

# Einfluß der Temperatur auf die Populationsdynamik des planktischen Rädertieres *Brachionus calyciflorus* Pallas

UDO HALBACH\*

Zoologisches Institut der Universität München

Eingegangen am 13. Oktober 1969

## Influence of Temperature on the Population Dynamics of the Rotifer *Brachionus calyciflorus* Pallas

*Summary.* Experiments were designed to test the influence of temperature on the life table data of the rotifer *Brachionus calyciflorus* Pallas. It is examined how well the observed modifications agree with theoretical models, and how they influence the temporal changes of population densities in limited and unlimited laboratory populations. On the basis of the experimental results, the population dynamics of planktonic rotifers in several natural habitats were analysed and interpreted.

*Laboratory Studies at 15, 20, and 25° C.* 1. In individual cultures, the duration of all developmental stages (eggs, juvenils, adults) decreased with increasing temperature (Table 1, Fig. 1). On the other hand, the rate of reproduction was positively correlated with temperature. As a result of this twofold influence of temperature, the mean number of offspring per female shows an optimum at 20° C.

2. Unlimited populations which grew exponentially were characterised by a stable age distribution. Within the temperature range under study, the intrinsic rate of natural increase of unlimited populations rose with increasing temperature.

3. In populations limited by food supply, the mean population densities as well as the type and the intensity of oscillations was determined (Table 4, Figs. 2—5). Egg ratios and proportions of immature animals were also determined. Highest *mean* population densities occurred at low temperatures, highest *maximum* densities at high temperatures. The latter fact is the result of stronger oscillations at higher temperatures: at 15° C oscillations were damped, at 20° C permanent or just increasing (no extinction within 60 days), at 25° C clearly increasing (extinction within 30 days). Amplitude and frequency of the oscillations were positively correlated with temperature.

4. The optima for the population growth and abundance were apparently not at the same temperature (Table 4).

5. The mictic rate, measured as the proportion of sexual females in the population, was relatively small; in limited populations it was larger than in unlimited populations. Temperature had a positive influence at high population densities.

*Test of Population Models.* 1. Using life table data of individuals, theoretical predictions about the growth rate and the age structure of populations during exponential growth have been made by several authors. It is shown that at all temperatures the predictive power of the well known demographic model of Lotka is about as good as that of a recent model by Edmondson (Table 2). It is suggested that both models give adequate causal descriptions of exponential growth inspite

\* Teil einer Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Ludwig-Maximilians-Universität München.

of their manifold and different simplifications. As a consequence it is concluded that the observed influences of temperature on exponential growth are the result of direct influences of temperature on the life table data.

2. When mean population densities were estimated by theoretical calculations of energy balance, a rather good agreement with the empirical data was found.

3. Determination of the animal's food efficiencies on the basis of the observed production of biomass suggest that the coefficient of efficiency is significantly larger at 15° C (37%) than at 20 and 25° C (27 and 28%, resp.).

4. According to Cook and to Ricker, the mean generation length  $T$  permits predictions about type and frequency of the oscillations. When  $T$  was calculated from the life table data, the predictions about the oscillations were in fairly good agreement with the results on limited populations. The meaning of the parameter  $T$  in species with overlapping generations is discussed.

*Field Observations.* During 1967 measurements of temperature and population densities of *Brachionus calyciflorus* were carried out in 15 artificial basins (0.3—50 m<sup>3</sup>) and 7 ponds (Figs. 6—8). An analysis of these data gave the following results:

1. During sudden population explosions, the growth rates were, on the average, positively correlated with environmental temperature. The agreement with laboratory data is quite good (Fig. 9). It is concluded, that temperature co-determines this aspect of population dynamics in the field.

2. The largest maxima of population densities were found at 20—28° C. With about 10<sup>5</sup> individuals/liter they are in the same order of magnitude as the corresponding data of laboratory populations. Average population densities seem to be independent of temperature within the range of 12—28° C; outside this range they appear to decrease (Fig. 10). Average densities in the field were clearly lower (10—10<sup>2</sup> individuals/liter) than long-term means of population densities in experimental populations (about 10<sup>4</sup>—10<sup>5</sup> individuals/liter).

3. Fluctuations were stronger at high than at low temperatures. The degree of temperature dependence is about the same in the laboratory and in the field. However, at all temperatures the absolute values were greater in the field than in laboratory populations of the same temperature (Fig. 11). Modifying influences of biotic factors (phytoplankton, competitors, predators) are discussed.

*Zusammenfassung.* Es wurde experimentell untersucht, wie die Temperatur die Lebensdaten des Rädertieres *Brachionus calyciflorus* modifiziert und wie weit diese (im Einklang mit theoretischen Modellen) die zeitlichen Veränderungen der Individuendichten in unlimitierten und limitierten Populationen beeinflussen. Weiterhin wurde geprüft, ob die Laborbefunde Hinweise für das Verständnis der natürlichen Populationsdynamik geben.

*Laboruntersuchungen bei 15, 20 und 25° C.* 1. Der Einfluß der Temperatur auf die Lebensdaten wurde an Hand von Individualzuchten bestimmt (Tabelle 1, Abb. 1): Lebensdauer, Reifungsdauer der (angehefteten) Eier und Immaturationszeit verkürzten sich mit steigender Temperatur. Die mittlere Zahl der Nachkommen eines Weibchens hatte ein Optimum bei 20° C. Dies resultiert aus einer Erhöhung der Reproduktionsrate und einer Verkürzung der Lebensdauer mit steigender Temperatur.

2. Die potentiellen Wachstumsraten wurden an Hand unlimitierter Versuchspopulationen gemessen: im untersuchten Bereich stiegen sie mit zunehmender Temperatur. In der exponentiellen Wachstumsphase (stabile Altersstruktur) wurden außerdem die mittleren Ei-Raten und die Anteile juveniler Tiere bestimmt (Tabelle 2).

3. Die mittleren Individuendichten im Gleichgewicht sowie Art und Ausmaß der Oszillationen wurden an Hand limitierter Versuchspopulationen untersucht, bei

denen die Futterquantität der wichtigste begrenzende Faktor war (Tabelle 4, Abb. 2—5). Auch hierbei wurden die Ei-Raten und die Anteile juveniler Tiere bestimmt. Die mittleren Tierdichten sanken etwas mit steigender Temperatur, die maximalen Tierdichten lagen dagegen bei höheren Temperaturen. Dies ist eine Folge der Oszillationen, die mit steigender Temperatur heftiger wurden: bei 15° C waren sie gedämpft, bei 20° C ausgeglichen bis gerade ungedämpft (keine Extinktion innerhalb von 60 Tagen), bei 25° C deutlich ungedämpft (Extinktion innerhalb von 30 Tagen). Die Amplituden und Frequenzen der Oszillationen waren positiv miteinander korreliert; beide stiegen mit zunehmender Temperatur.

4. Die Optima für Vermehrung und Abundanz lagen nicht bei derselben Temperatur (Tabelle 4).

5. Die Mixis-Rate (der Anteil sexueller Weibchen in der Population) war bei dem untersuchten Stamm relativ gering. Sie war in limitierten Populationen größer als in nicht limitierten. Durch Temperaturerhöhung wird die Mixis-Rate bei hohen Tierdichten vergrößert (Tabelle 5 und 6).

*Prüfung einiger Populationsmodelle.* 1. Sowohl das herkömmliche demographische Modell von Lotka als auch ein neues Modell von Edmondson lassen aus den Lebensdaten recht gute quantitative Voraussagen über die Wachstumsrate und die Altersstruktur der logarithmischen Wachstumsphase zu (Tabelle 2). Daraus wurde einerseits geschlossen, daß beide Modelle trotz ihrer Vereinfachungen brauchbare Beschreibungen des exponentiellen Wachstums sein können, zum anderen, daß die Einflüsse der Temperatur auf das exponentielle Wachstum eine direkte Folge der Temperatureinflüsse auf die Lebensdaten sind.

2. Die Umweltkapazität bei Versuchen mit limitierten Populationen wurde mit Hilfe einer Energiebilanzbetrachtung theoretisch bestimmt. Es ergab sich eine größenordnungsmäßige Übereinstimmung mit den empirischen Werten.

3. Eine Ermittlung der Nahrungsverwertung für Biomasseproduktion zeigt, daß der Nutzungskoeffizient mit 37% bei 15° C deutlich größer war als bei 20° C (27%) und 25° C (28%).

4. Die aus den experimentell bestimmten Lebensdaten errechnete mittlere Generationsdauer  $T$  läßt Voraussagen über Art und Ausmaß der Oszillationen zu, die mit den Versuchsergebnissen an den limitierten Populationen gut übereinstimmen. Die Bedeutung des Parameters  $T$  bei Tierarten mit überlappenden Generationen wird diskutiert.

*Freilanduntersuchungen.* Während einer Saison (1967) wurden Messungen der Temperatur und der Populationsdichte von *Brachionus calyciflorus* an 15 Steinbecken (0,3—50 m<sup>3</sup>) und 7 Teichen durchgeführt (Abb. 6—8). Die Analyse dieser Werte ergab:

1. Die Wachstumsraten bei plötzlicher Populationsentfaltung waren im Durchschnitt bei hohen Temperaturen größer als bei tiefen. Die Übereinstimmung mit den Laboraten ist gut (Abb. 9).

2. Die größten Maxima der Tierdichte fanden sich bei 20—28° C. Sie liegen mit rund 10<sup>5</sup> Tieren/Liter in derselben Größenordnung wie die entsprechenden Werte der Laborpopulationen. Die Mittelwerte der Populationsdichten in den einzelnen Temperaturklassen waren zwischen 12 und 28° C relativ konstant, gingen jedoch außerhalb dieser Grenzen zurück (Abb. 10). Sie lagen mit 10—10<sup>3</sup> Tieren pro Liter jedoch deutlich niedriger als die langfristigen Mittel der Tierdichte in den Populationsexperimenten (zwischen 10<sup>4</sup> und 10<sup>5</sup> Tieren/Liter).

3. Die Fluktuationen waren bei hohen Temperaturen heftiger als bei tiefen, sie waren jedoch bei allen Temperaturen stärker als in den entsprechenden Laborpopulationen (Abb. 11). Auf den modifizierenden Einfluß biotischer Faktoren (Phytoplankton, Konkurrenten, Räuber) wird hingewiesen.

### Einleitung

Dichtefluktuationen von Populationen werden, wenn Immigration und Emigration vernachlässigbar sind, immer durch Veränderungen der Geburts- und/oder der Sterblichkeitsrate verursacht.

Da die Temperatur sowohl die Lebensdauer als auch die Fertilität von Rädertieren modifiziert (Buchner et al., 1965; Parise, 1966), *muß* sie sich auch auf die Populationsdynamik dieser Tiere auswirken. Vielleicht ist sogar ein Teil der oft beträchtlichen jahreszeitlichen Dichteschwankungen der Rotatorien in natürlichen Gewässern auf einen *direkten* Einfluß der Temperatur zurückzuführen und nicht nur auf Faktoren, die mehr oder weniger mit der Temperatur korreliert sind, wie z.B. Phytoplankton-Entwicklung (Edmondson, 1962, 1964, 1965) oder Räuber-Aktivität (Halbach, 1969 a).

Gerade weil die Temperatur viele andere Faktoren beeinflusst, die ebenfalls für die Populationsdynamik der Rädertiere von Bedeutung sind, ist ihre direkte Wirkung in den komplexen Situationen des Freilands schwer zu analysieren und daher weitgehend unbekannt und Gegenstand von Spekulationen (vgl. Gallagher, 1962). Es sind Experimente notwendig, bei denen indirekte Wirkungen der Temperatur ausgeschlossen sind. Das ist der Zweck der vorliegenden Arbeit, die im einzelnen folgende Fragen untersucht: Wie wirkt sich der Einfluß der Temperatur aus

- a) auf die Lebensgeschichte der einzelnen Tiere,
- b) auf die Wachstumsrate bei nicht-limitierten Populationen und
- c) auf die Höhe und Form des Dichte-Plateaus bei limitiertem Wachstum ?

Aus den gemessenen Lebensdaten lassen sich aufgrund bestehender Modellvorstellungen Voraussagen über bestimmte Eigenschaften des unlimitierten und limitierten Populationswachstums machen, die sich mit den empirischen Befunden vergleichen lassen. Auf diese Weise sollen einige bestehende Populationsmodelle auf ihre praktische Brauchbarkeit getestet werden, insbesondere ein neues Modell, das Edmondson (1968) zunächst theoretisch für die Rotatorien-Populationsdynamik entwickelt hat.

