceren als Daphnien bekannt sind. Bei einem Gehalt von 1,3 bis 4,1 % DHA im Seston < 200 µm waren in *Simocephalus vetulus*, einem weiteren Vertreter der Familie Daphnidae, 0,42 - 2,63 % DHA im Gesamtfettsäuremuster zu finden (DESVILLETES et al. 1994a, b). *Eurycerus lamellatus*, ein Vertreter der Chydoridae, enthielt unter den gleichen Nahrungsbedingungen wie *S. vetulus* zwischen 0,61 % und 2,2 % DHA (DESVILLETES et al. 1994b). Außer in den oben beschriebenen Fütterungsversuchen von WEERS et al. (1997), in denen große Mengen an DHA an *D. galeata* verfüttert wurden,

war dagegen in Daphnien der Anteil von DHA nie höher als 1,5 %. Meist war der Anteil an DHA in Daphnien < 0,5 %. Die Ergebnisse lassen offen, ob es bei *S. vetulus* und *E. lamellatus* zur Retrokonversion von DHA kommt. In *Ceriodaphnia quadrangula*, einem weiteren Vertreter der Daphnidae, wurde keine DHA gefunden, obwohl das Seston als potenzielle Nahrungsquelle DHA enthielt (MATTIASCHK, IGB, pers. Mitteilung). Wenn man davon ausgeht, dass *C. quadrangula* DHA mit der Nahrung aufnimmt, scheint die Art ebenso wie Daphnien zur Retrokonversion von DHA fähig.

Über die Frage nach dem Anpassungswert dieses physiologischen Verhaltens DHA aus der Nahrung in größtenteils EPA umzuwandeln, kann nur spekuliert werden. Das Verhalten kann sowohl als Nutzbarmachung einer zusätzlichen EPA-Quelle als auch als "Verteidigungsmaßnahme" gegenüber planktivoren Fischen interpretiert werden. EPA wird als ein das Wachstum und die Reproduktion der Daphnien begrenzender Nahrungsqualitätsfaktor angesehen (BRETT & MÜLLER-NAVARRA 1997). Verschiedene auf Korrelationsanalysen beruhende Studien belegen dies (MÜLLER-NAVARRA 1995a; MÜLLER-NAVARRA et al. 2000; WEILER & VOIGT 2000). Mit der Umwandlung von DHA in EPA könnten die Daphnien einem eventuellen EPA-Mangel der Nahrung begegnen. Allerdings ergibt sich dann die Frage, wieso in den o. g. Studien die Nahrungskonzentration von EPA alleine und nicht die Summe der Konzentrationen aus DHA und EPA zu den höchsten Korrelationskoeffizienten zwischen der Fettsäurekonzentration der Nahrung und dem Wachstum bzw. der Reproduktion geführt haben.

Wenn jedoch die Umwandlung von DHA in EPA nicht aus dem Grund erfolgt, dass es für die Daphnien günstig ist, über mehr EPA zu verfügen, könnte der Anpassungswert dieses Verhaltens darin liegen, dass es für die Daphnien vorteilhaft ist, kein oder möglichst wenig DHA zu besitzen. Dies könnte dann sinnvoll sein, wenn DHA für potenzielle Prädatoren essenziell ist. Für Daphnien stellt die Prädation durch Fische im Pelagial von Seen einen wesentlichen Mortalitätsfaktor dar (LAMPERT 1988; DEMOTT 1989; MOSS et al. 1991). Fische und andere Wirbeltiere haben einen hohen Bedarf an DHA. Diese Fettsäure spielt während der Ontogenese des Gehirns und des Sehsystems eine sehr wichtige Rolle (MOURENTE et al. 1991; BELL et al. 1995; RAINUZZO et al. 1997). Unklar ist allerdings ob DHA für Süßwasserfische essenziell ist und damit in der Nahrung enthalten sein muss oder ob DHA in ausreichendem Maße aus anderen ω 3-Fettsäuren synthetisiert werden kann (KANAZAWA et al. 1979; WIRTH et al. 1997). Wenn jedoch DHA für planktivore Fische insbesondere der 0+Generation essenziell sein sollte, würden die Daphnien mit ihrem Verhalten, DHA in EPA umzuwandeln, ihre Nahrungsqualität für Fische drastisch mindern. Selbst wenn eine Mangelernährung an DHA nicht zu einer direkten Erhöhung der Mortalität der Fische führt, könnten die Fische in ihrer Entwicklung und der Effektivität des Beuteerwerbs, beeinträchtigt werden. Fische sind Prädatoren, die sich bei der Nahrungssuche optisch orientieren. Fische, bei denen sich durch einen Mangel an DHA in der Nahrung das Sehsystem nicht optimal entwickeln konnte, dürf-

ten für Daphnien eine geringere Gefahrenquelle darstellen. So ist bei planktivoren, juvenilen Heringen (*Clupea harengus*) die Anzahl der Stäbchen in der Netzhaut bei DHA-Mangel reduziert (BELL & DICK 1993) und die Nahrungsaufnahme bei Schwachlicht behindert (BELL et al. 1995). Möglicherweise ist aber auch das Verhältnis zwischen DHA und EPA ein wichtiges Kriterium für die Entwicklung von Fischen. Eine Korrelation zwischen der Höhe dieses Verhältnisses und dem Anteil normal pigmentierter Larven des Steinbutts (*Scophthalmus maximus*) legen diesen Schluss nahe (OLSEN 1999). Dass ein DHA-Mangel nachteilige Wirkungen auf Fische hat, ist bisher jedoch nur für marine Fische belegt.

Die Ergebnisse der Versuche mit DHA-manipulierter *C. minor* und *N. limnetica* als Futter lassen den Schluss zu, dass Daphnien durch Saturierung und Kettenverkürzung auch Stearidonsäure aus DHA bzw. EPA herstellen können. Der geringe Anteil an α -Linolensäure in den Daphnien, die mit *N. limnetica* gefüttert wurden, wurde nicht als eindeutiger Hinweis für die Retrokonversion von α -Linolensäure aus Stearidonsäure gewertet. Zum einen wurden in den Daphnien nur sehr geringe Mengen α -Linolensäure nachgewiesen. Außerdem ist *N. limnetica* in der Lage α -Linolensäure, wenn auch nur in geringen Mengen, zu synthetisieren (KRIENITZ et al. 2000). Auch wenn in der zur Fütterung verwandten Chemostatkultur von *N. limnetica* α -Linolensäure nicht nachweisbar war, kann nicht ganz ausgeschlossen werden, dass während der ca. zwei-wöchigen Versuchsdauer die Alge nicht doch α -Linolensäure synthetisiert hat. Da die Alge durch die Überführung aus dem Chemostaten in die *batch*-Kultur der Daphnien zwangsläufig anderen Kulturbedingungen ausgesetzt war, könnte dies einen Anlass zur Synthese von α -Linolensäure dargestellt haben. Die Kulturbedingungen haben auch bei der Gattung *Nannochloropsis* großen Einfluss auf die Fettsäurezusammensetzung (SUKENIK et al. 1989). Sollten aber die Daphnien durch Retrokonversion α -Linolensäure aus Stearidonsäure synthetisieren können, so ist das Ausmaß, mit dem sie die Synthese betreiben, offenbar sehr eingeschränkt.

Die Fähigkeit der Daphnien zur Konversion von poly-ungesättigten Fettsäuren schien nur in geringem Umfang für die Synthese von γ -Linolensäure aus Linolsäure mit *Aphanothece* sp. als Futter gegeben zu sein. Zwei weitere Ergebnisse lassen jedoch an der Fähigkeit der Daphnien zweifeln, γ -Linolensäure aus Linolsäure synthetisieren zu können. Wie *Aphanothece* sp. enthält auch *C. minor* keine γ -Linolensäure. Mit der Grünalge als Futter enthielten die Daphnien jedoch keine γ -Linolensäure, obwohl *C. minor* große Mengen Linolsäure enthält, aus der γ -Linolensäure hätte synthetisiert werden können. Hinzu kommt, dass in den Versuchen kein Nachweis für die Fähigkeit von *D. hyalina* erbracht wurde, Stearidonsäure aus α -Linolensäure zu synthetisieren. Da sowohl für die Umsetzung von Linolsäure zu γ -Linolensäure als auch für die Umsetzung von α -Linolensäure zu Stearidonsäure das gleiche Enzym, eine Δ^6 -Desaturase, notwendig ist. Deshalb lässt auch das Fehlen von

Stearidonsäure in den Daphnien, die mit unbehandelter *C. minor* gefüttert wurden, Zweifel am Vorhandensein der $\Delta 6$ -Desaturase in *D. hyalina* aufkommen.

In Daphnien, in deren Futter keine 20:3 $\omega 6$ und auch keine Arachidonsäure enthalten war, konnten diese Fettsäuren auch nicht nachgewiesen werden. Von daher scheinen Daphnien zur weiteren Kettenverlängerung und Desaturierung der $\omega 6$ -Fettsäuren nicht fähig. Ob es innerhalb der $\omega 6$ -Reihe in Daphnien zur Retrokonversion gekommen war, konnte aus methodischen Gründen weder bestätigt noch widerlegt werden.

Daphnien verfügen offenbar über keine $\Delta 15$ -Desaturase, mit der sie $\omega 3$ -Fettsäuren *de novo*-synthetisieren könnten. Ebenso fehlt ihnen die Fähigkeit, durch Konversion aus $\omega 3$ -Fettsäuren längerkettige bzw. höherungesättigte $\omega 3$ -Fettsäuren zu synthetisieren. Innerhalb der $\omega 3$ -Reihe konnten weder Kettenverlängerung noch Desaturierungen nachgewiesen werden. VON ELERT (eingereicht) konnte jedoch eine Kettenverlängerung ausgehend von der Stearidonsäure zu 20:4 $\omega 3$ durch *D. galeata* zeigen und nimmt an, dass die Art eine $\Delta 5$ -Desaturase besitzt, mit der sie 20:4 $\omega 3$ in EPA umwandeln kann.

Bei den drei als unidentifiziert angegebenen Fettsäuren der Algenkulturen handelt es sich wahrscheinlich um C16-polyen-Fettsäuren. Dabei ist "unident. 1" wahrscheinlich identisch mit 16:2 $\omega 6$, "unident. 2" identisch mit 16:3 $\omega 3$ und "unident. 3" mit 16:4 $\omega 3$. Das ergaben Vergleiche der Elutionsfolgen mit Literaturdaten (EICHENBERGER 1976; PIORRECK et al. 1984; CRANWELL et al. 1990; CHEN & JOHNS 1991; REITAN et al. 1994; BELKOURA et al. 2000). Da diese Fettsäuren jedoch nicht zu erwerben sind, konnten die betreffenden Peaks nicht weiter überprüft werden.

Die Fettsäuren erwiesen sich für die Tsp. Bautzen 1997 als brauchbare Biomarker, um die Nahrungsbeziehung zwischen Seston und Daphnien zu beschreiben. Die Veränderungen, die das Fettsäuremuster des Sestons in der Tsp. Bautzen erfahren hatte, fanden sich in ähnlicher Weise auch in den Daphnien wieder. Die Unterschiede im Fettsäuremuster zwischen Daphnien und Seston entlang der PC 2 erklären sich wesentlich durch die Fettsäuren 14:0, 18:1 und 20:5 $\omega 3$, bei denen sich in den Kulturversuchen ergeben hatte, dass von den Daphnien offenbar Veränderungen an diesen Fettsäuren vorgenommen wurden. Auch die Tendenz, ob eine Fettsäure aus einer Futteralge in den Daphnien angereichert wurde oder nicht, entspricht den Ergebnissen der PCA. Da die Veränderungen im Fettsäuremuster der Daphnien im zeitlichen Verlauf entlang der PC 1 den Veränderungen des Fettsäuremusters im Seston entsprechen, zeigt sich hier, dass die Fettsäuren, die die Faktorenwerte der PC 1 bestimmen, sich in Seston und Daphnien analog zu einander veränderten. Daraus ergibt sich, dass die Veränderungen dieser Fettsäuren in den Daphnien ursächlich durch Veränderungen des Sestons, ihrer Nahrung, hervorgerufen wurden. Die geringe zeitliche Verzögerung mit der die Veränderungen in den Daphnien stattfanden, lässt sich durch langsamere

Stoffumsatzraten erklären, die durch die Fraßaktivität und die Reproduktion der Daphnien bestimmt werden (Details in Kap. 6).

Im GV waren die Unterschiede zwischen den Fettsäuremustern von Seston und Daphnien kleiner als in der Tsp. Bautzen. Im GV ließen sich Unterschiede und Gemeinsamkeiten der Fettsäuremuster von Seston und Daphnien nicht so klar erkennen und deuten wie in der Tsp. Bautzen. Das dürfte im wesentlichen damit zusammenhängen, dass die Veränderungen im Fettsäuremuster des Sestons im GV weit weniger gravierend waren (vgl. Abb. 4; Abb. 5; Abb. 6). Zwar ließen sich die Fettsäuremuster von Seston und Daphnien im GV in beiden Jahren vor allem entlang der PC 1 voneinander unterscheiden, jedoch waren die Fettsäuren, durch die sich diese Unterschiede manifestierten, andere als 1997 in der Tsp. Bautzen. Aufgrund der Faktorenwerte von Daphnien- und Sestonfettsäuremuster und der Vorzeichen der Faktorenladungen der die PC 1 bestimmenden Fettsäuren waren in den Daphnien stets weniger DHA und 16:2 ω 4 und mehr EPA, Arachidon- und Linolsäure vorhanden als im Seston. Die Ergebnisse für die Anteile von DHA und EPA in Daphnien und ihrer Nahrung stimmen mit den Ergebnissen der Kulturversuche überein und können mit der Umwandlung von DHA in EPA durch die Daphnien erklärt werden. Der etwas höhere Anteil von Arachidon- bzw. Linolsäure in den Daphnien im Vergleich zum Seston war auch schon in der Tsp. Bautzen zu erkennen. Aus methodischen Gründen konnte jedoch in den Versuchen, bei denen einer der Picoplankter gefüttert wurde, weder eine Konversion noch eine Retrokonversion von ω 6-Fettsäuren nachgewiesen werden.

Zeitlich analog verlaufende Veränderungen im Fettsäuremuster von Seston und Daphnien, wie es in der Tsp. Bautzen entlang der PC 1 der Fall war, ließen sich im GV 1998 nur ansatzweise und 1999 gar nicht erkennen (nicht dargestellt). Wie schon in Kap. 3 deutlich wurde, kam es im GV um den 20.5.98 zu wesentlich stärkeren Veränderungen im Fettsäuremuster des Sestons als zu irgend einem anderen Zeitpunkt zwischen Ende April und Ende Juli (vgl. Abb. 3). Diese Veränderungen fanden sich in gleicher Weise in den Fettsäuremuster der Daphnien wieder. 1999 waren die Veränderungen im Fettsäuremuster des Sestons im GV insgesamt sehr gering. Weiter muss berücksichtigt werden, dass die Dynamik, mit der Veränderungen im Fettsäuremuster des Seston stattfinden können, größer ist als die bei Daphnien. Das Fettsäuremuster der Daphnien ist ja nicht nur das Ergebnis der mit der Nahrung aufgenommen Fettsäuren des Untersuchungstages, sondern eher das Integral der aufgenommen Fettsäuren eines bestimmten Zeitraums. Dieser Zeitraum wird durch die Länge des Reproduktionszyklus bestimmt (Kap. 6). Der größte Verlust an Fettsäuren, den die Daphnien regelmäßig erfahren, ist die Weitergabe des größten Teils der Fettsäuren an die Nachkommen (ELENDR 1989). Dabei scheinen die Daphnien die Fettsäuren in der Zusammensetzung an die Eier weiterzugeben, wie sie gespeichert wurden (MÜLLER-NAVARRA 1993).

Möglicherweise hätte die Qualität der Ergebnisse dieses Kapitels verbessert werden können, wenn die Fettsäurezusammensetzung der beiden Hauptlipidklassen der Daphnien, Triacylglyceride und Phospholipide, getrennt analysiert worden wäre. Es ist zu erwarten, dass die Daphnien an der Fettsäurezusammensetzung der aufgenommenen Nahrung weniger Veränderungen an den Triacylglyceride vornehmen, da diese lediglich als Reservestoffe dienen (TESSIER et al. 1983). Phospholipide befinden sich dagegen hauptsächlich in Membranen. Da die Funktionalität der Membranen stark von der Kettenlänge und der Anzahl der Doppelbindungen der in den Phospholipiden enthaltenen Fettsäuren abhängt (STRYER 1996; STUBBS 1992), dürfte die Fettsäurezusammensetzung dieser Lipidklasse stärker von der Zusammensetzung der Nahrung abweichen. Auf die analytische Trennung der beiden Lipidklassen musste allerdings verzichtet werden, da dies einen um ein Vielfaches höheren Zeitaufwand bedeutet hätte. Der Anteil der Triacylglyceride kann in Daphnien den Anteil der Phospholipide um ein Vielfaches übersteigen (FARKAS 1970; GOULDEN & PLACE 1990; ARTS et al. 1992, 1993). Um eine für die Analysen erforderlichen Menge an Phospholipiden zu erhalten, hätte die Anzahl der aus einer Planktonprobe zu sammelnden Daphnien unrealistisch hoch werden lassen, was durch den eventuell geringen Gewinn an Genauigkeit und besserer Interpretierbarkeit der Daten nicht aufgewogen wurde.

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass das Fettsäuremuster der Daphnien in Kultur und Freiland weitgehend vom Fettsäuremuster der jeweiligen Nahrung bestimmt war.

Der Versuchsklon von *D. hyalina* war nicht in der Lage ω 3-Fettsäuren *de novo* zu synthetisieren. Auch die Konversion innerhalb der ω 3-Reihe konnte nicht nachgewiesen werden. Mittels Retrokonversion wird vor allem DHA in EPA umgewandelt. Die Umwandlung von EPA in Stearidonsäure fand in weit geringerem Umfang statt, und die Entstehung von α -Linolensäure mittels Retrokonversion konnte nicht eindeutig nachgewiesen werden. Die fast vollständige Umwandlung von DHA zu EPA erklärt auch die geringen DHA-Gehalte der aus den Untersuchungsgewässern gefangenen Tiere. Für die Daphnien kann die Umwandlung von DHA zu EPA dadurch von Vorteil sein, dass ihnen mit DHA eine zusätzliche EPA-Quelle zur Verfügung steht. Der geringe DHA-Gehalt der Daphnien könnte zu dem auch bewirken, dass planktivoren Fischen ein eventuell essenzieller Nährstoff vorenthalten wird.

Fettsäuren erwiesen sich dann als brauchbare Biomarker, wenn im Seston die Unterschiede im Fettsäuremuster zwischen den verschiedenen Probenentnahmetermenen groß waren. Sowohl in der Tsp. Bautzen als auch im GV waren die Fettsäuremuster von Seston und Daphnien verschieden. Die Unterschiede lagen darin begründet, dass Daphnien bestimmte Fettsäuren im Vergleich zum Seston anreichert (Öl-, Linol-, Arachidonsäure und EPA).

5. Wachstum juveniler Daphnien bei Fütterung mit Seston und Algen

5.1 Einleitung

Struktur und Dynamik planktischer Zönosen sind in hohem Maße von top-down und bottom-up Effekten bestimmt (z. B. LAMPERT 1985; MCQUEEN et al. 1986, 1989; WEISSE 1991; OSENBERG & MITTELBACH 1995; BRETT & GOLDMAN 1997). Der bottom-up Faktor, der auf die Entwicklung des Zooplanktons besonders stark beeinflusst, ist die Wachstum und Reproduktion limitierende Wirkung der Nahrung. Das Wachstum gilt als nahrungslimitiert, wenn die physiologisch maximal mögliche Wachstumsrate aufgrund von Ernährungsdefiziten nicht erreicht werden kann. Die maximal mögliche Wachstumsrate wird deshalb auch als ressourcengesättigte Wachstumsrate bezeichnet (LAMPERT & SOMMER 1999). Die Ernährungsdefizite können durch eine zu geringe Nahrungsmenge oder eine zu schlechte -qualität entstehen. Die Nahrungsmenge bis zu der das Wachstum limitiert ist ("incipient limiting level"), liegt für Daphnien bei einer Kohlenstoffkonzentration der fressbaren Partikel von etwa 0,2 - 0,5 mgC l⁻¹ (LAMPERT 1987; HESSEN & FAFENG 2000). Außer im Pelagial oligotropher Gewässer übersteigt die Kohlenstoffkonzentration des Seston im Allgemeinen diese Werte (WETZEL 1983). Demnach ist zu erwarten, dass in mesotrophen und produktiveren Gewässern für das Zooplanktons stets genügend Nahrung vorhanden sein sollte.

Dennoch kann auch in produktiven Gewässern Wachstum und Reproduktion des Zooplanktons nahrungsbedingt eingeschränkt sein (z. B. MOSS et al. 1991; BOERSMA & VIJVERBERG 1994a). Deshalb wird limitierenden qualitativen Eigenschaften der Nahrung zunehmend Bedeutung beigemessen (GULATI & DEMOTT 1997). Qualitätsbestimmende Eigenschaften sind neben Größe und Form der potenziellen Nahrungspartikel auch deren Toxizität. Besonders von Cyanobakterien kann eine toxische Wirkung auf Daphnien ausgehen (z. B. JUNGMANN & BENNDORF 1994). Aber auch für einen Stamm der Grünalge *Scenedesmus* wird von BOERSMA & VIJVERBERG (1994b) eine toxische Wirkung auf Daphnien in Betracht gezogen. In der jüngsten Vergangenheit wurden drei weitere Nahrungsqualitätsaspekte in den Mittelpunkt des Interesses und der Forschung gerückt (GULATI & DEMOTT 1997; STERNER & SCHULZ 1998):

- Die Verdaubarkeit der Nahrung, speziell des Phytoplanktons
- Die Limitation aufgrund der Verfügbarkeit chemischer Elemente, vor allem des Phosphors
- Die Limitation aufgrund der Verfügbarkeit biochemischer Moleküle, vor allem der Fettsäuren

Bestimmte Phytoplankter werden in teilweise großen Mengen ingestiert, können von den Zooplanktern aber nicht verdaut werden. Sie sind durch besondere Zellwandstrukturen oder gelatinöse Hüllen vor der Verdauung geschützt (PORTER 1975; WAGNER 1998). Darüber hin-

aus verändern Algen ihre Verdaubarkeit in Abhängigkeit des Nährstoffangebots und unter dem Einfluss ultravioletter Strahlung. Phosphor- bzw. Stickstoff-limitierte Grünalgen bilden verdauungsresistentere Zellwände aus als unlimitiert wachsende Algen (VAN DONK & HESSEN 1993; VAN DONK et al. 1997a; LÜRLING et al. 1997). Außerdem können Grünalgen der Gattung *Scenedesmus*, die in einer Kultur als Einzelzellen wachsen, unter dem Einfluss von Daphnien-Kairomonen Coenobien ausbilden und sich so dem Fraß durch das Zooplankton entziehen (LÜRLING & VAN DONK 1996).

Sind einzelne chemische bzw. biochemische Substanzen für eine limitierende Wirkung verantwortlich, handelt es sich um essenzielle Substanzen. Außer, dass eine Substanz essenziell ist, muss nach STERNER & SCHULZ (1998) noch eine weitere Voraussetzungen erfüllt sein, damit ein Nahrungsinhaltsstoff limitierend wirken kann. Er muss in einer geringen Konzentration in der Nahrung vorkommen, wobei gering auf drei verschiedene Weisen definiert werden kann: 1. geringer konzentriert in der Nahrung als im Konsumenten, 2. geringer konzentriert als sich durch die Berechnung von physiologischen oder Massebilanzierungs-Modellen erwarten lässt und 3. geringer konzentriert als zum Erreichen der maximalen Wachstumsrate aufgrund von Wachstumsexperimenten empirisch bestimmt wurde.

Die Limitation filtrierender Zooplankter durch chemische Elemente ist bisher für Stickstoff (N) und Phosphor (P) nachgewiesen worden. Dabei spielt Stickstoff für die Nahrungsqualität mariner Copepoden und Phosphor für die Nahrungsqualität limnischer Cladoceren eine wichtige Rolle (KIØRBOE 1989; HESSEN 1992; HASSET et al. 1997).

Experimente und Freilanduntersuchungen haben ergeben, dass für die Limitation von Daphnien nicht die absolute Konzentration von P in der Nahrung für die Stärke der Limitation ausschlaggebend ist, sondern das atomare Verhältnis von Kohlenstoff und Phosphor in der Nahrung (HESSEN 1992; URABE & WATANABE 1992; STERNER 1993). Begründet wird dieser Umstand mit Hilfe der Theorie der Stoichiometrie (STERNER 1995). Darin wird vorausgesetzt, dass sich Zooplankter bezüglich des betreffenden Elements in einer Homöostase befinden. Homöostase bedeutet, dass die Elemente Kohlenstoff und Phosphor im Organismus in einem konstanten Verhältnis zueinander stehen sollten, damit die physiologischen Vorgänge im Organismus optimal ablaufen. Um die Homöostase aufrechtzuerhalten, sollte in der Nahrung das Verhältnis dieser Elemente zueinander nicht zu sehr von den Verhältnissen im Konsumenten abweichen. Daphnien zeichnen sich durch ein relativ geringes C/P-Verhältnis aus, calanoide Copepoden, wie *Eudiaptomus*, haben dagegen ein sehr hohes C/P-Verhältnis (ANDERSEN & HESSEN 1991). Die Nahrung der Daphnien wirkt limitierend, wenn ein C/P-Verhältnis von 300 überschritten wird (URABE & WATANABE 1992; STERNER 1993). Neuere Untersuchungen von BRETT et al. (2000) haben ergeben, dass der tatsächliche Schwellenwert des C/P-Verhältnisses für Daphnien zwischen 225 und 375 liegt. Hohe C/P-Verhältnisse der Nahrung von Daphnien treten vor allem dann auf, wenn Nahrungsalgen selber P-limitiert sind

(z. B. VAN DONK et al. 1997a). Es ist jedoch unklar, welche physiologischen Erfordernisse das homöostatische Verhältnis von Kohlenstoff und Phosphor in Daphnien begründen, denn diese Elemente liegen im Organismus in den verschiedensten biologischen Molekülen vor und sind dadurch an den unterschiedlichsten physiologischen Vorgänge beteiligt (TANG & DAM 1999).

