

Wie werden Rotatorienpopulationen reguliert?

Beziehungen zwischen Rotatorien, Crustaceen und Phytoplankton.

Norbert Walz

Alle Organismen des Pelagials stehen miteinander in einer mehr oder weniger engen Wechselwirkung. Diese Interaktionen können fördernd wirken wie der Einfluß des Phytoplanktons auf seine Konsumenten, sie können aber auch eine Hemmung oder sogar einen zeitweiligen völligen Ausschluß zur Folge haben. Dies resultiert häufig in einer zeitlichen Gegenläufigkeit von Populationen, die sich zueinander in Konkurrenz oder in Räuber-Beute-Beziehungen befinden.

Ein schneller Wechsel und eine ausgeprägte Sukzession fällt besonders bei den Rotatorien auf, deren Ansprüche an die Nahrung bisher nur aus einigen Laborkulturen und aus Freilandkorrelationen bekannt sind. Auch die Kenntnis von Räuber-Beute-Beziehungen beschränkt sich auf wenige modellhafte Beispiele.

Wichtig wäre die Kenntnis, wie solche Prozesse im Freiland miteinander gekoppelt sind. Dazu sollen am Beispiel des Bodensees einige Erkenntnisse zu Räuber-Beute-Beziehungen vor allem zwischen Crustaceen- und Rotatorienplankton dargestellt werden. Die Stärke dieser, möglicherweise auch indirekt bedingter Wechselwirkungen soll durch statistische Korrelationen überprüft werden. Der Einfluß des Phytoplanktons wird an Experimentalergebnissen demonstriert, bei denen der Stoffhaushalt der Rotatorien in Abhängigkeit von der Futterkonzentration untersucht wurde. Im Vergleich dazu soll geprüft werden, ob sich im Freiland ähnliche Stoffwechselreaktionen in möglicher Adaptation zur Futterkonzentration finden lassen. Zum Schluß soll versucht werden, die Ergebnisse in einen Gesamtzusammenhang einzuordnen.

1. Untersuchungsmethoden

Die Freilanduntersuchungen erfolgten im Bodensee (1977/78) an drei Stationen des Bodensees (Obersee: Tiefe 252 m, Überlinger See: Tiefe 147 m, Brengener Bucht: 60 m). In meist wöchentlichen Abständen wurden Rotatorienproben (WALZ, 1986 a) und Crustaceenproben (SCHÖBER 1980) aus bis zu 50 m Tiefe entnommen. Individualkulturen von *Brachionus angularis* (WALZ 1986b) und *Keratella cochlearis* (WALZ 1983a) wurden über mehrere Generationen hinweg je nach Temperatur im 4 h, 12 h oder 24 h-Turnus in neue Algensuspension umgesetzt und die Jungen jeweils entfernt. Die Futterkonzentration von *Stichococcus bacillaris* betrug 5 µg C/ml. In zweistufigen Chemostatsystemen, modifiziert nach WALZ (1983b), wurden in der ersten Stufe *Stichococcus* als Futteralge produziert, die kontinuierlich in die zweite Stufe, einer Durchflußkultur von *K. cochlearis* oder von *B. angularis*, zugepumpt wurde. Im Überlauf wurden nicht verbrauchte Algen und produzierte Rädertiere entfernt. Die Temperatur betrug 20°C.

2. Darstellung der Abundanzdynamik des Zooplanktons im Bodensee

Die Rotatorienzählungen konnten mit parallel erfolgten Zählungen des Crustaceenplanktons und Messungen des Algenkohlenstoffs (POC) direkt verglichen werden (SCHÖBER 1980). Die Algenkonzentration der Fraktion 0-30 µm (Zelldurchmesser) zeigt im Jahresverlauf 5 charakteristische Maxima, von denen das Maximum im Mai das markanteste darstellt. Davor ist ein Maximum Ende März mehr oder weniger ausgeprägt. Nach dem Mai-Maximum folgt jedes Jahr Anfang Juni das Klarwasserstadium (LAM-

PERT & SCHÖBER 1978) und darauf ein weiteres Maximum. Die Maxima 4 und 5 im August und Oktober sind weniger regelmäßig.

Als Schlüsselfaktor für die Sukzession des Zooplanktons erscheint der Copepode *Cyclops vicinus*, der im Bodensee nach einem eingipfligen Auftreten Ende Mai/Anfang Juni (Abb. 1) in tagesperiodisch gesteuerte Diapause geht (EINSLE 1967, SPINDLER 1971). Bis dahin hindert er *Daphnia* in ihrer Populationsentwicklung (SCHÖBER 1980) und beeinflusst viele Rotatorienpopulationen mehr oder weniger stark.

Polyarthra vulgaris/dolichoptera wurde nicht getrennt gezählt. Bei Einzeluntersuchungen waren aber beide Arten nachzuweisen. *P. dolichoptera* ist kaltstenotherm und kommt im Frühjahr bis etwa 12,5°C vor, *P. vulgaris* ist eurytherm und folgt im Sommer. *Polyarthra* wird im Mai anscheinend von *Cyclops* dezimiert. *Cyclops* selektiert *Polyarthra* aus seinem Beutelspektrum (BRANDL & FERNANDO 1978). Die Geburtenrate von *Polyarthra* ist zu diesem Zeitpunkt sehr hoch. Nach Aufhören des *Cyclops*-Drucks erreicht die Population einen schnelleren Anstieg als *Daphnia*, mit dem POC-Rückgang im Klarwasserstadium aber auch einen steileren Rückgang. Im Juni/Juli kommt dann *P. vulgaris* mit dem erneuten Anstieg des POC.

Asplanchna priodonta: Das 1. Maximum entwickelt sich genau zeitgleich mit dem 1. *Polyarthra*-Maximum. Ein Vergleich der Bestandskurven legt nahe, daß die Population wie *Polyarthra* auch von *Cyclops* beeinflusst wird. In der Literatur wird beschrieben, daß *Cyclops edax* wirkungsvoll *A. girodi* kontrolliert (GILBERT & WILLIAMSON 1978). *Asplanchna* ihrerseits frißt *Keratella cochlearis* und *K. quadrata* (EJSMONT-KARABIN 1974). Das August-/September-Maximum ist im Obersee schwach, im Überlinger See stärker. Dort ist zu diesem Zeitpunkt ein *K. cochlearis*-Beute-Maximum, weil *Daphnia* schwächer vertreten ist.

Die *Keratella-cochlearis*-Population steigt anscheinend nicht an, bevor nicht *Cyclops* und *Asplanchna* aus dem Plankton verschwunden sind. Die Geburtenrate ist dagegen schon im Mai sehr hoch. Die Population geht im August/September im Obersee zurück, während *Daphnia* sich nochmals stärker entwickelt. Eine Konkurrenz zwischen *Daphnia* und *Keratella* wurde schon von (DIEFENBACH & SACHSE 1911) beschrieben. Sie wurde von GILBERT & STEMBERGER (1985) als Einfluß einer mechanischen Schädigung beim Einsaugen von *Keratella* in den Filterapparat interpretiert.

Keratella quadrata erscheint erst nach Verschwinden von *Cyclops* (s. a. BRANDL & FERNANDO 1978), aber noch in Anwesenheit von *Asplanchna*, obwohl auch zwischen *Asplanchna* und *K. quadrata* eine Räuber-Beute-Beziehung besteht (EJSMONT-KARABIN 1974). Aus dem Vergleich der Planktonkurven könnte man aber auch auf eine Konkurrenzbeziehung zu *Daphnia* schließen.

Kellicottia longispina läuft den Abundanzkurven von *Daphnia* und *Polyarthra* entgegen. Sie „reagiert“ langsam auf Anstiege des POC mit Zeitverzögerung und erscheint nur, wenn die Konkurrenz durch andere Arten gering ist.

