

Die Funktionelle Reaktion planktonfressender Fische

Von HANS WINKLER und TOMAS MORENO

Mit 5 Abbildungen

(Vorgelegt in der Sitzung der mathem.-naturw. Klasse am 29. Juni 1984 durch das
w. M. HEINZ LÖFFLER)

Zusammenfassung

In Experimenten mit 60 jungen (0+) Maränen (*Coregonus lavaretus*) wurde die Freßrate der Fische bei wechselnd dichtem Angebot von Crustaceen-Plankton gemessen. Die Reaktion der Fische wurde sowohl vom Beutetyp (*Bythotrephes*, *Daphnia*, *Cyclops* und *Diaptomus*) als auch von der Anwesenheit alternativer Beute (*Bythotrephes* + *Daphnia*) beeinflusst. Sigmoidale Abhängigkeiten der Freßraten von der Beutedichte traten sowohl gegenüber Copepoden als auch gegenüber *Bythotrephes* nach Zugabe von Daphnien auf. Die Konsequenzen für generelle Räuber-Beute-Systeme werden aufgezeigt. Methoden zur empirischen Bestimmung der Reaktionsgleichungen werden vorgestellt. Ein Forschungsprogramm wird skizziert, in welchem die Funktionelle Reaktion eine wichtige Schnittstelle zwischen ethologischer und ökologischer Forschung bildet.

Einleitung

Seit den Arbeiten von HOLLING (1959 a, b, 1965, 1966) ist der nicht-lineare Zusammenhang zwischen der Dichte des Nahrungsangebotes und der in der Zeiteinheit aufgenommenen Nahrung, die sogenannte Funktionelle Reaktion, fester Bestandteil ökoethologischer Forschung. Leichte Messung, die Möglichkeit, ein komplexes Verhalten wie Nahrungserwerb in einfache Komponenten zerlegen zu können (KREBS, 1973), und seine Bedeutung für die Stabilität von Räuber-Beute-Modellen (MAY, 1973; HASSEL & COMINS, 1978) und Konkurrentensystemen (ABRAMS, 1980) tragen zur Attraktivität dieses Konzeptes bei. Weiters stellten HOLLING (1959 b) und RASHEVSKY (1959) ein einfaches mathematisches Modell vor, das die Daten gut zu erklären vermag. Inzwischen gibt es mehrere solcher Modelle, deren jeweilige Interpretation oft sehr unterschiedlich ist, obgleich sie mathematisch gleichwertig sind (SAFRIEL, 1980). Schien es zu Beginn dieser Forschungen möglich, Filtrierern, Wirbeltieren und Nicht-Wirbeltieren je einen Funktionstyp zuzuweisen, haben heute viele Untersuchungen belegt, daß selbst innerhalb einer Art unterschiedliche Reaktionstypen auftreten, die sowohl von zahlreichen Außenfaktoren als auch von inneren Größen, wie Lernen, abhängen. Entsprechend komplex sind denn auch moderne Modelle (vgl. McNAIR, 1980).

Im Rahmen von ersten Untersuchungen zur Ökoethologie planktonfressender, pelagisch lebender Fische mußten wir uns auch mit der funktionellen Reaktion auseinandersetzen. Hier werden einige unserer experimentellen Ergebnisse mitgeteilt und vor allem in Hinblick auf methodische, datenanalytische und theoretische Implikationen für weitere Untersuchungen diskutiert.

Material und Methoden

Die von uns untersuchte Fischart ist die Maräne (*Coregonus lavaretus*) aus der Familie der Renken (Coregonidae). Die Fische kamen aus den Teichen der Bundesanstalt für Fischereiwirtschaft, Scharfling. Sie wurden in einem gut durchlüfteten Aquarium der Größe $140 \times 50 \times 56$ cm mit konstanter Frischwasserzufuhr gehalten. Frisches Zooplankton in natürlicher Zusammensetzung aus dem Mondsee wurde täglich um 19 Uhr verabreicht. Experimente wurden 18 Stunden nach einer solchen Fütterung durchgeführt. Das Experimentiergefäß ($18,9 \times 14,3 \times 7,4$ cm) enthielt 2 Liter Wasser, das auf einer Temperatur von $18 \pm 0,2^\circ \text{C}$ gehalten wurde. Mit einer Glühbirne wurde eine Lichtstärke von 1030 Lux an der Wasseroberfläche eingestellt. Störungen von außen wurden durch Abdeckung von drei Seitenwänden des Aquariums reduziert; der Raum war nur mit schwachem Licht beleuchtet.