Schließlich soll die regelmäßige Beobachtung einer Reihe von Freilandbecken und von Teichen zeigen, wieweit die experimentell ermittelten Temperatureinflüsse auch unter natürlichen Bedingungen eine erkennbare Wirkung auf die Populationsdynamik der untersuchten Rotatorienart haben. Es ist ziemlich sicher, daß das Populationsgeschehen im Freiland durch verschiedene Faktoren beeinflusst wird; die vorliegenden Untersuchungen sollen klären, welcher Anteil innerhalb der auf die Populationsdynamik wirkenden Faktoren dem direkten Temperatureinfluß zukommt.

Herrn Prof. Dr. J. Jacobs danke ich für sein stetes Interesse bei der Durchführung der Arbeit und für wertvolle Hinweise und Diskussionen, Herrn Prof. Dr. H. Buchner und seinen Mitarbeitern sowie Frau Dozentin Dr. A. Ruttner-Kolisko für Anregungen und Diskussionen, Herrn Prof. Dr. W. Simonis für die zur Verfügung gestellten Becken des Botanischen Gartens Würzburg und Herrn Dr. O. Siebeck für die Durchsicht des Manuskriptes.

### Material und Methode

*Individualzuchten.* Die isolierten Neonaten (0—2 Std alt) wurden während der ersten 2 Lebenstage alle 4 Std, danach bis zum Tode alle 12 Std kontrolliert. Gemessen wurden die Lebensdauer und die Zeitpunkte der einzelnen Eiausstoßungen sowie des Schlüpfens der Jungen (zwischen Eiausstoßung und Schlüpfen werden die Eier an der Lorica angeheftet getragen). Die registrierten Nachkommen wurden jeweils entfernt.

*Unlimitierte Populationen (UP).* Diese Populationen wurden durch regelmäßige Verdünnung (alle 24 Std auf die Ausgangs-Tierdichte von 10/ml) künstlich in einer exponentiellen Wachstumsphase gehalten, wobei die vorgefundene Populationsstruktur (Anteil der juvenilen Tiere und der adulten mit und ohne Eier) jeweils erhalten blieb. Gemessen wurden die Anzahl der Tiere nach 24 Std, die Zahl der angehefteten Eier sowie die Anzahl der reifen Tiere mit Männchen- oder Dauereiern.

*Limitierte Populationen (LP).* Beginnend mit 10 Tieren/ml wurden hier stets alle vorhandenen Tiere umgesetzt, wobei außer den Tierdichten ebenfalls die Zahl der angehefteten Eier und die Anzahl der reifen Weibchen mit Männchen- und Dauereiern gemessen wurden.

Die *Freilanduntersuchungen* erfolgten an 15 Steinbecken des Botanischen Gartens Würzburg (Volumen 0,3 bis etwa 50 m<sup>3</sup>), die im März 1967 künstlich mit einigen Rädertierarten besiedelt worden waren. Diese Becken erwiesen sich als potentiell geeignete Biotope, da die Rotatorien trotz jeweiliger Trockenlegung der Becken während der Wintermonate in den Sommern 1968 und 1969 wieder auftauchten. Als mittlere Tagestemperatur wurde die jeweils gegen 11 Uhr gemessene Temperatur angenommen, da sie etwa in der Mitte der oft um mehrere Grad schwankenden (mehrfach mit Fühlerthermograph registrierten) Tagesextremwerte liegt. Die Temperaturmessungen erfolgten in der Regel alle 3 Tage; gleichzeitig wurde jeweils  $\frac{1}{3}$  Liter Wasser geschöpft, fixiert und quantitativ auf Zoo- und Phytoplankton untersucht.

Entsprechende Untersuchungen wurden an 7 Fischteichen am Main bei Winterhausen durchgeführt. Hier erfolgten die Messungen allerdings in unregelmäßigeren Abständen.

### Ergebnisse

#### A. Der Einfluß der Temperatur auf die Lebensdaten

Aus den Messungen an Individualzuchten lassen sich u. a. die Mittelwerte folgender Lebensdaten errechnen:

*Lebensdauer.* Zeit vom Schlüpfen bis zum Tod.

*Immaturationszeit.* Zeit vom Schlüpfen bis zur Anheftung des ersten Eies.

*Reifungsdauer.* Zeit von der Eianheftung bis zum Schlüpfen.

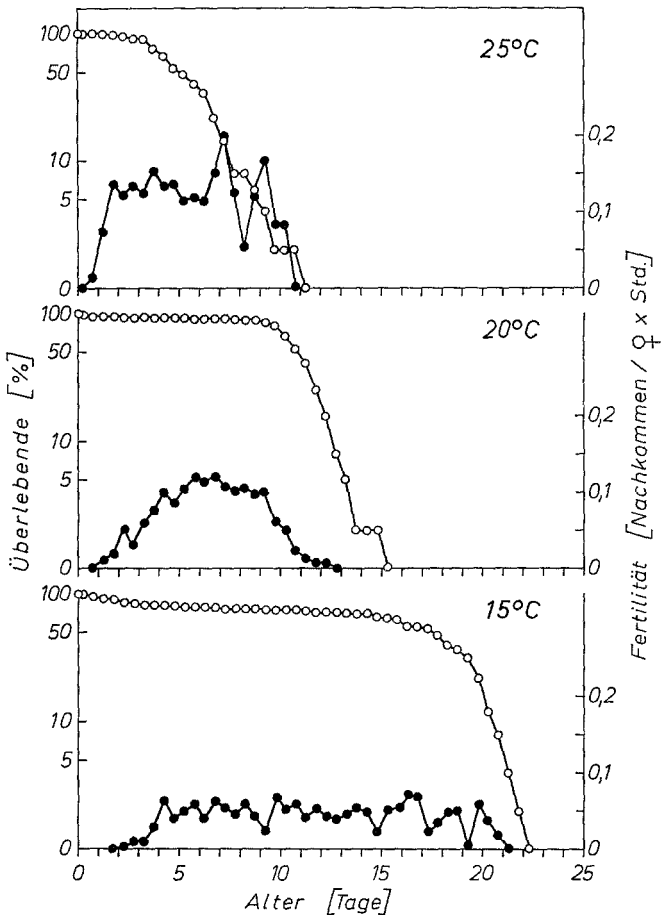


Abb. 1. Überleben und Fertilität als Funktion des Lebensalters bei den 3 untersuchten Temperaturstufen. ○—○ Überlebende (%). ●—● Fertilität (Nachkommen/♀·Std)

*Senilitätszeit.* Zeit vom Schlüpfen des letzten Jungen bis zum Tod.

*Zahl der Nachkommen/♀.* Gesamtzahl der Jungen eines amiktischen (=parthenogenetischen) Weibchens.

*Reproduktionsrate.* Zahl der Nachkommen/♀·Lebensdauer.

Zur Bestimmung der Lebensdaten wurden für 20° C die Individualzuchten von 100 Tieren, für 15 und 25° C je die von 50 Tieren ausgewertet. Die Mittelwerte der gemessenen Lebensdaten sind in Tabelle I angegeben; Überleben und Fertilität als Funktion des Lebensalters sind in Abb. 1 dargestellt.

Tabelle 1. Mittelwerte der Lebensdaten bei den drei untersuchten Temperaturstufen. Alle Zeiten sind in Stunden angegeben. Die Einheit der Reproduktionsrate ist Nachkommen/ $\varnothing$ ·Std. Unter den Werten für die Lebensdauer, die Reifungsdauer und die Immaturationszeit sind in Klammern die relativen Verhältnisse dieser Größen bei den verschiedenen Temperaturen aufgeführt (jeweils standardisiert auf den 15°C-Wert = 1)

	Temperatur								
	15°C			20°C			25°C		
	<i>M</i>	<i>S<sub>x</sub></i>	<i>n</i>	<i>M</i>	<i>S<sub>x</sub></i>	<i>n</i>	<i>M</i>	<i>S<sub>x</sub></i>	<i>n</i>
Lebensdauer	335,7 (1)	26,4	50	254,5 (0,76)	6,4	100	134,6 (0,40)	6,3	50
Reifungsdauer	20,0 (1)	0,3	602	13,0 (0,65)	0,5	1723	9,9 (0,50)	0,2	643
Immaturationszeit	71,0 (1)	4,5	43	51,9 (0,73)	0,8	96	19,7 (0,28)	0,9	50
Senilitätszeit	9,2	2,5	43	14,6	1,9	96	3,0	0,6	50
Zahl der Nachkommen/ $\varnothing$	13,0	1,1	50	16,6	0,5	100	12,9	0,7	50
Reproduktionsrate	0,0387			0,0652			0,0958		

Bei höheren Temperaturen werden fast alle Lebensabschnitte kürzer: Lebensdauer, Reifungsdauer und Immaturationszeit. Lediglich die Senilitätszeit zeigt ein Maximum bei 20°C; ihre Länge ist im Vergleich zur Lebensdauer jedoch so kurz, daß sie für die Populationsdynamik dieser Tiere praktisch keine Rolle spielt.

Die hier beschriebene Senilitätszeit ist ein demographischer Parameter. Sie spiegelt nicht die physiologische Potenz zum postfertilen Überleben wider, die sich durch die maximalen Senilitätszeiten abschätzen läßt. Die Mittel der jeweils 5% längsten Senilitätszeiten zeigen mit 63,4 Std bei 15°C, 49,7 Std bei 20°C und 16,8 Std bei 25°C ebenfalls einen monotonen Abfall bei steigender Temperatur.

Insgesamt hat man den Eindruck, als ob bei den Rotatorien ein prädisponiertes Lebensschema in allen Fällen gleich koordiniert abläuft, nur bei verschiedenen Temperaturen mit verschiedener Geschwindigkeit. Ein Blick auf Abb. 1 bekräftigt diesen Eindruck: die Überlebens- und Fertilitätskurven scheinen bei Temperaturerhöhungen lediglich komprimiert zu werden. Eine Verkürzung der reproduktiven Phase wird durch eine Erhöhung der Reproduktionsrate (d.h. schnellere Folge der Eiablagen) kompensiert (Tabelle 1). Integriert man die Fertilitätskurven über die Lebensdauer, so erhält man mit 19,70, 20,77 und 22,17 Nachkommen/ $\varnothing$  für 15, 20 bzw. 25°C in der Tat sehr ähnliche Werte. Jedoch

ist hierbei die Mortalität nicht berücksichtigt worden. Geschieht dies, so findet man deutliche Unterschiede in den mittleren Nachkommenzahlen/♀, wobei sich ein Optimum bei 20° C ergibt (Tabelle I).

Das durch die Konstanz der Oocytenzahl festgelegte physiologische Maximum der Nachkommenzahl eines parthenogenetischen Weibchens dieser Art dürfte bei etwa 24 liegen, denn es wurden bis höchstens 23 Nachkommen gezählt (2 Fälle bei 20° C, 1 Fall bei 25° C). Buchner et al. (1965) geben die potentielle Höchstzahl der Nachkommenschaft von *Asplanchna sieboldi* ebenfalls mit 24 an.

Wie sich die durch die Temperatur bedingten Unterschiede in den Lebensdaten quantitativ auf die Wachstumscharakteristik der Population auswirken, zeigt das nächste Kapitel.

### B. Der Einfluß der Temperatur auf das potentielle Populationswachstum

In unlimitierten Populationen erfolgt das Wachstum nach der Gleichung

$$N_t = N_0 \cdot e^{rt}, \quad (1)$$

wobei  $N_0$  = Individuendichte zur Zeit 0,  $N_t$  = Individuendichte zur Zeit  $t$ ,  $e$  = Basis des natürlichen Logarithmus,  $r$  = potentielle Wachstumsrate (intrinsic rate of natural increase). Man kann  $r$  auch als Netto-Produktionsrate definieren:

$$r = b - m, \quad (2)$$

wobei  $b$  = Geburtsrate und  $m$  = Sterblichkeitsrate. Diese potentielle Wachstumsrate  $r$  ist eine für jede Art bzw. jeden Stamm in einer konstanten Umweltsituation charakteristische Konstante.