Von den biochemischen Substanzen können poly-ungesättigte Fettsäuren das Wachstum und die Reproduktion mariner und limnischer Zooplankter limitieren (JÓNASDÓTTIR 1994; BRETT & MÜLLER-NAVARRA 1997). Die essenziellen Fettsäuren α -Linolensäure (18:3 ω 3) und Eicosapentaensäure (EPA; 20:5 ω 3) wurden in verschiedenen Freilandstudien als limitierend für Daphnien genannt (MÜLLER-NAVARRA 1995a; MÜLLER-NAVARRA et al. 2000; WACKER & VON ELERT im Druck). WEILER & VOIGT (2000) fanden in der Tsp. Bautzen sehr hohe Korrelationen sowohl zwischen der Summe der gesättigten und mono-ungesättigten Fettsäuren mit 14 bis 18 C-Atomen und dem Daphnienwachstum als auch mit EPA und dem Daphnienwachstum. In einer weiteren Freilandstudie von DELANGE & ARTS (1999) waren die Phospholipide von allen untersuchten Parametern diejenigen, die am ehesten für eine Wachstumslimitierung von *D. magna* verantwortlich gemacht werden konnten. Aus den Arbeiten von GOULDEN et al. (1999) und ELSER et al. (2001) ist dagegen bekannt, dass bei Untersuchungen an insgesamt fünf Seen weder Lipide noch essenzielle Fettsäuren für die festgestellte Wachstumslimitation³ von Daphnien verantwortlich waren.

Im folgenden Kapitel wird einerseits untersucht, ob und wann das Wachstum der Daphnien im Großen Vätersee (GV) 1998 durch die Nahrung limitiert war und ob quantitative und/oder qualitative Faktoren eine Rolle spielten. Darüber hinaus wird der Bedarf der Daphnien insbesondere an α -Linolensäure und EPA kritisch beleuchtet.

5.2 Ergebnisse

Nach einem Rückgang ab Anfang Mai erreichte die Kohlenstoffkonzentration des Sestons (< 30 μ m) mit 0,4 mgC l⁻¹ am 25.5.98 seinen niedrigsten Wert (Abb. 14a). Bis Ende Juni kam es im weiteren Verlauf zu einem stetigen Anstieg der Konzentration auf 0,81 mgC l⁻¹ am 22.6.98. Während der restlichen Untersuchungszeit lag der POC bei durchschnittlich 0,84 mgC l⁻¹.

³ Die beiden Begriffe Wachstums- und Nahrungslimitation werden in diesem Kapitel synonym gebraucht. Dabei ist mit Wachstumslimitation stets die Limitation des Wachstums der Versuchstiere und mit Nahrungslimitation stets die Limitation des Wachstums durch eine mangelhafte Ernährung gemeint.

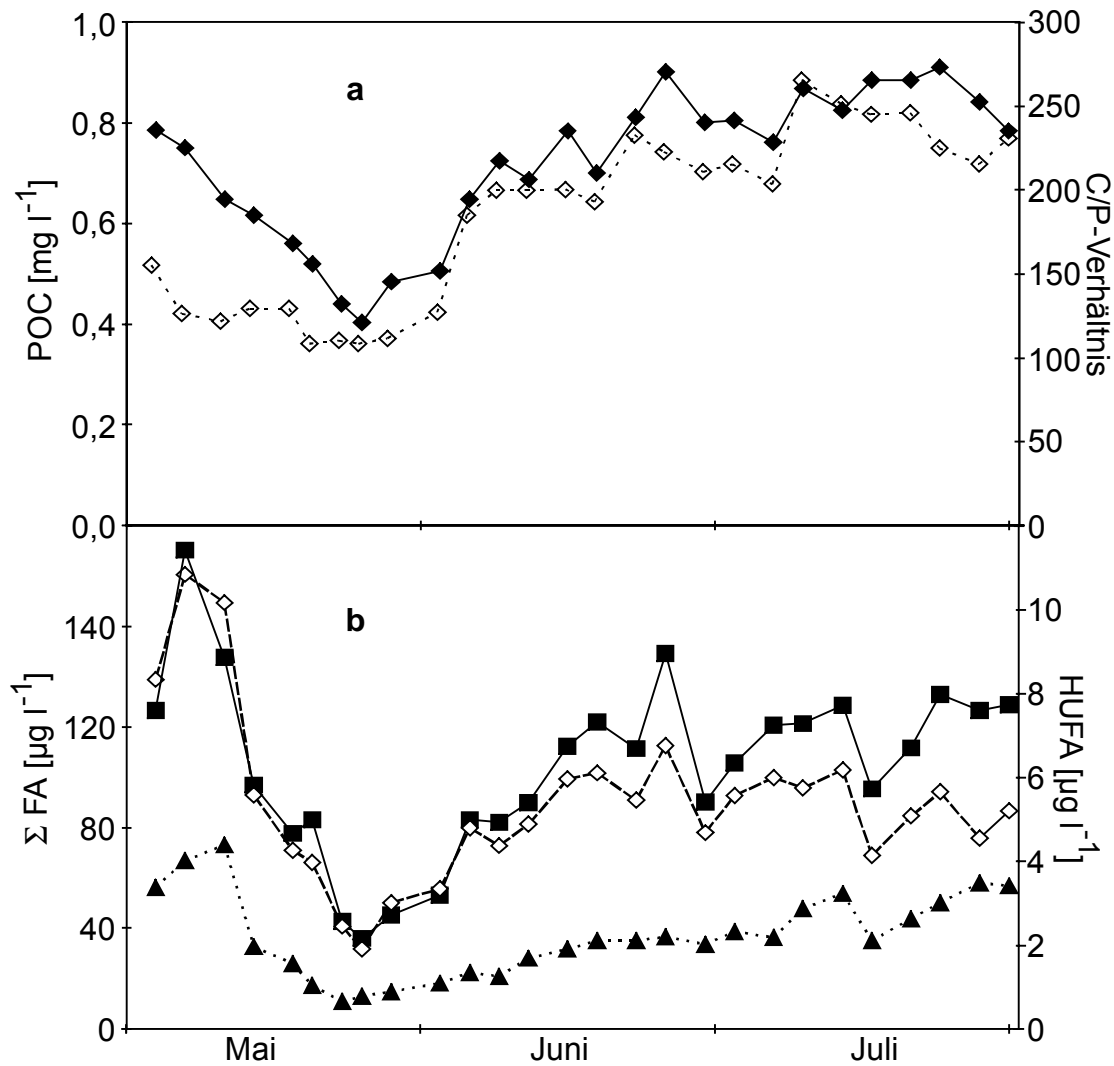


Abb. 14: Zeitlicher Verlauf verschiedener Parameter des Sestons (< 30 µm) im Großen Vätersee 1998: a: Partikulärer organischer Kohlenstoff (POC; volle Rauten), molares Verhältnis von Kohlenstoff zu Phosphor (C/P; leere Rauten). b: Summe der aller Fettsäuren (Σ FA; Quadrate), α-Linolen- (18:3ω3; HUFA; Rauten) und Eicosapentaensäure (20:5ω3; HUFA; Dreiecke).

Das molare Verhältnis von POC zu partikulärem Phosphor (C/P) lag stets unter 300. Selbst Werte über 225 wurden außer am 22.6.98 erst ab dem 9.7.98 erreicht. Während der Zeit geringer POC-Konzentrationen war das C/P-Verhältnis besonders niedrig. Die Summe aller Fettsäuren, die in sämtlichen Proben nachgewiesen werden konnten (vgl. Kap. 3), hatte Ende Mai ihre geringste Konzentration (Abb. 14b). Die Gesamtfettsäurekonzentration sank nach einem Maximum von 152 µg l⁻¹ am 7.5.98 auf 28,6 µg l⁻¹ am 25.5.98 ab. Bis Ende Juni stieg die Gesamtfettsäurekonzentration auf ca. 100 µg l⁻¹ an. Dieser Wert blieb bis Ende Juli nahezu unverändert. Die α-Linolensäure (18:3ω3) erreichte ebenfalls am 7.5.98 mit 10,8 µg l⁻¹ den höchsten Wert. Danach fiel die Konzentration auf 1,9 µg l⁻¹ am 25.5.98. Der Anstieg danach führte, wie bei der Gesamtfettsäurekonzentration, zu nicht so hohen Werten wie vor dem Minimum. Vom 11.6.98 an lagen die Werte relativ konstant zwischen 4,5 µg l⁻¹ und

6,5 $\mu\text{g l}^{-1}$. Die Konzentration von EPA fiel von 4,37 $\mu\text{g l}^{-1}$ am 11.5.98 auf 0,66 $\mu\text{g l}^{-1}$ am 23.5.98. Auch an den beiden darauf folgenden Terminen (25.5.98 bzw. 28.5.98) lagen die Konzentrationen von EPA unter 1 $\mu\text{g l}^{-1}$ (0,78 $\mu\text{g l}^{-1}$ bzw. 0,87 $\mu\text{g l}^{-1}$). Ein nahezu konstanter Anstieg der Konzentrationen auf über ca. 3,5 $\mu\text{g l}^{-1}$ setzte sich bis zum Ende der Untersuchungszeit fort.

Der Quotient zwischen dem höchsten und niedrigsten Wert lag bei den Fettsäurekonzentrationen wesentlich höher als bei der POC-Konzentration des Sestons. Hatte dieser Quotient beim POC den Wert 2, so lag er schon bei der Gesamtfettsäurekonzentration bei 5,3. Für die

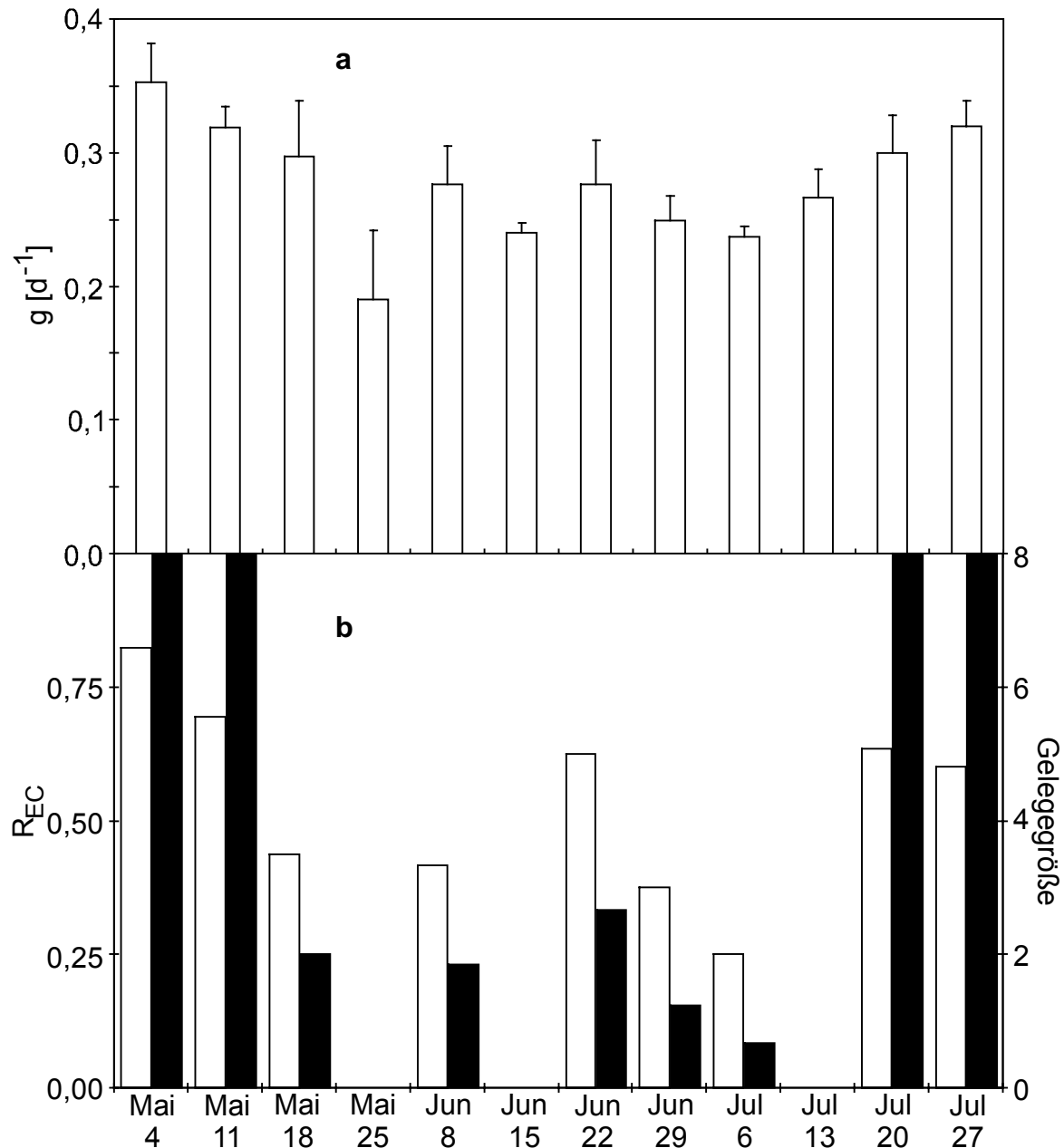


Abb. 15: Wachstumsversuche mit neonaten *D. hyalina* gefüttert mit natürlichem Seston (< 30 μm) aus dem Großen Vätersee 1998 a: Biomasse-Wachstumsraten (g) Fehlerbalken: SE (Standardfehler) b: Anteil Eier tragender Tiere (R_{EC} ; weiß) und deren Gelegegrößen (schwarz) bei Versuchsende.

Konzentrationen der beiden poly-ungesättigten Fettsäuren α -Linolensäure und EPA war der Quotient zwischen dem höchsten und niedrigsten Wert 5,7 bzw. 6,7.

Die somatische Wachstumsrate der mit natürlichem Seston gefütterten Daphnien war in der Woche vom 4.5.98 mit $0,35 \text{ d}^{-1}$ am höchsten (Abb. 15). Auch in den beiden darauf folgenden Wochen wurden Wachstumsraten von $\geq 0,3 \text{ d}^{-1}$ erreicht. Erst in den letzten beiden Versuchen wurden wieder ähnlich hohe Werte erzielt. In der Zwischenzeit wurden Wachstumsraten zwischen $0,24 \text{ d}^{-1}$ und $0,28 \text{ d}^{-1}$ gemessen. Lediglich in der letzten Maiwoche war die Wachstumsrate mit $0,19 \text{ d}^{-1}$ noch geringer. In dieser Woche war auch die ontogenetische Entwicklung so langsam, dass zum Versuchende noch kein Tier die Geschlechtsreife erreicht hatte. Dies war auch in den Wochen vom 15.6.98 und 13.7.98 der Fall. Nur in den beiden ersten und letzten Wochen konnten alle Tiere die Geschlechtsreife erreichen. In der übrigen Zeit war der Anteil geschlechtsreifer Tiere unter 50 %. In den Gelegen wurden durchschnittlich 2 - 6,5 Eier gefunden. Die Gelege waren dann am größten, wenn viele Tiere die Geschlechtsreife erreichten.

Sämtliche Regressionen [Gleichung (6)] zwischen den verschiedenen Nahrungsvariablen (C/P-Verhältnis, POC- und Fettsäurekonzentrationen) und der somatischen Wachstumsraten von *D. hyalina* waren nicht signifikant (nicht dargestellt). Die berechneten Bestimmtheitsmaße waren zwar stets positiv jedoch immer $< 0,3$.

Die verfütterten Phytoplankter unterschieden sich nicht nur sehr stark in ihrem Fettsäuremuster (Tab. 6), sondern auch im spezifischen Fettsäuregehalt (Tab. 11). Der Unterschied zwischen dem spezifischen Gesamtfettsäuregehalt von *N. limnetica* und *C. minor* war gering. Dagegen machte der spezifische Gesamtfettsäuregehalt des Cyanobakteriums *Aphanothece* sp. mit $152 \mu\text{gFA mgC}^{-1}$ nur die Hälfte des Gehalts der beiden anderen Phytoplankter aus. Im Vergleich zum spezifischen Fettsäuregehalt des Sestons im GV zwischen dem 4.5.98 und dem 30.7.98 (Abb. 14) war dieser Wert von *Aphanothece* sp. immer noch hoch. Nur an den beiden ersten Untersuchungstagen wurde er überschritten. Das C/P-Verhältnis von *Aphanothece* sp., *C. minor* und *N. limnetica* in den Chemostatkulturen war 163, 109 bzw. 115.

Die Daphnien hatten in den verschiedenen Versuchsansätzen die in Tab 12 angegebenen Konzentrationen an α -Linolensäure, EPA und der Summe der Fettsäuren zur Verfügung. Die mit *Aphanothece* gefütterten Tiere mussten ohne die beiden letzt genannten poly-ungesättigten Fettsäuren auskommen. Die mit *C. minor* gefütterten Daphnien mussten auf EPA verzichten, hatten aber schon bei einer Algenkonzentration von $0,1 \text{ mgC l}^{-1}$ $5,72 \mu\text{g l}^{-1}$ α -Linolensäure zur Verfügung. Das entspricht etwa der Konzentration wie sie im Seston des GV ab Mitte Juni auftrat. Die mit *N. limnetica* gefütterten Tiere mussten auf α -Linolensäure

Tab. 11: Spezifischer Fettsäuregehalt [$\mu\text{gFA mgC}^{-1}$] der verfütterten Picoplankter.

Fettsäure	<i>Aphanothece</i> sp.	<i>C. minor</i>	<i>N. limnetica</i>
14:0	32,6	5,64	27,3
14:1 ω 5	1,69	1,83	3,17
15:0	-	1,89	2,19
16:0	32,3	58,4	70,8
16:1 ω 7	80	12,2	106
16:1 ω 5	-	-	1,09
16:2 ω 4	-	-	1,82
unident. 1	-	20,1	-
unident. 2	-	32,6	-
17:0	-	-	1,29
18:0	1,87	3,07	2,49
18:1 ω 9	1,29	18,7	18,8
18:1 ω 7	1,61	3,2	1,89
18:2 ω 6	0,51	102	11,3
18:3 ω 6	-	-	-
18:3 ω 3	-	57,2	-
20:4 ω 6	-	-	14,3
20:5 ω 3	-	-	85,5
Σ FA	152	312	348

Tab. 12: Konzentrationen verschiedener Fettsäuren [$\mu\text{g l}^{-1}$] in der Nahrungssuspension bei unterschiedlichen Nahrungsorganismen und -konzentrationen.

Nahrungskonzentration	Fettsäurekonzentration [$\mu\text{g l}^{-1}$]		
	18:3 ω 3	20:5 ω 3	Σ FA
<i>Aphanothece</i> sp. [mgC l^{-1}]			
0,1	-	-	15,2
0,4	-	-	60,8
0,8	-	-	122
<i>C. minor</i> [mgC l^{-1}]			
0,05	2,86	-	15,6
0,1	5,72	-	31,2
0,4	22,9	-	125
0,8	45,8	-	250
1,6	91,5	-	500
<i>N. limnetica</i> [mgC l^{-1}]			
0,05	-	4,28	17,4
0,1	-	8,55	34,8
0,4	-	34,2	139
0,8	-	68,4	278
1,6	-	137	557

verzichten, hatten aber schon bei der geringsten Futterkonzentration soviel EPA zur Verfügung, wie es im Seston des GV nur am 14.5.98 gemessen werden konnte. Ansonsten war

die EPA-Konzentration im GV deutlich geringer. Aufgrund der Nachweisgrenze der Fettsäureanalysen kann davon ausgegangen werden, dass die Konzentration an α -Linolensäure in *N. limnetica* und EPA in *C. minor* kleiner als $0,07 \mu\text{g mgC}^{-1}$ bzw. $0,06 \mu\text{g mgC}^{-1}$ war. Deshalb war die Konzentration dieser Fettsäuren in den entsprechenden Versuchsansätzen selbst bei der höchsten Nahrungskonzentrationen stets $< 0,15 \mu\text{g l}^{-1}$.

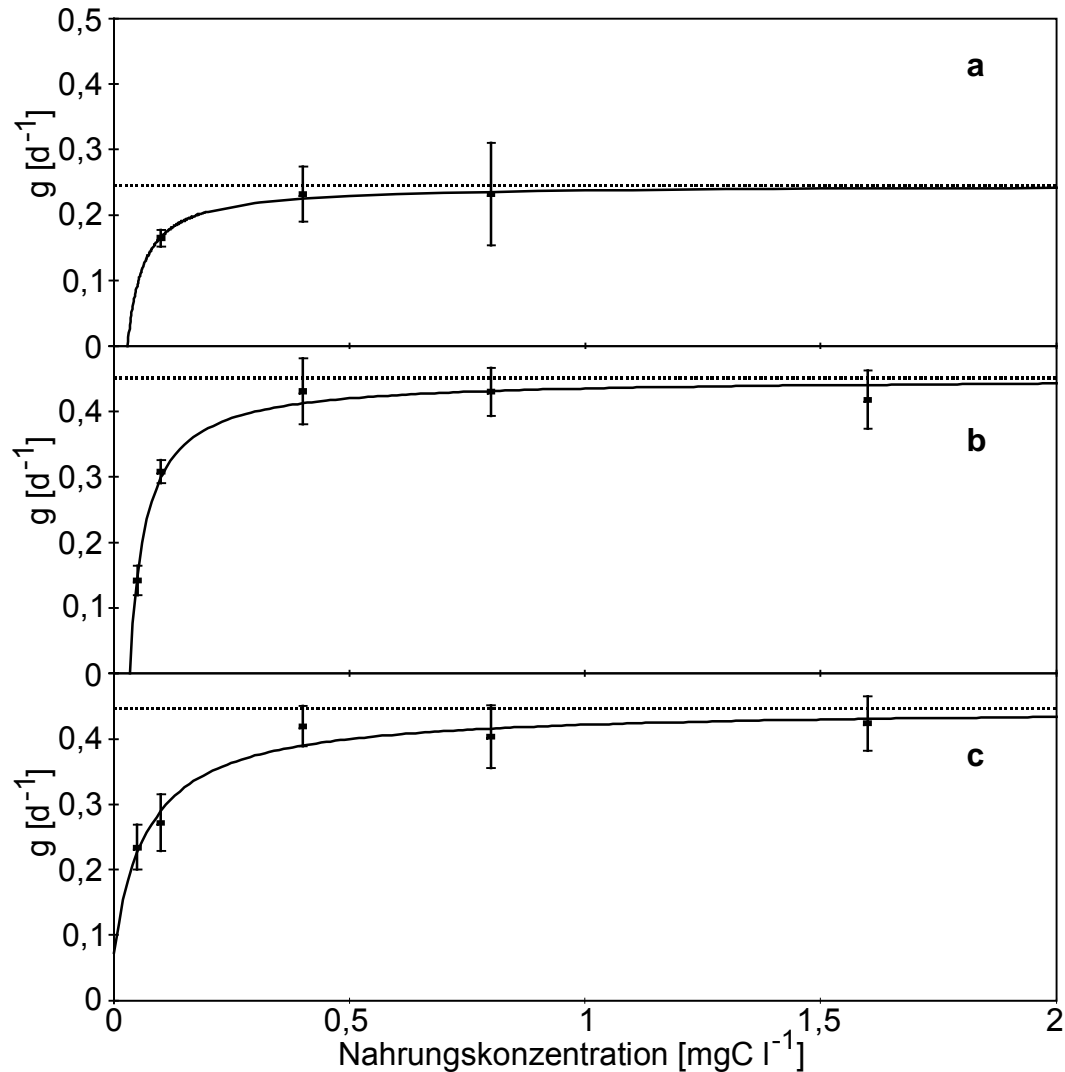


Abb. 16: Hyperbolische Regressionen ($y = \frac{a \cdot x}{b + x} + c$) der Konzentrationen von *Aphanothece* sp. (a), *C. minor* (b) und *N. limnetica* (c) und der Wachstumsrate (g) von neonaten *D. hyalina* bei 5-tätiger Versuchsdauer. Gestrichelte Linie: Maximale Wachstumsrate (g_{\max}); Fehlerbalken: SE (Standardfehler).

Bei zunehmender Nahrungskonzentration erhöhte sich die Mortalität der Versuchstiere, wenn *Aphanothece* gefüttert wurde. Im Versuch mit der höchsten Konzentration starben alle Versuchstiere vor Versuchende. Die geringe Anzahl von Datenpunkten führte deshalb auch dazu, dass die Regression von Nahrungskonzentration und Wachstumsrate trotz des sehr hohen Bestimmtheitsmaßes nicht signifikant war (Abb. 16 und Tab. 13). Die Regressionen mit den beiden anderen Nahrungsalgen waren dagegen signifikant. In diesen Versuchen

Tab. 13: Hyperbolische Regressionen ($y = \frac{a \cdot x}{b + x} + c$) der Nahrungskonzentrationen der Picoplankter und der Wachstumsrate (g) von neonaten *D. hyalina* bei 5-tätiger Versuchsdauer. g_{\max} : maximale Wachstumsrate; r^2 : Bestimmtheitsmaß; n. s.: nicht signifikant; *: $p < 0,05$.

Nahrung	g_{\max}	r^2	p
<i>Aphanothece</i> sp.	0,246	0,97	n. s.
<i>C. minor</i>	0,447	0,95	*
<i>N. limnetica</i>	0,45	0,98	*

wurde keine Mortalität festgestellt. In allen Versuchen war ab einer Nahrungskonzentration von 0,4 mgC l⁻¹ keine Steigerung der Wachstumsrate festzustellen. Die g_{\max} war mit *C. minor* und *N. limnetica* als Nahrung gleich hoch. Sie lag mit $g = 0,45 \text{ d}^{-1}$ deutlich höher als die höchsten Wachstumsraten, die mit natürlichem Seston als Futter beobachtet wurden (vgl. Abb. 15). Die maximale Wachstumsrate mit *Aphanothece* als Futter ($g = 0,25 \text{ d}^{-1}$) war etwa so hoch wie die Wachstumsraten mit Seston als Futter zwischen dem 8.6.98 und dem 13.7.98.