Die Reaktionen von insgesamt 60 Fischen wurden getestet. Ihre mittlere Standardlänge betrug $46,41 \pm 6,39$ mm bei einem mittleren Gewicht von $0,83 \pm 0,31$ g (Mittel $\pm$ Standardabweichung). Als Beute dienten vier Sorten von Zooplanktonorganismen: *Bythotrephes longimanus*, *Daphnia hyalina* und *D. cucullata* und ein Gemisch aus Cyclopiden (*Mesocyclops leuckarti*, *Cyclops abyssorum*, *Acanthocyclops robustus*) und *Eudiaptomus gracilis*, die alle täglich frisch im Mondsee gefangen worden waren. Für die Experimente wurde eine einheitliche Größenzusammensetzung der Daphnien und Bythotrephen hergestellt. Nur Exemplare, die ein Sieb von 0,6 mm Maschenweite passiert hatten, wurden verwendet. Die Beutetiere wurden einzeln mit einer Pipette in einen kleinen Behälter mit Siebwänden, der im Experimentiergefäß eingebaut war, gezählt. Während der Experimente wurde durch schwaches Durchlüften soviel Turbulenz erzeugt, daß eine weitgehend homogene Verteilung des Planktons im Gefäß gewährleistet war.

Die Fische wurden in einem kleinen Käfig innerhalb des Experimentiergefäßes für 15 Minuten an dieses adaptiert, bevor sie für das Experiment freigelassen wurden. Einzelne Schnappbewegungen der Fische wurden mit einem Ereignisschreiber protokolliert. Registriert wurde eine Minute lang von Beginn des ersten Freßaktes an. Ausgewertet wurden je drei 20-Sekunden-Abschnitte. Hier werden nur die Anzahlen der in den ersten 20 Sekunden gefressenen Tiere in die Auswertung eingeschlossen.

Zur empirischen Beschreibung der Daten kommen von vornherein nur nicht-lineare Regressionsmodelle in Frage. Eine sehr allgemeine

Vorgangsweise wäre die Anpassung von Potenzreihen an die jeweiligen Datensätze. Günstiger aber ist es, eine spezifischere Funktion zu wählen, die aber allgemein und flexibel genug ist, einen weiten Bereich empirisch zu erwartender Beziehungen abzudecken. Wir wählten dazu die von REAL (1977, 1979) vorgeschlagene Funktion, die diesen Ansprüchen genügt. Die den einzelnen Parametern von REAL (l. c.) zugemessene Bedeutung soll dabei noch offen bleiben. Daher werden die Parameter nur aus den Daten geschätzt. Die Funktion hat die Form

$$y = \frac{a x^b}{c + x^b} \quad (1)$$

Für y wird die Zahl der in einer Zeiteinheit gefressenen Nahrungsobjekte gesetzt und für x die Dichte dieser Objekte; a , b , c sind die zu schätzenden Parameter. Das Anpassungsprinzip ist die Minimierung der Abweichungsquadrate. Setzt man $u = 1/y$, bekommt die Funktion eine Form, die zu leicht lösbaren Gleichungen für die zu schätzenden Parameter führt. In diesem Falle ist das Gleichungssystem nämlich nicht-linear nur für den Parameter b und kann daher ohne größere Schwierigkeiten numerisch gelöst werden. Einfache Gleichungen für die Varianzen der Parameter und daraus ableitbare Vertrauensintervalle stehen nicht zur Verfügung. Dafür und zur statistischen Hypothesenprüfung setzten wir „jackknife“-Verfahren ein (MILLER, 1974; BISSEL & FERGUSON, 1975). Bei größeren Stichproben wurden je 2000 „bootstrap“-Proben gezogen, um die Verteilung der Parameter zu bestimmen. Da c in (1) dieselbe Dimension wie x hat, muß der besseren Vergleichbarkeit halber ein Parameter f eingeführt werden, der jene Beutedichte angibt, bei welcher die Aufnahmerate gerade die Hälfte der maximal möglichen (a) erreicht (REAL, 1979).