Mit Hilfe unlimitierter Populationen (UP) läßt sich  $r$  experimentell bestimmen, indem täglich der Zuwachs gemessen wird. Aus Gl. (1) ergibt sich für den speziellen Fall ( $N_0 = 10$  Tiere/ml,  $t = 1$  Tag):

$$r = \ln N_t / 10 \text{ [Tag}^{-1}\text{]}. \quad (3)$$

Nach der Theorie stellt sich während des exponentiellen Wachstums einer Population eine konstante Altersstruktur ein. Es lassen sich bei den untersuchten Rädertieren praktisch drei Altersklassen unterscheiden: 1. die angeheftet getragenen Eier (die man in diesem Zusammenhang durchaus als eigene Altersklasse betrachten kann), 2. die juvenilen Tiere, die noch in der Immaturationsphase sind (sie lassen sich aufgrund ihrer Körperproportionen und an ihrer Größe, nämlich  $< 200 \mu$ , erkennen) und 3. das Kollektiv aller adulten Tiere.

In den Versuchen mit unlimitierten Populationen stellt sich tatsächlich nach wenigen Tagen eine konstante Altersstruktur ein. Das in dieser exponentiellen Wachstumsphase gemessene Verhältnis der angehefteten Eier zur Gesamtzahl der Tiere (Eier/♀), der prozentuale Anteil juveniler Tiere an der Population und die nach Gl. (3) errechneten



$r$ -Werte sind für die 3 Temperaturen in Tabelle 2 angegeben. Die potentiellen Wachstumsraten steigen mit zunehmender Temperatur. Auch die Zahl der Eier/♀ nimmt zu, wohingegen der prozentuale Anteil juveniler Tiere abnimmt. Die Unterschiede in der Altersstruktur sind allerdings nur zwischen 20 und 25° C signifikant.

Das vorliegende Material erlaubt die Prüfung zweier deterministischer Populationsmodelle durch einen Vergleich zwischen der tatsächlichen und der aufgrund der Modelle zu erwartenden Populationsdynamik. Es handelt sich um das herkömmliche demographische Modell, das auf Dublin und Lotka (1925) zurückgeht, und um ein alternatives Modell, das kürzlich von Edmondson (1968) entwickelt und an Hand fiktiver Beispiele demonstriert worden ist; seine Aussagekraft ist bisher noch nicht an konkreten Populationen getestet worden.

Tabelle 2. *Wachstums-Parameter. Vergleich der empirisch ermittelten mit den aus den Lebensdaten geschätzten Werten. Alle Meßwerte sind aus jeweils  $n = 30$  Stichproben. Streuungsmaß = Standardabweichung*

	15° C	20° C	25° C
<i>Potentielle Wachstumsrate (<math>r</math>)</i>			
Gemessen	0,34 ± 0,06	0,48 ± 0,07	0,82 ± 0,07
Berechnet			
nach Edmondson	0,36	0,55	0,86
nach Parise „ $r_2$ “	0,39	0,55	1,16
nach Parise „ $r_c$ “	0,25	0,43	0,71
<i>Eier/♀</i>			
Gemessen	0,30 ± 0,09	0,35 ± 0,05	0,49 ± 0,05
Berechnet			
nach Edmondson	0,30	0,33	0,46
<i>Juvenile (%)</i>			
Gemessen	62,5 ± 7,5	62,1 ± 11,6	42,5 ± 13,8
Berechnet			
nach Edmondson	64,2	68,0	53,2
nach Birch	72,3	67,5	44,5

Das Lotka-Modell erlaubt, aus den Überlebens- und Fertilitätskurven Voraussagen über die potentielle Wachstumsrate und die stabile Altersverteilung während des exponentiellen Wachstums zu machen. Parise (1966) hat dieses Modell auf die Populationsdynamik des Rotators *Euchlanis dilatata* angewendet, indem er u.a. die potentiellen Wachstumsraten aus den bei verschiedenen Temperaturen ermittelten Lebensdaten errechnete. Er fand dabei einen Anstieg von  $r$  zwischen 14 und 22° C, doch fehlt bei ihm ein experimenteller Beleg.

Nach den von Parise diskutierten Berechnungsmethoden sind zwei verschiedene Schätzungen von  $r$  durchgeführt worden („ $r_2$ “ und „ $r_c$ “ in Tabelle 2). Beide zeigen bei allen 3 Temperaturen eine größenordnungsmäßige Übereinstimmung mit den empirischen Werten, wobei die Werte von  $r_c$  unterhalb, die von  $r_2$  oberhalb der tatsächlichen Wachstumsraten liegen. Die berechneten  $r$ -Werte zeigen ebenso wie die gemessenen einen Anstieg mit der Temperatur. Zur Bestimmung des Anteils juveniler Tiere in der Population wurden die von Birch (1948) für dieses Modell eingeführten Vereinfachungen verwendet. Die in Tabelle 2 wiedergegebenen Ergebnisse zeigen eine recht gute Übereinstimmung mit den Meßdaten.

Tabelle 3. Für das Modell von Edmondson konstruierte Reproduktionsschemata

	15°C	20°C	25°C
1. Lebensdauer	33·10 Std	22·12 Std	13·10 Std
2. Immaturationszeit	7·10 Std	4·12 Std	2·10 Std
3. Intervall zwischen den Eiablagen	2·10 Std	1·12 Std	1·10 Std
4. Reifungsdauer	2·10 Std	1·12 Std	1·10 Std
5. Senilitätszeit	1·10 Std	1·12 Std	0·10 Std
6. Gesamtzahl der Eier	13	17	11

In dem Edmondson-Modell werden Geburt und Tod nicht wie in dem Lotka-Modell als infinitesimale Größen, sondern als konkrete Ereignisse betrachtet. Im wesentlichen besteht dieses Modell darin, das Populationswachstum mit Hilfe eines Reproduktionsschemas zu simulieren, welches so geartet ist, daß eine gewisse Synchronisation der Geburten und der Sterbefälle erfolgt. Dazu müssen Lebensdauer, Immaturationszeit, Abstand zwischen den einzelnen Eiablagen und Reifungsdauer kleine ganze Vielfache einer nicht zu kleinen Zeitspanne sein (in der Praxis etwa 6—24 Std). Die Folge davon sind Regelmäßigkeiten im Auftreten der Ereignisse, die Vorausberechnungen wesentlich erleichtern. Die für Rotatorien charakteristischen (Hutchinson 1967, S. 513) ziemlich rechtwinkligen Kurven des Überlebens und der Fertilität (Abb. 1) ermöglichen es, Reproduktionsschemata zu entwerfen, die den beobachteten Verhältnissen sehr ähnlich sind *und* dem Modell genügen. Tabelle 3 zeigt, welche Schemata für die 3 Temperaturen entworfen worden sind. Eine Reihe alternativer Reproduktionsschemata lieferte ähnliche Ergebnisse. Die nach dem Edmondson-Modell errechneten Werte für die potentiellen Wachstumsraten, die Eier/♀ und die Anteile juveniler Tiere sind ebenfalls in Tabelle 2 dargestellt. Die Übereinstimmung mit den empirischen Werten ist in diesem Fall im allgemeinen ebenfalls recht gut. Das Edmondson-Modell ist bezüglich seiner Voraussage-Genauigkeit trotz

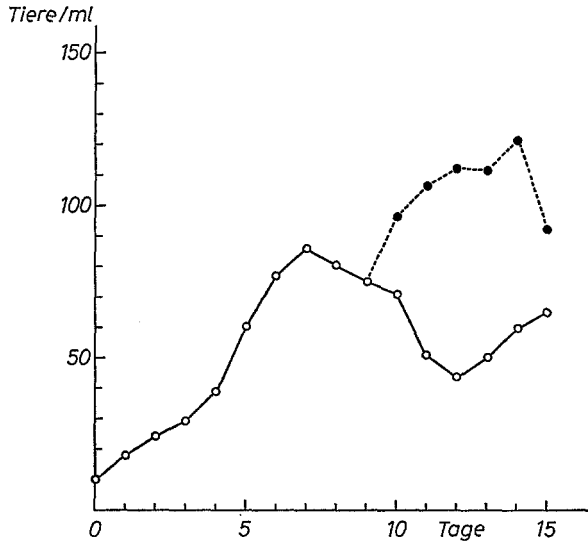


Abb. 2. Einfluß der Futterquantität auf die Höhe des Plateaus. Eine bei normaler Futterdosis ( $10^6$  *Chlorella*/ml·12 Std) gehaltene Population wurde nach Erreichen des Plateaus am 9. Versuchstag aufgespalten, und die eine Hälfte weiterhin unter diesen Bedingungen gehalten ( $\circ$ — $\circ$ ), die andere mit  $2,5 \cdot 10^6$  *Chlorella*/ml·12 Std ( $\bullet$ — $\bullet$ )

der notwendigen Verzerrung der Lebensdaten nicht schlechter als das diffizilere Modell von Lotka.

Man kann somit die im untersuchten Bereich beobachtete Zunahme der potentiellen Wachstumsrate mit der Temperatur kausal auf die im vorigen Kapitel geschilderten temperaturbedingten Veränderungen der Lebensdaten zurückführen.

### C. Der Einfluß der Temperatur auf die Populationsdynamik limitierter Populationen

Die im vorigen Kapitel besprochenen Phasen unbegrenzten Wachstums sind in der Natur viel seltener als ein mehr oder weniger starkes Fluktuieren, u.U. um ein mittleres Niveau (welches sinngemäß der „Umweltkapazität“ des logistischen Wachstums-Modells entspricht und in der vorliegenden Arbeit meist als „Plateau“ bezeichnet wird). Es ist daher wichtig, auch die Einflüsse der Temperatur auf die Ereignisse im Plateau zu untersuchen. Die Meinungen darüber, welche Faktoren unter natürlichen Verhältnissen die Individuendichten von Populationen im Plateau regulieren, gehen weit auseinander. Um die experimentellen Bedingungen überschaubar zu halten, wurde willkürlich *ein* limitierender

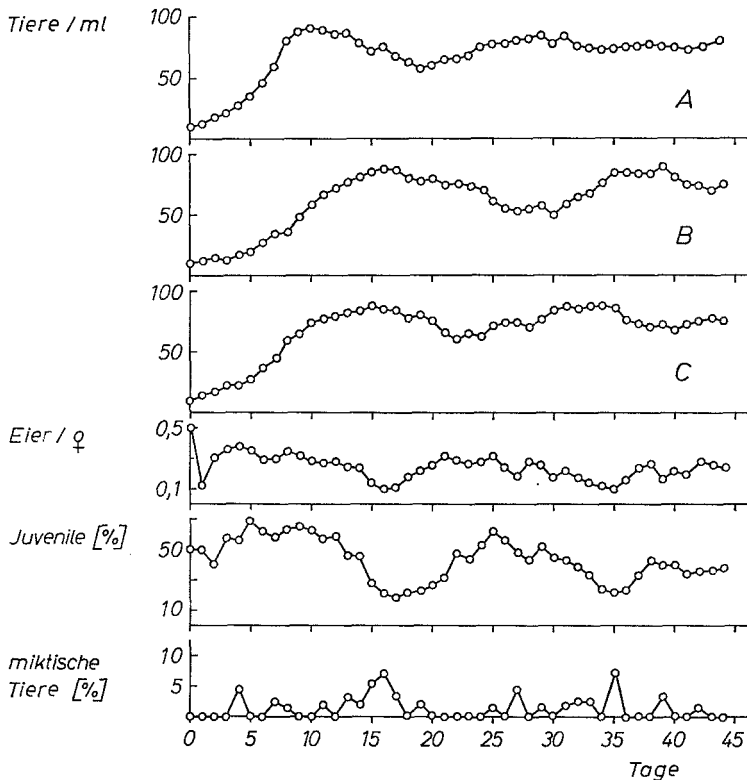


Abb. 3. Limitiertes Populationswachstum bei 15° C. *A*, *B* und *C* sind jeweils parallele Kulturen. Die Kurven der Ei-Raten und der Anteile juveniler und miktischer Tiere beziehen sich auf die Kultur *C*

Faktor ausgewählt: das Futterangebot. Daß dieser Faktor in den Experimenten wirklich begrenzend wirkt, zeigt ein Kontrollversuch, bei dem eine nach Erreichen des Plateaus erhöhte Futterdosis zu einer größeren Individuendichte führte (Abb. 2).