Von den mit *Aphanothece* gefütterten Tieren erreichte nur eines die Geschlechtsreife (Abb. 17) und zwar in dem Versuchsansatz mit 0,8 mgC l⁻¹, bei dem nur sehr wenige Tiere das Versuchende erlebten (20 % Überlebende). In dem Ansatz bei der nächst niedrigeren Konzentration erreichte keines der Versuchstiere die Geschlechtsreife, obwohl der Prozentsatz der Überlebenden zu Versuchende wesentlich höher war (70 % Überlebende). In den Versuchen mit den beiden anderen Picoplanktern hatte gegen Versuchende keines der Versuchstiere ein Gelege, wenn die Nahrungskonzentration 0,1 mgC l⁻¹ oder geringer war. War die Nahrungskonzentration höher, so entwickelten sich alle oder nahezu alle Versuchstiere bis zur Geschlechtsreife. Die durchschnittliche Gelegegröße der Eier tragenden Adulten von ca. fünf Eiern war in allen Versuchen annähernd gleich. Nur in dem Versuch mit 0,4 mgC l⁻¹ *N. limnetica* als Futter enthielten die Gelege durchschnittlich deutlich mehr als sechs Eier. Ähnliche Gelegegrößen wurden in den beiden ersten und letzten Versuchen mit Seston als Futter festgestellt (vgl. Abb. 15). In diesen Versuchen war auch die Rate geschlechtsreifer Tiere gleich hoch. Nur am 22.6.98 wurden bei einem geringen Prozentsatz geschlechtsreifer Tiere auch Gelege mit durchschnittlich fünf Eiern beobachtet.

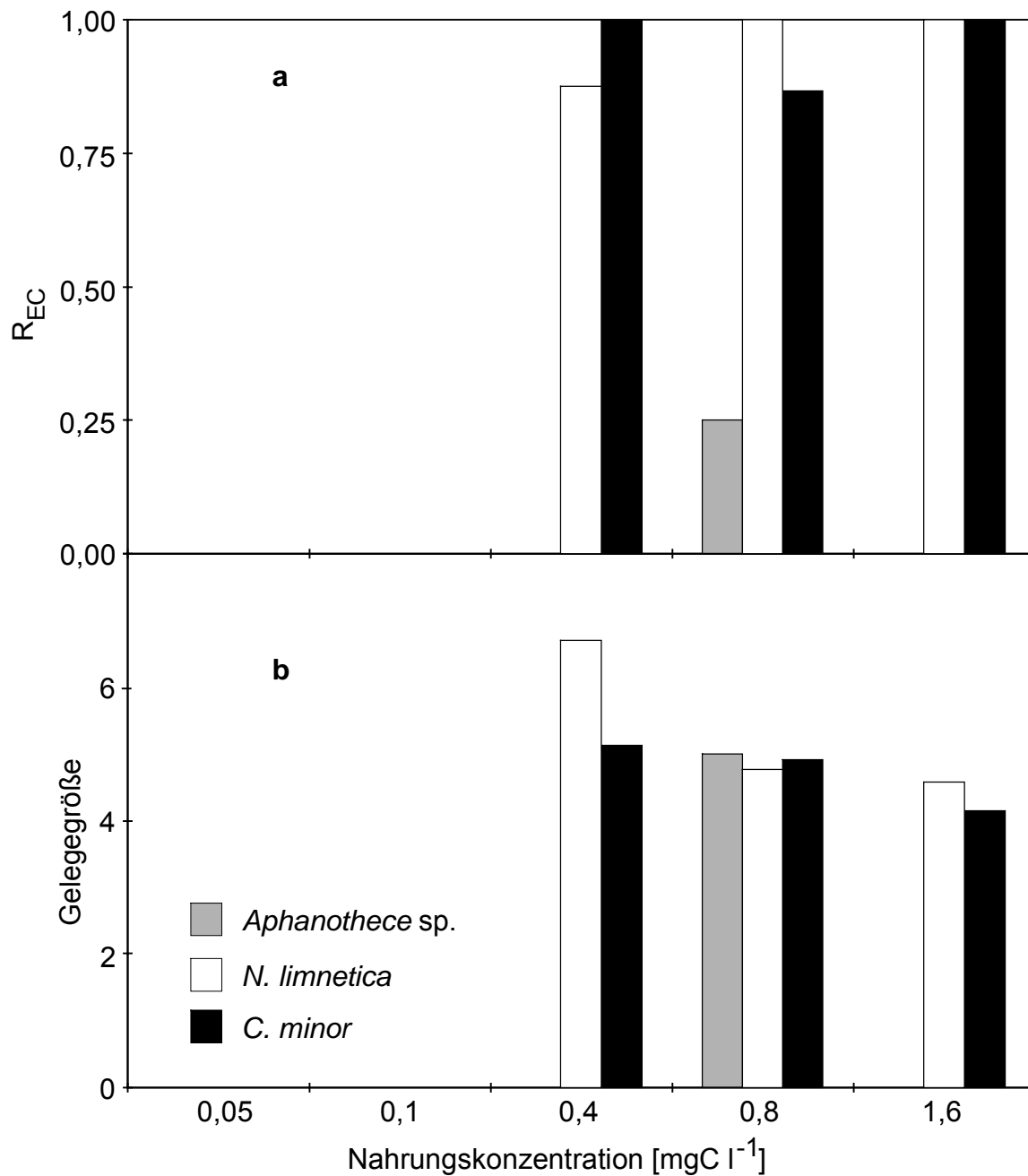


Abb. 17: Anteil Eier tragender Tiere (R_{EC})(a) und Gelegegrößen (b) zum Ende der Wachstumsversuche mit unterschiedlichen Nahrungskonzentrationen verschiedener Pico-plankter, die an neonate *D. hyalina* verfüttert wurden.

5.3 Diskussion

Das Wachstum der Daphnien im GV war während der gesamten Untersuchungszeit nahrungslimitiert. Da den Daphnien stets eine ausreichende Nahrungsmenge zur Verfügung stand, wurde die Limitation durch qualitative Eigenschaften der Nahrung hervorgerufen. Jedoch war keiner der untersuchten Nahrungsqualitätsfaktoren für die Nahrungslimitation

verantwortlich. Deshalb muss es neben den untersuchten Nahrungsqualitätsfaktoren noch einen oder mehrere weitere Nahrungsqualitätsfaktoren geben, welche die Wachstumslimitation der Daphnien im GV verursacht haben.

Die maximalen Wachstumsraten (g_{\max}) der Daphnien mit *C. minor* bzw. *N. limnetica* als Futter wurden von den mit Seston gefütterten Tieren nicht annähernd erreicht. Deshalb wird das Wachstum der mit Seston gefütterten Daphnien über den gesamten Untersuchungszeitraum hinweg als nahrungslimitiert angesehen. Die Reproduktion war allerdings nur zwischen Mitte Mai und Mitte Juli ernährungsbedingt eingeschränkt.

Da die Konzentrationen an partikulärem Kohlenstoff im GV stets $\geq 0,4 \text{ mgC l}^{-1}$ war, kann davon ausgegangen werden, dass den Daphnien stets eine ausreichende Menge an POC zur Verfügung stand. In den Wachstumsversuchen mit Algen als Futter war in allen Fällen bereits bei einer Nahrungskonzentration von $0,4 \text{ mgC l}^{-1}$ das Wachstum maximal. Die POC-Konzentration, bei der eine Limitation einsetzt, wird in verschiedenen Studien mit $0,2 - 0,5 \text{ mgC l}^{-1}$ angegeben (LAMPERT 1987; HESSEN & FAAFENG 2000). Da solch geringen Konzentrationen im Seston des GV nie unterschritten wurden, waren deshalb qualitative Eigenschaften des Sestons dafür verantwortlich, dass die Daphnien trotz ausreichender Nahrungsmenge unterhalb ihrer maximalen Wachstumsrate blieben.

Keiner der Nahrungsqualitätsfaktoren, die derzeit die wissenschaftliche Diskussion bestimmen (DEMOTT & GULATI 1997; STERNER & SCHULZ 1998), kam als alleiniger das Wachstum der Daphnien limitierender Faktor im GV in Frage. Weder mit dem C/P-Verhältnis noch mit einer eventuelle Fraßresistenz des Phytoplanktons noch mit einer bestimmten Fettsäure konnte die über die gesamte Untersuchungszeit andauernde Wachstumslimitation erklärt werden.

Dass das C/P-Verhältnis im GV nicht als Wachstum limitierender Faktor in Frage kam, stimmt mit der Ansicht überein, dass erst C/P-Verhältnisse über 300 als Wachstum limitierend gelten (URABE et al. 1997; STERNER & SCHULZ 1998; BOERSMA 2000). Im GV wurde dagegen maximal ein C/P-Verhältnis von 265 erreicht. Allerdings geben BRETT et al. (2000) an, dass der eigentliche Schwellenwert für eine Limitation zwischen 225 und 375 liegt. Im GV war das C/P-Verhältnis an 7 von 30 Untersuchungsterminen ≥ 225 . Damit würde zumindest im Juli eine Limitation, die auf Phosphormangel beruht, in Betracht kommen. Die Untersuchungen von DEMOTT & GULATI (1999) lassen jedoch eher auf einen Schwellenwert jenseits von 300 als unterhalb schließen. In einer fünf Jahre dauernden Studie am See Breukeleveen (Die Niederlande) beobachteten die Autoren Abundanzen von Daphnien bis $> 100 \text{ Ind. l}^{-1}$, was auf zeitweise hohe Wachstumsraten schließen lässt. Das C/P-Verhältnis des Sestons in diesem See war jedoch stets ≥ 300 .

Eine Limitation des Daphnienwachstum durch Fraßresistenz des Phytoplanktons ($< 30 \mu\text{m}$) erscheint ebenfalls sehr unwahrscheinlich. Die im GV auftretenden Phytoplankter (siehe

Kap. 3) gelten grundsätzlich als fressbar und assimilierbar (z. B. LAMPERT 1987). Jedoch können unter Nährstoff- und hier besonders unter P-Mangel leidende Grünalgen, darunter auch Vertreter der im GV vorkommenden Gattung *Chlamydomonas*, dickere Zellwände ausbilden und dadurch eine geringere Verdaubarkeit erreichen (VAN DONK & HESSEN 1993; VAN DONK et al. 1997a, b). Da das Algenwachstum im GV als nicht oder nur schwach nährstofflimitiert angesehen werden kann (KASPRZAK et al. 2000), waren die Algen der fressbaren Größenfraktion von den Daphnien sicherlich gut verwertbar. Außerdem geht mit den P-Mangel bedingten morphologischen Veränderungen der Zellwand offenbar auch eine Veränderung des C/P-Verhältnisses dieser Algen einher. So haben in der Regel unter P-Mangel leidende Grünalgen ein C/P-Verhältnis von über 600 (VAN DONK & HESSEN 1993; VAN DONK et al. 1997a, b; BOERSMA 2000)

Eine Wachstumslimitation durch einen Mangel an bestimmten poly-ungesättigten Fettsäuren erscheint, wenn überhaupt, nur Ende Mai und Anfang Juni möglich. In der Literatur ergaben sich aufgrund korrelativer Studien mit natürlichem Seston als Futter für die beiden Fettsäuren α -Linolensäure und EPA verschiedene Schwellenwerte (ILL), unterhalb derer schien das Wachstum der Daphnien von der jeweiligen Fettsäure limitiert zu sein. So erhöhte sich die Wachstumsrate von *D. galeata* nicht mehr oberhalb einer Konzentration an α -Linolensäure von $4 \mu\text{g l}^{-1}$, wenn die Tiere mit Seston aus dem Bodensee gefüttert wurden (WACKER & VON ELERT im Druck, Fig. 4). MÜLLER-NAVARRA (1995a) fand eine sehr hohe Korrelation zwischen der Konzentration von EPA und dem Wachstum von *D. galeata* unterhalb einer EPA-Konzentration von $0,7 \mu\text{g l}^{-1}$. WEILER & VOIGT (2000) geben für *D. galeata* einen Schwellenwert von $1,46 \mu\text{g l}^{-1}$ für EPA an. Nimmt man für die in der vorliegenden Arbeit verwandte etwa gleich große Art *D. hyalina* die gleichen Schwellenwerte an, wie für die sehr nah verwandte Art *D. galeata*, ergibt sich im GV eine mögliche Wachstumslimitation durch diese beiden Fettsäuren zwischen dem 20.5.98 und 2.6.98 (α -Linolensäure) bzw. 20.5.98 und 8.6.98 (EPA). Da jedoch in diesem Zeitraum lediglich drei Wachstumsexperimente durchgeführt wurden, macht eine Regressionsanalyse zwischen der Konzentration einer Fettsäure und dem Daphnien-Wachstum, beschränkt auf diesen Zeitraum, keinen Sinn. Die Kulturexperimente mit *C. minor* und *N. limnetica* verdeutlichen, dass die Tiere hohe Wachstumsraten auch ohne einer dieser beiden Fettsäuren erreichen können. Da im Seston jedoch immer höhere Konzentrationen an α -Linolensäure als in *N. limnetica* und mehr EPA als in *C. minor* vorlagen und die Wachstumsraten dennoch nie so hoch waren, wie mit einer dieser Algen, scheint eine Limitierung des Wachstums durch eine der beiden Fettsäuren auch in der Zeit zwischen dem 20.5.98 und dem 8.6.98 nicht wahrscheinlich. Bei den Experimenten vom 15.6.98, 29.6.98 und 6.7.98 waren im Seston höhere Konzentrationen als die oben angegebenen Schwellenwerte an α -Linolensäure und EPA zu finden. Jedoch waren bei diesen Experimenten keine höheren Wachstumsraten zu beobachten als bei der Fütterung von

Aphanothece sp., die keine der beiden Fettsäuren enthält. Auch dies spricht nicht dafür, dass α -Linolensäure oder EPA den Nahrungsqualitätsfaktor dargestellt haben, der die Limitierung des Daphnienwachstums im GV verursachte. Die Ergebnisse der Kulturexperimente mit *C. minor* und *N. limnetica* als Futter lassen es sogar fragwürdig erscheinen, ob Daphnien überhaupt einen substanziellen Bedarf an einer dieser beiden Fettsäuren haben. Auch in anderen Studien konnten hohe Wachstumsraten mit (Grün-)Algen erzielt werden, die kein oder nur sehr geringe Konzentrationen an EPA enthielten (z. B. MÜLLER-NAVARRA 1995b; VON ELERT eingereicht). Allerdings ließen sich diese Wachstumsraten unter Zugabe von EPA oder EPA-haltiger Lipidemulsionen noch steigern (WEERS & GULATI 1997; VON ELERT eingereicht). Dass Daphnien auch ohne α -Linolensäure in der Nahrung hohe Wachstumsraten erreichen, wurde erstmals mit dieser Arbeit gezeigt werden. Cyanobakterien, die wie *Aphanothece* sp. keine dieser beiden Fettsäuren enthalten, gelten aufgrund dieses Mangels als schlechtes Futter (z. B. AHLGREN et al. 1990; DEMOTT & MÜLLER-NAVARRA 1997). Für *Synechococcus elongatus*, einem chroococalen Cyanobakterium, dessen Fettsäurezusammensetzung der von *Aphanothece* sp. sehr ähnlich ist, konnten VON ELERT & WOLLFROM (eingereicht) jedoch zeigen, dass dessen schlechte Nahrungsqualität weder durch ein Defizit an α -Linolensäure noch an EPA begründet ist. Selbst die α -Linolensäure enthaltenden fädigen Cyanobakterien *Aphanizomenon flexuosum* und *Anabaena* (PCC 7120) stellen, wie andere Cyanobakterien, kein gutes Futter für Daphnien dar (ARNOLD 1971; KURMAYER 2001, pers. Mitt.). Allerdings gibt es auch Cyanobakterien, wie ein Stamm von *Aphanizomenon gracile* und verschiedene Stämme von *Microcystis* sp., die als gutes Daphnienfutter angesehen werden können (DE BERNARDI et al. 1981; NICKLISCH, IGB, pers. Mitt.). Sowohl bei *Aphanizomenon* als auch bei *Microcystis* kann man davon ausgehen, dass sie zumindest Linol- und α -Linolensäure eventuell auch noch weitere C18-polyen-Fettsäuren enthalten (COHEN et al. 1995; OTSUKA et al. 1999; KURMAYER 2001).

Auch wenn keiner der untersuchten Nahrungsqualitätsfaktoren ursächlich mit der Nahrungslimitation der Daphnien im GV 1998 in Zusammenhang gebracht werden konnte, so kann doch nicht ausgeschlossen werden, dass einer oder mehrere dieser Faktoren kurzzeitig für die limitierende Wirkung der Nahrung verantwortlich gewesen sein können. Bisherige Studien, welche die Limitierung von Daphnien aufgrund mangelnder Nahrungsqualität zum Gegenstand hatten, versuchten lediglich einen Qualitätsfaktor zu finden, der über die gesamte Untersuchungszeit für die Limitierung des Wachstums verantwortlich gewesen sein soll, selbst, wenn über eine vollständige Vegetationsperiode untersucht wurde (MÜLLER-NAVARRA 1995a; STERNER 1998; DELANGE & ARTS 1999; DEMOTT & GULATI 1999; GOULDEN et al. 1999; WEILER & VOIGT 2000; WACKER & VON ELERT im Druck). Dabei wurde die Möglichkeit nicht in Betracht gezogen, dass ein bestimmter Nahrungsqualitätsfaktor nur für eine kurze

Zeit das Wachstum von Daphnien bestimmen kann, um dann von einem anderen limitierend wirkenden Nahrungsqualitätsfaktor abgelöst zu werden.

In der Arbeit von MÜLLER-NAVARRA (1993) gibt es jedoch einen deutlichen Hinweis darauf, dass im natürlichen System während eines längeren Zeitraums mehr als ein Nahrungsqualitätsfaktor das Wachstum von Daphnien begrenzen kann: Bei Algen (*Cyclotella*, *Cryptomonas* oder *Scenedesmus*) als Futter erreichten die Daphnien Wachstumsraten von bis zu $g = 0,4 \text{ d}^{-1}$ (MÜLLER-NAVARRA 1993; Abb. 2.5.). Weitere Wachstumsversuche wurden unter sonst gleichen Versuchsbedingungen mit Seston als Nahrung durchgeführt. Die Wachstumsraten, die mit Seston als Futter beobachtet werden konnten, waren sämtlich $g < 0,3 \text{ d}^{-1}$. Damit blieben die Wachstumsraten der mit Seston gefütterten Tiere bei allen Experimenten deutlich hinter den maximalen Wachstumsraten zurück, die bei sehr guter Ernährung mit Algen erreicht wurden. Dabei wird deutlich, dass auch in der Studie von MÜLLER-NAVARRA (1993) das Wachstum der Daphnien während des gesamten Untersuchungszeitraums nahrungsbedingt limitiert war. Für EPA-Konzentrationen bis ca. $0,7 \mu\text{g l}^{-1}$ war das Wachstum von mit Seston gefütterten Daphnien sehr hoch mit dieser Fettsäure korreliert. Daraus wurde geschlossen, dass EPA den Wachstum limitierenden Faktor darstellt. Oberhalb dieser Konzentration stellte sich ein Sättigungszustand ein, sodass bei ca. 16 von 23 Wachstumsexperimenten eine Limitation aufgrund von EPA-Mangel angenommen wurde (MÜLLER-NAVARRA 1993; Abb. 4.6.). Jedoch für mindestens 7 der 23 Wachstumsversuche müssen ein oder mehrere andere Nahrungsqualitätsfaktoren als EPA für die Limitation verantwortlich gewesen sein, da bei diesen sieben Versuchen eine Erhöhung der EPA-Konzentration keine Steigerung der Wachstumsrate erbrachte, die Wachstumsrate aber dennoch nicht maximal war. Dagegen dürfte eine mengenmäßig ausreichende Nahrungsversorgung an diesen sieben Terminen sichergestellt gewesen sein, da die POC-Konzentrationen des Sestons zwischen $0,35 \text{ mgC l}^{-1}$ und $0,45 \text{ mgC l}^{-1}$ wahrscheinlich schon nicht mehr limitierend waren und zu den neun höchsten der gesamten Untersuchungsperiode gehörten.

Bei Wachstumsversuchen von Daphnien mit Seston aus dem Bodensee als Futter fanden WACKER & VON ELERT (im Druck) eine sehr hohe Korrelation bei einer nicht lineare Regression zwischen der Konzentration an α -Linolensäure im Seston und dem Wachstum juveniler Daphnien. Nur die Daten eines von neun Experimenten wichen von dieser Regression deutlich ab. Für diesen Termin maßen die Autoren ein C/P-Verhältnis des Sestons von 300, was auf eine befristete Limitation des Daphnienwachstums durch Phosphormangel hindeutete.

Beim Vergleich der maximalen Wachstumsraten von Daphnien, die mit Algen bzw. Seston gefüttert wurden, muss einschränkend festgestellt werden, dass das Wachstum der Daphnien bei Seston als Nahrung auch aus anderen Gründen als einer Nahrungslimitation zurückbleiben kann. Das für die Wachstumsversuche verwandte Seston war in dem Wasser des

Herkunftsgewässers suspendiert. In diesem Wasser können sich von Fischen abgegebene chemische Signalstoffe befinden. Daphnien können auf diese Stoffe unter anderem mit einer Verlangsamung ihres Längenwachstums, einer Vergrößerung der ersten Gelege und dem frühzeitigen Erreichen der Geschlechtsreife reagieren (MACHÁČEK 1990; STIBOR 1992). Dies geschieht durch eine Veränderung der Energieallokation zu Gunsten der Reproduktion und auf Kosten des Längenwachstums (STIBOR & LÜNING 1994). In dieser Arbeit wurde die Biomassewachstumsrate nicht auf der Grundlage der Zunahme der Biomasse sondern auf der Grundlage des Längenwachstums berechnet. Es ist deshalb theoretisch möglich, dass die Wachstumsraten der Versuchstiere bei Fütterung mit Seston nur deshalb geringer waren, weil die Daphnien auf eventuell vorhandene Fischkairomone reagiert haben. Für diese Interpretation der in der vorliegenden Arbeit gewonnenen Daten spricht, dass die Gelegegrößen und der Anteil Eier tragender Weibchen der mit Seston gefütterten Daphnien bei den ersten und letzten beiden Versuchen (4.4., 11.5., 20.7. und 27.7.) mindesten genauso groß waren, wie bei den Daphnien, die mit mehr als $0,4 \text{ mgC l}^{-1}$ mit *C. minor* oder *N. limnetica* gefüttert wurden. Es scheint also möglich, dass das Wachstum der Daphnien an diesen vier Terminen nicht aufgrund mangelnder Ressourcen nicht maximal war, sondern aufgrund einer Veränderung der Energieallokation als Reaktion auf Fischkairomone. Für die geringen Wachstumsraten der Versuche vom 18.5. - 13.7. bietet dieser Interpretationsansatz allerdings keine Erklärung, da in diesem Zeitraum trotz ausreichender Nahrungsmenge neben den Wachstumsraten auch die Gelegegrößen kleiner waren als bei den Tieren, die mit Algen gefüttert wurden.

Der Erklärungsansatz des reduzierten Wachstums aufgrund von Fischkairomonen muss allerdings auch grundsätzlich relativiert werden. Einerseits konnten in mindestens zwei Studien mit Seston als Futter sehr hohe (Längen-)Wachstumsraten bei Daphnien erreicht werden (LARRSON et al. 1985; HÜLSMANN & WEILER 2000). In beiden Fällen kann davon ausgegangen werden, dass sich Fische in den Gewässern aufhielten, aus denen das verfütterte Seston stammte. Andererseits ist der Effekt der Fischkairomone auf Daphnien positiv mit der Konzentration der Fischkairomone im Wasser und diese wiederum positiv mit der Anzahl der Fische korreliert (LOOSE 1993; REEDE 1995; VON ELERT & POHNERT 2000). Aufgrund der sehr geringen Fischdichte im GV, vor allem des Pelagials (HAERTEL 2000), ist es deshalb fraglich, ob die Konzentration der Kairomone im Seewasser überhaupt ausreichend war, um eine Veränderung der Energieallokation in den Versuchstieren herbeizuführen. Weiter haben LOOSE et al. (1993) festgestellt, dass unsterilisiertes, kairomonhaltiges Wasser nach 24 h seine Wirkung auf Daphnien verloren hat. In den hier durchgeführten Wachstumsversuchen wurde während der 5-tägigen Versuchsdauer nur an zwei Tagen frisches Wasser aus dem See entnommen, sodass an mindestens drei Tagen keine Kairomone auf die Versuchstiere einwirken konnten. Die zuletzt genannten Feststellungen lassen daher eine zwar grundsätz-

lich mögliche Beeinträchtigung des Wachstums der mit Seston gefütterten Tiere aufgrund der Wirkung von Fischkairomonen eher unwahrscheinlich erscheinen.

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass die während der gesamten Untersuchungszeit beobachtete Wachstumslimitation juveniler *D. hyalina* weder aufgrund einer zu geringen Nahrungsmenge noch durch einen der untersuchten Nahrungsqualitätsfaktoren hervorgerufen wurde. Darüber hinaus lassen es die Ergebnisse der Wachstumsversuche mit Cyanobakterien bzw. Algen als Futter fragwürdig erscheinen, ob Daphnien überhaupt einen substantiellen Bedarf an α -Linolensäure bzw. EPA haben; zwei Fettsäuren, die in anderen Untersuchungen als Wachstum limitierende Nahrungsqualitätsfaktoren genannt wurden.

6. Einfluss von Nahrung und Temperatur auf den Fettsäuregehalt und die Gelegegröße von Daphnien

6.1 Einleitung

Fettsäuren sind für Cladoceren wichtige Energiespeicher (GOULDEN & HENRY 1983). Gespeichert werden Fettsäuren in Form von Triacylglyceriden, die aus drei Fettsäuremolekülen und einem Glycerinmolekül bestehen. Diese Lipidklasse macht in Daphnien den weitaus größten Teil der Lipide aus (FARKAS et al. 1981; GOULDEN & PLACE 1990; ARTS et al. 1992, 1993).

Ein Teil der aufgenommenen Energie wird für Stoffwechsellleistungen verbraucht, wie z. B. Respiration, Häutung und Wachstum (ANDERSEN 1997). Der größere Teil wird jedoch als Energiespeicher für die Nachkommen in die Eier transferiert, selbst unter Nahrungsmangel (GOULDEN & HORNIG 1980; ELENDET 1989; LYNCH 1989).