Ergebnisse

Die folgenden Auswertungen beruhen nur auf der Freßaktivität der Fische in den ersten 20 Sekunden der Experimente. Tabelle 1 gibt die Ergebnisse der nicht-linearen Regressionsanalyse wieder. Für die Abbildungen wurden nur die Mittelwertsdaten herangezogen. Die Mittel wurden für jede experimentelle Dichtestufe berechnet. Da die Daten im wesentlichen Zählwerte darstellen, wurde angenommen, daß die Poisson-Verteilung ein geeignetes approximatives Modell ist. 95-%-Vertrauensintervalle wurden daher über die Chi-quadrat-Verteilung ermittelt (PFANZAGL, 1962). Es ergaben sich nur im Falle der Experimente mit *Bythotrephes* als Beute deutlichere Unterschiede zwischen Roh- und Mittelwertsdaten. Dies geht auf die hohe Zwischenexperimentvariabilität bei den Versuchen mit dieser Beute zurück, was sich auch in den verhältnismäßig weiten Vertrauensintervallen bzw. der hohen Restvarianz bei den Rohdaten niederschlägt. In allen anderen Fällen, wo Meßwiederholungen vorliegen, sind die Unterschiede zwischen den Ergebnissen der Experimente je Dichtestufe geringer.

Tabelle 1: Nicht-lineare Regressionsanalyse der Daten nach Gleichung (1). 95-%-Vertrauensintervalle für „jackknife“-Analysen sind in eckigen für „bootstrap“-Analysen in runden Klammern angegeben.

Beute	a	b	c	f	N	% erklärte Variabilität
Bythotrephes	15,3 [3,6–65,2]	2,15 (0,17–3,58)	218 [1–80994]	12,3	66	21,37
<i>Bythotrephes</i> , Mittel	19,8	1,18	24	14,5	8	99,37
<i>Bythotrephes</i> + 20 Daphnien	15,2 [3,8–60,7]	4,08	48988	14,1	6	97,25
Daphnien	19,6 [13,6–28,3]	1,93 (1,22–2,53)	237 [25–2215]	16,9	19	96,90
Daphnien, Mittel	19,9	1,91	229	17,1	6	99,45
Copepoden	14,3 [11,6–17,7]	6,84 [4,18–9,50]	$2,6 \times 10^8$ [$6,1 \times 10^5$ – $1,1 \times 10^{11}$]	17,0	37	99,89
Copepoden, Mittel	15,5	6,74	$2,2 \times 10^8$	17,3	8	99,98

Die Fische reagierten auf die beiden jeweils ohne Alternative gebotenen Cladoceren *Bythotrephes* (Abb. 1) und *Daphnia* (Abb. 2) recht ähnlich. Die Parameter der angepaßten Kurven (Tab. 1) lassen sich statistisch nicht trennen. Die Funktionelle Reaktion auf *Bythotrephes* wird merklich sigmoid, wenn Daphnien als Alternativbeute vorhanden sind (Abb. 3). Die Änderung drückt sich vornehmlich im Parameter b von Gleichung (1) aus (Tab. 1). Aufgrund der statistischen Analysen kann die Hypothese, daß b unverändert bleibt, zugunsten der Hypothese, daß b

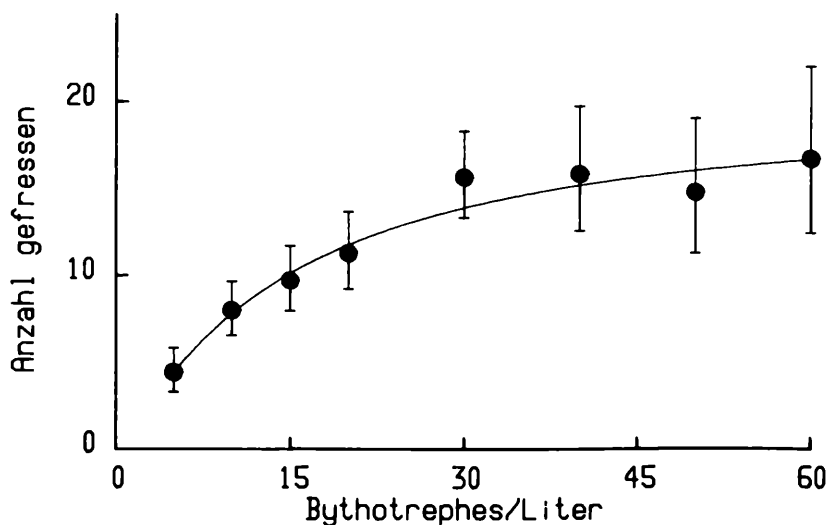


Abb. 1: Die Funktionelle Reaktion von *Coregonus lavaretus* auf *Bythotrephes longimanus*. Eingetragen sind die Mittelwerte der in 20 Sekunden gefressenen Anzahl von Beutetieren und ihre 95-%-Vertrauensintervalle. Parameter der Kurve sind in Tab. 1 angegeben.