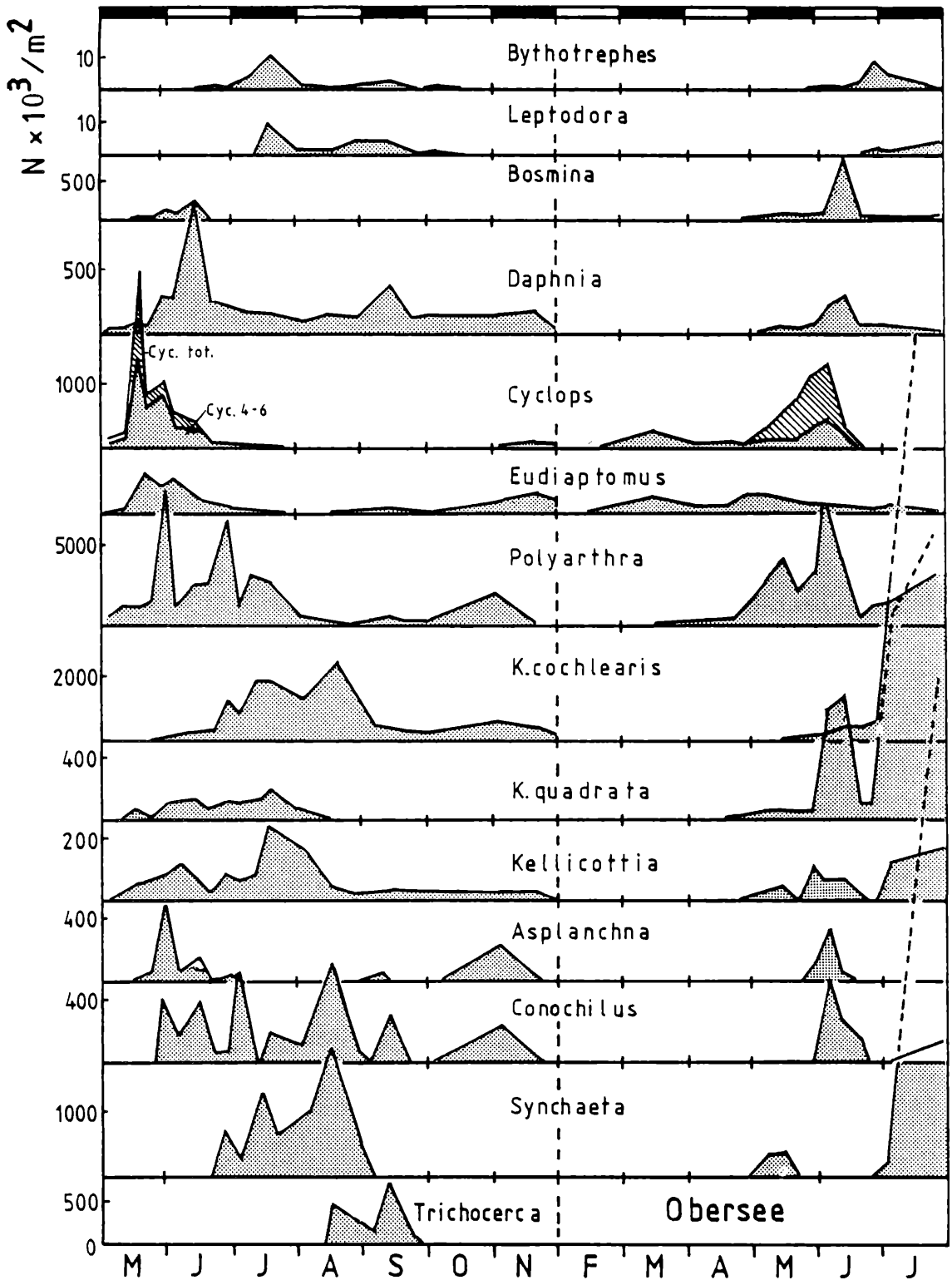


Abbildung 1

Abundanzdynamik der Crustaceen und Rotatorien im Bodensee 1977/78.

Ein anderes Verhalten als für *K. cochlearis* zeigt *Conochilus unicornis*. Er „reagiert“ sehr schnell auf POC-Anstiege. Wenn die Futterkonzentration abnimmt, verschwindet diese Art schnell wieder.

Synchaeta spp. werden, aus dem Bestandsverlauf zu schließen, ebenfalls von *Cyclops* ausgelöscht. Sie ähneln in ihrer Abundanzdynamik *Keratella cochlearis*, doch erfolgen die Populationsanstiege steiler. Zusätzlich kann noch eine Frühjahrspopulation im April/Mai auftreten.

3. Korrelationsanalyse der Abundanzdynamik

Kann man die Intensität von Räuber-Beute- oder Konkurrenz-Beziehungen im Plankton über die Schwelle des „statistischen Rauschens“ hinaus durch Korrelationsanalysen feststellen? Dazu sollte man folgende Bemerkungen vorausschicken:

1. Das Ergebnis solcher Berechnungen hängt auch vom zeitlichen Abstand ab, in dem die Proben entnommen wurden (HILLBRICHT-ILKOWSKA 1965). Die Proben wurden wöchentlich eingeholt. Das grenzt auch bei Rotatorien noch knapp an die Ge-

nerationszeit (GALKOVSKAYA, 1971), von der das Ergebnis solcher Zeitanalysen entscheidend beeinflusst wird

2. Die Korrelationsanalyse vermag keine Aussagen über das Vorzeichen einer Beziehung zu machen. Wenn z. B. die Räuber-Population in zeitlich kurzem Abstand auf die Beute-Population folgt, überlappen sich beide Populationen und der Korrelationskoeffizient ist positiv. Ist der Abstand so groß, daß keine Überlappung stattfindet, wird der Korrelationskoeffizient Null. Daher wurde kaum eine signifikante negative Beziehung gefunden.

Es wurde die Pearson-Korrelation zwischen allen Individuendichten (N-N-Matrix) und allen Wachstumsraten (r-r-Matrix) berechnet. Die N-N-Matrix stellt mehr eine zeitliche Integration dar und betont die Planktonstruktur (LEWIS 1979). Die r-r-Matrix vergleicht nur streng zeitgleiche Ereignisse. Daher zeigt diese Korrelation zeitgleiche Anstiegs- und Sterbephasen. Sie reagiert auf Räuber- und Futterbedingungen. Folgende Beziehungen waren auf dem $P < 0.001$ oder < 0.01 Niveau signifikant von Null verschieden (1: N-N-Matrix, 2: r-r-Matrix):

<i>Polyarthra</i> spp:	zu <i>Cyclops</i> (1,2), <i>Asplanchna</i> (1,2), <i>Daphnia</i> (2)
<i>K. cochlearis</i> :	zu <i>Cyclops</i> (1)
<i>Asplanchna</i> :	zu <i>Cyclops</i> (1,2), die Beziehung zwischen <i>Asplanchna</i> zu den Beuteorganismen <i>K. cochlearis</i> , <i>K. quadrata</i> (2) und <i>Synchaeta</i> spp. (2) war durch einen weitgehenden zeitlichen Ausschluß gekennzeichnet. Die zeitliche Parallelität zu <i>Polyarthra</i> kam durch eine starke Beziehung in der N-N- und r-r-Matrix zum Ausdruck.
<i>K. quadrata</i> :	zu <i>Cyclops</i> (2), <i>Polyarthra</i> (2), <i>Daphnia</i> (1), <i>Kellicottia</i> (2), <i>Bosmina</i> (2)
<i>Synchaeta</i> spp.:	zu <i>K. cochlearis</i> (1)
<i>Kellicottia longispina</i> :	zu <i>K. quadrata</i> (1,2)

Insgesamt haben sich bei der Korrelationsanalyse die meisten der Beziehungen bestätigt, die sich schon bei der Analyse der Abundanzkurven zeigten. Ein Kausalzusammenhang ist damit nicht nachgewiesen. Erst die aus der Literatur bekannten und meist experimentell nachgewiesenen Räuber-Beute-Beziehungen können die Richtung des Zusammenhangs aufzeigen.

4. Einfluß des Phytoplanktons auf die Dynamik des Zooplanktons

Neben der Einwirkung durch Räuber haben wir selbstverständlich auch einen Einfluß des Nahrungsangebots auf die Konsumenten zu berücksichtigen. Dabei ist grundsätzlich anzunehmen, daß die einzelnen Zooplanktonarten auf Veränderungen des Nahrungsangebots und des Nahrungsspektrums verschieden reagieren. Dazu wurden einige experimentelle Arbeiten in Durchflußkulturen nach dem Chemostaten- oder batch-Kulturen-Prinzip durchgeführt (WALZ, in Vorb.). Die beiden bearbeiteten Rädertierarten waren der nur in eutrophen Gewässern vorkommende *Brachionus angularis* und die auch oligotrophe Seen besiedelnde, weit verbreitete *Keratella cochlearis*. Beide Arten gehören, wie ich darlegen werde, zwei verschiedenen Stoffwechseltypen an.