Die Ablage parthenogenetischer Eier ist ein Ereignis, das nicht beliebig häufig stattfindet. Sie ist an ein bestimmtes Zeitschema, den Reproduktionszyklus, gebunden (TESSIER & GOULDEN 1982; ZAFFAGNINI 1987). Ein Reproduktionszyklus beginnt mit der Häutung der Mutter. Bevor der Carapax vollständig ausgehärtet ist, werden in den Brutraum die Eier abgelegt. Mit der Eiablage beginnt die Embryonalentwicklung der Nachkommen. Wenn sie abgeschlossen ist, werden die Jungtiere aus dem Brutraum entlassen und das Muttertier kann sich wieder häuten (ZAFFAGNINI 1987). Das Schlüpfen der Nachkommen, die Häutung und die Eiablage nehmen einen vergleichsweise geringen und nahezu konstanten Zeitraum ein (VIJVERBERG 1976; MIKULSKI 2001). Dagegen ist die Dauer der Embryonalentwicklung weitaus länger und streng temperaturabhängig (z. B. BOTRELL 1975). Sie ist damit der Faktor, der die Dauer eines Reproduktionszyklus der Daphnien entscheidend bestimmt (VIJVERBERG 1976).

Gegen Ende der Embryonalentwicklung einer Generation von Nachkommen werden die in der Mutter bis dahin gespeicherten Reservestoffe für die Folgegeneration aus der Haemolymph in die Ovarien gegeben (TESSIER & GOULDEN 1982). Die Embryonen bestreiten mit diesem Stoff- und Energiespeicher sämtliche Stoffwechselprozesse, die von der Eiablage bis zu ersten Nahrungsaufnahme der geschlüpften Jungtiere ablaufen (GREEN 1956). Da die Menge an Reservestoffen, die jedes einzelne Ei erhält, nicht beliebig klein sein kann, bestimmt die von den Muttertieren während eines Reproduktionszyklus aufgenommene Menge an Reservestoffen bei der Anlage von parthenogenetischen Eiern die Gelegegröße mit (TESSIER & GOULDEN 1982). Nach EBERT & YAMPOLSKY (1992) wird nach etwa der Hälfte des Reproduktionszyklus die Gelegegröße der Folgegeneration festgelegt. Neben den Nahrungsbedingungen sollte auch die temperaturabhängige Dauer eines Reproduktionszyklus über die aufgenommene Menge an Reservestoffen und damit über die Gelegegröße entscheiden.

Aus den beschriebenen Zusammenhängen wird die Hypothese aufgestellt, dass die Gelegegröße sowohl von den Ernährungsbedingungen als auch von der Temperatur abhängig ist. Als Konsequenz ergibt sich ferner, dass auch die aufgenommene Menge an Reservestoffen von den beiden Umweltparametern beeinflusst wird. Dabei sollen die Konzentrationen an Fettsäuren in Seston (< 30 µm) bzw. in adulten Daphnien als Maß für die Nahrungsverfügbarkeit bzw. als Maß für die Anlage von Reservestoffen angesehen werden.

Tab. 14: Gelegegrößen der ersten vier Gelege und die Länge bei Versuchsende von *D. hyalina*. Die Versuchstemperatur war 10°C bzw. 20°C. Die Nahrungskonzentration zu Beginn eines Versuchs war 0,1 mgC l⁻¹ (I) oder 1,5 mgC l⁻¹ (II). Bei den mit b gekennzeichneten Versuchen wurde nach Anlage des dritten Geleges die Nahrungskonzentration auf 1,5 mgC l⁻¹ erhöht (20°C I b) bzw. auf 0,1 mgC l⁻¹ verringert (20°C II b). Die Versuche bei 10°C wurden nach Anlage der dritten Gelege abgebrochen.

Versuchs- ansatz	Gelege				Länge Adulte (SD) [µm]
	1.	2.	3.	4.	
20°C I a	1,13	1,75	1,38	1,63	1348 (37,0)
20°C I b	1,25	2,13	1,50	5,14	1487 (23,3)
20°C II a	4,38	8,75	11,25	13,38	1669 (40,9)
20°C II b	3,67	10,11	9,00	2,00	1513 (63,4)
10°C I a1	2,78	5,00	6,00		
10°C I a2	2,14	4,44	6,14		

6.2 Ergebnisse

Die Daphnien, die in den Semi-kontinuierlichen Kulturen bei 20°C während der gesamten Versuchszeit der geringen (20°C I a) bzw. der hohen (20°C II a) Nahrungskonzentration ausgesetzt waren, hatten stets kleine bzw. große Gelege (Tab. 14). Bei den Tieren, welche nach Anlage des dritten Geleges die jeweils andere Nahrungskonzentration gefüttert bekamen, war das vierte Gelege gegenüber den vorherigen deutlich in seiner Größe verändert. War die Nahrungskonzentration erst niedrig und später hoch (20°C I b), dann war das vierte Gelege dennoch weniger als halb so groß, wie das vierte Gelege der Tiere, die während der gesamten Versuchszeit der hohen Nahrungskonzentration ausgesetzt waren. Dagegen waren die vierten Gelege der Tiere, die erst in der hohen und danach in der geringen Nahrungskonzentration lebten (20°C II b), nur geringfügig größer als von den Tieren, die ständig der niedrigen Nahrungskonzentration ausgesetzt waren.

Tab. 15: Zeitliche Abfolge [h] der Gelege von *D. hyalina* nach dem Start der Versuche (Zeitdifferenz seit dem vorigen Gelege [h]) mit Neonaten bei 12-stündigem (20°C) bzw. 24-stündigem (10°C) Untersuchungsintervall. Die Versuchstemperatur war 10°C bzw. 20°C. Die Nahrungskonzentration zu Beginn eines Versuchs war 0,1 mgC l⁻¹ (I) oder 1,5 mgC l⁻¹ (II). Bei den mit b gekennzeichneten Versuchen wurde nach Anlage des dritten Geleges die Nahrungskonzentration auf 1,5 mgC l⁻¹ erhöht (20°C I b) bzw. auf 0,1 mgC l⁻¹ verringert (20°C II b). Die Versuche bei 10°C wurden nach Anlage der dritten Gelege abgebrochen.

Versuchs- ansatz	Gelege			
	1.	2.	3.	4.
20°C I a	154	214 (60)	274 (60)	334 (60)
20°C I b	154	214 (60)	274 (60)	334 (60)
20°C II a	118	178 (60)	238 (60)	286 (48)
20°C II b	106	166 (60)	226 (60)	286 (60)
10°C I a	387	603 (216)	819 (216)	
10°C I b	387	603 (216)	819 (216)	

Die bei 10°C und 1,5 mgC l⁻¹ durchgeführten Versuche konnten nicht ausgewertet werden. Die Versuchstiere erlitten besonders am Anfang des Versuchs eine hohe Mortalität. Bei den Tieren, die Gelege anlegten, degenerierten die Eier unmittelbar nach der Eiablage, so dass weder die Gelegegröße zuverlässig bestimmt werden konnte, noch wurde von einem der Versuchstiere ein Jungtier aus dem Brutraum entlassen. Bei den Versuchen mit der geringen Nahrungskonzentration (10°C I a1 und 10°C I a2) waren diese Probleme nicht zu beobachten. Die ersten, zweiten und dritten Gelege der bei 10°C und niedriger Nahrungskonzentration gehaltenen Tiere waren ca. um den Faktor 2 - 4 größer als die entsprechenden Gelege der bei 20°C und der gleichen Nahrungskonzentration gehaltenen Tiere.

Zum Ende der Versuchszeit waren die Tiere am kleinsten bzw. größten, die zeitlebens in der geringen bzw. hohen Nahrungskonzentration verbrachten. Die Tiere, die nach Anlage ihres dritten Geleges die hohe Nahrungskonzentration genießen durften, waren signifikant größer als die Tiere, die auch nach ihrem dritten Gelege mit wenig Nahrung auskommen mussten. Dagegen waren die Tiere, die erst der hohen und dann der geringen Nahrungskonzentration ausgesetzt waren, signifikant kleiner als die Tiere, die nie unter Nahrungsmangel litten.

Die Anlage der ersten Gelege ereignete sich bei geringer Nahrungskonzentration und 20°C wesentlich später als bei hoher Nahrungskonzentration und 20°C (Tab. 15). Die Dauer der Reproduktionszyklen war dagegen unabhängig von der Nahrungskonzentration. Die Anlage des ersten Geleges dauerte bei 10°C und geringer Nahrungskonzentration 2,5-mal so lang

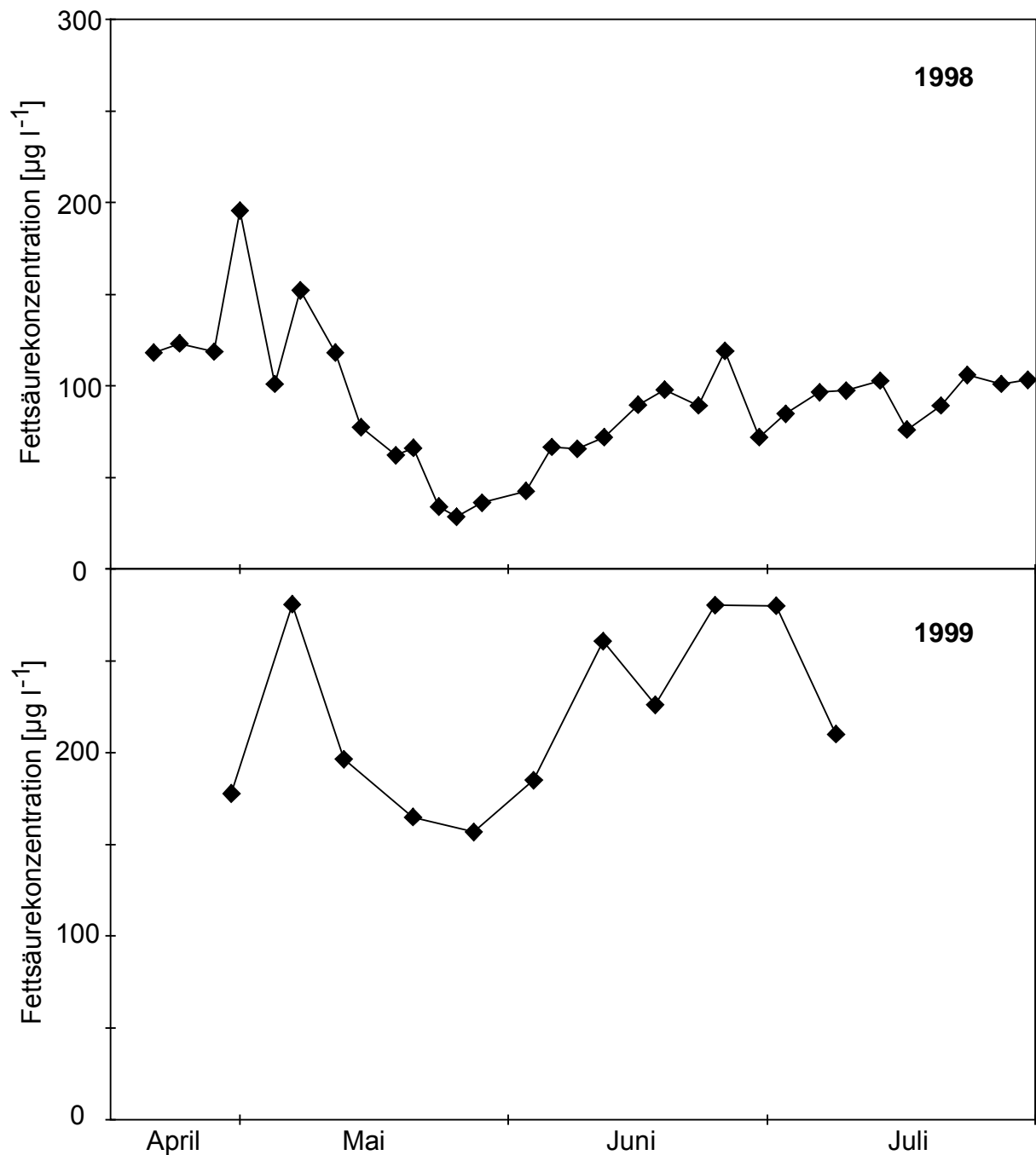


Abb. 18: Fettsäurekonzentration des Sestons (< 30 µm) im Großen Vätersee 1998.

wie bei gleicher Nahrungskonzentration und 20°C. Die Reproduktionszyklen dauerten sogar 3,6-mal so lang. Die sich bei den Experimenten ergebende Dauer eines Reproduktionszyklus von ca. 216 h bei 10°C und ca. 60 h bei 20°C liegen nahe an den Eientwicklungszeiten, wie sie sich für diese beiden Temperaturen mit der in Gleichung 1 angegebenen Formel berechnen lassen (194 h bei 10°C bzw. 64 h bei 20°C).

Die Gesamt-Fettsäurekonzentration [µg l⁻¹] des Sestons (< 30 µm) wurde als Maß der verfügbaren Nahrung angesehen. Die Konzentration war 1998 geringer als 1999 (Abb. 18), was sowohl für den Durchschnitt als auch für die Extremwerte beider Jahre galt. Bis Anfang Mai

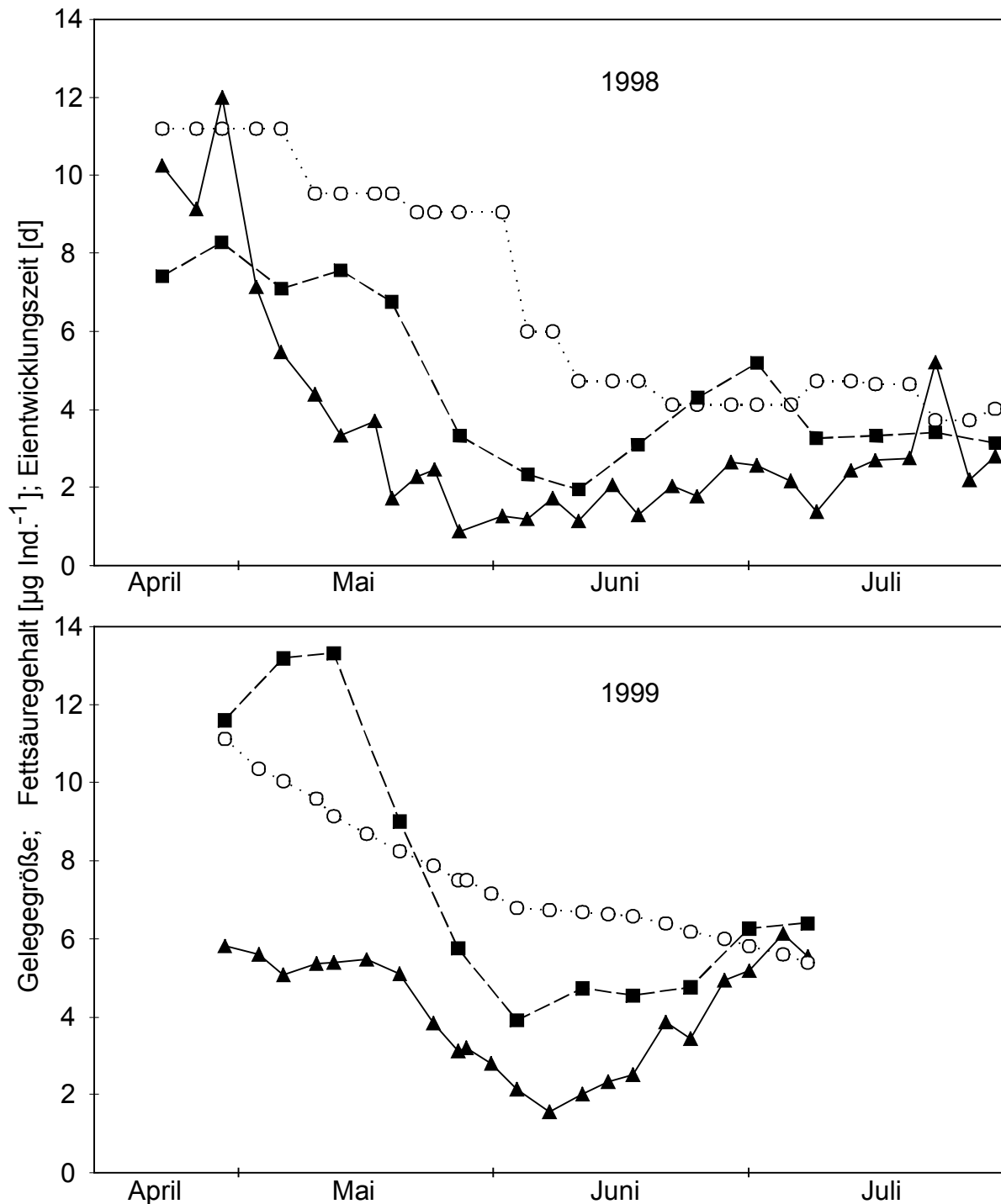


Abb. 19: Gelegegröße (Dreiecke), spezifischer Fettsäuregehalt [$\mu\text{g Ind.}^{-1}$] (Quadrate) und Eientwicklungszeit [d] (Kreise) adulter *D. hyalina* im Großen Vätersee 1998 und 1999.

1998 war die Sestonfettsäurekonzentration über $100 \mu\text{g l}^{-1}$. Danach ging sie bis Ende Mai auf unter $30 \mu\text{g l}^{-1}$ zurück. Sie stieg bis Mitte Juni wieder an und hielt sich während der restlichen Zeit auf Werten von ca. $90 \mu\text{g l}^{-1}$. 1999 wurden Fettsäurekonzentrationen von $150 \mu\text{g l}^{-1}$ nie unterschritten. Mit Ausnahme des 6.5.99 lagen die Konzentrationen bis Anfang Juni deutlich unter $200 \mu\text{g l}^{-1}$. Während der restlichen Zeit lagen sie darüber.

Die Eientwicklungszeit (D) fiel aufgrund der zum Sommer hin ansteigender Wassertemperaturen in beiden Jahren von über 11 Tagen auf 4 - 5 Tage ab (Abb. 19). 1998 war der Rück-

gang der Eientwicklungszeit Anfang Juni sehr abrupt, während 1999 ein gleichmäßiger Rückgang der Eientwicklungszeiten von Mai bis Juli zu beobachten war.

Die spezifische Fettsäurekonzentration einer Eier tragenden Daphnie war 1998 im April und Anfang Mai mit 6,8 - 8,3 $\mu\text{g Ind.}^{-1}$ am höchsten und fiel bis zum 11.6. auf unter 2 $\mu\text{g Ind.}^{-1}$ ab. In der Folgezeit war der Fettsäuregehalt der Daphnien stets höher als 3 $\mu\text{g Ind.}^{-1}$ mit einem relativen Maximum Anfang Juli von 5,2 $\mu\text{g Ind.}^{-1}$. 1999 lagen sowohl die Minima als auch die Maxima der spezifischen Fettsäurekonzentrationen der Daphnien höher als 1998. Von über 10 $\mu\text{g Ind.}^{-1}$ bis Mitte Mai ging der spezifische Fettsäuregehalt der Daphnien bis Anfang Juni rasch auf knapp unter 4 $\mu\text{g Ind.}^{-1}$ zurück. Anfang Juli erfolgte ein deutlicher Anstieg auf über 6 $\mu\text{g Ind.}^{-1}$.

Tab. 16: Bestimmtheitsmaße (r^2) und Signifikanzniveaus (p) linearer Regressionen ($y = ax + b$) zwischen der Fettsäurekonzentration des Sestons ($< 30 \mu\text{m}$) [$\mu\text{g l}^{-1}$] (FA_{ses}) bzw. der Eientwicklungszeit [d] (D) und der spezifischen Fettsäurekonzentration [$\mu\text{g Ind.}^{-1}$] adulter *D. hyalina* aus dem Großen Vätersee von 1998 und 1999. Die Werte von p wurden durch eine ANOVA ermittelt.

1998	r^2	p	1999	r^2	p
FA_{ses}	0,312	0,03	FA_{ses}	0,01	0,767
D	0,657	$< 0,001$	D	0,71	0,001

Die linearen Regressionen der Fettsäurekonzentration des Sestons ($< 30 \mu\text{m}$) mit der spezifischen Fettsäurekonzentration einer adulten Daphnie waren nur 1998 nicht aber 1999 signifikant (Tab. 16). Aber auch 1998 konnten durch die potenzielle Nahrung der Daphnien nur etwas mehr als 30 % der Varianzen der spezifischen Fettsäurekonzentration der Daphnien erklärt werden. Durch die Eientwicklungszeit, welche die Dauer des Reproduktionszykluses bestimmt, konnten dagegen 65 % bzw. 71 % der Varianzen erklärt werden. Außerdem waren diese Regressionen hoch signifikant. Da die Temperatur umgekehrt proportional zur Eientwicklungszeit ist [siehe Gleichung (1)] und die Eientwicklungszeit positiv mit dem spezifischen Fettsäuregehalt der Daphnien korreliert war, bedeutet dies, dass die Temperatur negativ mit dem spezifischen Fettsäuregehalt der Daphnien korreliert war.

Die Gelegegröße war im April 1998 mit durchschnittlich 9 - 12 Eier sehr groß (Abb. 19). Bis Ende Mai ging sie auf weniger als 1 Ei zurück und blieb in der Folgezeit stets kleiner als

Tab. 17: Lineare Regressionen ($y = ax + b$) zwischen spezifischem Fettsäuregehalt und der Gelegegröße von adulten *D. hyalina* im Großen Vätersee der Jahre 1998 und 1999. r^2 : Bestimmtheitsmaß; p : Signifikanzniveau (ANOVA).

Jahr	a	b	r^2	p
1998	1,11	-1,64	0,499	0,003
1999	0,311	1,76	0,560	0,008

3 Eier (Ausnahme: 23.7.98: 5,2 Eier). Im Jahr 1999 waren die Schwankungen der Gelegegröße zwischen den Terminen weit geringer als 1998. Bis Mitte Mai war die Gelegegröße mit 5 - 6 Eiern relativ konstant. Bis Anfang Juni ging sie auf 1,6 Eier zurück und stieg bis Mitte Juli \pm konstant auf bis zu 6,1 Eier wieder an.

Die linearen Regressionen zwischen dem spezifischen Fettsäuregehalt einer adulten Daphnie und deren Gelegegröße sind in beiden Jahren positiv korreliert und hoch signifikant (Tab. 17).

Die Länge der Eier tragenden Tiere lag in beiden Jahren zwischen 800 μm und 2000 μm (Abb. 20). Es kam zu keinen größeren Schwankungen zwischen den Terminen, und der Median der Körperlänge war in beiden Jahren zwischen 1100 μm und 1500 μm . Ausnahme war die Probe vom April 1999, als die Tiere durchschnittlich etwas größer waren. Die kleinsten Eier tragenden Tiere, die an den jeweiligen Untersuchungsterminen gefunden werden konnten, entsprechen in etwa der jeweiligen Primiparagröße. Auch diese Größe veränderte sich während der beiden Untersuchungsperioden nur geringfügig.

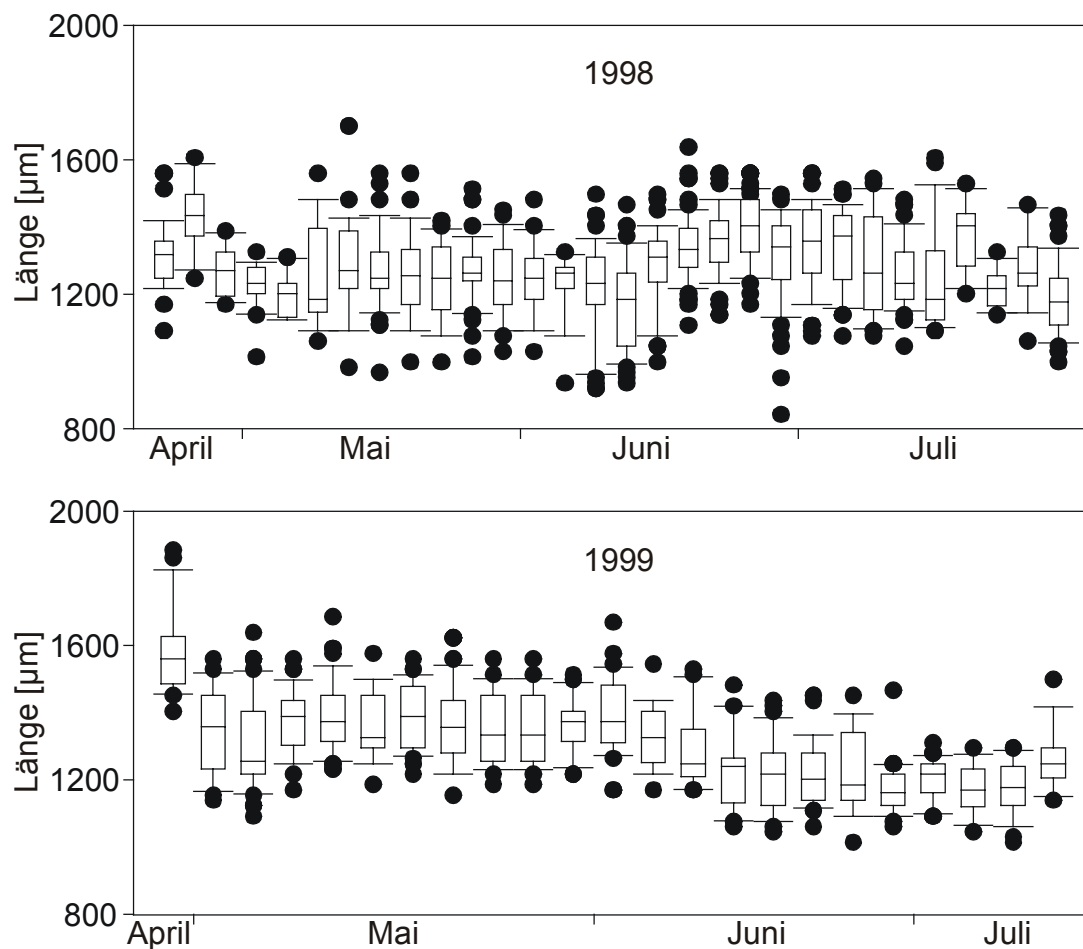


Abb. 20: Boxplots der Länge Eier tragender *D. hyalina* im Großen Vätersee 1998 und 1999. Linie in der Box: Median; eine Box umfasst ohne 50 % und mit den Schwänzen 75 % der Messwerte; Punkte: Ausreisser.

6.3 Diskussion

Die Ergebnisse der Laborexperimente unterstützen die Hypothese, dass die Gelegegröße von *D. hyalina* sowohl von den Nahrungsbedingungen als auch von der Temperatur beeinflusst wird. Sowohl eine Erhöhung der Nahrungskonzentration als auch Erniedrigung der Temperatur führte zu größeren Gelegen.