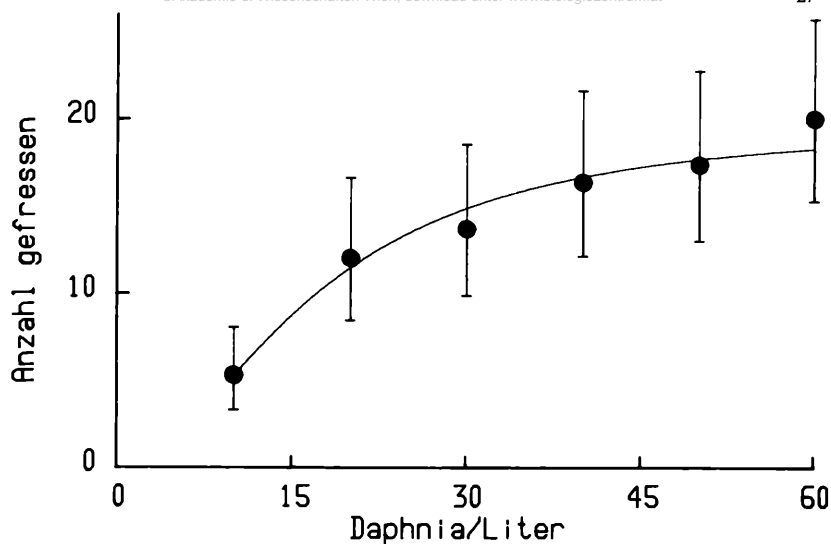


Abb. 2: Die Funktionelle Reaktion von *Coregonus lavaretus* auf *Daphnia*. Weitere Erläuterungen siehe Abb. 1.

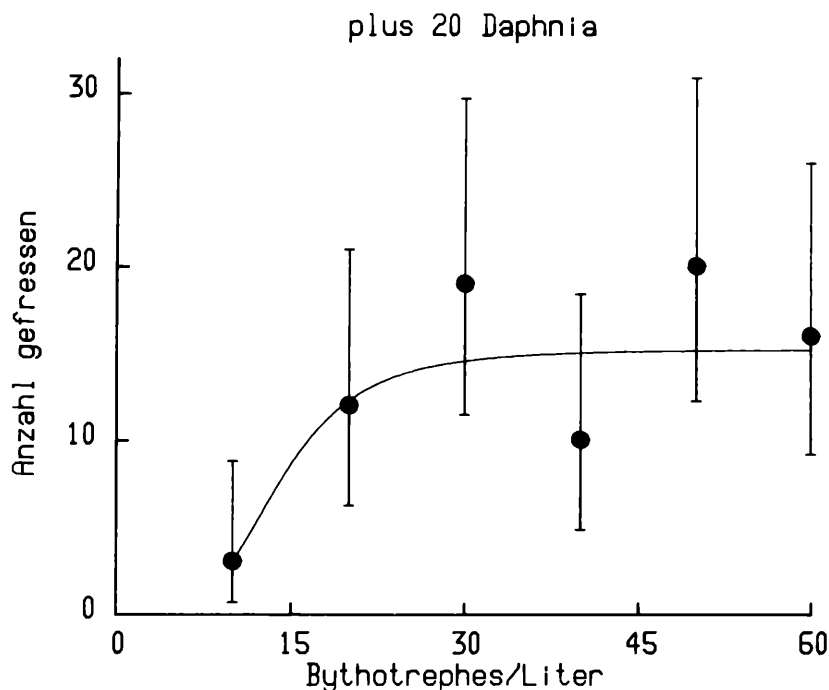


Abb. 3: Die Funktionelle Reaktion von *Coregonus lavaretus* auf *Bythotrephes longimanus* bei gleichzeitiger Anwesenheit von 20 Daphnien pro Liter. Sonstige Erläuterungen siehe Abb. 1.