Es wurde die Reaktion auf sich verändernde Futterkonzentration an folgenden Parametern der Stoffbilanz gezeigt: Ingestionsrate, Produktionsrate, Wachstumsrate, Mortalitätsrate und Effektivität des Wachstums. Hier werden nur die spezifische Produktionsraten (entspricht bei Rotatorien der Geburtenrate)

und die spezifischen Wachstumsraten miteinander verglichen.

Die Produktions- und Wachstumsrate von *Brachionus angularis* (Abb. 2) steigen mit zunehmender Futterkonzentration nach dem Enzym-Kinetik Modell von Michaelis-Menten (MONOD 1950) nach Art einer Sättigungskurve, wenn man steady-state und batch-Kultur-Ergebnisse miteinander verbindet. Die Produktionsrate hat einen niedrigeren K_s -Wert als die Wachstumsrate, d. h. die Kurve steigt im unteren Konzentrationsbereich steiler an, die Maximalwerte von b und r liegen im Bereich von 0.55 bzw. 0.58 pro Tag. Bei *Keratella cochlearis* waren nur batch-Kulturen (aber im Durchflußsystem) erfolgreich. Die Schwankungen, der sich im Reaktor einstellenden Futterkonzentration und der Populationsdichte waren daher größer. Wenn man die Wachstumsrate (Abb. 3) allerdings gegen die Futterzufuhr in den Reaktor pro Tag und Tier aufträgt, erhält man auch bei *Keratella cochlearis* wieder eine Sättigungskurve. Es wird somit auch hier ein „incipient limiting level“ erreicht. Die Geburten- und Wachstumsraten waren mit Werten von 0.37 und 0.35 pro Tag wesentlich niedriger als bei *Brachionus*. Höhere Futterdosen haben keinen höheren Effekt. Daher muß es auch für die Futterkonzentration einen solchen „limiting level“ geben. Wenn man die Plateauwerte und die Anstiegswerte gesondert aufträgt, kann man aus dieser Tatsache schließen, daß die Kurve auch gegen die Futterkonzentration wieder einer Sättigungsfunktion folgen muß. Der Verlauf der Kurve muß daher dem in Abb. 4 entsprechen. Der danach für *Keratella* bestimmte K_s -Wert von etwa 0,5 lag sowohl für die Geburtenrate als auch für die Wachstumsrate niedriger als bei *Brachionus*.

Wir finden demnach mit *Brachionus* einen schnellwachsenden Typ, dessen Affinität zum Futter aber gering ist. *Keratella* ist im Vergleich dazu langsamwachsend, kann aber im unteren Futterkonzentrationsbereich die Nahrung besser ausnutzen. Man kann beide Typen den dichotom sich gegenüberstehenden Stoffwechselkomplexen zuordnen, die sich in der bekannten r- und K-Strategie äußern (WALZ 1983b). Auf eine entsprechende differenzierte Zuordnung kann man, wie ich im folgenden zeigen will, auch aus Freilanddaten schließen.

Die Geburtenraten wichtiger eitragerer Rädertiere zeigen auch im Bodensee wieder eine Sättigungsfunktion (Abb. 5) zur Phytoplanktonkonzentration (POC). Leider sind die eitrageren Rotatorien des Bodensees, und nur für sie lassen sich nach der egratio die Geburtenraten berechnen (PALOHEIMO 1974), alle mehr oder weniger K-Strategen (im Vergleich der Rotatorien untereinander), so daß Unterschiede hier wenig auffallen. Der Anstieg der Geburtenrate ist im allgemeinen bei verhältnismäßig niedrigen Phytoplanktonkonzentrationen sehr steil. Bei *Polyarthra* treten hier deutlich zwei Populationen in Erscheinung ($P. dochlichoptera < 12.5^\circ\text{C}$, $P. vulgaris > 12.5^\circ\text{C}$). Auch *Keratella cochlearis* scheint sich bei hohen Temperaturen anders zu verhalten als bei niedrigen. Die maximalen Geburtenraten liegen hier etwas niedriger als in Durchflußkulturen, was zumindest nicht gegen die angewandten Kulturbedingungen spricht. EDMONDSON (1960) beschrieb für das Freiland bei 10 - 15°C eine fast identische Kurve, über 15°C stieg die Geburtenrate an, ohne ein Plateau zu erreichen.

Die Effektivität der Erzeugung von Nachkommen, also der Nahrungsumsatz in die Produktion, ist von der Körpergröße und von der Futterkonzentration abhängig. Wie für die zwei wichtigsten Rotatorienarten im Bodensee dargestellt (Abb. 6), nimmt diese Effizienz mit zunehmender Futterkonzentration ab. *Keratella cochlearis* erreicht nur niedrige maximale Produktions-/Ingestionsraten, diese aber schon bei geringerer Futterkonzentration als die volumenmäßig

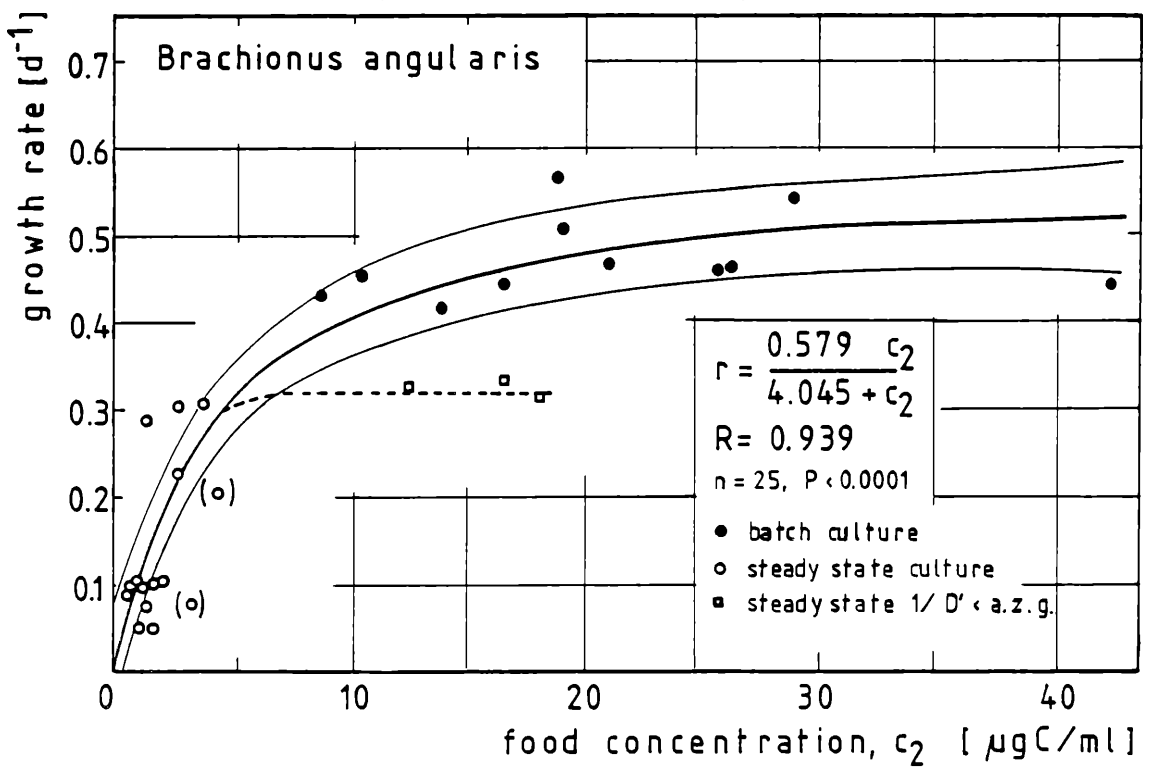


Abbildung 2

Die Wachstumsrate von *Brachionus angularis* in Abhängigkeit von der Futterkonzentration im Durchflußreaktor (+/- 95 % Vertr. Bereich).