Die Energieallokation und die Dauer des Reproduktionszyklus waren, soweit feststellbar, nicht von der Nahrungskonzentration beeinflusst. Wie schon in Kap. 5 gezeigt wurde, war die Nahrungskonzentration von *C. minor* bei $0,1 \text{ mg l}^{-1}$ limitierend für Wachstum und Reproduktion (Abb. 16, Abb. 17), wenn die Versuchstemperatur 20°C betrug. Hohe Nahrungskonzentrationen ($0,8 \text{ mgC l}^{-1}$ bzw. $1,6 \text{ mgC l}^{-1}$) waren dagegen nicht limitierend. In den semi-kontinuierlichen Kulturen haben die Daphnien bei 20°C auch unter limitierenden Nahrungsbedingungen einen Teil der aufgenommenen Energie auf Kosten des Wachstums in die Reproduktion investiert. Die Daphnien, die bis zur Anlage ihres dritten Geleges der niedrigen und anschließend der hohen Nahrungskonzentration ausgesetzt waren, haben die unter den nicht limitierenden Nahrungsbedingungen mehr aufgenommene Energie ebenfalls in Wachstum und Reproduktion geleitet. Sowohl die 4. Gelege als auch die Länge dieser Versuchstiere gegen Ende des Versuchs waren größer als bei den Tieren, die zeitlebens der niedrigen Nahrungskonzentration ausgesetzt waren. Umgekehrt haben die Daphnien, die von viel Futter auf wenig Futter umgestellt wurden, nicht nur ihre Gelegegröße sondern auch ihr Wachstum in Folge der geringeren Energiezufuhr reduzieren müssen. Die Größe der vierten Gelege und auch die Länge dieser Versuchstiere waren reduziert gegenüber den Tieren, die auch nach Anlage des dritten Geleges der hohen Nahrungskonzentration ausgesetzt waren. Diese Ergebnisse stimmen auch mit den Angaben anderer Autoren überein, die für die Energieallokation bei *Daphnia pulex* ein von den Nahrungsbedingungen unabhängiges Verhältnis für Reproduktion und Wachstum angeben (LYNCH et al. 1986; LYNCH 1989). Allerdings ist dieses Verhältnis vom Alter der Tiere abhängig und beträgt bei Geschlechtsreife ca. 0,5 und ab dem dritten Gelege ca. 0,8 (LYNCH 1989). Dagegen führten die von YAMPOLSKY & EBERT (1994) untersuchten Daphnien bei hoher Nahrungskonzentration einen höheren Anteil der Reservestoffe der Reproduktion zu als dies bei geringer Nahrungskonzentration der Fall war.

Die Dauer eines Reproduktionszyklus war sicherlich nicht von den Nahrungsbedingungen abhängig. Obwohl die unter der geringen Nahrungskonzentration aufgewachsenen Tiere sehr viel später mit der Reproduktion begannen als die Tiere in der hohen Nahrungskonzentration, war die zeitliche Differenz zwischen den Gelegen stets gleich. Selbst eine Umstellung der Nahrungskonzentration hatte keinen Einfluss auf die Dauer des Reproduktionszyklus. Da bei Daphnien die Eier nach der Ablage nicht weiter von der Mutter mit Nährstoffen versorgt werden (GREEN 1956) und die Eientwicklungsdauer die Länge des Reproduktionszyklus

bestimmt, stimmen die gefundenen Ergebnisse völlig mit den erwarteten überein. Nach VIJVERBERG (1976) scheint jedoch ein Nahrungseinfluss auf die Dauer des Reproduktionszyklus möglich. Nämlich dann, wenn nach dem Schlüpfen einer Brut während deren Embryonalentwicklungszeit aus Nahrungsmangel nicht genügend Reservestoffe zur Versorgung von wenigstens einem Ei gespeichert werden konnten. Die Tiere müssen so lange weiter Nahrung aufnehmen, bis wenigstens ein Ei ausreichend versorgt und damit die nächste Brut angelegt werden kann.

Der Einfluss der Temperatur auf die Gelegegröße konnte zumindest bei geringen Nahrungskonzentrationen festgestellt werden. Eine Verlängerung der Eientwicklungszeit durch die Verringerung der Temperatur führte zur Vergrößerung der Gelege. Zu dem gleichen Ergebnis kommen auch DE BERNARDI et al. (1978) mit *Daphnia obtusa* als Versuchstier. *D. obtusa* hatte dort auch bei unterschiedlichen Nahrungskonzentrationen bei 10°C stets größere Gelege als bei 20°C.

In diesem und dem nächsten Absatz soll modellhaft versucht werden, einen Erklärungsansatz für das Phänomen zu finden, dass die Gelegegröße bei Daphnien temperaturabhängig ist. Die notwendige physiologische Voraussetzung dafür, dass sich die Temperatur in der genannten Weise auf die Gelegegröße auswirken kann, ist, dass die Stoffwechselprozesse, die zur Anlage von Reservestoffen notwendig sind, bei niedrigen Temperaturen weniger stark beeinträchtigt werden als die Stoffwechselprozesse, welche die Dauer der Embryonalentwicklung bestimmen. Dann sollte es den Daphnien möglich sein, während einer Eientwicklungszeit bei niedrigen Temperaturen mehr Reservestoffe zu speichern als bei hohen Temperaturen. Als Indikator für die temperaturbedingte Beeinträchtigung der Stoffwechselprozesse zur Anlage von Reservestoffen wurde die temperaturbedingte Beeinträchtigung der Dauer der postembryonalen Entwicklung von der Geburt bis zur Anlage des ersten Geleges angesehen. Als Maß für die temperaturbedingte Beeinträchtigung soll jeweils das Verhältnis der Dauer der embryonalen bzw. postembryonalen Entwicklung zwischen 10°C und 20°C gelten. Von der Geburt bis zur Anlage ihres ersten Geleges brauchten die Versuchstiere bei 10°C nur 2,5-mal soviel Zeit wie bei 20°C, um genügend Nahrung aufzunehmen und dabei die zur Ontogenese notwendigen Stoffwechselprozesse zu versorgen. Die Dauer eines Reproduktionszyklus, der weitestgehend durch die Eientwicklungszeit bestimmt wird, war bei 10°C dagegen um den Faktor 3,6 länger als bei 20°C. Daraus kann man schließen, dass die Stoffwechselprozesse zur Nahrungsaufnahme und zur Anlage von Reservestoffen weniger stark von der Temperatur beeinträchtigt wurden als die Stoffwechselprozesse, welche zur Entwicklung der Embryonen erforderlich sind. Zu einem ähnlichen Ergebnis bezüglich des Einfluss der Temperatur auf die embryonale bzw. postembryonale Entwicklung kommen HARDY & DUNCAN (1994) mit der tropischen Art *Daphnia gessneri* als Versuchstier. Die Embryonalentwicklung von *D. gessneri* war bei 22°C um den Faktor 2 länger als bei 32°C. Dieses Verhält-

nis war auch bei unterschiedlichen Nahrungskonzentrationen der Mütter gleichbleibend. Die Dauer der Postembryonalentwicklung war, je nach Nahrungskonzentration, bei 22°C nur um den Faktor 1,1 - 1,3 länger als bei 32°C.

Die im Vergleich zu den Stoffwechselprozessen zur Anlage von Reservestoffen stärkere temperaturbedingte Beeinträchtigung der Embryonalentwicklung bietet zwar eine Erklärung für die bei 10°C größeren zweiten und dritten Gelege der Versuchstiere, nicht jedoch dafür, weshalb auch das erste Gelege bei 10°C größer war als bei 20°C. Offenbar konnten die Daphnien bei 10°C bis zur Anlage des ersten Geleges deutlich mehr Reservestoffe anlegen und damit mehr Eier versorgen als dies bei 20°C der Fall war. Eine Erklärung könnte sein, dass die Prozesse zur Stoff- und Energieaufnahme gegenüber den Stoff und Energie verbrauchenden Prozessen weniger stark durch niedrige Temperaturen beeinträchtigt waren. So ist beispielsweise die Filtrierate zwar streng temperaturabhängig (z. B. BURNS & RIGLER 1967), jedoch können Daphnien ihre Filtrierate an niedrige Temperaturen adaptieren, so dass sie nach einer Adaptionsphase in kaltem Wasser nur geringfügig geringere Filtrationsraten erreichen als in warmem Wasser (KIBBY 1971). Diese Untersuchung ergab, dass die Filtrationsrate von Tieren, die sich an 12°C adaptieren konnten, bei 10°C nur um den Faktor 0,83 niedriger als bei 20°C. Die bei 20°C untersuchten Tiere waren an diese Temperatur angepasst. Wie stark auch andere physiologischen Prozesse der Stoff- und Energieaufnahme bzw. des -verbrauchs von der Temperatur beeinflusst werden bzw. inwieweit sich Daphnien an unterschiedliche Temperaturen adaptieren können, war nicht in Erfahrung zu bringen.

Möglicherweise handelt es sich bei dem beschriebenen Phänomen der Vergrößerung der Gelege bei Verringerung der Umgebungstemperatur um eine Daphnien-spezifische Eigenschaft. AMARASINGHE et al. (1997) konnten bei anderen, tropischen Cladoceren-Taxa keine Beeinflussung der Gelegegröße durch die Temperatur feststellen. Wie oben bereits zitiert, konnten DE BERNARDI et al. (1978) größere Gelege bei geringer Temperatur bei *D. obtusa* nachweisen. Die parallel dazu durchgeführten Versuche mit *Simocephalus vetulus* führten zum gegenteiligen Ergebnis. Bei *S. vetulus* waren die Gelege bei 20°C stets größer als die Gelege bei 10°C.

Der Einfluss von Temperatur und Nahrungsverhältnissen auf die spezifische Fettsäurekonzentrationen adulter Daphnien und deren Gelegegröße konnte im GV für 1998 anhand der gefundenen Regressionen gut nachvollzogen werden. 1999 war dies weniger gut möglich. Dabei war der Einfluss der Temperatur über die Eientwicklungszeit auf den spezifischen Fettsäuregehalt der Daphnien aufgrund der höheren Bestimmtheitsmaße und der höheren Signifikanz deutlicher zu erkennen als der Einfluss der Nahrung. Der hochsignifikante Zusammenhang zwischen spezifischem Fettsäuregehalt der Daphnien und deren Gelegegröße stützt die Ansicht, dass ein großer Teil der aufgenommenen Fettsäuren von den Daphnien

für die Reproduktion verwandt wird (TESSIER & GOULDEN 1982; TESSIER et al. 1983). Da die Temperatur über die Eientwicklungszeit und dem spezifischen Fettsäuregehalt der Daphnien negativ mit der Gelegegröße korreliert war, kann hier ein Einfluss der Temperatur auf die Gelegegröße in der gleichen Weise angenommen werden, wie es für die Laborexperimente gezeigt wurde. Nämlich, dass niedrige Temperaturen größere Gelege zur Folge haben. Durch die Fähigkeit unter gleichen Nahrungsbedingungen bei niedrigen Temperaturen größere Gelege zu produzieren, wären die Daphnien in der Lage, eine Verringerung der Reproduktionsrate aufgrund der längeren Eientwicklungsdauer bei niedrigen Temperaturen teilweise kompensieren zu können.

Neben den hier gefundenen Ergebnissen im GV lassen sich auch in der Literatur Hinweise dafür finden, dass nicht nur in Laborkulturen sondern auch im natürlichen System die Gelegegröße von der Nahrungsverfügbarkeit (z. B. LAMPERT 1988) und der Temperatur mitbeeinflusst wird. Als ein Indikator der Einflussnahme der Temperatur kann die Tatsache angesehen werden, dass in Seen der nördlich-temperierten Klimazone die Daphnien im Frühjahr die größten Gelege tragen bzw. die höchste Fekundität (Eier je adultem Tier) aufweisen (GLIWICZ 1977; SEITZ 1980; VIJVERBERG & RICHTER 1982; SOMMER et al. 1986; KERFOOT et al. 1988; HÜLSMANN 2001). Im Sommer sind die Gelege stets kleiner. Unter natürlichen Bedingung ist das Pelagial der Seen der nördlich-temperierten Klimazone im Winter und Frühjahr kühl und erwärmt sich zum Sommer hin (HUTCHINSON 1957), wodurch sich die kleineren Gelege im Sommer gegenüber dem Frühjahr erklären ließen. In der Literatur werden die saisonal auftretenden Veränderungen der Gelegegröße meist mit Veränderungen der Phytoplanktonzusammensetzung bzw. Veränderungen in der Größenstruktur der Daphnienpopulation in Verbindung gebracht (GLIWICZ 1977; VIJVERBERG 1980; KERFOOT et al. 1988; LUNDTSTEDT & BRETT 1991). Neben diesen gut belegten Einflussfaktoren kann nun die Temperatur als weiterer Einflussfaktor auf die Gelegegröße betrachtet werden, wenn sich der in den Laborexperimenten gefundene Effekt auch für höhere Nahrungskonzentrationen bestätigen lässt. Einen weiteren Hinweis dafür, dass die saisonalen Veränderungen der Wassertemperatur in den nördlichen Breiten die Gelegegröße beeinflussen, geben SOMMER et al. (1986). Sie werteten Daten zur Fekundität von Daphnien aus Seen der nördlich temperierten Klimazone aus, wo sie im Frühjahr eine erhöhte Fekundität gegenüber dem Sommer feststellen konnten. In subtropischen Seen war die Fekundität im Frühjahr jedoch nicht erhöht.

Ein Grund für den nicht signifikanten Zusammenhang zwischen der Sestonfettsäurekonzentration und dem spezifischen Fettsäuregehalt der Daphnien im Jahr 1999 dürfte die stets auf hohem Niveau liegenden Sestonfettsäurekonzentrationen gewesen sein. Die Sestonfettsäurekonzentrationen waren wahrscheinlich zu jedem Zeitpunkt höher als die Sättigungskonzentration ("Incipient limiting level") der Nahrungsaufnahme. Dadurch könnten die Schwankungen der Sestonfettsäurekonzentration keinen Einfluss auf die in den Daphnien akku-

mulierten Menge an Fettsäuren gehabt haben. Der nicht signifikante Zusammenhang zwischen der Sestonfettsäurekonzentration und dem spezifischen Fettsäuregehalt der Daphnien im Jahr 1999 lässt sich aber auch damit erklären, dass die Daphnien zwangsläufig mehr Fettsäuren akkumulieren mussten, als sie verwerten konnten. Eine hohe Korrelation zwischen der Sestonfettsäurekonzentration und dem spezifischen Fettsäuregehalt der Daphnien ist ja nur dann möglich, wenn die Daphnien eine relativ hohe Umsatzrate für Fettsäuren aufweisen können. Das ist normalerweise durch die Weitergabe des größten Teils der Fettsäuren an die Nachkommen gegeben. Die Weitergabe von Fettsäuren bzw. Lipiden kann bei Daphnien durch den Mangel an einem essenziellen Nährstoff verursacht werden. Dieser Mangel führt zwar zur weiteren Akkumulation von Lipiden, die Reproduktion bleibt dennoch eingeschränkt (PROVASOLI et al. 1970; STERNER et al. 1992). So könnte ein Mangel an einem essenziellen Nährstoff die Ursache für den sehr hohen spezifischen Fettsäuregehalt der Daphnien von Ende April bis Ende Mai 1999 gewesen sein. Während dieser Zeit waren auch die Gelegegrößen im Vergleich zu den spezifischen Fettsäurekonzentrationen der Daphnien relativ klein. Welches aber dieser essenzielle Nährstoff gewesen sein könnte, bleibt ungewiss. Eine essenzielle Fettsäure kommt nicht in Frage, da die Sestonkonzentration an essenziellen Fettsäuren im GV 1999 nie geringer waren als 1998. Schon 1998 schienen die Daphnien ausreichend mit essenziellen Fettsäuren versorgt zu sein (Kap. 5). Da das C/P-Verhältnis nie höher als 215 war (WEILER unveröff. Daten), scheidet auch ein Versorgungsmangel der Daphnien mit Phosphor als mögliche Ursache für eine zu hohe Fettsäureakkumulation aus.

Auf die Gelegegröße der Daphnien im GV konnten keine anderen Einflussfaktoren als Nahrung und Temperatur festgestellt werden. Top-down-Effekte, wie gröÙenselektive Prädation und die Wirkung von Fischkairomonen wären als weitere mögliche Einflussfaktoren auf die Gelegegröße in Betracht gekommen. Dann wäre allerdings gleichfalls ein Einfluss auf die Größenstruktur der Adulten zu erwarten gewesen, was jedoch nicht festzustellen war. Die maximal mögliche Gelegegröße adulter Daphnien hängt in hohem Maße von deren Körpergröße ab (GLIWICZ 1981; GLIWICZ & LAMPERT 1994; HÜLSMANN 2001). Veränderungen der durchschnittlichen Körpergröße der Adulten und damit der Gelegegröße können durch einen starken gröÙenselektiven Prädationsdruck hervorgerufen werden (z. B. VIJVERBERG & RICHTER 1982; HÜLSMANN & WEILER 2000). Da solche Veränderungen in der Länge der Adulten im GV 1998 und 1999 nicht beobachtet werden konnten, kann man davon ausgehen, dass Veränderungen der Gelegegröße der Daphnien im wesentlichen von bottom-up-Faktoren bestimmt waren. Die Kairomonwirkung von Fischen kann bei Daphnien sowohl der Anlass für größere Gelege als auch für die Reduzierung der Primiparagröße sein (MACHÁČEK 1991; STIBOR & LÜNING 1994; SPAAK et al. 2000). Da es im GV nur zu geringfügigen Verän-

derungen in der Primiparagröße kam, blieb höchst wahrscheinlich auch die Gelegegröße von Kairomonen unbeeinflusst.

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass weder mit den Ergebnissen der Laborexperimente noch mit den Ergebnissen der Freilanduntersuchungen die Eingangs gestellte Hypothese der Beeinflussung der Gelegegröße von *D. hyalina* durch die Nahrungsbedingungen bzw. die Umgebungstemperatur falsifiziert werden kann. Verschiedene "Life history"-Parameter, wie die Gelegegröße und die Dauer der Entwicklung bis zur Geschlechtsreife, zeigten sich von der Nahrungskonzentration beeinflusst. Andere "Life history"-Parameter, wie die Energieallokation und die Dauer des Reproduktionszyklus, waren von der Nahrungskonzentration offenbar nicht beeinflusst. Von der Temperatur wurden die "Life history"-Parameter Gelegegröße, Dauer der Embryonalentwicklung und die Entwicklungsdauer der Juvenilen bis zur Geschlechtsreife beeinflusst, wobei die Temperatur mit den "Life history"-Parametern stets negativ korreliert war.

7. Kapitel übergreifende Diskussion

Die Ergebnisse aus Kap. 6 bestätigen die schon von anderen Autoren gemachte Aussage, dass Triacylglyceride, deren Hauptbestandteile Fettsäuren sind, bedeutsam für den Energietransfer von den unteren trophischen Niveaus hin zum Zooplankton sind (ARTS et al. 1992, 1993, 1997). In den Arbeiten dieser Autoren werden das fressbare Phytoplankton bzw. bestimmte Phytoplanktonarten als die entscheidende Quelle dieser Lipide genannt. Aufgrund der Ergebnisse aus Kap. 3 und Kap. 4 erscheint es allerdings fraglich, ob auch in der Tsp. Bautzen und dem GV das fressbare Phytoplankton die wesentliche Quelle dieser Lipide für die Daphnien gewesen ist. In Kap. 4 konnte eine weitgehende Übereinstimmung der Fettsäuremuster von Daphnien und Seston im Großen Vätersee (GV) gezeigt werden, was bedeutet, dass das Seston insgesamt die Hauptquelle der in den Daphnien akkumulierten Fettsäuren gewesen ist. In Kap. 3 wurde anhand verschiedener Ergebnisse gezeigt, dass die Fettsäurezusammensetzung und der spezifische Gesamtfettsäuregehalt des Sestons nicht vom Phytoplankton geprägt war. Diese Ergebnisse legen den Schluss nahe, dass nur einen Teil der in den Daphnien als Reservestoffe akkumulierten Fettsäuren vom Phytoplankton herrührt. Für diese Schlussfolgerung spricht auch das im GV die Phytoplanktonbiomasse nur einen geringen und Detritus dagegen einen großen Teil des POC ausmacht (KASPRZAK et al. 2000). Da Detritus auch Fettsäuren enthält (POLTZ 1972; AHLGREN et al. 1997) und totes organisches Material nicht zwangsläufig von schlechter Nahrungsqualität sein muss (OTSUKI et al. 1969; REPKA et al. 1998), können die Daphnien des GV einen Teil ihrer Reservestoffe aus dieser Quelle bezogen haben. Auch WAINMAN et al. (1993) konnten in drei von ihnen untersuchten Seen keinen Zusammenhang zwischen der fressbaren ($< 60 \mu\text{m}$) Phytoplanktonbiomasse und dem Lipidgehalt des Zooplanktons feststellen. Lediglich die saisonalen Mittelwerte der Chlorophyll-a spezifischen Lipidproduktion aller vier Untersuchungsgewässer mit den jeweiligen Mittelwerten des Lipidgehalts des Zooplanktons waren hoch miteinander korreliert. Was letztendlich bedeuten könnte, dass das Phytoplankton zwar ursächlich doch die Hauptquelle der Sestonfettsäuren darstellt, die Daphnien aber zu einem gegebenen Zeitpunkt ihren Energiebedarf nicht nur mit zu diesem Zeitpunkt lebenden Phytoplanktern decken, sondern auch mit dann schon abgestorbenen. In detritusreichen Gewässern wie dem GV sollte bei Energietransferbetrachtungen zwischen Primärproduzenten und Daphnien nicht außer acht gelassen werden, dass sich Daphnien auch noch weiterer Energiequellen als lebenden Primärproduzenten bedienen.

Mit den möglichen Auswirkungen der Metabolisierung von Docosahexaensäure ($22:6\omega3$; DHA) in Daphnien auf vertebrierte Prädatoren wurde in Kap. 4 bereits ein qualitativer Effekt der in den Daphnien akkumulierten Reservestoffe für Konsumenten höherer Ordnung dar-

gestellt. Aber auch aus dem Modus, wie Daphnien Fettsäuren und andere mit der Nahrung aufgenommene Reservestoffe speichern, ergeben sich mögliche Konsequenzen für zooplanktivore Fische. Die Konsequenzen ergeben sich vor allem dann, wenn sich die Fische der "Optimal-foraging"-Theorie entsprechend verhalten. Ein Aspekt dieser Theorie ist, dass einzelne Beuteorganismen möglichst energiereich sein sollten, so lange der Aufwand für den Räuber nicht zu groß ist, sich ihrer zu bemächtigen (BEGON et al. 1998).

Wenn Daphnien nicht gerade unter extremem Nahrungsmangel leiden, ist der größte Verlustfaktor für die mit der Nahrung aufgenommenen Reservestoffe die Reproduktion (LYNCH 1989; ELENDE 1989). Da hierbei der mehr oder weniger kontinuierlich ablaufende Prozess der Aufnahme von Energie dem in diskreten Schritten ablaufenden Prozess der Reproduktion gegenüber steht, müssen die aufgenommenen Reservestoffe im Haematocoel der Daphnien zwischengespeichert werden. Den Energiegehalt und damit den Nährwert, den eine einzelne Daphnie dadurch für einen potenziellen Räuber darstellt, ändert sich während eines Reproduktionszyklus drastisch (TESSIER et al. 1983). Hinzu kommen die Veränderungen des Energiegehalts, die durch die saisonale Temperaturentwicklung und die Nahrungsbedingungen verursacht werden. Wie in Kap. 6 gezeigt, kann der Fettsäuregehalt, der einen großen Teil des Energiegehalts einer Daphnie darstellt, um den Faktor 10 schwanken. Da der Fettsäure- bzw. der Energiegehalt mit der Gelegegröße korreliert ist, sollte sich ein potenzieller Räuber selektiv der Tiere bemächtigen, welche die größten Gelege tragen und damit einen möglichst hohen Energiegewinn versprechen. Dies sind im Allgemeinen die größten Tiere einer Population, weil die maximale Gelegegröße hoch mit der Körpergröße der Daphnien korreliert ist (z. B. GLIWICZ et al. 1981). Bei gleicher Gelegegröße haben die Daphnien am Ende ihres Reproduktionszyklus einen noch größeren Energiegehalt, bei denen die Embryonen kurz vor dem Schlüpfen stehen. Zu diesem Zeitpunkt ist zusätzlich zum Energiegehalt der Embryonen im Haematocoel der Daphnien die maximale Menge an Reservestoffen vorhanden, die während eines Reproduktionszyklus akkumuliert werden kann (TESSIER & GOULDEN 1982). Von Fischen, die nicht maulspaltenlimitiert sind, ist bekannt, dass sie aus einer Daphnienpopulation Eier tragende Tiere selektiv herausfressen können (GLIWICZ 1981; HARTMANN 1983). Eier tragende Daphnien gelten als besser sichtbar (z. B. GLIWICZ 1994). Eine noch bessere Sichtbarkeit ergibt sich durch die gegen Ende der Embryonalentwicklung schon vorhandenen schwarzen Augenpigmente der Embryonen (THRELKELD 1979), womit eine Selektivität auf Tiere, die am Ende ihres Reproduktionszyklus ermöglicht wird.

Obwohl verschiedene auf Korrelationsanalysen basierende Studien die Ansicht vermitteln, dass Daphnien einen substanziellen Bedarf an den ω 3-Fettsäuren α -Linolensäure und EPA haben (z. B. MÜLLER-NAVARRA 1995a; WEILER & VOIGT 2000; WACKER & VON ELERT im

Druck) und diese Fettsäuren für Daphnien als essenziell angesehen werden (GOULDEN et al. 1999; MÜLLER-NAVARRA et al. 2000; WACKER & VON ELERT im Druck), so lassen die hier vorgestellten Ergebnisse Zweifel an dieser Ansicht zu. Dadurch wird auch zweifelhaft, ob einzelne ω 3-Fettsäuren tatsächlich den ihnen zugesprochenen Einfluss auf die Effektivität des Energietransfers vom Phytoplankton zu den Daphnien besitzen (MÜLLER-NAVARRA et al. 2000).