### 1. Oszillationen im Plateau

Die Abb. 3—5 zeigen den Verlauf der Individuendichte und der Altersstruktur von limitierten Populationen bei den 3 untersuchten Temperaturen: Nach anfänglich sigmoidem Wachstumsverlauf treten um eine mittlere Individuendichte Oszillationen auf, deren Frequenz und Amplituden mit zunehmender Temperatur größer werden. Dementsprechend sinkt die Periodendauer bei steigender Temperatur (Tabelle 4). Bei 15° C handelt es sich deutlich um gedämpfte Schwingungen, bei

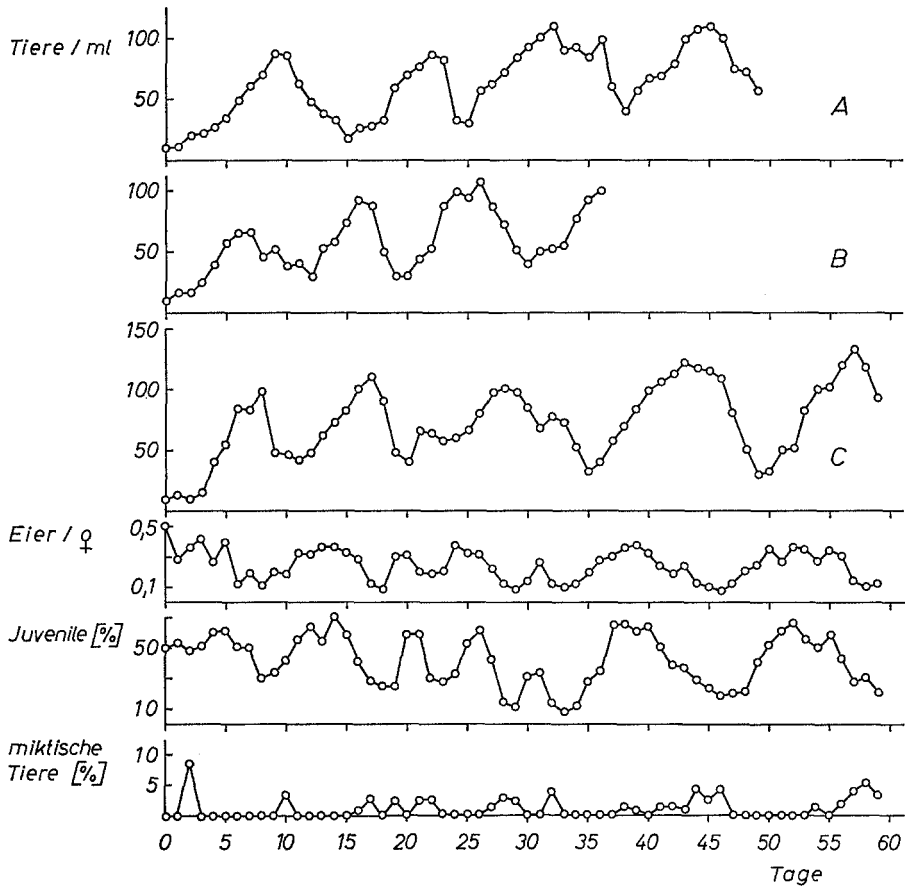


Abb. 4. Limitiertes Populationswachstum bei 20° C. Erklärungen wie bei Abb. 3

Tabelle 4. Berechnete mittlere Generationsdauer  $T$  und potentielle Wachstumsrate in Einheiten von  $T$  ( $r_T$ ), sowie gemessene Periodendauer der Oszillationen ( $\lambda$ ) und mittlere Individuendichte im Plateau bei den 3 Temperaturen

	15° C	20° C	25° C
Mittlere Generationsdauer $T$ (Tage)	10,6	4,9	3,6
Potentielle Wachstumsrate $r_T$	1,50	2,19	2,94
Periodendauer $\lambda$ (Tage)	20,3 ± 1,9 ( $n=3$ )	11,4 ± 1,3 ( $n=9$ )	8,5 ± 1,7 ( $n=4$ )
Mittlere Dichte im Plateau (Tiere/ml)	74,7	66,8	57,3

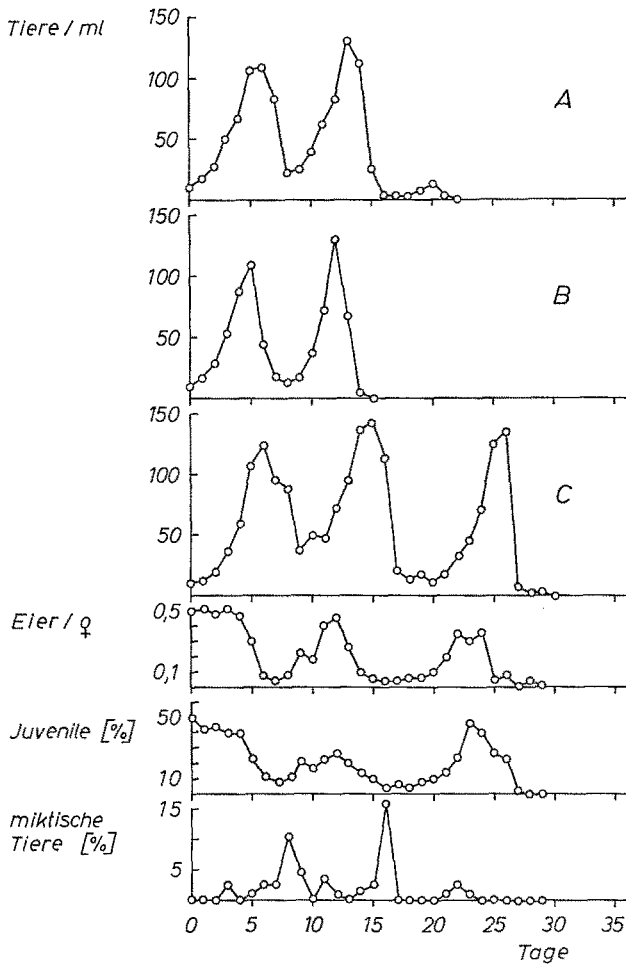


Abb. 5. Limitiertes Populationswachstum bei 25° C. Erklärungen wie bei Abb. 3

20° C um ziemlich konstante Oszillationen und bei 25° C um ungedämpfte Schwingungen, die zu einer Extinktion der Population nach der 2.—3. Periode führen.

Nach der theoretischen Analyse der modifizierten logistischen Wachstumsgleichung von Cook (1965) kann man aus den gemessenen Lebensdaten qualitative Voraussagen über die Art der Annäherung an das Plateau und die Form desselben machen, wenn man zunächst die mittlere Generationsdauer  $T$  berechnet (z.B. nach Parise, 1966) und dann die potentielle Wachstumsrate in Einheiten von  $T$  ausdrückt ( $r_T$ , s. Tabelle 4):

$0 < r_T < 1$ : Die Kurve schmiegt sich asymptotisch dem Gleichgewichtswert an. Dieser zeigt keine Oszillationen.

$1 < r_T < 2$ : Gedämpfte Oszillationen.

$r_T > 2$ : Ungedämpfte Oszillationen, die zur Extinktion führen.

Nach den Berechnungen (s. Tabelle 4) sind für 15° C gedämpfte Oszillationen, für 20° C gerade ungedämpfte Schwingungen und für 25° C starke ungedämpfte Schwingungen zu erwarten. Die Übereinstimmung dieser Erwartungen mit den Ereignissen in den Populationsversuchen (Abb. 3—5) ist gut. Zwar erfolgt bei 20° C keine Extinktion im Versuchszeitraum, aber man kann einen Trend zur Vergrößerung der Amplitude mit der Zeit erkennen.

Aus Tabelle 4 geht weiterhin hervor, daß die Periodendauer bei den 3 untersuchten Temperaturen ungefähr dem Doppelten der mittleren Generationsdauer  $T$  entspricht. Dies muß nicht notwendigerweise auf Zufall beruhen. Ricker (1954) fand die gleichen Verhältnisse bei der Simulierung diverser fiktiver Populationen mit verschiedenen Reproduktionsschemata.

## 2. Die mittlere Individuendichte im Plateau

Aus den Abb. 3—5 geht hervor, daß die maximalen Tierdichten bei 25° C auftreten. Vergleicht man dagegen die *mittleren* Individuendichten im Plateau (= „Umweltkapazität“, berechnet vom ersten Maximum an, s. Tabelle 4), so beobachtet man ein leichtes Absinken bei steigender Temperatur. Ähnliche Beobachtungen machte Pratt (1943) an Versuchspopulationen von *Daphnia magna*. Während bei ihm jedoch ein unbekannter Dichtefaktor limitierend wirkte, ist in meinem Fall die Umweltkapazität — zumindest hauptsächlich — durch die tägliche Futterdosis determiniert (vgl. Abb. 2). Diese ist bei den in den LP verwendeten Bedingungen bei allen Temperaturen konstant. Möglicherweise modifiziert die Temperatur jedoch noch andere Parameter, die einen Einfluß auf die Kapazität haben, wie etwa den Nutzungskoeffizienten (das ist die Fraktion der eingesetzten pflanzlichen Biomasse, die in tierische Biomasse umgewandelt wird), die Biomasse eines einzelnen Tieres oder seine mittlere Lebensdauer.

Es ist naheliegend zu fragen, wie weit sich die beobachteten mittleren Individuendichten aus Betrachtungen der Energiebilanz erklären lassen. Im Gleichgewicht muß täglich so viel tierische Biomasse aufgebaut werden, wie der Population durch sterbende Tiere entzogen wird. Der Turnover  $V$  beträgt demnach

$$V = \frac{K \cdot B}{L} \text{ cal} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{Tag}^{-1},$$

wobei  $K$ =Kapazität (Tiere/ml),  $B$ =Biomasse eines adulten Tieres (cal) und  $L$ =Lebensdauer (Tage). Da diese täglich produzierte tierische Biomasse (der Turnover  $V$ ) der Tagesdosis an Futteralgen ( $F$ ) proportional ist, ergibt sich

$$V = \frac{K \cdot B}{L} = p \cdot F, \quad (4)$$

wobei der Proportionalitätsfaktor  $p$  dem oben erwähnten Nutzungskoeffizienten entspricht. Die Kapazität  $K$  ergibt sich demnach zu

$$K = \frac{p \cdot F \cdot L}{B} \text{ Tiere/ml.} \quad (4a)$$

Bestimmung der Parameter:

$p$ : Nutzungskoeffizienten von *Brachionus calyciflorus* wurden experimentell von Galkovskaya (1963) zu 0,36 (20° C; Nahrung: *Scenedesmus obliquus*,  $3 \cdot 10^6$  Zellen pro ml · Tag) und von Erman (1962) zu 0,29—0,34 (20° C; Nahrung: *Lagerheimia ciliata* in verschiedenen Konzentrationen) bestimmt. Da über die Temperaturabhängigkeit von  $p$  keine Daten existieren, wurde der Nutzungskoeffizient zunächst für alle Temperaturen gleich zu 0,30 geschätzt.

$F$ : Die Tagesdosis der Futteralgen war bei den verwendeten Versuchsbedingungen bei allen Temperaturen konstant:  $2 \cdot 10^6$  *Chlorella*/ml. Schätzt man das Volumen einer *Chlorella*-Zelle auf  $15 \mu^3$  (entsprechend einem mittleren Durchmesser von  $3 \mu$ ), nimmt man das spezifische Gewicht lebender Algen mit 1 an und berücksichtigt, daß das Trockengewicht (TG) von Grünalgen im Mittel 32% des Frischgewichtes beträgt (Pechlaner, 1967), so ergibt sich die Tagesdosis pro ml Kulturmedium zu  $9,6 \mu\text{g TG}$ .

Nach Spoehr und Milner (1949) setzt sich das TG gut wachsender *Chlorella*-Zellen aus 58% Protein, 37,5% Kohlenhydrate und 4,5% Fett zusammen. Daraus ergibt sich das kalorische Äquivalent der täglichen Futterdosis zu

$$F = 4,125 \cdot 10^{-2} \text{ cal/ml.}$$

$L$ : Die mittlere Lebensdauer beträgt 13,99, 10,60 bzw. 5,61 Tage bei 15, 20 bzw. 25° C (vgl. Tabelle 1).

$B$ : Die Biomasse einer adulten *Brachionus calyciflorus* läßt sich aus den von Erman (1962) angegebenen Daten zu  $1,78 \cdot 10^{-3}$  cal errechnen. Die Körpergröße dieser Rotatorien nimmt mit sinkender Temperatur zu (vgl. Halbach, 1970): Die Lorica-Länge adulter Tiere (5% größte Tiere der Populationen) betragen 276,0, 235,4 und 202,5  $\mu$  bei 15, 20 bzw. 25° C. Unter Annahme gleicher Proportionen läßt sich das Volumen adulter Tiere zu  $7,34 \cdot 10^6$ ,  $4,55 \cdot 10^6$  und  $2,9 \cdot 10^6 \mu^3$  bei 15, 20 bzw. 25° C abschätzen.