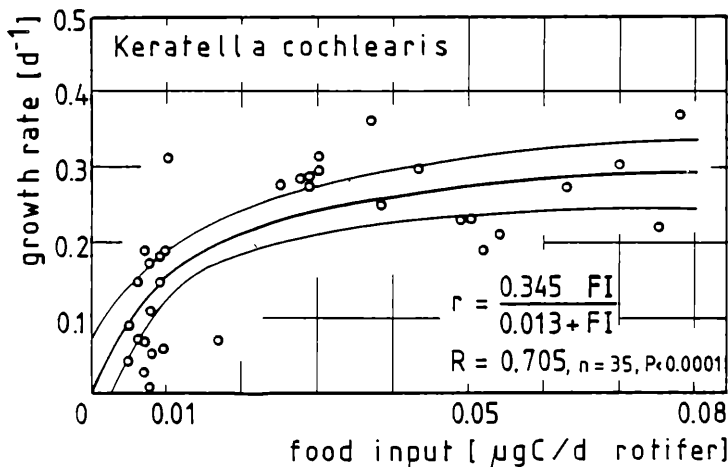


Abbildung 3

Die Wachstumsrate von *Keratella cochlearis* in Abhängigkeit von der Futterzufuhr in den Durchflußreaktor (+/- 95 % Vertr. Bereich)

etwas größere *Polyarthra*, die aber auf höhere Effektivitäten kommt.

Die Abb. 7 zeigt alle im Bodensee-Obersee aufgetretenen Populations-Wachstumsraten ($r = (\ln N_2 - \ln N_1) / (t_2 - t_1)$). Es fällt auf, daß sich nur wenige Rotatorien finden, die wie *Synchaeta* spp., *Asplanchna priodonta* und im Überlinger See auch noch *Trichocerca* spp., vielleicht auch noch *Conochilus unicornis*, höhere Raten erreichen als die Cladoceren.

Auch die maximale Wachstumsrate hängt anscheinend vom Körpergewicht, nicht jedoch wie in der bekannten Übersicht von den Bakterien bis zu den Säugern in einer negativen Regression (z. B. BLUE-WEISS et al. 1978, ZAIKA & MAKAROVA 1971), sonder im jeweils gruppenspezifischen Maßstab in einer positiven Beziehung (Abb. 8). Die maximal auftretenden Wachstumsraten (Mittelwert aus den 5 Maximalwerten) nehmen sowohl bei den Rotatorien

wie unabhängig davon auch bei den Crustaceen mit dem Gewicht zu. Dieser Darstellung liegt die Annahme zugrunde, daß die Maximalwerte nur zu Zeitpunkten auftreten, in denen die Populationen nur wenig von Räubern bedrängt werden. Im einzelnen wäre das aber noch nachzuweisen. Die Geburtenrate hier heranzuziehen wäre sinnvoll, doch gerade die schnell wachsenden Rädertiere sind lebendgebärend oder sie werfen die Eier ab. Man kann daher bei ihnen die Geburtenrate nicht nach der egg-ratio Methode berechnen.

Zu vergleichbaren Ergebnissen, einer positiven Korrelation zwischen Körpergröße und maximaler Wachstumsrate, kommen auch (STEMBERGER & GILBERT 1985) in Kulturversuchen mit etwas höheren Wachstumsraten für *Synchaeta pectinata* und *Asplanchna priodonta*. Am unteren Ende der Wachstumsraten liegt auch wieder *Keratella cochlearis*.

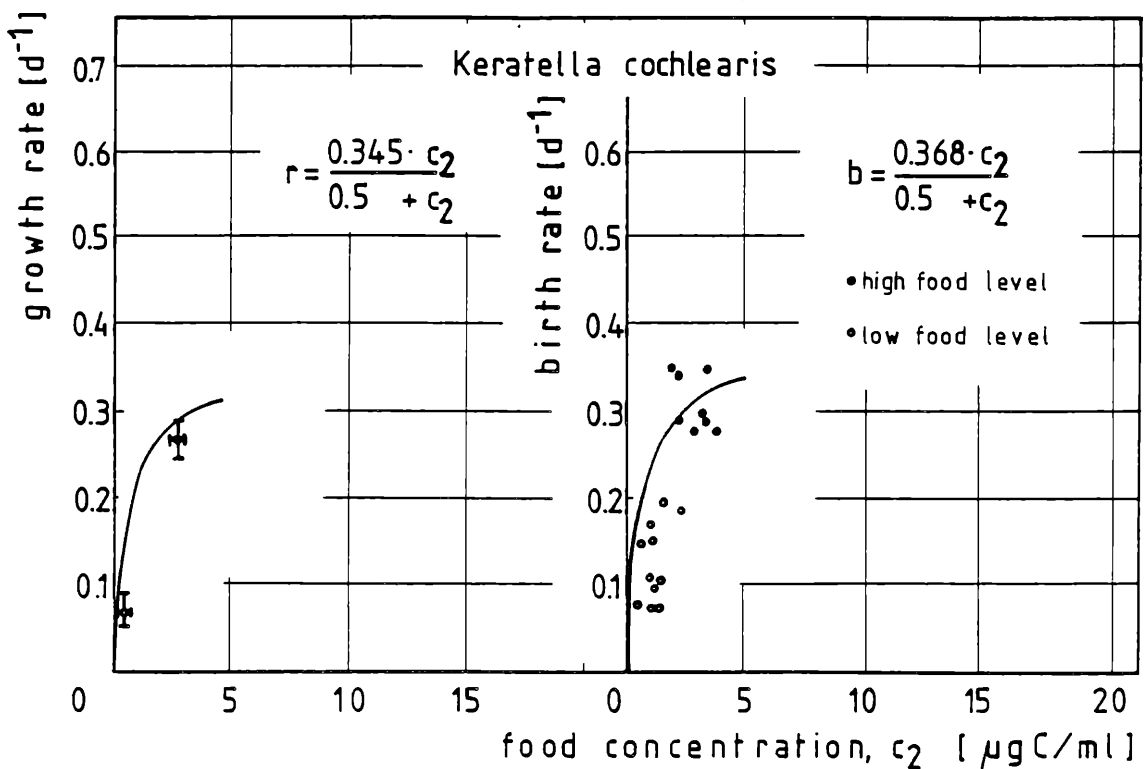


Abbildung 4

Geburten- und Wachstumsrate von *Keratella cochlearis* in Abhängigkeit von der Futterkonzentration im Durchflußreaktor (+/- 95 % Vertr. Bereich).

Gleichzeitig finden wir im Freiland und in Laborversuchen auch folgende Beziehungen (Abb. 9): kleine Tiere mit niedrigen maximalen Wachstums- und Geburtenraten haben relativ große Eier; z. B. das *Kellicottia longispina*-Ei kommt bereits auf 75% des adulten Körpervolumens. Jungtiere bekommen also viel Dottermaterial von ihren Müttern mit und müssen individuell nur noch wenig wachsen. Bei Labor-kulturen von *K. cochlearis* beträgt dieses Verhältnis 65.4%, dagegen bei *B. angularis* im Mittel nur 17.0% (WALZ 1983b). ROMANOVSKY (1985) fand für Cladoceren eine ähnliche Beziehung, doch waren die maximalen relativen Ei-größen bei weitem nicht so hoch. Den höheren maximalen Geburtenraten entspricht bei Rotatorien eine kürzere Embryonal-entwicklungsdauer der kleineren Eier und umgekehrt (Entwicklungsdauer: *B. angularis*: WALZ 1986b, *K. cochlearis*: WALZ 1983a, *K. quadrata*: POURRIOT & DELUZARCHES 1971, AMREN 1964, *Polyarthra*: POURRIOT & DELUZARCHES 1971, *Kellicottia longispina*: EDMONDSON 1960).

Wenn neben diesem Mehraufwand für große Eier auch noch mit einer niedrigen Geburtenrate und einer verlängerten Embryonalentwicklungsdauer zu rechnen ist, muß man sich fragen, ob sich dieser Aufwand lohnt, ob dann vielleicht die Nachkommen eine geringere Mortalität aufweisen und die fitness (Produktion von überlebenden Nachkommen) auf solche, aber ganz andere Weise maximiert wird. Im Vergleich von life-tables von *K. cochlearis* und *B. angularis*, den von mir besonders untersuchten Extremtypen, stellte sich in der Tat heraus, daß besonders die Anfangsstadien von *Keratella* nur eine verschwindend geringe Mortalität aufweisen; z. B. sind bei 15°C bei *B. angularis* 5% der Population schon nach kaum einem halben Tag tot, bei *K. cochlearis* erst nach 5 Tagen (WALZ 1983a, WALZ 1986b). Auch die gesamte Lebensdauer ist im allgemeinen länger bei *Keratella*.