Ein Mangel an essenziellen Stoffen hat im Allgemeinen ein Krankheitsbild zur Folge (SPECTOR 1999). So ruft ein Mangel an Selen bei Daphnien Missbildungen und eine erhöhte Mortalität hervor (KEATING & DAGBUSAN 1984; WINNER 1984). Calcium-Mangel erhöht die Mortalität (HESSEN et al. 2000). Und ein Mangel an Vitamin B₁₂ vermindert den Reproduktionserfolg (KEATING 1985). Dagegen erreichten die Daphnien in den zu dieser Arbeit durchgeführten Versuchen mit *N. limnetica* bzw. *C. minor* als Futter sowohl ohne α -Linolensäure als auch ohne EPA hohe Wachstumsraten (Kap. 5) und konnten sogar erfolgreich reproduzieren (Kap. 4). Missbildungen waren an den Versuchstieren nicht festzustellen. Wenn die Versuchstiere einen Bedarf an beiden Fettsäuren hatten, so waren sie offensichtlich in der Lage einen Mangel an der Fettsäure kompensieren zu können, die nicht in der jeweiligen Nahrungsalge enthalten war. Oder aber die Versuchstiere waren fähig die in der Nahrung nicht vorhandene Fettsäure in ausreichendem Maße selbst zu synthetisieren. Kompensation oder Synthese müssten dann in einem Ausmaß betrieben worden sein, welche eine hohe Wachstumsrate und Reproduktion gewährleisteten. Ist für die Versuchstiere jedoch nur eine der beiden Fettsäuren, α -Linolensäure oder EPA, unverzichtbar, so muss es den Daphnien möglich gewesen sein, diese Fettsäure durch eine andere Substanz zu substituieren oder aus einer anderen Substanz zu synthetisieren, da die fragliche Fettsäure entweder in *C. minor* oder *N. limnetica* fehlte.

Vergleicht man die Laborergebnisse zusätzlich noch mit den Daten aus den Freilanduntersuchungen erscheint es noch zweifelhafter, dass α -Linolensäure und/oder EPA besonders wichtige Nahrungsbestandteile für Daphnien sind. Wären die beiden Fettsäuren für strukturelle Aufgaben, wie z. B. zur Erhöhung der Fluidität in Zellmembranen (STRYER 1996), für Daphnien unentbehrlich, so wäre nach den Ergebnissen der Laborexperimenten (Kap. 4) der Bedarf bereits dann gedeckt, wenn es den Daphnien möglich ist, einen Anteil von 0,25 % α -Linolensäure am Gesamtfettsäuregehalt aufrecht zu erhalten. Der Bedarf an EPA wäre bereits gedeckt, wenn die in der Nahrung befindliche Menge an EPA es den Daphnien ermöglicht einen körpereigenen Anteil von < 0,02 % aufrecht zu erhalten. In den Daphnien aus der Tsp. Bautzen oder dem GV war der Anteil an α -Linolensäure bzw. EPA jedoch nie geringer als 2 % bzw. 3,7 %. Das heißt, dass die Daphnien jederzeit weit größere Mengen an α -Linolensäure bzw. EPA mit der Nahrung aufgenommen haben und speichern konnten, als es für strukturelle Aufgaben notwendig gewesen wäre.

Würden α -Linolensäure bzw. EPA als Energieträger katabolisiert oder als Ausgangssubstanz für die Synthese von Eicosanoiden oder anderen hormonähnlichen Substanzen verwandt, und wären sie hierfür unabdingbar, so wäre zu erwarten, dass die beiden Fettsäuren erst dann gespeichert und nicht vollständig weiter metabolisiert würden, wenn sie im Überschuss vorhanden wären. Sowohl in dieser als auch in allen weiteren mir bekannten Untersuchungen des Fettsäuregehalts von Daphnien, die sich von natürlichem Seston ernährten, konnten sowohl α -Linolensäure als auch EPA nachgewiesen werden (FARKAS & HERODEK 1964; FARKAS 1970; FARKAS et al. 1981; BOURDIER & BAUCHART 1986-1987; MIMS et al. 1991). Dabei übersteigt der Anteil von EPA am Gesamtfettsäuregehalt der Daphnien stets den Anteil von EPA am Gesamtfettsäuregehalt des Sestons (Kap. 4; MÜLLER-NAVARRA 1993).

Wenn aber bei Daphnien dennoch ein Bedarf an α -Linolensäure bzw. EPA besteht, kann er in natürlichen Gewässern wahrscheinlich stets durch die Nahrung gedeckt werden. Zum einen scheint der Bedarf nach den vorliegenden Ergebnissen (Kap. 5) wesentlich geringer zu sein, als es aufgrund der genannten korrelationsanalytischen Studien den Anschein hat (MÜLLER-NAVARRA 1995a; WEILER & VOIGT 2000; WACKER & VON ELERT im Druck). Darüber hinaus können Daphnien unter natürlichen Bedingung davon ausgehen, dass ihre Nahrung mit großer Sicherheit die beiden Fettsäuren enthält (Kap. 3). α -Linolensäure und EPA gehörten im Seston der Tsp. Bautzen und des GV zu den zehn Fettsäuren mit den höchsten Mengen-Anteilen und waren nie in geringeren Konzentrationen als $1,5 \mu\text{g l}^{-1}$ bzw. $0,67 \mu\text{g l}^{-1}$ vorhanden (Kap. 3).

8. Zusammenfassung

1. Auf der biochemischen Ebene nehmen Fettsäuren als Energieträger und als essenzielle Nährstoffe eine ebenso zentrale Stellung für den Stoff- und Energietransfer ein, wie es die Daphnien auf der organismischen Ebene im pelagischen Nahrungsnetz von Seen tun. In dieser Arbeit werden ernährungsbiologische, physiologische und reproduktionsbiologische Aspekte der Bedeutung von Fettsäuren für Daphnien betrachtet.
2. Für die Bearbeitung der verschiedenen Fragestellungen wurden sowohl Laborexperimente als auch Freilanduntersuchungen an der Tsp. Bautzen und dem Großen Vätersee (GV) durchgeführt. Die angewandten Methoden waren die qualitative und quantitative gaschromatographische Fettsäureanalyse von Seston, Algen und Daphnien und die Kultivierung von Daphnien in *batch*- und Durchflusskulturen. In geringerem Umfange wurden populationsdynamische Studien an Daphnien und weitere chemische Analysen des Sestons und der Algen betrieben. Zur Analyse der komplexen Fettsäuredaten wurden multivariate statistische Verfahren eingesetzt.
3. Aufgrund ihrer heterogenen Zusammensetzung enthielten sämtliche Sestonproben eine Vielzahl von Fettsäuren insbesondere die poly-ungesättigten ω 6- und ω 3-Fettsäuren. In den beiden Untersuchungsgewässern wurden trotz der sehr unterschiedlichen Phytoplanktonzusammensetzung keine gewässerspezifischen Fettsäuremuster des Sestons erkannt.
4. Die Fettsäurezusammensetzung und der spezifische Fettsäuregehalt [$\mu\text{g mgC}^{-1}$] des Sestons konnten nur teilweise durch die Phytoplanktonzusammensetzung erklärt werden. Die durch die Veränderungen der Phytoplanktonzusammensetzung zu erwartende Veränderungen der Fettsäuremuster des Sestons wurden nur selten gefunden. Gerade die Herkunft der hoch-ungesättigten Eicosapentaen- (EPA) und Docosahexaensäure (DHA) konnte im GV 1998 nicht allein auf die dort vorherrschenden Phytoplankter zurückgeführt werden. Außer dem Phytoplankton muss es noch mindestens eine weitere Quelle für hoch-ungesättigte Fettsäuren im Seston gegeben haben. Möglicherweise stellen heterotrophe Flagellaten diese Quelle dar.
5. Das Fettsäuremuster von Daphnien wird sehr stark von dem der aufgenommenen Nahrung beeinflusst. Die *de novo*-Synthese oder die Konversion von ω 6- bzw. ω 3-Fettsäuren konnte nicht nachgewiesen werden. Die Retrokonversion von ω 3-Fettsäuren konnte gezeigt werden. Mit der Nahrung aufgenommene DHA wird vollständig oder fast vollständig in kürzer kettige ω 3-Fettsäuren umgewandelt. Dies stellt möglicherweise eine Anpassung an die Prä-dation durch Fische dar.
6. Zur Analyse von Seston-Daphnien-Interaktionen scheinen Fettsäuren als Biomarker nur dann geeignet, wenn die Unterschiede im Fettsäuremuster des Sestons groß genug sind, wie es in der Tsp. Bautzen 1997 und im GV während der zweiten Mai-Hälfte 1998 der Fall

war. Sind die Unterschiede im Seston gering, so lassen sie sich anhand des Fettsäuremusters der Daphnien nicht nachvollziehen.

6. Das Wachstum der juvenilen Daphnien war im GV 1998 während der gesamten Untersuchungszeit aufgrund qualitativer Eigenschaften der Nahrung limitiert. Jedoch konnte keine Fettsäure und auch kein weiterer bekannter Nahrungsqualitätsfaktor für die Limitation verantwortlich gemacht werden. Daraus wird geschlossen, dass es mindestens noch einen unbekanntem, die Nahrungsqualität beeinflussenden Faktor gegeben haben muss.

7. Mit Algen gefütterte Daphnien erreichten hohe Wachstumsraten, auch, wenn die jeweilige Alge keine α -Linolensäure oder keine EPA enthielt. Dies stellt den hohen Bedarf der Daphnien an diesen Fettsäuren in Frage, wie er aufgrund früherer, auf Korrelationsanalysen beruhenden Studien, nahegelegt wurde.

8. Ob die Fettsäuren α -Linolensäure und/oder EPA für Daphnien essenziell sind, erscheint nach vorliegenden Ergebnissen zweifelhaft. Selbst wenn die beiden Fettsäuren essenziell sind, ist es fraglich, ob sie die Transfereffektivität zwischen Seston und Daphnien beeinflussen, da sie stets im Seston vorhanden waren.

9. Die Nahrungskonzentration und die Umgebungstemperatur bestimmen die Gelegegröße von Daphnien. Bei gleicher Nahrungskonzentration waren die Gelege der Daphnien bei 10°C größer als bei 20°C. Eine Erhöhung der Nahrungskonzentration bewirkte bei konstanter Temperatur ebenfalls eine Vergrößerung der Gelege.

10. Die saisonalen Veränderungen der spezifischen Fettsäurekonzentration adulter Daphnien [$\mu\text{g Ind.}^{-1}$] konnten im GV am besten durch Veränderungen der Dauer der Eientwicklungszeit und damit der Wassertemperatur erklärt werden. Die Daphnien hatten fast ausschließlich bei niedrigen Temperaturen große Gelege. Die Nahrungsbedingungen spielten nur 1998 eine geringe Rolle.

9. Literatur

- AHLGREN, G. (1993): Seasonal variation of fatty acid content in natural phytoplankton in two eutrophic lakes. A factor controlling zooplankton? - Verh. Internat. Verein. Limnol. 25: 144-149.
- AHLGREN, G., I.-B. GUSTAFSSON und M. BOBERG (1992): Fatty acid content and chemical composition of freshwater microalgae.- J. Phycol. 28: 37-50.
- AHLGREN, G., L. LUNDSTEDT, M. BRETT und C. FORSBERG (1990): Lipid composition and food quality in some freshwater phytoplankton for cladoceran zooplankters.- J. Plankton Res. 12: 809-818.
- AHLGREN, G., W. GOEDKOOP, H. MARKENSTEN, L. SONESTEN und M. BOBERG (1997): Seasonal variations in food quality for pelagic and benthic invertebrates in Lake Erken - the role of fatty acids.- Freshwat. Biol. 38: 555-570.
- AMARASINGHE, P. B., M. BOERSMA und J. VIJVERBERG (1997): The effect of temperature, and food quantity and quality on the growth and developmental rates in laboratory-cultured copepods and cladocerans from a Sri Lankan reservoir.- Hydrobiologia 350: 131-144.
- ANDERSEN, T. (1997): Pelagic nutrient cycles: Herbivores as sources and sinks.- Springer (Berlin, Heidelberg) 280 S.
- ANDERSEN, T. und D. O. HESSEN (1991): Carbon, nitrogen, and phosphorus content of freshwater zooplankton.- Limnol. Oceanogr. 36: 807-814.
- ARNOLD, D. E. (1971): Ingestion, assimilation, survival and reproduction by *Daphnia pulex* fed seven species of blue-green algae.- Limnol. Oceanogr. 16: 906-920.
- ARTS, M. T., M. S. EVANS und R. D. ROBARTS (1992): Seasonal patterns of total and energy reserve lipids of dominant zooplanktonic crustaceans from a hyper-eutrophic lake.- Oecologia 90: 560-571.
- ARTS, M. T., R. D. ROBARTS und M. S. EVANS (1993): Energy reserve lipids of zooplanktonic crustaceans from an oligotrophic saline lake in relation to food resources and temperature.- Can. J. Fish. Aquat. Sci. 50: 2404-2420.
- ARTS, M. T., R. D. ROBARTS und M. E. EVANS (1997): Seasonal changes in particulate and dissolved lipids in a eutrophic lake.- Freshwat. Biol. 38: 525-537.
- ARTS, M. T. und B. C. WAINMAN (1999): Lipids in freshwater ecosystems.- Springer (New York) 319 S.
- BARCLAY, W. R., K. M. MEAGER und J. R. ABRIL (1994): Heterotrophic production of long chain omega-3 fatty acids utilizing algae and algae-like microorganisms.- J. Appl. Phycol. 6: 123-129.
- BEACH, B. H., G. W. HARRINGTON und G. G. JR. HOLZ (1970): Polyunsaturated fatty acids of marine and freshwater Cryptomonads.- J. Protozool. 17: 501-510.
- BEGON, M., J. L. HARPER und C. R. TOWNSEND (1998): Ökologie.- Spektrum Akademischer Verlag (Heidelberg) 758 S.
- BELL, J. G. und J. R. DICK (1993): The appearance of rods in the eyes of herring and increased didocosahexaenoyl molecular species of phospholipids.- J. Mar. Biol. Assn. U.K. 73: 679-688.
- BELL, J. G., R. S. BATTY, J. R. DICK, K. FRETWELL, J. C. NAVARRO und J. R. SARGENT (1995): Dietary deficiency of docosahexaenoic acid impairs vision at low light intensities in juvenile herring (*Clupea harengus* L.).- Lipids 26: 565-573.
- BELKOURA, M., A. BENIDER, A. EL ANTARI und A. DAUTA (2000): Effect of environmental conditions on the fatty acid composition of the green alga *Chlorella sorokiniana* SHIHIRA ET KRAUSS.- Arch. Hydrobiol. Algological Studies 97: 93-101.
- BENNDORF, J.; H. SCHULTZ; A. BENNDORF und B. MELTZER (1991): Möglichkeiten und Grenzen der Steuerung der Planktonsuccession durch Biomanipulation.- In: Arbeitsgemeinschaft Trinkwasser-Talsperren (Hrsg.): Trinkwasser in Talsperren.- Oldenbourg-Verlag (München) 135-162.
- BLIGH, E. G. und W. J. DYER (1959): A rapid method of total lipid extraction and purification.- Can. J.

- Biochem. Physiol. 37: 911-917.
- BLOMQUIST, G.J., C. E. BORGESON und M. VUNDLA (1991): Polyunsaturated fatty acids and eiconasoids in insects.- Insect Biochem. 21: 99-106.
- BOERSMA, M. (2000): The nutritional quality of P-limited algae for *Daphnia*.- Limnol. Oceanogr. 45: 1157-1161.
- BOERSMA, M. und J. VIJVERBERG (1994a): Seasonal variation in the condition of two *Daphnia* species and their hybrid in a eutrophic lake: evidence for food limitation.- J. Plankton Res. 16: 1793-1809.
- BOERSMA, M. und J. VIJVERBERG (1994b): Possible toxic effect on *Daphnia* resulting from the green alga *Scenedesmus obliquus*.- Hydrobiologia 294: 99-103.
- BÖING, W. J., A. WAGNER, H. VOIGT, T. DEPPE und J. BENNDORF (1998): Phytoplankton responses to grazing by *Daphnia galeata* in the biomanipulated Bautzen reservoir.- Hydrobiologia 389: 101-114.
- BOTRELL, H. H. (1975): Generation time, length of life, instar duration and frequency of molting, and their relationship to temperature in eight species of Cladocera from the River Thames, Reading.- Oecologia 19: 129-140.
- BOTRELL, H. H., A. DUNCAN, Z. M. GLIWICZ, E. GRYGIEREK, A. HERZIG, A. HILLBRICHT-ILKOWSKA, H. KURASAWA, P. LARRSON und T. WEGLENSKA (1976): A review of some problems in zooplankton studies.- Norw. J. Zool. 24: 419-456.
- BOURDIER, G. A. und C. A. AMBLARD (1987): Evolution de la composition en acides gras d'un phytoplankton lacustre (Lac Pavin, France).- Int. Rev. Ges. Hydrobiol. 72: 81-95.
- BOURDIER, G. A. und C. A. AMBLARD (1988): Variabilités verticaux et temporelles des acides gras d'un phytoplankton lacustre au cours d'un cycle nycthemeral.- Hydrobiologia 157: 57-68.
- BOURDIER, G. und D. BAUCHART (1986-87): Composition en lipides et en acides gras de trois Crustacés zooplanctoniques du lac d'Aydat (63). Resultats preliminaires.- Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim. 8: 243-248.
- BRETT, M. T. und C. R. GOLDMAN (1997): Consumer versus resource control in freshwater pelagic food webs.- Science 275: 384-386.
- BRETT, M. T. und D. C. MÜLLER-NAVARRA (1997): The role of highly unsaturated fatty acids in aquatic food web processes.- Freshwat. Biol. 38: 483-499.
- BRETT, M. T.; D. C. MÜLLER-NAVARRA und S.-K. PARK (2000): Empirical analysis of the effect of phosphorus limitation on algal food quality for freshwater zooplankton.- Limnol. Oceanogr. 45: 1564-1575.
- BURNS, C. W. und F. H. RIGLER (1967): Comparison of filtering rates of *Daphnia rosea* in lake water and suspensions of yeast.- Limnol. Oceanogr. 12: 492-502.
- CHEN, F. und M. R. JOHNS (1991): Effect of C/N ratio and aeration of the fatty acid composition of heterotrophic *Chlorella sorokiniana*.- J. Appl. Phycol. 3: 203-209.
- COBELAS, M. A.. (1989): Lipids in microalgae. A review II. Environment.- Grasas y Aceites 40: 213-223.
- COBELAS, A. M. und Z. J. LECHADO (1989): Lipids in microalgae. A review I. Biochemistry.- Grasas y Aceites 40: 118-145.
- COHEN, Z., M. C. MARGHERI und L. TOMASELLI (1995): Chemotaxonomy of cyanobacteria.- Phytochemistry 40: 1155-1158.
- CRANWELL, P. A., G. H. M. JAWORSKI und H. M. BICKLEY (1990): Hydrocarbons, esters and fatty acids in six freshwater chlorophytes.- Phytochemistry 29: 145-151.
- CRIPPS, G. C. und A. ATKINSON (2000): Fatty acid composition as an indicator of carnivory in Antarctic krill, *Euphausia superba*.- Can. J. Fish. Aquat. Sci. 57: 31-37.
- D'ABRAMO, L. R. (1979): Dietary fatty acid and temperature effects on the productivity of the

- cladoceran, *Moina macrocopa*.- Biol. Bull. 157: 234-248.
- DE BERNARDI, R. (1974): The dynamics of a population of *Daphnia hyalina* LEYDIG in Lago Maggiore, northern Italy.- Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 31: 221-243.
- DE BERNARDI, R., G. GIUSSANI und E. L. PEDRETTI (1981): The significance of blue-green algae as food for filterfeeding zooplankton: experimental studies on *Daphnia* spp. fed by *Microcystis aeruginosa*.- Verh. Internat. Verein. Limnol. 21: 477-483.
- DE BERNARDI, R., P. LAQUA und E. SOLDAVINI (1978): Effects of temperature and food on developmental times and growth in *Daphnia obtusa* KURZ and *Simocephalus vetulus* (O. F. MÜLLER)(Crustacea, Cladocera).- Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 36: 171-191.
- DELANGE, H. J. und M. T. ARTS (1999): Seston composition and the potential for *Daphnia* growth.- Aquatic Ecology 33: 387-398.
- DEMOTT, W. R. (1989): The role of competition in zooplankton succession.- In: SOMMER, U. (Hrsg.): Plankton ecology: succession in plankton communities.- Springer (Berlin) S. 195-252.
- DEMOTT, W. R. und R. D. GULATI (1999): Phosphorus limitation in *Daphnia*: evidence from a long term study of three hypereutrophic Dutch lakes.- Limnol. Oceanogr. 44: 1557-1564.
- DEMOTT, W. R. und D. C. MÜLLER-NAVARRA (1997): The importance of highly unsaturated fatty acids in zooplankton nutrition: evidence from experiments with *Daphnia*, a cyanobacterium and lipid emulsion.- Freshwat. Biol. 38: 649-664.
- DESMARIS, K. H. (1997): Keeping *Daphnia* out of the surface film with cetyl alcohol.- J. Plankton Res. 19: 149-154.
- DESVALETES, C., G. BOURDIER und J. C. BRETON (1994b): Lipid class and fatty acid composition of planktivorous larval pike *Esox lucius* living in a natural pond.- Aquat. Living Resour. 7: 67-77.
- DESVALETES, C., G. BOURDIER und J. C. BRETON (1997a): On the occurrence of a possible bioconversion of linolenic acid into docosahexaenoic acid by the copepod *Eucyclops serrulatus* fed on microalgae.- J. Plankton Res. 19: 273-278.
- DESVALETES, C., G. BOURDIER, C. AMBLARD und B. BARTH (1997b): Use of fatty acids for the assessment of zooplankton grazing on bacteria, protozoans and microalgae.- Freshwat. Biol. 38: 629-637.
- DESVALETES, C., G. BOURDIER, J. C. BRETON und P. COMBROUZE (1994a): Fatty acids as organic markers for the study of trophic relationships in littoral cladoceran communities of a pond.- J. Plankton Res. 16: 643-659.
- DODSON, S. J. (1972): Mortality in a population of *Daphnia rosea*.- Ecology 53: 1011-1023.
- DOMAIZON, I., C. DESVALETES, D. DEBROAS und G. BOURDIER (2000): Influence of zooplankton and phytoplankton on the fatty acid composition of digesta and tissue lipids of silver carp: mesocosm experiment.- J. Fish Biol. 57: 417-432.
- DUNSTAN, G. A., J. K. VOLKMAN, S. M. BARRETT, J.-M. LEROI und S. W. JEFFREY (1994): Essential polyunsaturated fatty acids from 14 species of diatom (Bacillariophyceae).- Phytochemistry 35: 155-161.
- EBERT, D. und L. Y. YAMPOLSKY (1992): Family planning in *Daphnia*: when is clutch size determined?.- Russian J. of Aquatic Ecology 1: 143-147.
- EICHENBERGER, W. (1976): Lipids of *Chlamydomonas reinhardi* under different growth conditions.- Phytochemistry 15: 459-463.
- ELENDT, B.-P. (1989): Effects of starvation on growth, reproduction, survival and biochemical composition of *Daphnia magna*.- Arch. Hydrobiol. 116: 415-433.
- ELENDT, B.-P. (1990): Nutritional quality of a microencapsulated diet for *Daphnia magna*. Effects on reproduction, fatty acid composition, and midgut ultrastructure.- Archives of Hydrobiology 118: 461-475.
- ELSER, J. J.; K. HAYAKAWA und J. URABE (2001): Nutrient limitation reduces food quality for

- zooplankton: *Daphnia* responses to seston phosphorus enrichment.- Ecology 82: 898-903.
- FARKAS, T. (1970): Fats in freshwater Crustaceans.- Acta biol. Acad. Sci. hung. 21: 225-233.
- FARKAS, T. und S. HERODEK (1964): The effect of environment temperature of the fatty acid composition of crustacean plankton.- J. Lipid Res. 5: 369-373.
- FARKAS, T, K. KARIKO und I. CSENGERI (1981): Incorporation of [^{14}C] acetate into fatty acids of the crustaceans *Daphnia magna* and *Cyclops strenuus* in relation to temperature.- Lipids 16: 418-422.
- FLÖßNER, D. (2000): Die Haplopoda und Cladocera Mitteleuropas.- Backhuys Publishers (Leiden) 428 S.
- FOLCH, J., M. LEES und G. H. SLOANE STANLEY (1957): A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues.- J. Biol. Chem. 226: 497-509.
- FREDRICKSON, H. L., T. E. CAPPENBERG und J. W. DE LEEUW (1986): Polar lipid ester-linked fatty acid composition of Lake Vechten seston: an ecological application of lipid analysis.- FEMS Microbiol. Ecol. 38: 381-396.
- GARRISON, P. J. und D. SOLTIS (1988): Differential fish predation on the zooplankton communities of the littoral and pelagic zones.- 8. Annual International Symposium on Lake and Watershed Management: 47.
- GIEßLER, S. (2001): Morphological differentiation within the *Daphnia longispina* group.- Hydrobiologia 442: 55-66.
- GLIWICZ, Z. M. (1977): Food size selection and seasonal succession of filter feeding zooplankton in an eutrophic lake.- Ekol. pol. 25: 179-225.
- GLIWICZ, Z. M. (1981): Food and predation in limiting clutch size of cladocerans.- Verh. Internat. Verein. Limnol. 21: 1562-1566.
- GLIWICZ, Z. M. (1994): Relative significance of direct and indirect effects of predation by planktivorous fish on zooplankton.- Hydrobiologia 272: 201-210.
- GLIWICZ, Z. M. und W. LAMPERT (1994): Clutch-size variability in *Daphnia*: Body-size related effects of egg predation by cyclopoid copepods.- Limnol. Oceanogr. 39: 479-485.
- GLIWICZ, Z. M., A. GHILHAROV und J. PIJANOWSKA (1981): Food and predation as major factors limiting two natural populations of *Daphnia cucullata*.- Hydrobiologia 80: 205-218.
- GOEDKOOP, W., L. SONESTEN, G. AHLGREN und M. BOBERG (2000): Fatty acids in profundal benthic invertebrates and their major food resources in Lake Erken, Sweden: seasonal variation and trophic indications.- Can. J. Fish. Aquat. Sci. 57: 2267-2279.
- GOULDEN, C. E. und L. HENRY (1983): Lipid energy reserves and their role in cladocera.- In: MEYERS, D. W. und J. R. STRICKLER (Hrsg.): Trophic interactions within aquatic ecosystems.- Westview Press (Boulder) S. 167-185.
- GOULDEN, C. E. und L. L. HORNIG (1980): Population oscillations and energy reserves in planktonic cladocera and their consequence to competition.- Proc. Natl. Acad. Sci. 77: 1716-1720.
- GOULDEN, C. E. und A. R. PLACE (1990): Fatty acid synthesis and accumulation rates in Daphnids.- J. Exp. Zool. 256: 168-178.
- GOULDEN, C. E., R. E. MOELLER, J. N. MCNAIR und A. R. PLACE (1999): Lipid dietary dependencies in zooplankton.- In: ARTS, M. T. und B. C. WAINMAN (Hrsg.): Lipids in freshwater ecosystems.- Springer (New York) 91-108.
- GRAHAM, L. E. und L. W. WILCOX (2000): Algae.- Prentice Hall Inc. (Upper Saddle River, NJ) 640 S.
- GRAHL-NIELSEN, O. und T. BARNUNG (1985): Variations in the fatty acid profile of marine animals caused by environmental and developmental changes.- Mar. Environ. Res. 17: 218-221.
- GRAHL-NIELSEN, O. und O. MJAAVATTEN (1991): Dietary influence on fatty acid composition of blubber fat of seals as determined by biopsy: a multivariate approach.- Mar. Biol. 110: 59-64.
- GREEN, J. (1956): Growth, size, and reproduction in *Daphnia* (Crustacea: Cladocera).- Proc. Zool.