Nimmt man an, daß sich Erman's Energiewert auf ein adultes 20° C-Tier bezieht (Erman gibt keine Temperatur an), und daß Tiervolumen und Biomasse einander proportional sind, so läßt sich  $B$  für 15° C zu  $2,87 \cdot 10^{-3}$ , für 20° C zu  $1,78 \cdot 10^{-3}$  und für 25° C zu  $1,13 \cdot 10^{-3}$  cal schätzen.

Unter Benutzung dieser Werte errechnet sich die mittlere Tierdichte  $K$  zu 60,3, 73,5 und 64,1 Tiere/ml bei 15, 20 bzw. 25° C. Diese  $K$ -Werte stimmen größenordnungsmäßig mit den gefundenen mittleren Dichten im Plateau (Tabelle 4) überein. Während die empirischen Werte jedoch einen leichten Rückgang mit steigender Temperatur zeigen, haben die errechneten ein Maximum bei 20° C. Die Unterschiede sind in beiden Fällen jedoch sehr gering.



Man kann auch in die Gl. (4) die empirischen  $K$ -Werte einsetzen und die zugehörigen  $p$ -Werte errechnen. Es ergeben sich  $p=0,37$  für  $15^{\circ}\text{C}$ ,  $p=0,27$  für  $20^{\circ}\text{C}$  und  $p=0,28$  für  $25^{\circ}\text{C}$ ; der berechnete Nutzungskoeffizient ist bei  $15^{\circ}\text{C}$  demnach deutlich höher als bei  $20$  und  $25^{\circ}\text{C}$ .

#### D. Der Einfluß der Temperatur auf die Mixis-Rate

In den *Brachionus*-Populationen vermehren sich die Tiere überwiegend parthenogenetisch; daneben tritt jedoch sporadisch ein kleiner Anteil miktischer Weibchen auf, deren Eier im Gegensatz zu den Subitaneiern der amiktischen Tiere haploid sind. Ohne Befruchtung entstehen aus ihnen Männchen, mit Befruchtung Dauereier. Diese Dauereier können zwar für das langfristige Schicksal von Populationen wichtig sein (Halbach, 1969 b), doch zu der augenblicklichen Populationsvermehrung leisten die miktischen Tiere keinen Beitrag. Eine Variation des Anteiles miktischer Tiere in einer Population könnte daher Folgen für die Populationsdynamik haben.

Tabelle 5. *Mixis-Raten in unlimitierten (UP) und limitierten (LP) Populationen*

	Mixis-Rate (%)		
	$15^{\circ}\text{C}$	$20^{\circ}\text{C}$	$25^{\circ}\text{C}$
UP	0,66 ( $n = 2263$ )	0,29 ( $n = 2449$ )	0,20 ( $n = 2016$ )
LP	0,89 ( $n = 8949$ )	2,56 ( $n = 14286$ )	4,34 ( $n = 4421$ )

$n$  = Zahl der ausgewerteten Tiere.

Während nach Tauson (1925) die Temperatur keinen direkten Einfluß auf die Mixis-Rate von *Asplanchna intermedia* hat, ist nach den Untersuchungen von Buchner und Kiechle (1966) und Buchner et al. (1969) die Temperatur bei *Asplanchna sieboldi* nicht ohne Einfluß auf die Mixis-Rate, wobei das Ausmaß der Reaktion jedoch von der Vorgeschichte der Population abhängt: im Mittel ist bei ihnen bei höherer Temperatur auch die Mixis-Rate höher. Die Autoren nehmen an, daß die Temperatur nur indirekt wirkt, indem sie die Fähigkeit der Tiere, auf mixisauslösende Impulse zu reagieren, in entsprechender Weise beeinflußt.

Bei den von mir durchgeführten Untersuchungen wurde in den Versuchspopulationen die Mixis-Rate als der Anteil der miktischen Tiere an den reifen (eiertragenden) Tieren der Population bestimmt. Tabelle 5 gibt die Mixis-Raten in den unlimitierten (UP) und limitierten (LP) Populationen an. Ein  $X^2$ -Test auf Homogenität der Mixis-Raten (Tabelle 6) ergab, daß die Versuchsbedingungen z.T. einen Einfluß auf die Mixis-Raten haben. So sind diese in den LP größer als in den UP (signifikant

allerdings nur bei 20 und 25° C). Die Temperatur hat keinen erkennbaren Einfluß auf die Mixis-Rate bei den UP, einen deutlichen jedoch bei den LP (Tabelle 6).

Tabelle 6.  $\chi^2$ -Test auf Homogenität der Mixis-Raten bei den verschiedenen Bedingungen<sup>a</sup>

	$\chi^2$	<i>p</i>
UP 15—20° C	2,82	0,095
UP 15—25° C	4,19	0,040
UP 20—25° C	0,08	> 0,3
LP 15—20° C	70,73	< 10 <sup>-10</sup> b
LP 15—25° C	160,88	< 10 <sup>-10</sup> b
LP 20—25° C	36,30	< 10 <sup>-9</sup> b
15° C UP-LP	1,69	0,2
20° C UP-LP	48,64	< 10 <sup>-10</sup> b
25° C UP-LP	79,14	< 10 <sup>-10</sup> b

<sup>a</sup> Mit der 2x2-Tafel (Schnell, 1958).

<sup>b</sup> Signifikanter Unterschied.

Die beim untersuchten Stamm beobachteten mittleren Mixis-Raten (Tabelle 5: in keinem Falle >5%, meist viel kleiner) sind in allen Fällen zu klein, um erkennbare Einflüsse auf die Populationsdynamik ausüben zu können.

Bei im Gleichgewicht befindlichen Populationen wird im Mittel jedes sterbende Tier durch ein Neugeborenes ersetzt. Gleichgültig wie hoch der Anteil miktischer Tiere in der Population ist, erfolgt die momentane Rekrutierung ausschließlich durch Nachkommen amiktischer Weibchen. Besteht die ganze Population aus amiktischen Tieren (Mixis-Rate 0), so muß jedes Weibchen im Mittel während seines Lebens 1 Nachkommen erzeugen. Verhalten sich amiktische zu miktischen Tieren wie 1:1 (Mixis-Rate 50%), so muß jedes amiktische Tier im Laufe seines Lebens 2 Nachkommen erzeugen. Selbst wenn 4 miktische Tiere auf ein amiktisches kommen (Mixis-Rate 80%), genügen 5 Nachkommen pro amiktischem Weibchen, um die Gesamtpopulation im Gleichgewicht zu erhalten. Dies liegt immer noch weit unterhalb der physiologischen Reproduktionspotenz der Tiere (vgl. Tabelle 1).

In der exponentiellen Wachstumsphase, wo die Mixis-Rate einen erkennbaren Einfluß auf die Vermehrungsrate hätte, ist sie so klein (<0.7%, Tabelle 5), daß ihr Einfluß irrelevant ist.

#### E. Der Einfluß der Temperatur auf die Populationsdynamik im Freiland

Über das jahreszeitliche Auftreten von *Brachionus calyciflorus* gibt es etliche Angaben (z. B. bei Züscher, 1912; Steinmann und Surbeck,

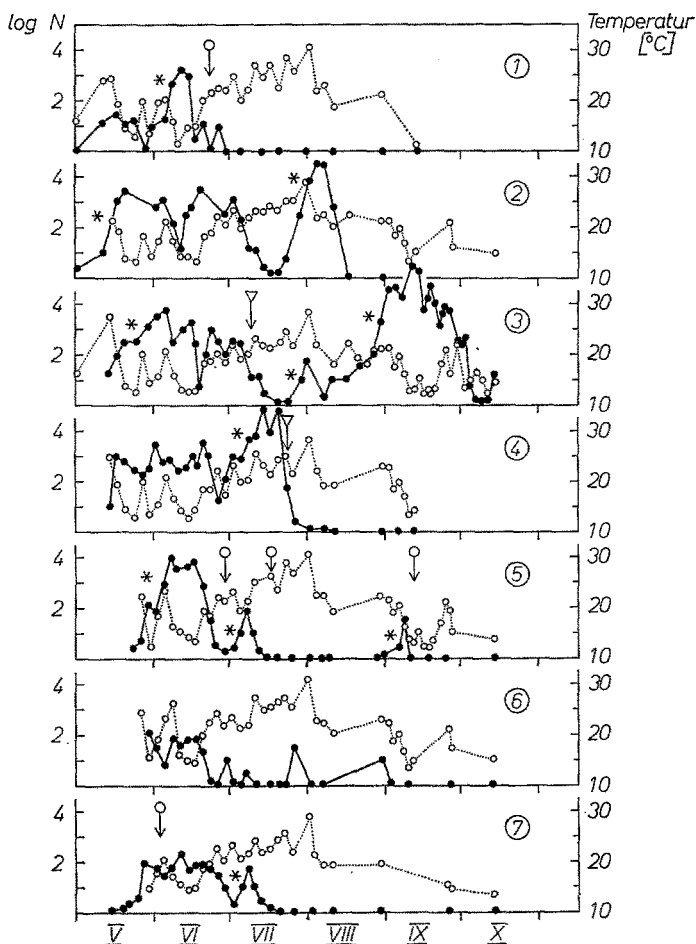


Abb. 6 u. 7. Verlauf der Temperatur und der Populationsdichte von *Brachionus calyciflorus* in 13 der 15 untersuchten Steinbecken im Botanischen Garten Würzburg während des Sommers 1967. ●—●  $\log N$  ( $N = \text{Brachionus-Individuen/Liter}$ ). ○—○ Temperatur ( $^{\circ}\text{C}$ ). ∇ Auftreten von über  $10^2$  *Asplanchnen*/Liter. ⊖ Auftreten von über  $10^3$  *Brachionus rubens*/Liter. \* Zur Bestimmung von  $r$  verwendete exponentielle Wachstumsphasen

1932; Donászy, 1959; de Ridder, 1961). Nach den meisten Beobachtungen ist die Art im Frühsommer am häufigsten, geht während der heißen Sommermonate zurück und hat gelegentlich ein zweites aber kleineres Häufigkeitsmaximum im Herbst. Es ist naheliegend, die Temperaturtoleranz für dieses dzyklische Auftreten verantwortlich zu machen, indem die Wintermonate ebenso wie die zu heißen Sommermonate

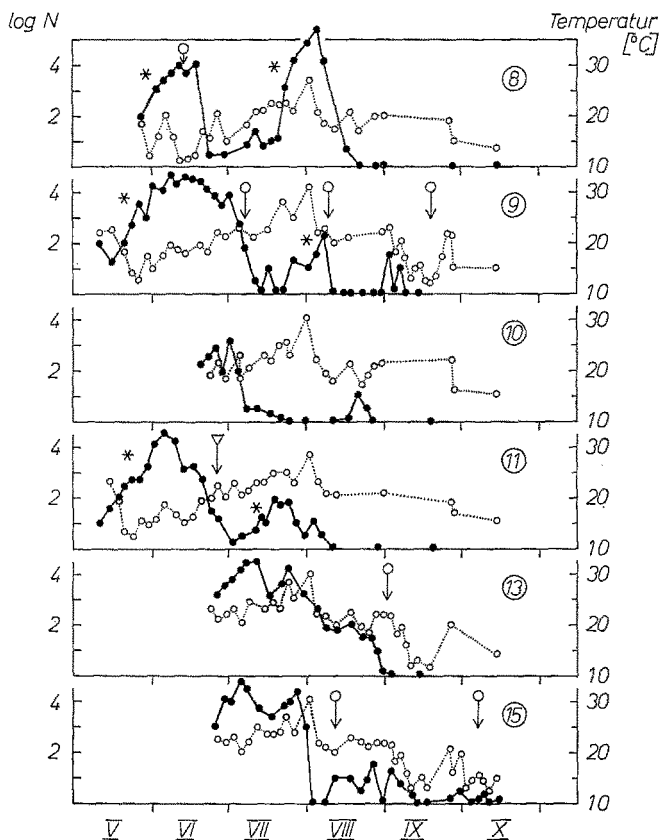


Abb. 7

gemieden werden. Donászy bezeichnet die Art als relativ warm-stenotherm, Arora (1966) findet eine stärkere Temperaturtoleranz, und Evens (1954) bezeichnet sie als eurytherm und gibt als Toleranzbereich  $5\text{--}23^{\circ}\text{C}$  an. Verschiedene Stämme können jedoch verschiedene Optima und verschiedene Toleranzbereiche haben (Pourriot, 1965).