Ich habe nun bei den Rotatorien auch im Freiland eine differenzierte Zuordnung zu den mit r- und K-Strategie bezeichneten Stoffwechseltypen begründet. Dieser Vergleich gilt zunächst nur innerhalb der Rotato-

rien. Wie unterscheidet sich nun die große Gruppe der langsamer wachsenden Rotatorien von den, wie wir gesehen haben (Abb. 8), etwa gleich schnell wachsenden Crustaceen. Die Wachstumsraten allein bringen ihnen keinen Vorteil und selbst als K-Rotatorien, wie ich sie hier bezeichnen möchte, scheinen sie eher auf höhere Futterkonzentrationen angewiesen zu sein, wenn man Ingestionsraten miteinander vergleicht (z. B. LAMPÉRT & MUCK 1985).

Zumindest einen Vorteil erreichen die Rotatorien: ihre kurze Verzögerungszeit. In life-table Experimenten kann man schrittweise das maximal erreichbare Alter der Individuen begrenzen und die Wachstumsrate der verbleibenden Jung-Population berechnen (Abb. 10). Alte Tiere tragen nichts mehr zum Populationswachstum bei, was aus dem Plateauverlauf der Kurve hervorgeht. Beim weiteren Fortschreiten zu jüngeren Altersgruppen fällt die Wachstumsrate der Population unterhalb eines bestimmten Alters drastisch ab und erreicht die Nulllinie. Diesen Punkt überschreitet *B. angularis* als Vertreter der r-Rotatorien mit einer wesentlich jüngeren Population, also früher, als *K. cochlearis*, der hier als Vertreter der K-Rotatorien bearbeitet wurde. Aber auch *Keratella cochlearis* erreicht dieses „Nullwachstumsalter“ viel früher als *Daphnia*-Arten (JACOBS 1978), deren Individuen länger heranwachsen müssen, um einen Brutraum zu bilden. Daphnien können daher nur mit größerer Zeitverzögerung auf eine erhöhte Futterkonzentration reagieren als die Rotatorien, selbst wenn sie dann gleich hohe oder sogar höhere Wachstumsraten erreichen.

5. Die Regulation von Rotatorienpopulationen

Wenn man versucht, die Beziehung zwischen den verschiedenen Gruppen der Zooplankter und dem Phytoplankton als kybernetischen Regelkreis darzustellen, muß man die Populationsdichte als die zu regulierende Größe betrachten und demnach als Regelstrecke bezeichnen. Meßfühler wie Stellglied sind im Stoffwechsel des betreffenden Organismus begründet. Als Konsequenz der Komplexität des Pelagials ergibt sich, daß wir es hier auch im einfachsten Fall mit

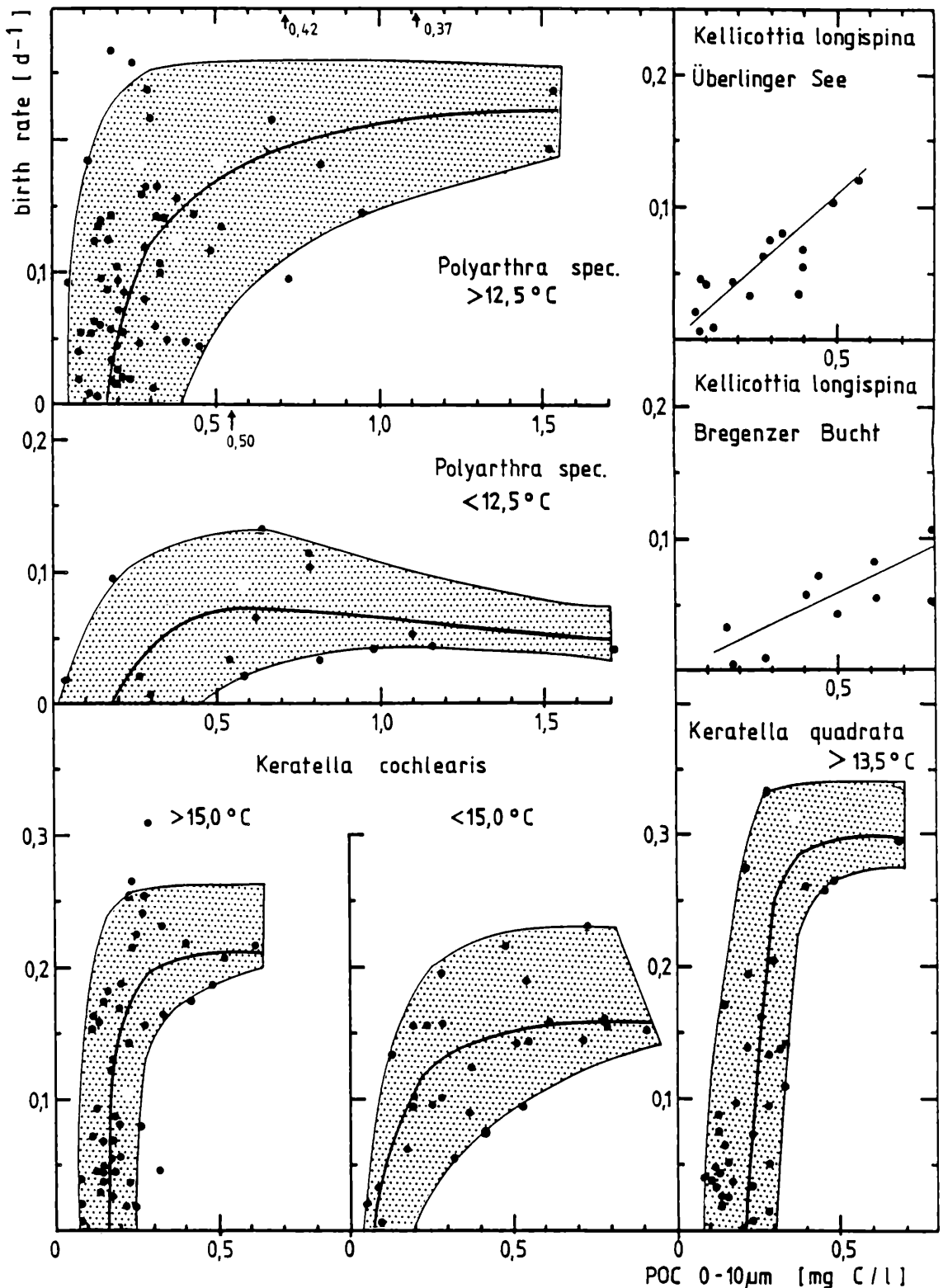


Abbildung 5

Die Geburtenrate eitragender Rotatorien in Abhängigkeit von der Phytoplanktonkonzentration (POC 0 - 10 µm). Bodensee-Obersee (1977/78). Die grauen Flächen schließen 95 % der Meßpunkte ein.

mehreren verschachtelten Regelkreisen zu tun haben, wo die Regelstrecke des einen Kreises prinzipiell gleichzeitig als Regler für einen anderen Kreis fungieren kann (Abb. 11). So kann z. B. die Phytoplanktonkonzentration zum Regler der herbivoren Crustaceen und der herbivoren Rotatorien werden. Eine Regelstrecke kann auch additiv von mehreren Reglern ge-

steuert werden, wie z. B. das Phytoplankton von Crustaceen und Rotatorien durch Fraß. Diese Einwirkung erfolgt durch eine negative Rückkoppelung. Der Einfluß eines anderen Regelkreises (wie hier z. B. durch die Nährstoffe) kann aber auch als Störgröße wirksam werden. Auch die Temperatur kann eine Störgröße darstellen.