- Soc. Lond. 126: 173-204.
- GREY, J., R.I. JONES und D. SLEEP (2000): A stable isotope analysis of the origins of zooplankton carbon in lakes of differing trophic state.- *Oecologia* 123: 232-240.
- GUILLARD, R. R. L. und C. J. LORENZEN (1972): Yellow-green algae with Chlorophyllide c.- *J. Phycol.* 8: 10-14.
- GULATI, R. D. und W. R. DEMOTT (1997): The role of food quality for zooplankton: remarks on the state-of-the-art, perspectives and priorities.- *Freshwat. Biol.* 38: 753-768.
- HAERTEL, S. S. (2000): Quantification of fish predation on zooplankton in a small mesotrophic lake (Großer Vätersee).- Dissertation, Universität Konstanz 90 S.
- HALL, D. J. (1964): An experimental approach to the dynamics of a natural population of *Daphnia galeata mendotae*.- *Ecology* 45: 94-112.
- HALL, D. J.; S. T. THRELKELD; C. W. BURNS und P. H. CROWLEY (1976): The size-efficiency hypothesis and the size structure of zooplankton communities.- *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7: 177-208.
- HAMA, T., K. MATSUNAGA, N. HANDA und M. TAKAHASHI (1992): Fatty acid composition in photosynthetic products of natural phytoplankton population in Lake Biwa, Japan.- *J. Plankton Res.* 14: 1055-1065.
- HANEY, J. F. und D. J. HALL (1973): Sugar-coated *Daphnia*: A preservation technique for Cladocera.- *Limnol. Oceanogr.* 18: 331-333.
- HARDY, E. R. und A. DUNCAN (1994): Food concentration and temperature effects on life cycle characteristics of tropical cladocerans.- *Acta Amazonica* 24: 119-134.
- HARTMANN, J. (1983): Two feeding strategies of young fishes.- *Arch. Hydrobiol.* 96: 496-509.
- HASSET, R. P., B. CARDINALE, R. B. STABLER und J. J. ELSER (1997): Ecological stoichiometry of N and P in pelagic ecosystems: comparison of lakes and oceans with emphasis on the zooplankton-phytoplankton interaction.- *Limnol. Oceanogr.* 42: 648-662.
- HEHMANN, A., L. KRIENITZ und R. KOSCHEL (im Druck): Long-term phytoplankton changes in an artificially divided, top-down manipulated humic lake. *Hydrobiologia*.
- HESSEN, D. O. (1992): Nutrient element limitation of zooplankton production.- *Am. Nat.* 140: 799-814.
- HESSEN, D. O. und B. A. FAAFENG (2000): Elemental ratios in freshwater seston; implications for community structure and energy transfer in food webs.- *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 55: 349-363.
- HESSEN, D. O., N. E. W. ALSTAD und L. SKARDAL (2000): Calcium limitation in *Daphnia magna*.- *J. Plankton Res.* 22: 553-568.
- HÜLSMANN, S. (2001): Reproductive potential of *Daphnia galeata* in relation to food conditions: implications of a changing size-structure of the population.- *Hydrobiologia* 442: 241-252.
- HÜLSMANN, S. und W. WEILER (2000): Adult not juvenile mortality as a major reason for the midsummer decline of a *Daphnia* population.- *J. Plankton Res.* 22: 151-168.
- HUTCHINSON, G. E. (1957): A treatise in Limnology.- John Wiley (New York) 1015 S.
- IVERSON, S. J., K. J. FROST und L. F. LOWRY (1997): Fatty acid signatures reveal fine scale structure of foraging distribution of harbor seals and their prey in Prince William Sound, Alaska.- *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 151: 255-271.
- JÓNASDÓTTIR, S. H. (1994): Effects of food quality on the reproductive success of *Acartia tonsa* and *Acartia hudsonica*: Laboratory investigations.- *Mar. Biol.* 121: 67-81.
- JU, SE JONG, J. R. KUCKLICK, T. KOZLOVA und H. R. HARVEY (1997): Lipid accumulation and fatty acid composition during maturation of three pelagic fish species in Lake Baikal.- *J. Great Lakes Res.* 23: 241-253.
- JUNGMANN, D. und J. BENNDORF (1994): Toxicity to *Daphnia* of a compound extracted from *Microcystis* spp. and the role of microcystins.- *Freshwat. Biol.* 32: 13-20.
- KANAZAWA, A., S.-I. TESHIMA und K. ONO (1979): Relationship between essential fatty acid

- requirements of aquatic animals and the capacity for bioconversion of linolenic acid to highly unsaturated fatty acids.- *Comp. Biochem. Physiol.* 63 B: 295-298.
- KASPRZAK, P. (1984): Bestimmung des Körperkohlenstoffs von Planktoncrustaceen.- *Limnologica* 15: 191-194.
- KASPRZAK, P., F. GERVAIS, R. ADRIAN, W. WEILER, R. RADKE, I. JÄGER, S. RIEST, U. SIEDEL, B. SCHNEIDER, M. BÖHME, R. ECKMANN und N. WALZ (2000): Trophic characterization, pelagic food web structure and comparison of two mesotrophic lakes in Brandenburg (Germany).- *Internat. Rev. Hydrobiol.* 85: 167-189.
- KEATING, K. I. (1985): The Influence of vitamin B₁₂ deficiency on the reproduction of *Daphnia pulex* LEYDIG (Cladocera).- *J. Crust. Biol.* 5: 130-136.
- KEATING, K. I. und B. C. DAGBUSAN (1984): Effect of selenium deficiency on cuticle integrity in the Cladocera (Crustacea).- *Proc. Natl. Acad. Sci.* 81: 3433-3437.
- KENYON, C. N. und R. Y. STANIER (1970): Possible evolutionary significance of polyunsaturated fatty acids in blue-green algae.- *Nature* 227: 1164-1166.
- KERFOOT, W. C., C. LEVITAN und W. R. DEMOTT (1988): *Daphnia*-phytoplankton interactions: density-dependent shifts in resource quality.- *Ecology* 69: 1906-1825.
- KIBBY, H. V. (1971): Effect of temperature on the feeding behaviour of *Daphnia*.- *Limnol. Oceanogr.* 16: 580-581.
- KIØRBOE, T. (1989): Phytoplankton growth rate and nitrogen content: Implications for feeding and fecundity in a herbivorous copepod.- *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 26: 85-97.
- KIRSCH, P.E., S. J. IVERSON, W. D. BOWEN, S. R. KERR und R. G. ACKMAN (1998): Dietary effects on the fatty acid signature of whole Atlantic cod (*Gadus morhua*).- *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55: 1378-1386.
- KLEIN BRETELER, W. C. M., N. SCHOGT, M. BAAS, S. SCHOUTEN und G. W. KRAAY (1999): Trophic upgrading of food quality by protozoans enhancing copepod growth: role of essential lipids.- *Mar. Biol.* 135: 191-198.
- KRIENITZ, L., D. HEPPERLE, H.-B. STICH und W. WEILER (2000): *Nannochloropsis limnetica* (Eustigmatophyceae), a new species of picoplankton from freshwater.- *Phycologia* 39: 219-227.
- KRÜGER, G. H. J., H. DEWET, J. L. F. KOCK und A. J. H. PIETERESE (1995): Fatty acid composition as a taxonomic characteristic for *Microcystis* and other coccoid cyanobacteria (blue-green algae) isolates.- *Hydrobiologia* 308: 145-151.
- KURMAYER, R. (2001): Competitive ability of *Daphnia* under dominance of non-toxic filamentous cyanobacteria.- *Hydrobiologia* 442: 279-289.
- LAMPERT, W. (1985): Food limitation and the structure of zooplankton communities.- *Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol.* 21.
- LAMPERT, W. (1987): Feeding and nutrition in *Daphnia*.- *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 45: 143-192.
- LAMPERT, W. (1988): The relative importance of food limitation and predation in the seasonal cycle of two *Daphnia* species.- *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23: 713-718.
- LAMPERT, W. und U. SOMMER (1999): *Limnoökologie*. 2. Aufl.- Thieme (Stuttgart) 489 S.
- LAMPERT, W., W. FLECKNER, H. RAI und B. E. TAYLOR (1986): Phytoplankton control by grazing zooplankton: A study on the spring clear-water phase.- *Limnol. Oceanogr.* 31: 478-490.
- LAMPERT, W., R.-D. SCHMITT und P. MUCK (1988): Vertical migration of freshwater zooplankton: Test of some hypotheses predicting a metabolic advantage.- *Bull. Mar. Sci.* 43: 620-640.
- LARRSON, P., S. ANDERSEN, Y. BØRSHEIM, P. JACOBSEN und G. JOHNSON (1985): Individual growth of *Daphnia longispina* in the summer decline phase of the population.- *Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol.* 21: 341-350.
- LECHEVALIER, H. und M. P. LECHEVALIER (1988): Chemotaxonomic use of lipids - an overview.- *Microbial Lipids* 1: 869-902.

- LOOSE, C. J. (1993): *Daphnia* diel vertical migration behaviour: Response to vertebrate predatory abundance.- Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol. 39: 29-36.
- LOOSE, C. J., E. VON ELERT und P. DAWIDOWICZ (1993): Chemically-induced diel vertical migration in *Daphnia*: A new bioassay for kairomones exuded by fish.- Arch. Hydrobiol. 126: 329-337.
- LUNDSTEDT, L. und M. T. BRETT (1991): Differential growth rates of three cladoceran species in response to mono- and mixed-algal cultures.- Limnol. Oceanogr. 36: 159-165.
- LÜRLING, M. und E. VAN DONK (1996): Zooplankton-induced unicell-colony transformation in *Scenedesmus acutus* and its effect on the growth of herbivore *Daphnia*.- Oecologia 108: 432-437.
- LÜRLING, M., H. J. DELANGE und E. VAN DONK (1997): Changes in food quality of the green alga *Scenedesmus* induced by *Daphnia* infochemicals: biochemical composition and morphology.- Freshwat. Biol. 38: 619-628.
- LYNCH, M. (1989): The life history consequences of resource depression in *Daphnia pulex*.- Ecology 70: 246-256.
- LYNCH, M., L. J. WEIDER und W. LAMPERT (1986): Measurement of the carbon balance in *Daphnia*.- Limnol. Oceanogr. 31: 17-33.
- MACHÁČEK, J. (1991): Indirect effect of planktivorous fish on the growth and reproduction of *Daphnia galeata*.- Hydrobiologia 225: 193-197.
- MAKULLA, A. (2000): Fatty acid composition of *Scenedesmus obliquus*: Correlation to dilution rates.- Limnologica 30: 162-168.
- MAUCLINE, J. (1998): The biology of calanoid copepods.- Academic Press (San Diego) 710 S.
- MAYZAUD, P., J. P. CHANUT und R. G. ACKMAN (1989): Seasonal changes of the biochemical composition of marine particulate matter with special reference to fatty acids and sterols.- Mar. Ecol. Prog. Ser. 56: 189-204.
- MCQUEEN, D. J., J. R. POST und E. L. MILLS (1986): Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems.- Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 1571-1581.
- MCQUEEN, D. J., M. R. S. JOHANNES, J. R. POST und D. R. S. LEAN (1989): Bottom-up and top-down impacts on freshwater pelagic community structure.- Ecol. Monogr. 59: 289-309.
- MERICAN, Z. O. und K. F. SHIM (1996): Qualitative requirements of essential fatty acids for juvenile *Penaeus monodon*.- Aquaculture 147: 275-291.
- MIMS, S. D., C. D. WEBSTER, J. H. TIDWELL und D. H. YANCEY (1991): Fatty acid composition of *Daphnia pulex* cultured by two different methods.- J. World Aquacult. Soc. 22: 153-156.
- MIYAZAKI, T. (1983): Compositional changes of fatty acids in particulate matter and water temperature, and their implications to seasonal succession of phytoplankton in a hypereutrophic lake, Lake Kasumigaura, Japan.- Arch. Hydrobiol. 99: 1-14.
- MIYAZAKI, T., J. IRIE, Y. OGAWA und S.-E. ICHIMURA (1986): Fatty acids in lipids from particulate organic matter in a eutrophic lake, Lake Nakanuma, Japan.- Int. Revue ges. Hydrobiol. 71: 101-113.
- MOSS, B., J. STANSFIELD und K. IRVINE (1991): Development of daphnid communities in diatom- and cyanophyte-dominated lakes and their relevance to lake restoration by biomanipulation.- J. Appl. Ecol. 28: 586-602.
- MOURENTE, D., G. TOCHER und J. SARGENT (1991): Specific accumulation of docosahexaenoic acid (22:6(n - 3)) in brain lipids during development of juvenile turbot *Scophthalmus maximus* L.- Lipids 26: 871-877.
- MIKULSKI, A. (2001): The presence of fish induces the quick release of offspring by *Daphnia*.- Hydrobiologia 442: 195-198.
- MÜLLER-NAVARRA, D. (1993): Quantifizierung von Nahrungsqualität für herbivores Zooplankton.- Dissertation, Christian-Albrechts-Universität, S. 136.
- MÜLLER-NAVARRA, D. (1995a): The evidence that a highly unsaturated fatty acid limits *Daphnia* growth

- in nature.- Arch. Hydrobiol. 132: 297-307.
- MÜLLER-NAVARRA, D. C. (1995b): Biochemical versus mineral limitation in *Daphnia*.- Limnol. Oceanogr. 40: 1209-1214.
- MÜLLER-NAVARRA, D. C., M. T. BRETT, A. M. LISTON und C. R. GOLDMAN (2000): A highly unsaturated fatty acid predicts carbon transfer between primary producers and consumers.- Nature 403: 74-77.
- MURATA, N., H. WADA und Z. GOMBOS (1992): Modes of fatty-acid desaturation in cyanobacteria.- Plant Cell Physiol. 33: 933-941.
- NANTON, D. A. und J. D. CASTELL (1998): The effects of dietary fatty acids on the fatty acid composition of the harpacticoid copepod, *Tisbe* sp., for use as a live food for marine fish larvae.- Aquaculture 163: 249-259.
- NAPOLITANO, G. E. (1999): Fatty acids as trophic and chemical markers in aquatic samples.- In: ARTS, M. T. und B. C. WAINMAN (Hrsg.): Lipids in freshwater ecosystems.- Springer (New York) 21-44.
- NAPOLITANO, G. E., H. HERAS und A. J. STEWART (1995): Fatty acid composition of freshwater phytoplankton during a red tide event.- Biochem. Syst. Ecol. 23: 65-69.
- NAVARRO, J. C., R. J. HENDERSON, L. A. MCEVOY, M.V. BELL und F. AMAT (1999): Lipid conversion during enrichment of *Artemia*.- Aquaculture 174: 155-166.
- NICHOLS, D. S., P. HART, P. D. NICHOLS und T. A. McMEEKIN (1996): Enrichment of the rotifer *Brachionus plicatilis* fed an Antarctic bacterium containing polyunsaturated fatty acids.- Aquaculture 147: 115-125.
- OLSEN, Y. (1999): Lipids and essential fatty acids in aquatic food webs: What can freshwater ecologists learn from mariculture.- In: ARTS, M. T. und B. C. WAINMAN (Hrsg.): Lipids in freshwater ecosystems.- Springer (New York) 161-202.
- OSENBERG, C. W. und G. G. MITTELBACH (1995): The relative importance of resource limitation and predator limitation in food chains.- In: POLIS, G. A. und K. O. WINEMILLER (Hrsg.): Food webs: integration of patterns and dynamics.- Chapman & Hall (New York) 134-148.
- OTSUKA, S., S. SUDA, R. LI, M. WATANABE, H. OYAIZU, S. MATSUMOTO und M. M. WATANABE (1999): Characterisation of morphospecies and strains of the genus *Microcystis* (Cyanobacteria) for a reconsideration of species classification.- Phycol. Res. 47: 189-198.
- OTSUKI, A.; T. HANYA und H. YAMAGISHI (1969): Residue from bacterial composition for green algal cells as food for *Daphnia*.- Nature 222: 1182.
- PINNEGAR, J. K. und N. V. POLUNIN (2000): Contributions of stable-isotope data to elucidating food webs of Mediterranean rocky littoral fishes.- Oecologia 122: 399-409.
- PIORRECK, M., K.-H. BASCH und P. POHL (1984): Biomass production, total protein, chlorophylls, lipids and fatty acids of freshwater green and blue-green algae under different nitrogen regimes.- Phytochemistry 23: 207-216.
- POLTZ, J. (1972): Untersuchungen über das Vorkommen und den Abbau von Fetten und Fettsäuren in Seen.- Arch. Hydrobiol. Suppl. 4: 315-399.
- PORTER, K. G. (1975): Viable gut passage of gelatinous green algae ingested by *Daphnia*.- Verh. Internat. Verein. Limnol. 19: 2840-2850.
- PROVASOLI, L., D. E. CONKLIN und A. S. D'AGOSTINO (1970): Factors inducing fertility in aseptic Crustacea.- Helgoländer wiss. Meeresunters. 20: 443-454.
- RAINUZZO, J. R., K. I. REITAN und Y. OLSEN (1997): The significance of lipids at early life stages of marine fish: a review.- Aquaculture 155: 103-115.
- REEDE, T. (1995): Life history shifts in response to different levels of fish kairomones in *Daphnia*.- J. Plankton Res. 17: 1661-1667.
- RENAUD, S. M., D. L. PARRY und LUONG-VAN THINH (1994): Microalgae for use in tropical aquaculture I: gross chemical and fatty acid composition of twelve species of microalgae from the Northern

- Territory, Australia.- J. Appl. Phycol. 6: 337-345.
- REITAN, K. I., J. R. RAINUZZO und Y. OLSEN (1994): Effect of nutrient limitation on fatty acid and lipid content of marine microalgae.- J. Phycol. 30: 972-979.
- REPKA, S.; M. V. D. VLIES und J. VIJVERBERG (1998): Food quality of detritus derived from the filamentous cyanobacterium *Oscillatoria limnetica* for *Daphnia galeata*.- J. Plankton Res. 20: 2199-2205.
- SAURIAU, P.-G. und C.-K. KANG (2000): Stable isotope evidence of benthic microalgae-based growth and secondary production in the suspension feeder *Cerastoderma edule* (Mollusca, Bivalvia) in the Marennes-Oléron Bay.- Hydrobiologia 440: 317-329.
- SEITZ, A. (1980): The coexistence of three species of *Daphnia* in the Klostersee.- Oecologia 45: 117-130.
- SMITH, S. J., S. J. IVERSON und W. D. BOWEN (1997): Fatty acid signatures and classification trees: New tools for investigating the foraging ecology of seals.- Can. J. Fish. Aquat. Sci. 54: 1377-1386.
- SOMMER, U., Z. M. GLIWICZ, W. LAMPERT und A. DUNCAN (1986): The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters.- Arch. Hydrobiol. 106: 433-471.
- SPAAK, P., J. VANOVERBEKE und M. BOERSMA (2000): Predator-induced life-history changes and the coexistence of five taxa in a *Daphnia* species complex.- OIKOS 89: 164-174.
- SPECTOR, A. A. (1999): Essentiality of fatty acids.- Lipids 34: S1-S3.
- STANLEY-SAMUELSON, D. W. (1994a): Assessing the significance of prostaglandins and other eicosanoids in insect physiology.- J. Insect Physiol. 40: 3-11.
- STANLEY-SAMUELSON, D. W. (1994b): The biological significance of prostaglandins and related eiconasoids in invertebrates.- Am. Zool. 34: 589-598.
- STEINER, S. (in Vorbereitung): Dynamik und Energietransfer einer planktischen Crustaceengemeinschaft in Abhängigkeit von Nahrungsangebot und Planktivoren.- Dissertation, TU-Dresden.
- STERNER, R. W. (1989): The role of grazers in phytoplankton succession.-In: SOMMER, U. (Hrsg.): Plankton ecology: succession in plankton communities.- Springer (Berlin) 107-170.
- STERNER, R. W. (1993): *Daphnia* growth on varying quality of *Scenedesmus*: mineral limitation of zooplankton.- Ecology 74: 2351-2360.
- STERNER, R. W. (1995): Elemental stoichiometry of species in ecosystems.- In: JONES, C. und J. LAWTON (Hrsg.): Linking species and ecosystems.- Chapman and Hall (New York) 240-252.
- STERNER, R. W. (1998): Demography of a natural population of *Daphnia retrocurva* in a lake with low food quality.- J. Plankton Res. 20: 471-489.
- STERNER, R. W., D. D. HAGEMEIERS, R. F. SMITH und W. L. SMITH (1992): Lipid-ovary indices in food-limited *Daphnia*.- J. Plankton Res. 14: 1449-1460.
- STERNER, R. W. und K. L. Schulz (1998): Zooplankton nutrition: recent progress and a reality check.- Aquatic Ecology 32: 261-279.
- STIBOR, H. (1992): Predator induced life-history shifts in a freshwater cladoceran.- Oecologia 92: 162-165.
- STIBOR, H. und J. LÜNING (1994): Predator-induced phenotypic variation in the pattern of growth and reproduction in *Daphnia hyalina* (Crustacea: Cladocera).- Funct. Ecol. 8: 97-101.
- STOCKNER, J. G., C. CALLIERI und G. CRONBERG (2000): Picoplankton and other non-bloom forming cyanobacteria in lakes.- In: WHITTON, B. A. und M. POTTS (Hrsg.): The ecology of cyanobacteria their diversity in time and space.- Kluwer Academic Publishers (Dordrecht) 195-231.
- STRYER, L. (1996): Biochemie 4. Aufl.- Spektrum Akademischer Verlag (Heidelberg)
- STUBBS, C. D. (1992): The structure and function of docosahexanoic acid in membranes.- In: SINCLAIR, A. und R. GIBSON (Hrsg.): Essential fatty acids and eicosanoids.- The third international congress on essential fatty acids and eicosanoids, Adelaide, Australia, March 1-5,

1992. Champaign, American Oil Chemists Society 116-121.
- SUKENIK, A., Y. CARMELI und T. BRENER (1989): Regulation of fatty acid composition by irradiance level in the eustigmatophyte *Nannochloropsis* sp.- J. Phycol. 25: 686-692.
- TANG, K. W. und H. G. DAM (1999): Limitation of zooplankton production: beyond stoichiometry.- OIKOS 84: 537-542.
- TESSIER, A. J. und C. E. GOULDEN (1982): Estimating food limitations in cladoceran populations.- Limnol. Oceanogr. 27: 707-717.
- TESSIER, A. J., L. L. HENRY, C. E. GOULDEN und M. W. DURAND (1983): Starvation in *Daphnia*: energy reserves and reproductive allocation.- Limnol. Oceanogr. 28: 667-676.
- THRELKELD, S. T. (1979): Estimating cladoceran birth rates: The importance of egg mortality and the egg age distribution.- Limnol. Oceanogr. 24: 601-612.
- TILMAN, D. (1982): Resource competition and community structure.- Princeton University Press (New Jersey) .
- URABE, J. und Y. WATANABE (1992): Possibility of N or P limitation for planktonic cladocerans: An experimental test.- Limnol. Oceanogr. 37: 244-251.
- URABE, J., J. CLASEN und R. W. STERNER (1997): Phosphorus limitation of *Daphnia* growth: Is it real?- Limnol. Oceanogr. 42: 1436-1443.
- VAN DONK, E. und D. O. HESSEN (1993): Grazing resistance in nutrient-stressed phytoplankton.- Oecologia 93: 508-511.
- VAN DONK, E., M. LÜRLING; D. O. HESSEN und B. LOKHORST (1997a): Changed cell wall morphology and reduced grazer vulnerability in nutrient deficient phytoplankton.- Limnol. Oceanogr. 42: 357-364.
- VAN DONK, E., M. LÜRLING, D. O. HESSEN und G. M. LOKHORST (1997b): Altered cell wall morphology in nutrient-deficient phytoplankton and its impact on grazers.- Hydrobiologia 42: 357-364.
- VIJVERBERG, J. (1976): The effect of food quantity and quality on the growth, birth rate and longevity of *Daphnia hyalina* LEYDIG.- Hydrobiologia 51: 99-108.
- VIJVERBERG, J. (1980): Effect of temperature in laboratory studies on development and growth of cladocera and copepoda from Tjeukemeer, The Netherlands.- Freshwat. Biol. 10: 317-340.
- VIJVERBERG, J. und A. F. RICHTER (1982): Population dynamics and production of *Daphnia hyalina* LEYDIG and *Daphnia cucullata* SARS in Tjeukemeer.- Hydrobiologia 95: 235-259.
- VON ELERT, E. (eingereicht): Limitation by polyunsaturated fatty acids in DAPHNIA: an experimental test using a new method to enrich food algae with single fatty acids.- Limnol. Oceanogr.
- VON ELERT, E. und G. POHNERT (2000): Predator specificity of kairomones in diel vertical migration of DAPHNIA: a chemical approach.- OIKOS 88: 119-128.
- VON ELERT, E. und T. WOLLFROM (eingereicht): No evidence that polyunsaturated fatty acids determine the low food quality of cyanobacterial food for *Daphnia*: a supplementation approach.- Limnol. Oceanogr.
- WACKER, A. und E. VON ELERT (im Druck): Constraints at the primary producer-consumer interface due to fatty acids: evidence for non-substitutable biochemical resources in *Daphnia galeata*.- Ecology
- WAGNER, A. (1998): Die bottom up-Steuerung des Fraßdrucks von *Daphnia galeata* auf das Phytoplankton in der biomanipulierten Talsperre Bautzen.- Dissertation, TU-Dresden, Shaker Verlag (Aachen) 236 S.
- WAINMAN, B. C., D. J. MCQUEEN und D. R. S. LEAN (1993): Seasonal trends in zooplankton lipid concentration and class in freshwater lakes.- J. Plankton Res. 15: 1319-1332.
- WATANABE, K., C. ISHIKAWA, K. YAZAWA, K. KONDO und A. KAWAGUCHI (1996): Fatty acid and lipid composition of an eicosapentaenoic acid-producing marine bacterium.- J. Mar. Biotechnol. 4: 104-112.