In den Abb. 6 und 7 sind eigene Messungen der Temperatur und der *Brachionus calyciflorus*-Populationsdynamik von 13 der untersuchten Becken wiedergegeben, in Abb. 8 die entsprechenden Daten für 6 der untersuchten Teiche.

Da beachtliche Fluktuationen zu beobachten sind, ergibt sich die Frage, wieweit diese dieselben Ursachen haben wie die Fluktuationen in Laborpopulationen, bzw. wieweit die Temperatur modifizierend auf die Populationsdynamik in natürlichen Gewässern einwirkt.

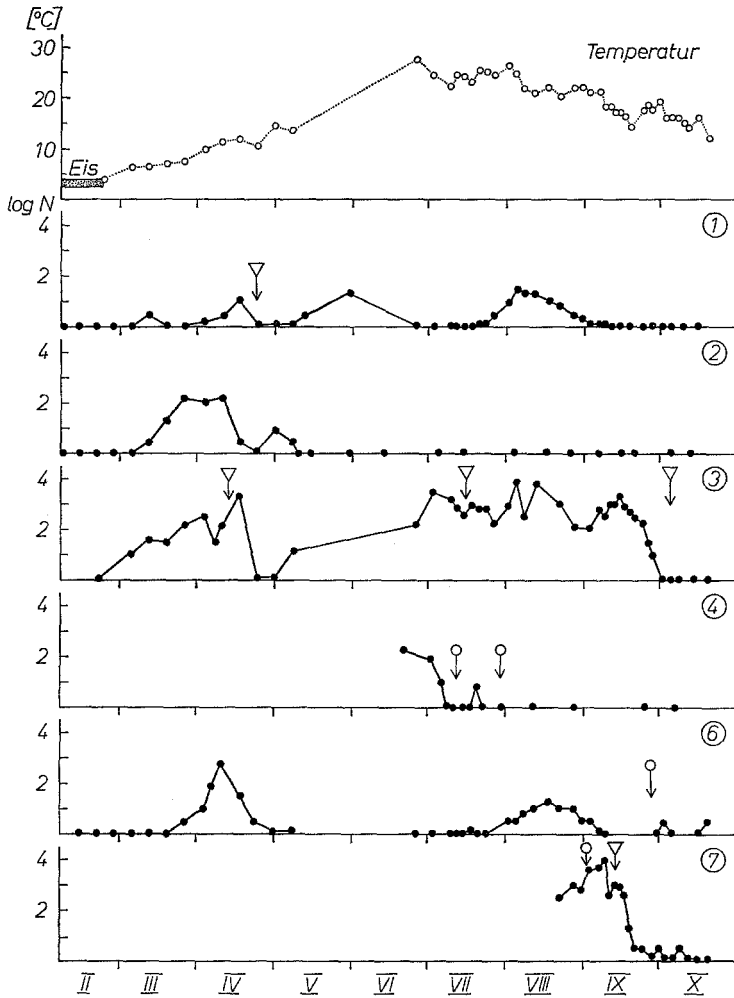


Abb. 8. Verlauf der Temperatur und der Populationsdichte von *Brachionus calyciflorus* in 6 der 7 untersuchten Fischteiche während 1967. Zeichenerklärung wie bei Abb. 6. Die Temperaturen (oberste Kurve) beziehen sich auf Teich 3, die der anderen Teiche wichen kaum davon ab. ♀ bezieht sich hier außer auf *Brachionus rubens* auch auf *B. angularis* und *B. urceolaris*

### 1. Potentielle Wachstumsrate

Entsprechend den Experimentalbefunden sollte man erwarten, daß bei „Bevölkerungs-Explosionen“, wie sie durch das plötzliche Auftreten günstiger Vermehrungsbedingungen hervorgerufen werden können, die exponentiellen Wachstumsraten bei höheren Temperaturen im Durchschnitt größer sind.

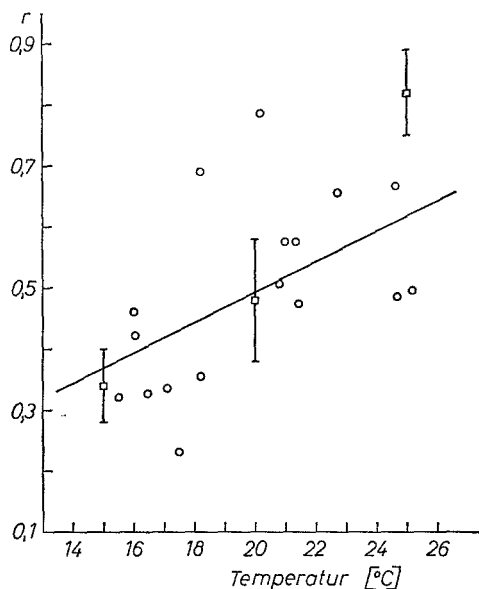


Abb. 9. Die exponentiellen Wachstumsraten ( $r$ ) von 17 Wachstumsphasen in den Becken und Teichen in Abhängigkeit von der jeweiligen mittleren Temperatur (Kreise). Eingezeichnet ist auch die errechnete Regressionsgerade, sowie die für 15, 20 und 25° C experimentell ermittelten potentiellen Wachstumsraten mit ihren Standardabweichungen (Quadrate)

Aus den Kurven der Populationsdynamik in den Becken wurden 17 Phasen offensichtlich *exponentiellen Wachstums* ausgewählt (in den Abb. 6 und 7 durch \* gekennzeichnet; durchschnittliche Dauer 14 Tage) und die jeweiligen Wachstumsraten  $r$  nach Gl. (1) errechnet. In Abb. 9 sind diese  $r$ -Werte gegen die zugehörige Temperatur aufgetragen<sup>1</sup>. Der errechnete Korrelationskoeffizient  $r=0,54$  ist signifikant ( $p<0,025$ ) von Null verschieden. Die Angleichung einer Geraden erfolgte nach Bartlett's Methode:

$$y=0,0252 x-0,0075,$$

wobei  $y$ =potentielle Wachstumsrate  $r$  und  $x$ =Temperatur. Die Gleichung hat eine positive Steigung; bei höheren Temperaturen sind demnach auch im Freiland die potentiellen Wachstumsraten größer.

Die Erhöhung von  $r$  mit der Temperatur stimmt mit den experimentellen Befunden auch quantitativ überein: die Laborwerte liegen in der Tat innerhalb des Streubereiches der Freilandmeßwerte (vgl. Abb. 9).

<sup>1</sup> Die mittlere Temperatur wurde als Mittelwert der in dem berücksichtigten Zeitraum gemachten einzelnen Temperaturmessungen geschätzt.

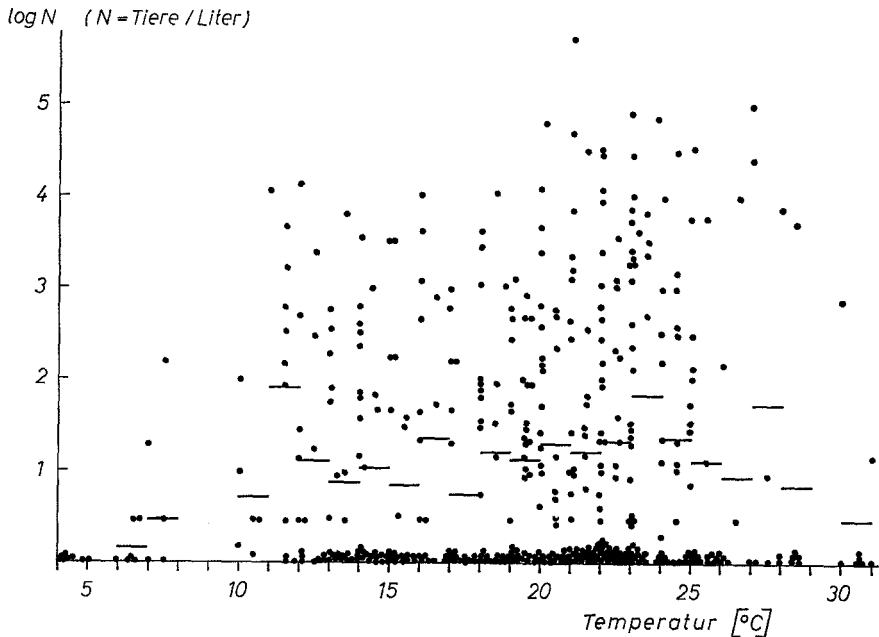


Abb. 10. Gemessene Populationsdichte von *Brachionus calyciflorus* ( $\log N$ , wobei  $N = \text{Tiere/Liter}$ ) in Abhängigkeit von der augenblicklichen Temperatur in 6 Teichen und 13 Becken während 1967. Es wurden nur solche Gewässer berücksichtigt, in denen während des Untersuchungszeitraumes zu irgendwelchen Zeiten *B. calyciflorus* aufgetreten waren. Die Querstriche geben die Klassenmittelwerte an (Klassenbreite  $1^\circ \text{C}$ )

## 2. Populationsdichte

Die *Populationsdichten* zeigten im Labor ihre größten Werte bei hohen Temperaturen. Die *mittleren* Dichten wurden dagegen von der Temperatur kaum beeinflusst und zeigten allenfalls eine leichte Tendenz zur Verkleinerung bei steigender Temperatur. In Abb. 10 sind alle gemessenen Populationsdichten von Teichen und Becken, in denen irgendwann im Laufe der Untersuchungsperiode *Brachionus calyciflorus* vorkamen, gegen die zugehörige Temperatur aufgetragen. Alle Dichten scheinen über den ganzen Toleranzbereich vorzukommen, nur unterhalb  $10^\circ \text{C}$  und oberhalb  $28^\circ \text{C}$  gehen die hohen Dichten zurück. Insgesamt beobachtet man auffallend viele Stichproben ohne Tiere. Die höchsten Tiermaxima liegen eindeutig zwischen  $20^\circ \text{C}$  und  $28^\circ \text{C}$ . Gleichzeitig findet man in diesem Bereich allerdings auch die meisten Proben ohne Tiere.

Bei Berechnung der Klassenmittel ( $1^\circ \text{C}$  Klassenbreite) findet man eine ziemlich gleichmäßige Dichte über den ganzen Toleranzbereich

(Abb. 10). Lediglich unterhalb  $10^{\circ}\text{C}$  und oberhalb  $30^{\circ}\text{C}$  gehen die Mittelwerte deutlich zurück.

Es lag nahe anzunehmen, daß es sich bei den in den extremen Temperaturbereichen beobachteten Tieren um Überlebende handelt, die sich unter günstigeren Temperaturbedingungen entwickelt hatten und zum Zeitpunkt der Probeentnahme im Aussterben begriffen waren.

Um dies zu prüfen, wurde jeweils der Populationszuwachs bzw. -rückgang in den aufeinanderfolgenden Proben bestimmt und diese Raten mit der zugehörigen Temperatur korreliert. Diese Analyse zeigte, daß oberhalb  $28^{\circ}\text{C}$  der Populationsrückgang deutlich den seltenen Populationszuwachs überwiegt; ab  $30^{\circ}\text{C}$  wurden nur noch Rückgänge registriert. Bei sehr tiefen Temperaturen ( $4\text{--}7^{\circ}\text{C}$ ) findet man jedoch entgegen den Erwartungen keinen regelmäßigen Populationsrückgang, sondern das Wachstum ist selbst bei Eisbedeckung im Mittel positiv. Allerdings liegen in diesem Temperaturbereich die wenigsten Meßpunkte vor. Im übrigen Temperaturbereich halten sich Zuwachs und Rückgang weitgehend die Waage.

Während die maximalen Tierdichten im Freiland und im Labor (mit Werten um  $10^5$  Tiere/Liter) relativ gut übereinstimmen (auch in dem Anstieg mit zunehmender Temperatur), weichen die langfristigen Mittel weit voneinander ab: zwischen  $10^4$  und  $10^5$  Tiere/Liter im Labor und etwa zwischen  $10$  und  $10^2$  im Freiland. Bezüglich der mittleren Populationsdichte ist eine gute Übereinstimmung zwischen Freilandwerten und Labordaten auch nicht zu erwarten, da bei den Experimenten konstante Ernährungsbedingungen herrschten, während im Freiland die Nahrung starken jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen ist.