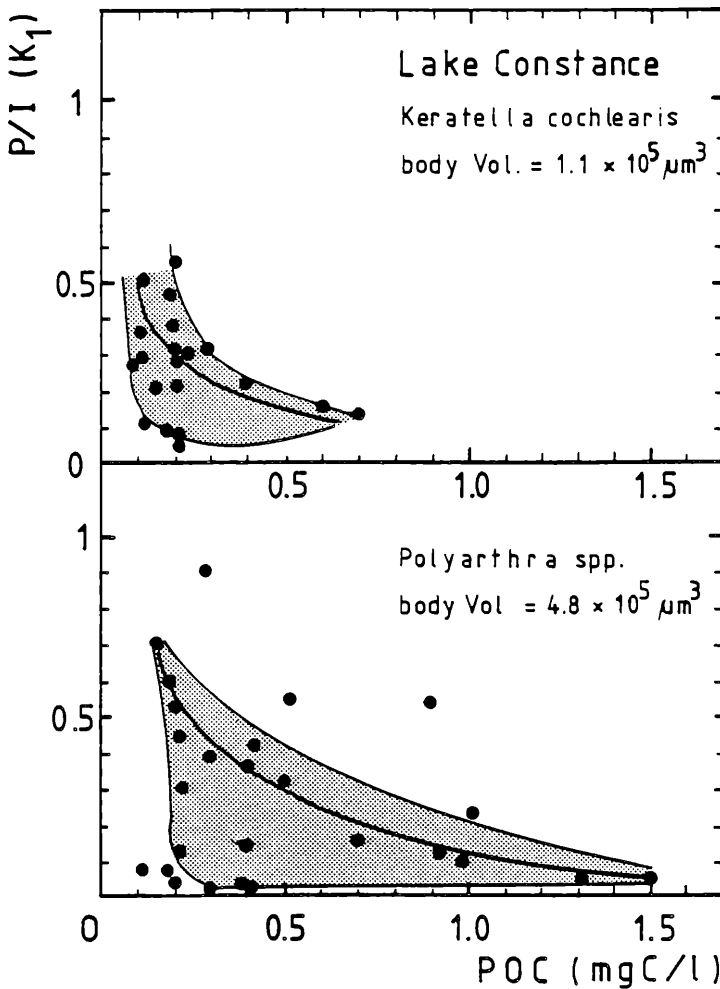


Abbildung 6

Die Produktionseffizienz (Produktion/Ingestion) bei *Keratella cochlearis* und *Polyarthra* spp. in Abhängigkeit von der Phytoplanktonkonzentration (POC 0–10 μm). Bodensee-Obersee 1977/78. Die Ingestion wurde nach BOGDAN & GILBERT (1982) berechnet. Die grauen Flächen schließen 75 % der Meßpunkte ein.

Die Rotatorien Populationen werden sowohl vom Phytoplankton als auch von räuberischen Crustaceen reguliert. Rückkopplungseffekte, also „grazing“ auf das Phytoplankton, sind im Bodensee nicht nachzuweisen. Dazu werden die Populationen nicht groß genug. Im Baldey-See, kann man den grazing-Effekt durch den massenhaft vorkommenden *Brachionus calyciflorus* aber deutlich ausmachen (RUHRVERBAND 1980). Erkennbar ist auch der Einfluß räuberischer Crustaceen auf die Rotatorien im Bodensee. Es wäre aber noch nachzuweisen, ob die Rotatorien wirklich einen wichtigen Nahrungsfaktor für *Cyclops vicinus* darstellen.

Der Einfluß von Nahrung auf Konsumenten wird sich nicht linear auswirken. Das Stellglied jeder Regelstrecke hat eine nicht-lineare Charakteristik, die sehr verschieden aussehen kann, wie ich im Abschnitt 4 darzulegen versucht habe.

Aber nicht nur durch eine verschiedene Linearität der Charakteristik unterscheiden sich die Regelkreise: die Crustaceenentwicklung ist von der Rotatorienentwicklung zusätzlich durch eine größere Zeitverzögerung unterschieden. Nicht die höhere Wachstumsrate, sondern die geringere Zeitverzögerung erlaubt es den Rotatorien, Nahrungsangebote von höherer Konzentration zu nutzen. Wenn dann die Cladoceren nachwachsen, haben die Rotatorien in zweifacher Hinsicht unter einer Crustaceenentwicklung zu lei-

den: als Beute-Objekte und durch Nahrungskonkurrenz.

Die Darstellung der Regelkreise ist hier stark vereinfacht. Wenigstens der Rotatorien-Phytoplankton-Regelkreis soll etwas weiter diversifiziert werden (Abb. 12). Es wurde gezeigt, daß auch die K-Rotatorien mit einem größeren „time-lag“ reagieren als die r-Rotatorien. Auch die Linearität der Stellgliedcharakteristik ist verschieden. Das grazing hat sicher auch einen selektiven Effekt auf das Phytoplankton. Er ist wie der grazing-Effekt insgesamt im Bodensee nicht nachgewiesen, aber man könnte sich überlegen, wie er mit dem Stoffwechsel der Rotatorien verknüpft sein könnte.

Man kann sich zwei Möglichkeiten vorstellen:

- 1) Die r-Strategen nutzen ein größeres Nahrungsspektrum. Sie leisten sich eine weitere Nischenüberlappung, weil sie damit weniger auf Konkurrenten stoßen. Diese Möglichkeit wurde in Abbildung 12 dargestellt. Tatsächlich kann man z. B. *Brachionus* mit vielen Algenspecies in der Kultur aufziehen, was für die anderen pelagischen Arten nicht möglich ist.
- 2) Ein Nahrungsspezialist, sollte sich, wenn er von seinem Futter angeboten bekommt, wie ein r-Strategie verhalten, um seine Population möglichst schnell zu vergrößern (wie z. B. bei Parasiten).

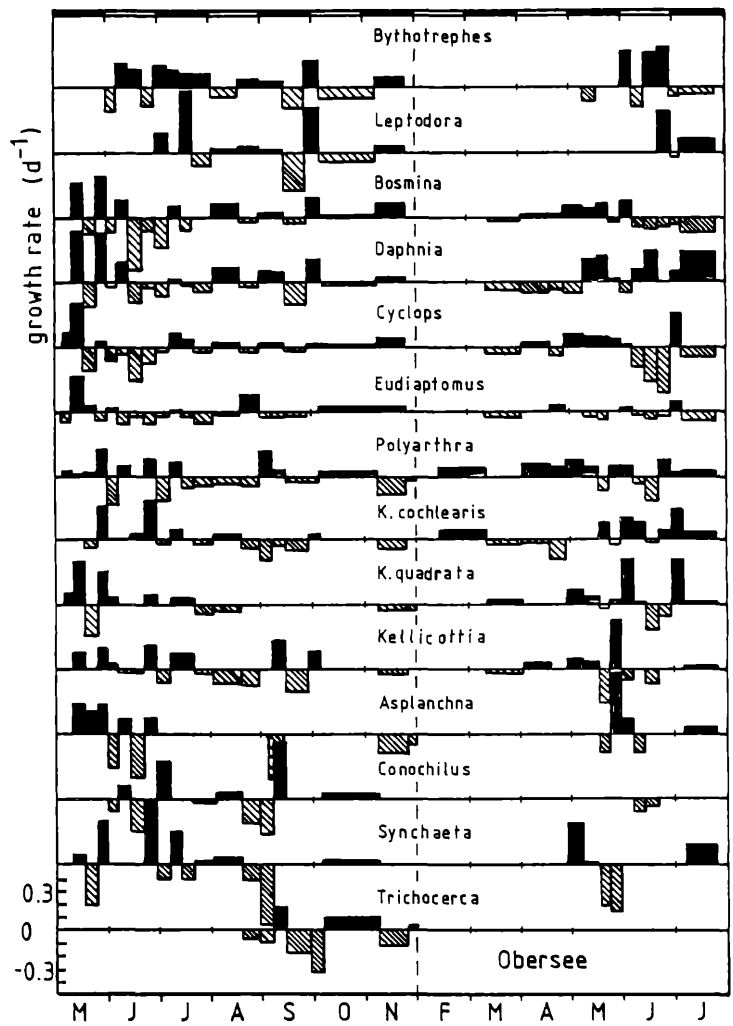


Abbildung 7
Die täglichen Wachstumsraten von Crustaceen und Rotatorien. Bodensee-Obersee 1977/78. Schwarz: positiver Zuwachs, schraffiert: negative Raten.