- WEERS, P. M. M. und R. D. GULATI (1997): Effect of the addition of polyunsaturated fatty acids to the diet on the growth and fecundity of *Daphnia galeata*.- Freshwat. Biol. 38: 721-729.
- WEERS, P. M. M., K. SIEWERTSEN und R. D. GULATI (1997): Is the fatty acid composition of *Daphnia galeata* determined by the fatty acid composition of the ingested diet?- Freshwat. Biol. 38: 731-738.
- WEILER, W. und H. VOIGT (2000): Food quality as a growth limiting factor of *Daphnia galeata* in the highly eutrophic, biomanipulated Bautzen Reservoir (Germany).- Berichte des IGB 10: 91-100.
- WEILER, W.; S. HÜLSMANN; H. VOIGT; P. KASPRZAK und J. BENNDORF (2000): Summer decline of *Daphnia galeata* in Bautzen Reservoir (Germany): laboratory experiments regarding the impact of fatty acids.- Verh. Internat. Verein. Limnol. 27: 794.
- WEISSE, T. (1991): The annual cycle of heterotrophic nanoflagellates: role of bottom-up versus top-down control.- J. Plankton Res. 13: 167-185.
- WETZEL, R. G. (1983): Limnology 2nd ed.- Saunders College Publishing (Fort Worth) 767 S.
- WINBERG, G. G., K. H. MANN, J. F. TALLING, H. L. GOLTERMAN und P. BLASKA (1971): Symbols, units and conversion factors in studies of freshwater productivity.- International Biological Program, Productivity of Freshwaters, IBP Office, 23 S.
- WINNER, R. W. (1984): Selenium effects on antennal integrity and chronic copper toxicity in *Daphnia pulex*.- Bull. Environ. Contam. Toxicol. 33: 605-611.
- WIRTH, M. und W. STEFFENS (1998): Seasonal changes in lipid content and fatty acid composition of vendace (*Coregonus albula*) and its plankton food.- Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 50: 143-150.
- WIRTH, M., W. STEFFENS, T. MEINELT und C. STEINBERG (1997): Significance of docosahexaenoic acid for rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) larvae.- Fett/Lipid 99: 251-253.
- YAMPOLSKY, L. Y. und D. EBERT (1994): Variation and plasticity of biomass allocation in *Daphnia*.- Funct. Ecol. 8: 435-440.
- YANO, Y., A. NAKAYAMA und K. YOSHIDA (1997): Distribution of polyunsaturated fatty acids in bacteria present in intestines of deep-sea fish and shallow-sea poikilothermic animals .- Appl. Environ. Microbiol. 63: 2572-2577.
- ZAFFAGNINI, F. (1987): Reproduction in *Daphnia*.- Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 45: 245-284.

Anhang: Probleme durch die Tangentialflow-Filtration für die Fettsäureanalytik von Seston

Die Tangentialflow-Filtration ist eine häufig eingesetzte Methode zur Anreicherung feinsten Partikel in Flüssigkeiten. Ihr Vorteil liegt in der sehr schonenden Art mit der Suspensionen auf kleine Volumina eingeeengt werden können. Durch relativ große Filterflächen kann die Zeit für die Filtration kurz gehalten werden. Für die Sestonfiltration aus dem GV war lediglich ein Druck von $< 0,1$ bar erforderlich. Diese sind eigentlich günstige Konditionen, die den Einsatz der Tangentialflow-Filtration zur Anreicherung von Seston für die Fettsäureanalytik als geeignet erscheinen lassen.

Jedoch sind es die chemischen Eigenschaften der Kunststoffe, aus der die Filtrationsapparatur besteht und mit denen die Sestonpartikel zwangsläufig in Berührung kommen, die diese Art der Partikelanreicherung dann doch als unzweckmäßig erscheinen lassen. Die Kunststoffe geben Phthalate (Weichmacher) ab. Phthalate sind Ester bzw. Salze der Phthalsäure und sind hydrophob. Diese Phthalate assoziieren offenbar an Sestonpartikel. Die Sestonpartikel kommen während des Filtrationsvorgangs immer wieder mit dem Kunststoff in Berührung, währenddessen sie mit Phthalaten kontaminiert werden können.

Die Sestonproben aus dem GV wurden 1998 vom 14.5.-30.7. durch Tangentialflow-Filtration (Pellicon HMVP, Millipore, Eschborn) eingeeengt. Dazu wurden 20 l vorfiltriertes Seewasser auf ein Volumen von ca. 250 ml eingeeengt, indem sich sämtliche Partikel $> 0,45 \mu\text{m}$ befanden. Das Retentat wurde der Filtrationsanlage entnommen. Um eventuell in Filter und Schlauchsystem zurückgehaltene Sestonpartikel vollständig zu entnehmen, wurde die Anlage je einmal mit 1 l und 2 l Filtrat gespült. Das Retentat und das "Spülwasser" wurden vollständig über Glasfaserfilter (GMF 5) filtriert.

Die Fettsäuren der Sestonprobe vom 18.6.98 wurden unter anderem einer Gaschromatographie-Massenspektrometrie (GC-MS)-Analyse unterzogen. Die Analyse wurde von Dr. Eric von Elert (Limnologisches Institut, Universität Konstanz) durchgeführt. Dabei ergab sich, dass einige, z. T. sehr große Peaks keine Fettsäuren sondern Phthalate waren. Dies war umso aufschlussreicher, als dass ein Phthalat zeitgleich mit der Fettsäure 20:3 ω 3 eluierte. Die anderen gefundenen Phthalate eluierten mit zu den Fettsäuren verschiedenen Retentionszeiten, so dass sie bei der Identifizierung und Quantifizierung der Fettsäurepeaks nicht störten.

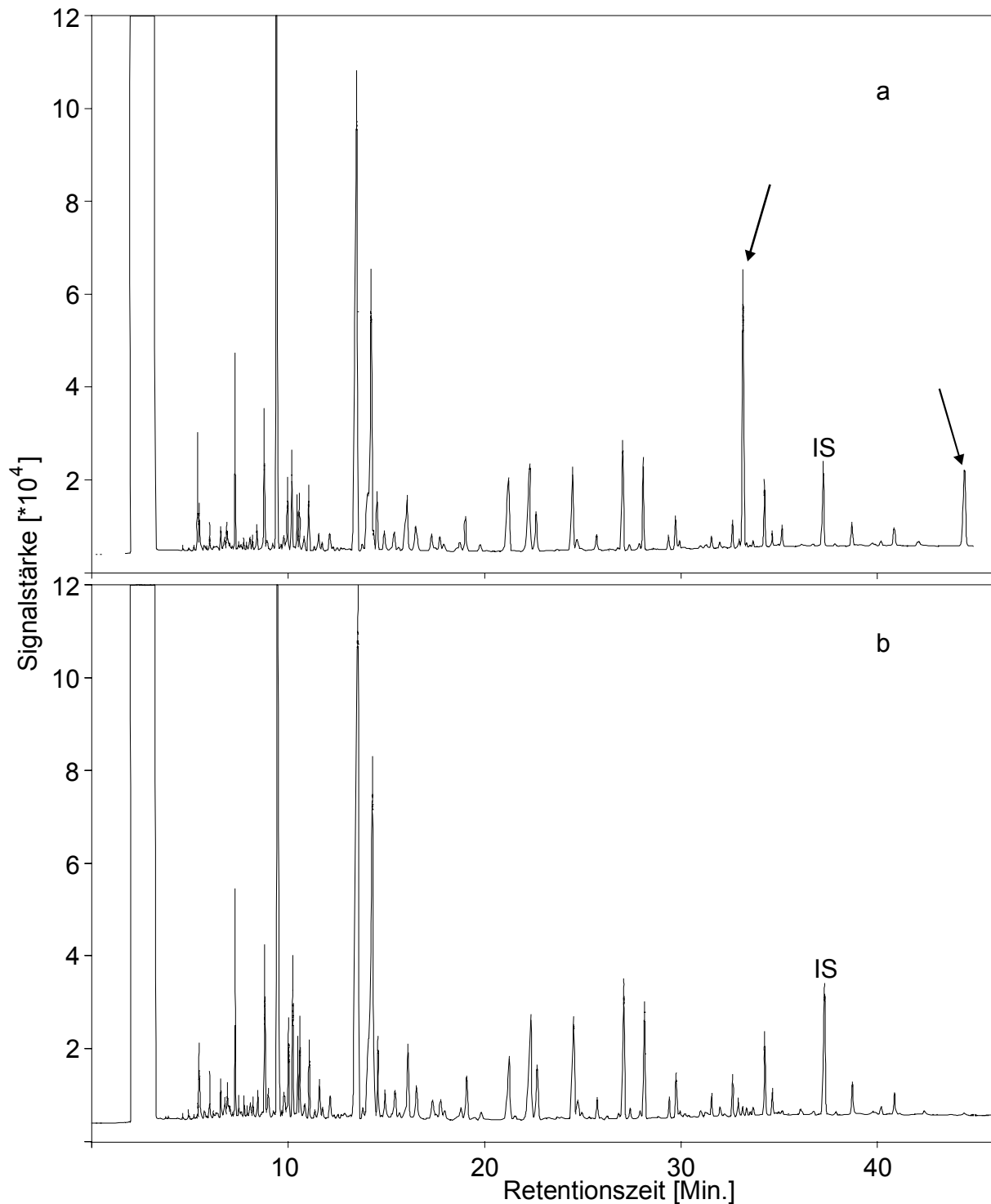


Abb. a1: Chromatogramme der Fettsäuremethylester vom Seston ($< 30 \mu\text{m}$) im Großen Vätersee am 12.5.99. mit (a) und ohne (b) Tangentialflow-Filtration; IS: interner Standard (23:0); Pfeile: Phthalat-Peaks.

Im Jahr 1999 wurden sechs Vergleichsmessungen zwischen durch Tangentialflow-Filtration und nur durch "Glasfaser"-Filtration aufbereitetes Seston durchgeführt. Mit dem Ergebnis, dass die beiden größten der durch die GC-MS-Analyse identifizierten Phthalat-Peaks nur in den Fettsäureproben eluierten, die mit Hilfe der Tangentialflow-Filtration aufbereitet wurden. Das war in allen Vergleichsmessungen der Fall. Exemplarisch sind die beiden Chromato-

gramme der GV-Proben vom 12.5.99 dargestellt (Abb. a1). Alle anderen Peaks waren in sämtlichen Proben vorhanden. Die Unterschiede im Fettsäuremuster der Parallelmessungen waren unbedeutend. Dies kann mit einer Clusteranalyse in die die Anteile aller gefundenen Fettsäuren, außer der 20:3 ω 3, Eingang fanden, gezeigt werden (Abb. a2). Die Unterschiede der Mengen der extrahierten Fettsäuren in den Parallelmessungen waren gering. Im Vergleich zur „Glasfaser“-Filtration konnten nach der Tangentialflow-Anreicherung im Mittel 95,5 % (Standardabweichung \pm 17,8) der Fettsäuremengen extrahiert werden.

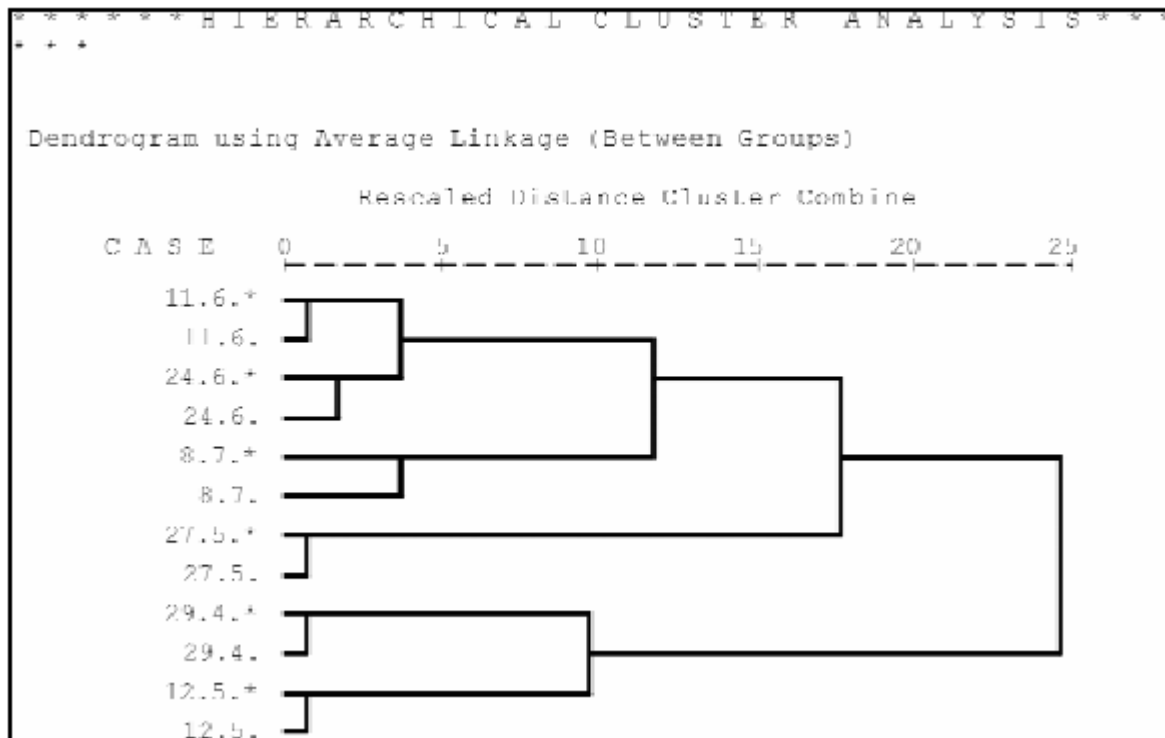


Abb. a2: Clusteranalyse der Seston-Fettsäuremuster aus dem Großen Vätersee von 1999. Die mit * gekennzeichneten Termine sind die mit Tangentialflow-Filtration angereicherten Proben. Die Termine der nur über Glasfaserfilter angereicherten Proben sind nicht gekennzeichnet.

Die Tangentialflow-Filtrationsanlage ist offenbar die Quelle der störenden Phthalate. Diese Phthalate werden nur langsam abgegeben, wodurch sich das Problem nicht zeitlich begrenzen lässt. Die Hauptquelle der Phthalate dürften die sehr flexiblen und deshalb mit entsprechenden Weichmachern versehenen Pump- und Verbindungsschläuche (Silikon, Masterflex[®]) sein, durch die das sestonhaltige Seewasser beständig zirkuliert. Da es zu diesem Material keine Alternativen gibt, lässt sich die Phthalatquelle nicht beseitigen. Aufgrund ihrer lipophilen Eigenschaften ist zu erwarten, dass auch die Analyse anderer Lipide als die Fettsäuren durch die Phthalate gestört werden dürfte. Da nur mit diesem Schlauchtyp gearbeitet wurde, ist es unklar, ob sich mit anderen Schläuchen dieses Problem beheben lässt. Wahrscheinlicher ist jedoch, dass andere Schlauchtypen ebenfalls Phthalate abgeben. Wenn

es sich dabei nicht um die gleichen Phthalate der hier verwandten Schläuche handelt, können diese zu anderen Zeiten eluieren und dadurch die Auswertung der Chromatogramme noch stärker behindern.

Den Vergleichsmessungen von 1999 zufolge konnte lediglich die Herkunft zweier Phthalate der Tangentialflow-Filtrationsanlage zugeschrieben werden. Die anderen, weitaus kleineren, Phthalat-Peaks der GC-MS-Analyse sind offenbar anderer Herkunft. Sie sind schon im Freiland vorhanden und/oder rühren von den Probenentnahme- oder Transportgefäßen her, mit denen das Wasser vom See ins Labor gebracht wurde. Im Labor kamen die Proben, wenn sie nicht über Tangentialflow-Filtration angereichert wurden, nur bei einem Arbeitsschritt mit Kunststoff in Berührung. Ansonsten kamen im Labor nur Glasbehältnisse zu Einsatz.

Auch wenn es kaum praktikabel ist, sollte man versuchen von der Probenentnahme bis zur Analyse auf Kunststoffe als Behälter und Transportmedium zu verzichten.

Durch den Arbeitsschritt Tangentialflow-Filtration kam es zu keinem wesentlichen Substanzverlust und mit Ausnahme der Fettsäure 20:3 ω 3 konnte keine Beeinflussung des Fettsäuremusters festgestellt werden. Außer der Anreicherung der Sestonpartikel mit Phthalaten blieben Qualität und Quantität der Proben, soweit feststellbar, von dieser Art der Filtration unberührt.

Damit scheint die Tangentialflow-Filtration eine geeignete Methode zur Partikelanreicherung zu sein, jedoch nicht, wenn die Lipide dieser Partikel Untersuchungsgegenstand sind.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. C. E. W. Steinberg danke ich für die Möglichkeit an dem Thema dieser Arbeit am "Leibniz-Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei" zu arbeiten und dafür, dass er mich zu diesem Zwecke mit einer der vom Berliner Senat bereitgestellten HSP III-Stellen bedacht hat.

Herrn Prof. Dr. Jürgen Benndorf danke ich für die Übernahme eines Korreferats und besonders dafür, dass ich drei Monate als Gast am Institut für Hydrobiologie der TU Dresden experimentieren konnte und dass er auch in der Folgezeit meine Arbeit weiter unterstützte.

Herrn Dr. Eric von Elert sei für die Übernahme eines Korreferats gedankt. Auch für die Einführung in die Geheimnisse der Manipulation von Algen-Fettsäuremustern danke ich ihm. Was sich zuerst so ausnahm, wie eine Harry Potter-Geschichte, entpuppte sich als ein sehr wirkungsvolles Instrument für meine Versuche.

Schöner noch als den Stechlinsee empfand ich das freundschaftliche und unkomplizierte Arbeitsklima in Neuglobsow, was sowohl mir als auch meiner Arbeit gut bekommen ist. Allen Kolleginnen und Kollegen ein herzliches Dankeschön dafür. Ein besonderer Dank gilt Prof. Dr. Rainer Koschel und dem Chef des Vernetzungsschwerpunkts "Top-down-Steuerung planktischer Biozönosen" Peter Kasprzak für die materielle und ideelle Unterstützung meiner Arbeit, wodurch meinem Tatendrang keine Grenzen gesetzt waren. Bei Adelheid Scheffler bedanke ich mich für die stets gefüllte "Kiste"; ihre tatkräftige Unterstützung meiner Arbeit war größer, als ich erwarten durfte. Den "Top-Downlern" und ganz besonders Silke Steiner danke ich für die Hilfe am Großen Vätersee, die tiefen Einblicke in ihre Arbeiten und die Diskussionen über das gemeinsame Projekt. Ines Schlegel, Dominik Hepperle und Lothar Krienitz versorgten mich immer wieder mit neuen Isolaten ihre wunderschönen, winzigen, grünen und blau-grünen Kullern und Bohnen und haben es mir nicht übel genommen, dass ich sie (die Algen) bloß als Daphnienfutter betrachtet habe. Auch im Namen der Daphnien vielen Dank dafür. Uta Mallok möchte ich für die Messung der Phosphorproben herzlich danken. Reingard Roßberg, Peter Casper und Johannes Hochschild danke ich für die vielen großen und kleinen Hilfeleistungen, mit dem Gesellen fertig zu werden, der immer wieder durch eigenständiges Handeln und andere überraschende Aktionen auf sich aufmerksam machte: dem

☺

Angela Krüger und Manfred Wirth danke ich für die sehr effektive Einführung in den Umgang mit Gaschromatographen und in die Fettsäureanalytik. Für jemanden, der Anfangs nur wusste, wie man Gaskromatograf buchstabiert, war das sehr hilfreich. Ein herzliches Dankeschön auch an Angela Krüger, Antje Lüder und die übrigen ehemaligen Adlershofer Kolleginnen und Kollegen für die Unterstützung meiner Arbeit und ein ansprechendes Freizeitprogramm, weshalb ich immer wieder gerne die Reise nach Berlin zur Arbeit am GC angetreten habe.

Magdalena Sieber und Ute Hentschel aus der Institutsbibliothek danke ich für die vielen, vielen Literaturkopien. Wenn auch nicht jedes dieser "paper" zitiert wurde, so habe ich doch wenigstens (fast) alle gelesen.

Sehr zu danken habe ich Stephan Hülsmann und Hanno Voigt vom "Institut für Hydrobiologie" der TU Dresden für deren Hilfe bei den Experimenten und den fruchtbaren fachlichen Diskussionen. Besonders Hanno danke ich für die Filtration des Sestons aus vielen Litern Bautzenwasser. Susanne Worischka und Andreas Meybohm ermöglichten mir die tägliche Anreise zur Arbeit in Dresden von 300 Km auf 5 Km zu verkürzen. Vielen Dank auch dafür.

Herrn Dr. Johannes Gladitz vom "Statistik Service", Berlin, danke ich für die Hilfe mit der Statistik.

Ich danke Jutta Meier, Peter Kasprzak, Jochen Mölle, Hanno Voigt und Manfred Wirth "for critical comments and improving the German on an earlier draft of the manuscript".

Jutta und Jasper sorgten für einen unentbehrlichen Ausgleich und haben mir geholfen immer wieder den nötigen Abstand zur Arbeit zu finden, mich zu erinnern, dass es außer Wasserflöhen auch noch anderes gibt: Hasen und Frösche zum Beispiel.

Lebenslauf

- 17.4.1962 geboren in Bad Hönningen
- 1968 - 1979 Schulausbildung
- 1979 - 1982 Berufsausbildung zum Fernmeldehandwerker (Fhdw)
- 1982 - 1984 Zivildienst
- 1984 - 1987 Staatl. Koblenz-Kolleg, Institut zur Erlangung der Hochschulreife
- 1987 - 1993 Studium der Biologie an der Friedrich-Wilhelms-Universität in Bonn
- 1994 - 1995 wissenschaftliche Hilfskraft am Hygiene-Institut der Universität Bonn
- 1994 wissenschaftlicher Referent des Bundestagsabgeordneten
Günther Scharz (Trier)
- 1995 - 1996 wissenschaftlicher Mitarbeiter am IGB, Abteilung Limnologie
geschichteter Seen
- 1996 - 2000 Doktorand am IGB, Abteilung Limnologie geschichteter Seen

Berlin, den 09.07.2001

Winfried Weiler

Publikationsliste:

- WEILER, W. (1994): Der meromiktische Abgrabungssee Bennauer See und sein Zooplankton.- DGL-Jahrestagung 1993, Coburg, Erweiterte Zusammenfassung, 234-238.
- WEILER, W.; J. FREYHOF und M. SCHULZ (1995): Zum Vorkommen von *Branchipus schaefferi* FISCHER (Crustacea, Anostraca) in der Wahner Heide.- Decheniana, 148, 120.
- WEILER, W. (1998): Erstfund von *Diaphanosoma orghidani* Negrea 1982 (Crustacea: Sididae) für Deutschland und seine Begleitarten.- Lauterbornia, 32, 73-77.
- WEILER, W.; M. SCHULZ und P.KASPRZAK (1998): Die Nauplien von *Eurytemora lacustris* im Stechlinsee: Morphologie, Abundanz und Vertikalverteilung.- DGL-Jahrestagung 1997, Frankfurt/Main, Erweiterte Zusammenfassung, 371-375
- SCHUCHT, R.; W. WEILER und N. WILBERT (1998): Beiträge zur Limnologie des Steinbruchgewässers am Eulenberg bei Hennef.- In: STEINWARZ, D. (Hrsg.): Ökologische Untersuchungen an einem abgebauten Basaltvulkan im Niederen Westerwald (Eulenberg, Stadt Hennef, Rhein-Sieg-Kreis), Decheniana-Beihefte, 34, 87-93.
- WEILER, W. und H. VOIGT (2000): Food quality as a growth limiting factor of *Daphnia galeata* in the highly eutrophic, biomanipulated Bautzen Reservoir (Germany).- Annual Report 1999, Berichte des IGB, 10, 91-100.
- WEILER, W.; S. STEINER und P. KASPRZAK (2000): Fettsäuredynamik in natürlichen Zooplanktonpopulationen und ihrer Nahrung.- DGL-Jahrestagung, Rostock, Erweiterte Zusammenfassung, 835-839.
- WEILER, W.; S. HÜLSMANN; H. VOIGT; P. KASPRZAK und J. BENNDORF (2000): Summer decline of *Daphnia galeata* in Bautzen Reservoir (Germany): laboratory experiments regarding the impact of HUFA.- Verh. Internat. Verein. Limnol., 27, 794.
- HÜLSMANN, S. und W. WEILER (2000): Adult, not juvenile mortality as a major reason for the midsummer decline of a *Daphnia* population.- J. Plankton Res., 22, 151-168.
- KASPRZAK, P.; F. GERVAIS; R. ADRIAN; W. WEILER; R. RADKE; I. JÄGER; S. RIEST; U. SIEDEL; B. SCHNEIDER; M. BÖHME; R. ECKMANN und N. WALZ. (2000): Trophic status and pelagic food web structure of two mesotrophic lakes in Brandenburg (Germany).- Internat. Rev. Hydrobiol., 85, 167-189.
- KRIENITZ, L.; D. HEPERLE; H.-B. STICH und W. WEILER (2000): *Nannochloropsis limnetica* (Eustigmatophyceae), a new species of picoplankton in freshwater.- Phycologia, 39, 219-227.

Selbständigkeitserklärung

Hiermit versichere ich, dass ich die Arbeit selbständig und nur unter Zuhilfenahme der aufgeführten Hilfsmittel und Literaturquellen angefertigt habe.

Berlin, den 09.07.2001

Winfried Weiler