### 3. Fluktuationen

Im Labor fluktuierten die Tierdichten bei hohen Temperaturen heftiger als bei tiefen. Die Daten in Abb. 10 legten nahe, daß im Freiland ähnliche Bedingungen herrschen, da mit zunehmender Temperatur sowohl die Höhe der maximalen Tierdichten als auch die Häufigkeit der tierfreien Proben zunahm, während die mittleren Dichten in etwa gleich blieben.

Um das Ausmaß der natürlichen Fluktuationen zu messen, wurde jeweils die exponentielle Dichteänderung zwischen zwei Meßpunkten bestimmt:  $\Delta \log N/\Delta t$  ( $N$ =Tiere/Liter,  $t$ =Zeit in Tagen). Die Absolutwerte jeder Temperaturklasse wurden gemittelt (Abb. 11). Mit zunehmender Temperatur erhöhen sich die absoluten Raten der exponentiellen Dichteänderungen außerordentlich stark: bei  $25^{\circ}\text{C}$  sind die Raten im Durchschnitt ca. 4mal so groß wie bei  $5^{\circ}\text{C}$ . Die Heftigkeit der Fluktuationen verdoppelt sich also etwa alle  $8\text{--}10^{\circ}\text{C}$ .



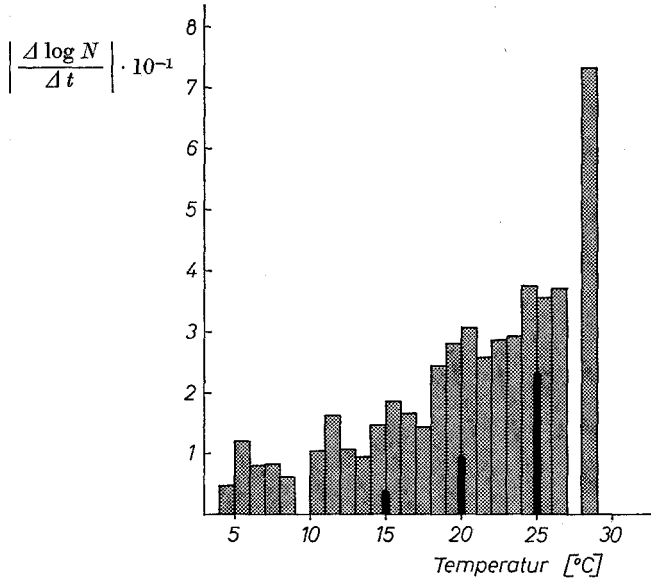


Abb. 11.  $\left| \frac{\Delta \log N}{\Delta t} \right| \cdot 10^{-1}$  in Abhängigkeit von der Temperatur. Die Differenzen beziehen sich auf je 2 aufeinanderfolgende Messungen des jeweiligen Gewässers ( $N$ =Tiere/Liter,  $t$ =Tage zwischen den Messungen). Es sind für jede Klasse (Klassenbreite:  $1^\circ\text{C}$ ) die Mittel der Absolutwerte aufgetragen. Für die Klassen  $9-10^\circ\text{C}$  und  $27$  bis  $28^\circ\text{C}$  standen keine Daten zur Verfügung. Die schwarzen Säulen geben die entsprechenden Werte für die experimentellen Populationen wieder

Die für die limitierten Experimentalpopulationen bestimmten  $|\Delta \log N / \Delta t|$ -Werte sind ebenfalls in Abb. 11 wiedergegeben. Sie zeigen eine parallel verlaufende Vergrößerung mit zunehmender Temperatur, d.h. daß die Raten der Erhöhung im Labor und im Freiland gleich sind. Die absoluten Raten der exponentiellen Dichteänderung sind allerdings im Labor im Durchschnitt etwa halb so groß wie im Freiland. Die Dichteschwankungen sind demnach in natürlichen Gewässern größer als bei Laborpopulationen. Die größeren Dichteschwankungen im Freiland weisen darauf hin, daß hier weitere Faktoren außer der Temperatur die Populationsdynamik beeinflussen. Es ist hier wohl vor allem an die Nahrung zu denken.

## Diskussion

### A. Lebensdaten

Die Beschleunigung der Lebensprozesse bei erhöhter Temperatur erklärt sich aus ihrer chemischen Natur (Van't Hoff'sche Regel). Aus Tabelle 1 ist ersichtlich, daß sich bei Temperaturänderung die Ko-

ordinierung der verschiedenen Lebensdaten verschiebt. Es ist wahrscheinlich, daß verschiedene physiologische Prozesse einen verschiedenen  $Q_{10}$  haben. Dann kann die verminderte Vitalität an den Grenzen des Toleranzbereiches die Folge einer *Diskoordinierung* verschiedener Lebensprozesse sein (vgl. Precht et al., 1955).

Manche Optima lassen sich auf die gegenläufige Variation verschiedener Lebensdaten zurückführen; so ist das Optimum der Nachkommenzahl pro Weibchen bei 20° C das Resultat einer Erhöhung der Reproduktionsrate und einer Verkürzung der Lebensdauer mit steigender Temperatur.

### B. Potentielle Wachstumsrate

Die Lebensdaten verändern sich mit steigender Temperatur offensichtlich zugunsten einer schnelleren Vermehrung: die Tiere erreichen früher das reproduktionsfähige Alter, erzeugen Eier in kürzeren Abständen, und diese haben eine kürzere Reifungsdauer. Gegenläufig ist allerdings die Verkürzung der Lebensdauer und der Reproduktionsphase, doch sind die Ereignisse in den späteren Lebensabschnitten für das Populationswachstum grundsätzlich von untergeordneter Bedeutung (vgl. Cole, 1954). Für die potentielle Wachstumsrate  $r$  haben der Beginn der Reproduktion sowie die Zahl der Nachkommen am Anfang der Reproduktionsphase das größte Gewicht, weil  $r$  zusammen mit  $t$  im Exponenten der Wachstumsgleichung steht. Änderungen von  $N$  zu einem frühen Zeitpunkt (kleines  $t$ ) haben daher einen ungleich stärkeren Einfluß auf  $r$  als entsprechende Änderungen zu einem späten Zeitpunkt (großes  $t$ ).

Auch für andere Rotatorienarten ist experimentell ein Anstieg von  $r$  mit der Temperatur nachgewiesen worden, so für *Euchlamis tenuiseta* zwischen 15—28° C (Adachi, 1964) und für *Asplanchna sieboldi* zwischen 10 und 34° C (Buchner et al., 1965). Bei der letzten Art sinkt die Wachstumsrate erst bei 38° C wieder ab. Die maximale Wachstumsrate liegt also offensichtlich dicht bei der oberen Toleranzgrenze. Sie kann für den untersuchten Stamm von *Brachionus calyciflorus* nicht angegeben werden, da die Untersuchungen nur im physiologischen Bereich durchgeführt wurden und die Geschehnisse an den Grenzgebieten des Toleranzbereiches außer Betracht blieben.

Es muß in diesem Zusammenhang jedoch darauf hingewiesen werden, daß sich weder das Optimum noch die Toleranzgrenzen für eine Rädertierart generell festlegen lassen. So berichtet Pourriot (1965) von einem kalt-stenothermen Stamm von *Brachionus calyciflorus*, dessen Vermehrungsoptimum bei 20° C bereits überschritten war, während ein anderer Stamm derselben Art sein Optimum bei höherer Temperatur hatte.

### C. Tierdichte im Plateau

Die maximalen Tierdichten finden sich bei den höheren Temperaturen. Sie bestehen jedoch jeweils nur sehr kurze Zeit, denn sie sind eine Folge der heftigeren Oszillationen (größere Frequenz und Amplitude).

Die mittleren Dichten zeigen dagegen keine deutlichen Veränderungen mit der Temperatur. Da die Tiere jedoch bei tieferen Temperaturen größer sind, ist in diesen Fällen die Biomasse der Population im Gleichgewicht größer. Andererseits ist bei tieferen Temperaturen wegen der verlängerten Lebensdauer die Turnover-Rate geringer. Die relative Konstanz der mittleren Gleichgewichtsdichte ist eine Folge der gegenläufigen Variation von Lebensdauer und Tiergröße bei Veränderung der Temperatur [Gl. (4a), S. 191]. Ob auch eine temperaturbedingte Variation des Nutzungskoeffizienten mit in die Beziehung eingeht, ist unbekannt. Möglicherweise ist die „abgestimmte“ Variation der Parameter von  $K$  eine zufällige Spezialität der untersuchten Art. Untersuchungen an weiteren Rotatorien müssen daher erst zeigen, ob es sich bei der beobachteten relativen Temperaturunabhängigkeit der Umweltkapazität bei konstanter Futterdosis um ein generelles Prinzip handelt.

Wirkt statt der Nahrungsquantität ein anderer Faktor begrenzend, so kann der Einfluß der Temperatur auf die mittlere Gleichgewichtsdichte naturgemäß ganz anders sein.

Trotz einer größeren Wachstumsrate werden bei höheren Temperaturen die mittleren Tierdichten nicht größer (Tabelle 4). Dies zeigt, daß die Optima von Vermehrung und Tierdichte nicht notwendigerweise bei derselben Temperatur liegen.

### D. Oszillationen

Wenn in den Populationsversuchen eine konstante Futterdosis gegeben wird, ändert sich bei Schwankungen der Tierdichte die Futterration pro Tier, worauf — mit einer zeitlichen Verzögerung — die Nachkommenproduktion reagiert. Der konstanten Futterdosis entspricht theoretisch eine konstante Gleichgewichtsdichte an Tieren; da die Reaktion auf eine sich ändernde Futterration jedoch eine Totzeit hat, kommt es zu Oszillationen um die Gleichgewichtsdichte. Die Periodendauer der Oszillationen ist eine Funktion dieser Totzeit; beide werden bei zunehmender Temperatur kürzer. Die Amplitude dagegen hängt von der Zahl der Nachkommen pro Zeiteinheit als Reaktion auf die Futterration ab; beide wachsen bei steigender Temperatur. Die Folge sind heftigere Fluktuationen bei höheren Temperaturen, womit sich die Gefahr der Extinktion erhöht.

Die geschilderten Populationsexperimente sind natürlich keine geschlossenen Systeme, da die Nahrung regelmäßig von außen zugeführt

wird. Bestände der Nachschub an Futter lediglich aus der Reproduktion der vorhandenen Algen, so würden der Umweltkapazität selbst Oszillationen aufgezwungen, und die Amplituden müßten sich notwendigerweise potenzieren, was bei einem so einfachen System zu einer baldigen Extinktion führen würde. Auch Gause (1934) konnte die Oszillationen seiner Räuberpopulationen nur durch einen regelmäßigen Import von Beutetieren aufrecht erhalten.

### *E. Populationsmodelle*

Da sowohl die Lebensdaten als auch die Wachstumsraten unlimitierter Populationen und die Dichteschwankungen limitierter Populationen gemessen worden sind, lassen sich mit Hilfe dieser Daten eine Reihe bestehender Modelle der Populationsdynamik auf ihre Brauchbarkeit prüfen, indem ihre Voraussage-Genauigkeit getestet wird. Das demographische Modell des *unlimitierten Wachstums* von Dublin und Lotka (1925) hat seit seiner Entwicklung eine Reihe von Anwendungen gefunden (z. B. Leslie and Ranson, 1940; Birch, 1948; Leslie and Park, 1949; Evans and Smith, 1952; Howe, 1953; King, 1967). In seiner ursprünglichen Form ist dieses Modell in seiner Anwendung aufwendig und zeitraubend, da in dem Berechnungsgang iterative Rechenschritte eingeschlossen sind. Mit den Vereinfachungen von Birch (1948) und von Parise (1966) wird es jedoch zu einem handlichen Instrument, das sich ohne Verwendung eines Computers benutzen läßt. Die mit Hilfe dieses Modells aus den gemessenen Lebensdaten gemachten Voraussagen über die potentiellen Wachstumsraten sowie über die stabile Altersverteilung während des logarithmischen Wachstums stimmen mit den empirisch ermittelten Werten recht gut überein. Das sehr viel einfachere Modell von Edmondson (1968) erlaubt jedoch im allgemeinen ebenso gute Voraussagen.