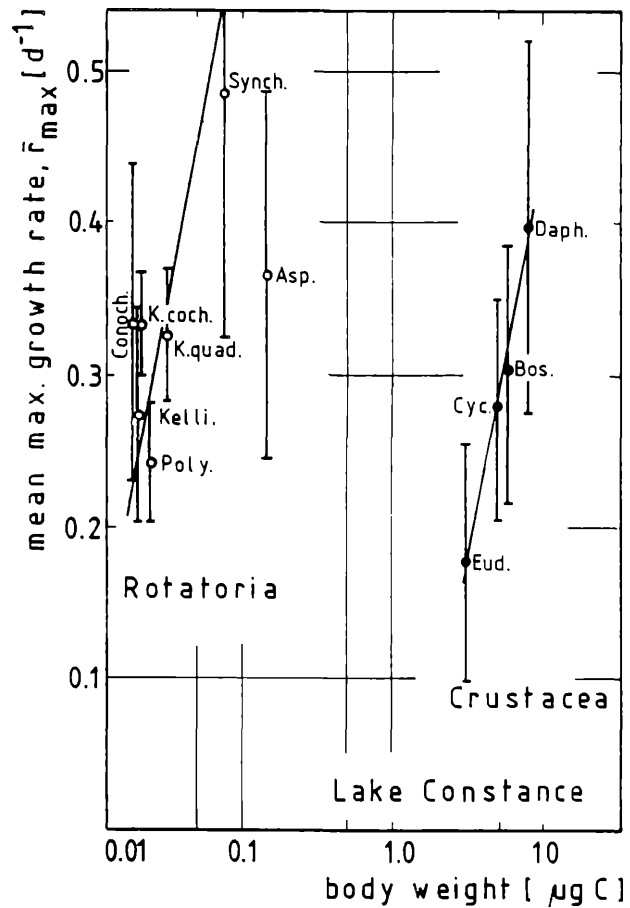


Abbildung 8
Die maximale tägliche Wachstumsrate von Crustaceen und Rotatorien in Abhängigkeit von der Körpergröße. Bodensee 1977/78. Mittelwert aus den 5 Maximalwerten.

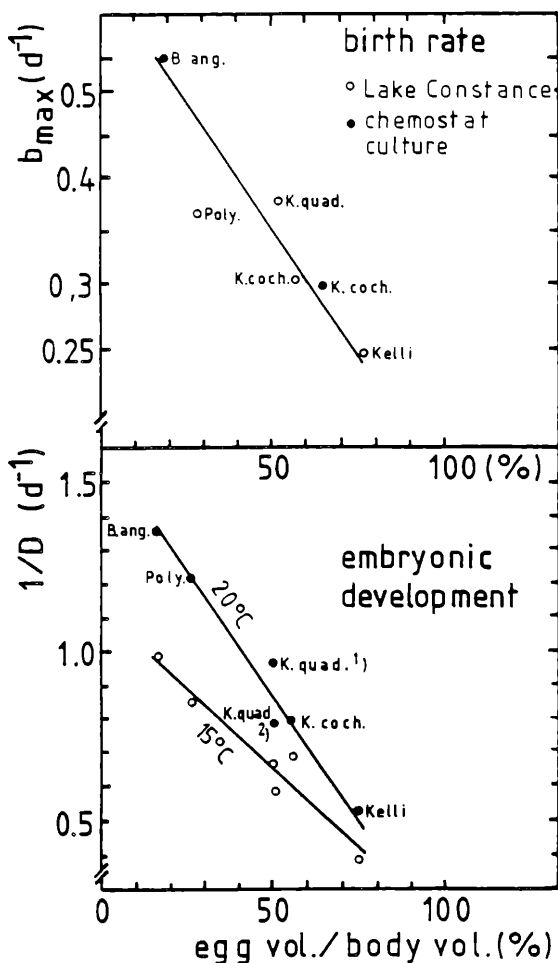


Abbildung 9

Die Abhängigkeit populationsdynamischer Parameter von der relativen Eigröße im Bodensee 1977/78 und in Chemostatkulturen (WALZ 1983 b).
oben: der maximalen täglichen Geburtenrate (Mittelwert aus den 5 Maximalwerten).
unten: der Entwicklungsgeschwindigkeit ($1/\text{Embryonalentwicklungszeit}$).

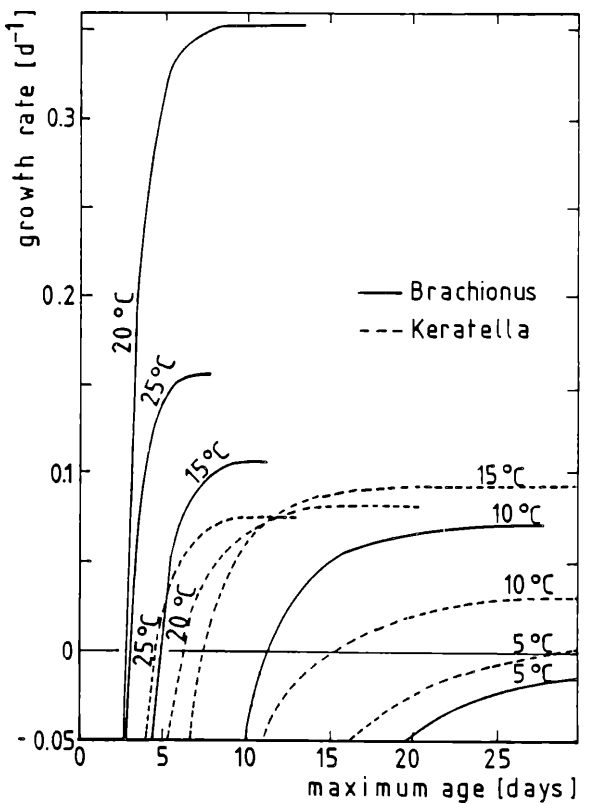


Abbildung 10

Die tägliche Wachstumsrate der Populationen von *Keratella cochlearis* und *Brachionus angularis* in Abhängigkeit vom maximalen Alter ihrer Individuen bei verschiedenen Temperaturen (nach WALZ 1986 b).

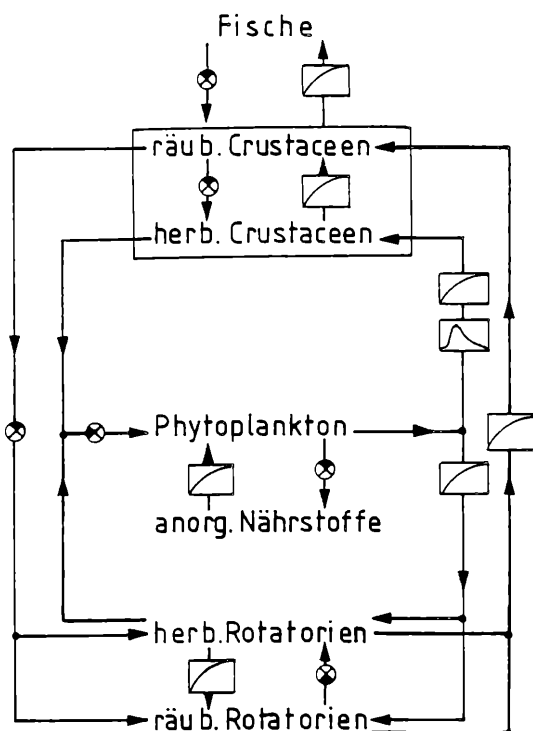


Abbildung 11

Denkbare Regelkreise im Pelagial unter besonderer Berücksichtigung der Rotatorien.