Die *mittlere Generationsdauer*  $T$  hat eine reale Bedeutung bei Tierarten mit nicht überlappenden Generationen, stellt jedoch bei Arten mit überlappenden Generationen, wozu *Brachionus calyciflorus* gehört, eine recht abstrakte Größe dar, die man allerdings aus den Lebensdaten errechnen kann (Definition z. B. bei Parise, 1966). Es ist nun erstaunlich, daß mit Hilfe dieses  $T$  gewisse Voraussagen über Art und Ausmaß der Oszillationen im Plateau gemacht werden können, die mit den Beobachtungen recht gut übereinstimmen. Die Daten reichen jedoch nicht aus, um die Möglichkeit einer zufälligen Übereinstimmung auszuschließen. Um zu bestätigen, daß der mittleren Generationsdauer  $T$  auch bei Arten mit überlappenden Generationen generell eine praktische Bedeutung zukommt, müßten noch entsprechende Messungen an einer Reihe weiterer Tierarten vorgenommen werden. Dabei muß es sich zeigen, ob den Modellen von Ricker (1954, dichteabhängige Repro-

duktionskurven) und von Cook (1965, modifizierte logistische Wachstumsgleichung) bei Tierarten mit überlappenden Generationen eine deskriptive Bedeutung zukommt, und ob darüber hinaus mit ihnen eventuell kausale Beziehungen beschrieben werden.

#### F. *Mixis-Rate*

Bei den Populationsversuchen waren die *Mixis*-Raten in den limitierten Populationen z. T. größer als in den unlimitierten Populationen. Eine Erhöhung der *Mixis*-Rate bei höherer Dichte (Buchner, 1936, 1941 a, b) bzw. sogar bei geringerem Flüssigkeitsvolumen pro isoliert gehaltenem Individuum (Gilbert, 1963) ist für *Brachionus calyciflorus* beschrieben worden (Zusammenfassung bei Hutchinson, 1967, S. 511). Es scheint sich bei den vorliegenden Untersuchungen um denselben Effekt zu handeln, obwohl das Medium regelmäßig erneuert worden ist.

Durch höhere Temperatur kann die *Mixis*-Rate vergrößert werden, jedoch nur bei limitierten Populationen. Entweder wirkt die Temperatur sekundär, indem sie einen Dichte-Einfluß modifiziert, oder es gibt einen Dichteschwellenwert, oberhalb dessen erst ein Temperatureffekt möglich ist.

Nach Buchner et al. (1969) soll allerdings bei *Asplanchna sieboldi* keine kausale Beziehung zwischen Besiedlungsdichte und *Mixis* bestehen.

Die beim untersuchten Stamm von *Brachionus calyciflorus* auftretenden *Mixis*-Raten sind in jedem Falle zu klein, um einen erkennbaren Einfluß auf die Populationsdynamik haben zu können.

#### G. *Freiland-Populationsdynamik*

Die im Freiland beobachteten Fluktuationen der Populationsdichte sind nicht ohne weiteres auf die bei den Labor-Populationen gefundenen Oszillationen zurückzuführen, aber gewisse Komponenten derselben sind doch wiederzuerkennen, zumindest nach einer Analyse der Daten. So steigt z. B. die Vermehrungsrate bei plötzlicher Populationsentfaltung (potentielle Vermehrungsrate) mit steigender Temperatur (Abb. 9); die Übereinstimmung mit den Laborbefunden ist gut.

Die Fluktuationen werden bei höheren Temperaturen ebenfalls stärker, doch übertreffen sie in ihrem Ausmaß die im Labor gefundenen Oszillationen deutlich (Abb. 11). Es greifen hier offensichtlich Faktoren ein, die die Tendenz der Oszillationen — möglicherweise nach dem Prinzip synchroner Regelkreise — verstärken. Es ist hierbei an biotische Faktoren zu denken, z. B. an Phytoplankton-Qualität und -Quantität, sowie an Konkurrenten und Räuber (vgl. Halbach, 1969 a). In den Abb. 5—7 sind die Zeitpunkte, zu denen der Räuber *Asplanchna sieboldi* eine Dichte von  $10^3$  Tieren pro Liter bzw. Konkurrenten (in den Becken nur *Brachionus rubens*, in den Teichen außerdem auch *B. angularis* und

*B. urceolaris*) eine Dichte von  $10^8$  Tieren pro Liter überschritten hatten, mit Pfeilen gekennzeichnet. Eine ausführliche Analyse dieser biotischen Faktoren ist in Vorbereitung.

Außer der Temperatur scheinen abiotische Faktoren im Vergleich zu den erwähnten biotischen eine untergeordnete Rolle zu spielen. Immerhin ist denkbar, daß sie die Umweltkapazität variieren, so daß die beobachteten Fluktuationen tatsächlich Oszillationen um ein variierendes Niveau darstellen. Die in den Becken und Teichen regelmäßig gemessenen pH-Werte scheinen innerhalb der beobachteten Extremwerte (pH 6,7 und 10,6) allerdings keinen erkennbaren Einfluß auf die Populationsdynamik von *Brachionus calyciflorus* auszuüben.

### Literatur

- Adachi, R.: Studies on the culture of rotifer, *Lecane tenuiseta* Harring. III. Environmental factors upon the growth of *Lecane*. J. Fac. Fish. Univ. Mie **6**, 203—210 (1964).
- Arora, H. C.: Responses of rotifera to variations in some ecological factors. Proc. Indian Acad. Sci. B **63**, 57—66 (1966).
- Birch, L. C.: The intrinsic rate of natural increase of an insect population. J. anim. Ecol. **17**, 15—26 (1948).
- Birky, C. W., Jr.: Studies on the physiology and genetics of the rotifer *Asplanchna*. I. Methods and physiology. J. exp. Zool. **155**, 273—292 (1964).
- Buchner, H.: Experimentelle Untersuchungen über den Generationswechsel der Rädertiere. Z. induct. Abstamm. u. Vererb.-L. **72**, 1—49 (1936).
- Experimentelle Untersuchungen über den Generationswechsel der Rädertiere. II. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **60**, 279—344 (1941a).
- Freilanduntersuchungen über den Generationswechsel der Rädertiere. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **60**, 253—278 (1941b).
- Kiechle, H.: Der Einfluß der Temperatur auf die Bisexualität von *Asplanchna*. Naturwissenschaften **53**, 708 (1966).
- Kiechle, H.: Zur Fortpflanzungsbiologie der Rädertiere. Naturwissenschaften **52**, 352 (1965).
- Kiechle, H., Tiefenbacher, L.: Untersuchungen über die Bedingungen der heterogonen Fortpflanzungsarten bei den Rädertieren. I. Die miktische Reaktion, ihre Beziehungen zur Populationsdynamik und ihre Abhängigkeit vom Milieu. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **74**, 329—426 (1969).
- Cole, L. C.: The population consequences of life history phenomena. Quart. Rev. Biol. **29**, 103—137 (1954).
- Cook, L. M.: Oscillation in the simple logistic growth model. Nature (Lond.) **207**, 316 (1965).
- Donászy, E.: Das Leben des Szelider Sees. Budapest: Akademiai Kiado 1959.
- Dublin, L. I., Lotka, A. I.: On the true rate of natural increase. J. Amer. statist. Ass. **20**, 305—339 (1925).
- Edmondson, W. T.: Food supply and reproduction of zooplankton in relation to phytoplankton population. Rapp. et Proc. — Verb. Cons. Int. Explor. Mer. **153**, 137—141 (1962).
- The rate of egg production by rotifers and copepods in natural populations as controlled by food and temperature. Verh. internat. Verein. Limnol. **15**, 673—675 (1964).

- Edmondson, W. T.: Reproductive rate of planctonic rotifers as related to food and temperature in nature. *Ecol. Monogr.* **35**, 61—111 (1965).
- A graphical model for evaluating the use of the egg ratio for measuring birth and death rates. *Oecologia* **1**, 1—37 (1968).
- Erman, L. A.: Nutrition and reproduction of *Brachionus calyciflorus* Pall. plancton rotifer in mass cultures. *Dokl. Akad. Nauk SSSR* **114**, 926—929 (1962).
- Evans, F. C., Smith, E. F.: The intrinsic rate of natural increase for the human louse *Pediculus humanus* L. *Amer. Nat.* **86**, 299—310 (1952).
- Evens, F.: Études sur le plancton du vivier de Hamme (Belgique). *Biol. Jaarb.* **21**, 47—195 (1954).
- Galkovskaya, F. A.: On the utilisation of food for growth and conditions of highest yield in rotatoria, *Brachionus calyciflorus* Pall. *Zool. Zh.* **42**, 506—512 (1963).
- Gallagher, J. J.: The influence of food, predation, pH, and temperature on invertebrate aquatic population fluctuations — a hypothesis. *Proc. Louisiana Acad. Sci.* **25**, 25—31 (1962).
- Gause, G. F.: The struggle for existence. Baltimore: Williams & Wilkins 1934.
- Gilbert, J. J.: Mictic female production in the rotifer *Brachionus calyciflorus*. *J. exp. Zool.* **153**, 113—123 (1963).
- Halbach, U.: Räuber und ihre Beute: Der Anpassungswert von Dornen bei Rädertieren. *Naturwissenschaften* **56**, 142—143 (1969 a).
- Das Zusammenwirken von Konkurrenz und Räuber-Beute-Beziehungen bei Rädertieren. *Verh. dtsh. zool. Ges.* (1969 b, im Druck).
- Die Ursachen der Temporalvariation von *Brachionus calyciflorus* Pallas (Rotatoria). *Oecologia* (1970, im Druck).
- Howe, R. W.: The rapid determination of the intrinsic rate of increase of an insect population. *Ann. appl. Biol.* **40**, 134—151 (1953).
- Hutchinson, G. E.: A treatise on limnology, vol. II. New York-London-Sydney: Wiley 1967.
- King, C. E.: Food, age, and the dynamics of a laboratory population of rotifers. *Ecology* **48**, 111—128 (1967).
- Leslie, P. H., Park, T.: The intrinsic rate of natural increase of *Tribolium castaneum* Herbst. *Ecology* **30**, 469—477 (1949).
- Ranson, R. M.: The mortality, fertility and rate of natural increase of the vole (*Microtus agrestis*) as observed in the laboratory. *J. anim. Ecol.* **9**, 27—52 (1949).
- Parise, A.: Ciclo sessuale e dinamica di popolazioni di *Euchlanis* (Rotatoria) in condizioni sperimentali. *Arch. Oceanogr. Limnol.* **16**, 387—411 (1966).
- Pechlaner, R.: Die Finstertaler Seen (Kühtai, Österreich). II. Das Phytoplankton. *Arch. Hydrobiol.* **63**, 145—193.
- Pourriot, R.: Recherches sur l'écologie des rotifères. *Vie et Milieu, Suppl.* **21**, 1—224 (1965).
- Pratt, D. M.: Analysis of population development in *Daphnia* at different temperatures. *Biol. Bull.* **85**, 116—140 (1943).
- Precht, H., Christophersen, J., Hensel, H.: Temperatur und Leben. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1955.
- Ricker, W. E.: Effects of compensatory mortality upon population balance. *J. Wildlife Mgmt.* **18**, 45—51 (1954).
- Ridder, M. de: Etude faunistique et écologique des rotifères de la Camargue. *Biol. Jaarb.* **29**, 169—231 (1961).
- Ruttner-Kolisko, A.: Über die labile Periode im Fortpflanzungszyklus der Rädertiere. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* **49**, 473—482 (1964).
- Schnell, W.: Elementarmethoden der Statistik. In: Handbuch der Pflanzenzüchtung, 2. Aufl., Bd. I, S. 732—780. Berlin u. Hamburg: Parey 1958.

- Sonneborn, T. M.: Methods in the general biology and genetics of *Paramecium aurelia*. J. exp. Zool. **113**, 87—148 (1950).
- Spoehr, H. A., Milner, H. W.: The chemical composition of *Chlorella*; effect of environmental conditions. Plant Physiol. **24**, 120—149 (1949).
- Steinmann, P., Surbeck, G.: Untersuchungen über das Zooplankton des Rotsees bei Luzern. Schweiz. Z. Hydrolog. **6**, 152—215 (1932).
- Tauson, A.: Wirkung des Mediums auf das Geschlecht des Rotators *Asplanchna intermedia* Huds. Int. Rev. ges. Hydrobiol. **13**, 130—170, 282—325 (1925).
- Züscher, M.: Das Plankton des Schloßgrabens und des Schloßteiches zu Münster in Westfalen unter besonderer Berücksichtigung der Temporalvariation von *Anuraea cochlearis* und *Ceratium hirundinella*. Inaug.-Diss. Münster 1912.

Dr. Udo Halbach  
Zoologisches Institut  
der Universität  
8000 München, Luisenstraße 14