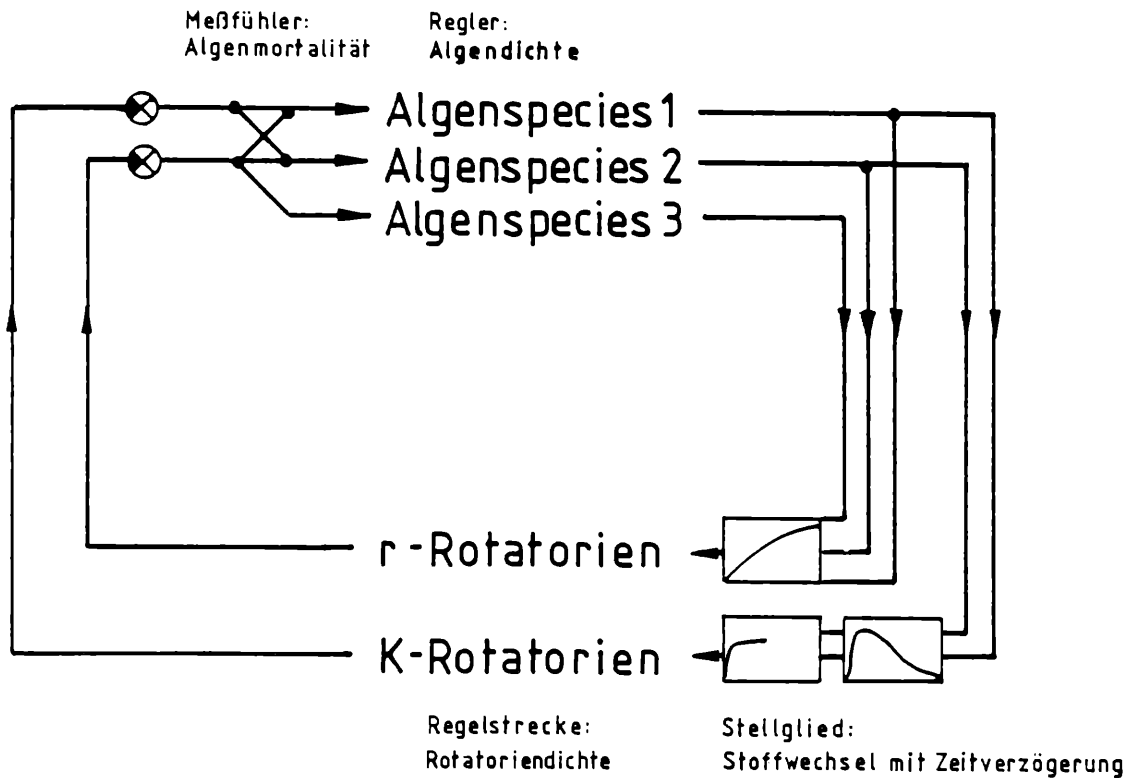


Abbildung 12

Der hypothetischen Rotatorien-Phytoplankton-Regelkreis bei Annahme verschiedener Algenselektion.

Literatur

- AMREN, H. (1964): Ecological studies of zooplankton populations in some ponds on Spitzbergen. — Zoo. Bidrag. Upps. 36: 161 — 191.
- BLUEWEISS, L.H.; FOX, H.; KUDZMA, V.; NAKASHIMA, D.; PETERS, R. & SAMS, S. (1978): Relationships between body size and some life history parameters. — Oecologia 37: 257 — 272.
- BOGDAN, K.G. & GILBERT, J.J. (1982): Seasonal patterns of feeding by natural populations of *Keratella*, *Polyarthra*, and *Bosmina*: Clearance rates, selectivities, and contributions to community grazing. — Limnol. Oceanogr. 27: 918 — 934.
- BRANDL, Z. & FERNANDO, C. H. (1978): Prey selection by the cyclopoid copepods *Mesocyclops edax* and *Cyclops vicinus*. — Verh. Int. Ver. Limnol. 20: 2505 — 2510.
- DIEFFENBACH, H. & SACHSE, R. (1911): Biologische Untersuchungen an Rädertieren in Teichgewässern. — Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr. Biol. Suppl. 3: 1 — 93.
- EDMONDSON, W.T. (1960): Reproductive rates of rotifers in natural populations. — Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 12: 21 — 77.
- EINSLE, U. (1967): Die äußeren Bedingungen der Diapause planktisch lebender Cyclopsarten. — Arch. Hydrobiol. 63: 387 — 403.
- EJSMONT-KARABIN, J. (1974): Studies on the feeding of planktonic polyhage *Asplanchna priodonta* GOSSE. — Ekol. Pol. (Ser. A) 22: 311 — 317.
- GAKOVSKAYA, G. A. (1971): cit. in: WINBERG, G. G.: Methods for the estimation of production of aquatic animals. — London
- GILBERT, J.J. & STEMBERGER, R. S. (1985): Control of *Keratella* populations by interference competition form *Daphnia*. — Limnol. Oceanogr. 30: 180 — 186.
- GILBERT, J.J. & WILLIAMSON, C. E. (1978): Predator-prey behavior and its effect on rotifer survival in associations of *Mesocyclops edax*, *Asplanchna girodi*, *Polyarthra vulgaris*, and *Keratella cochlearis*. — Oecologia 37: 13 — 22.
- HILLBRICHT-ILKOWSKA, A. (1965): The effect of frequency of sampling on the picture of the occurrence and dynamics of plankton rotifers. — Ekol. Polsk. Ser. A. 13: 101 — 112.
- JACOBS, J. (1978): Coexistence in similar zooplankton species by differential adaptation to reproduction and escape in an environment with fluctuating food and enemy densities. III. Laboratory experiments. — Oecologia 35: 36 — 54.
- LAMPERT, W. & MUCK, P. (1985): Multiple aspects of food limitation in zooplankton communities: the *Daphnia* — *Eudiaptomus* example. — Arch. Hydrobiol. Beih. 21: 311 — 322.
- LAMPERT, W. & SCHÖBER, U. (1978): Das regelmäßige Auftreten von Frühjahrs-Algenmaximum und „Klarwasserstadium“ im Bodensee als Folge von klimatischen Bedingungen und Wechselwirkungen zwischen Phyto- und Zooplankton. — Arch. Hydrobiol. 82: 364 — 386.
- LEWIS, W. M. Jr. (1979): Zooplankton community analysis. Studies on a tropical system: New York, Heidelberg, Berlin.
- MONOD, J. (1950): La technique de culture continue: theorie et applications. — Ann. Inst. Pasteur. 79: 390 — 401.
- PALOHEIMO, J. E. (1974): Calculation of instantaneous birth rates. — Limnol. Oceanogr. 19: 692 — 694.
- POURRIOT, R. & DELUZARCHES, M. (1971): Recherches sur la biologie des Rotiferes II. Influence de la temperature sur la duree du developement embryonnaire et post-embryonnaire. — An. Limnol. 7: 25 — 52.
- ROMANOVSKY, Y. E. (1985): Food limitation and life history strategies in cladoceran crustaceans. — Arch. Hydrobiol. Beih. 21: 363 — 372.
- RUHRVERBAND (1980): Ruhrwassergüte im Wasserwirtschaftsjahr 1979. — Essen
- SCHÖBER, U. (1980): Kausalanalytische Untersuchungen der Abundanzschwankungen des Crustaceen-Planktons im Bodensee. — Diss. Fak. Biol. Univ. Freiburg/Brsg.
- SPINDLER, K.D. (1971): Untersuchungen über den Einfluß äußerer Faktoren auf die

Dauer der Embryonalentwicklung und den Häutungsrhythmus von *Cyclops vicinus*. — Oecologia 7: 342 — 355.

STEMBERGER, R.S. & GILBERT, J.J. (1985): Body size, food concentration, and population growth in planktonic rotifers. — Ecology 66: 1151 — 1159.

WALZ, N. (1983 a): Individual culture and experimental population dynamics of *Keratella cochlearis* (Rotatoria). — Hydrobiologia 107: 35 — 43.

— (1983 b): Continuous culture of the pelagic rotifers *Keratella cochlearis* and *Brachionus angularis*. — Arch. Hydrobiol 98: 70 — 92.

— (1986 a): The development of the rotifer community structure in Lake

Constance during its eutrophication. — Arch. Hydrobiol. Monogr. Beitr. (im Druck).

— (1986 b): Comparative population dynamics of *Brachionus angularis* and *Keratella cochlearis*. — Hydrobiologia (im Druck).

ZAICA, V. E. & MAKAROVA, N. P. (1971): On the possible unity of the growth potentialities of organisms (In Russ.). — Zool. Zhurn. 50: 3.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Norbert Walz
Zoologisches Institut der Universität München
Seidlstraße 25
8000 München 2

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Laufener Spezialbeiträge und Laufener Seminarbeiträge \(LSB\)](#)

Jahr/Year: 1986

Band/Volume: [2_1986](#)

Autor(en)/Author(s): Walz Norbert

Artikel/Article: [Wie werden Rotatorienpopulationen reguliert? Beziehungen zwischen Rotatorien, Crustaceen und Phytoplankton 80-90](#)