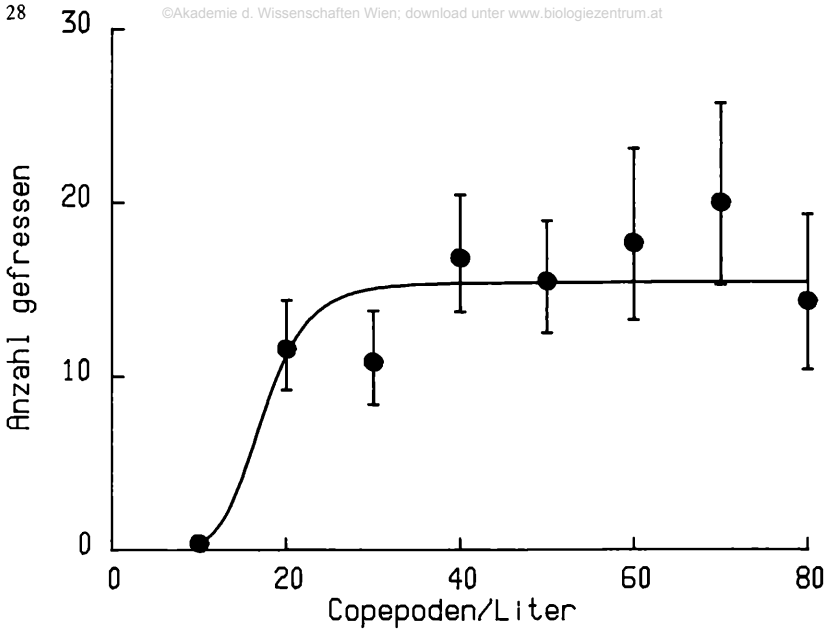


Abb. 4: Die Funktionelle Reaktion von *Coregonus lavaretus* auf Copepoden. Weitere Erläuterungen siehe Abb. 1.

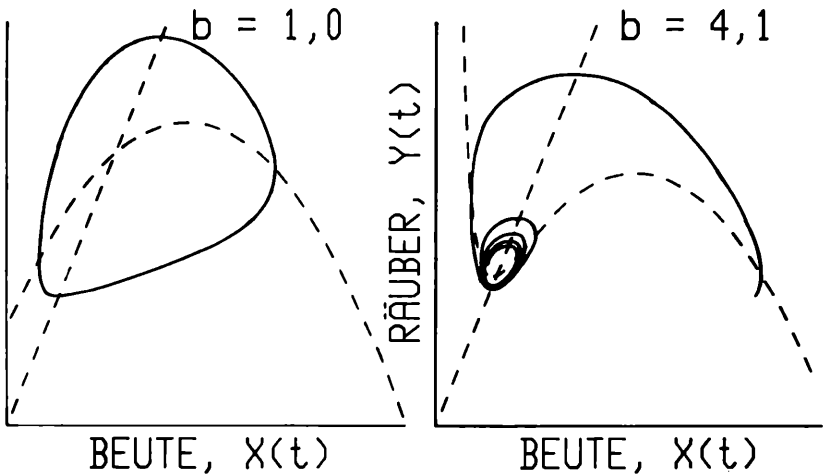


Abb. 5: Die Dynamik von Räuber-Beute-Beziehungen bei unterschiedlicher Funktioneller Reaktion des Räubers. Links die Beziehungen ohne „Lernen“ Modell und Darstellung entsprechen vollständig den Angaben von MAY, 1973 (Abb. 4.2). Die durchgezogene Linie ist die Kennlinie des Systems im Phasenraum. Die gestrichelten Linien sind die Isoklinen stationärer Beutepopulation ($dX/dt = 0$, gerade Linie) bzw. Räuberpopulationen ($dY/dt = 0$, Kurve). Ohne „Lernen“ zeigt das System stabile Zyklen (links), mit „Lernen“ (b entspricht der funktionellen Reaktion auf *Bythotrephes* bei Anwesenheit von Daphnien) liegt globale Stabilität vor.

zunahm, mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von höchstens 2,5 % abgelehnt werden. In allen Experimenten wurden im Mittel je 13,8 der 20 gebotenen Daphnien gefressen. Die Dichte von *Bythotrephes* nahm darauf keinen merkbaren Einfluß (χ^2 -Quadrat = 5,55, $p = 0,65$).

Auf Copepoden (Abb. 4) reagierten die Coregonen auffallend anders als die beiden Cladocerenarten (Tab. 1). Auch hier findet der ausgeprägt sigmoide Charakter der Reaktionskurve im hohen Wert des Parameters b seinen Niederschlag. Statistische Signifikanz des Unterschiedes ist hier ebenso anzunehmen.

Die ökologische Konsequenz in der Änderung in b wird durch Einsetzung der Gleichung (1) in das u. a. von MAY (1973), PIELOU (1977) und SCHAFER & ROSENZWEIG (1978) untersuchte Räuber-Beute-Modell deutlich (Abb. 5). Das Stabilitätsverhalten des Systems verbessert sich mit zunehmendem b . In gewissen Modellen mit starken Zeitverzögerungen hingegen ist die Stabilität unabhängig von der funktionellen Reaktion, so daß solche Effekte nicht beobachtbar sind (HASSEL & COMINS, 1978).

Diskussion

Beutetyp und die Anwesenheit von Alternativbeute zeigten deutliche Auswirkungen auf das Verhalten planktonfressender Maränen. Die Unterschiede drückten sich vor allem im Parameter b der Gleichung (1) aus. Bei aller Vielfalt der Deutungen, die in den verschiedenen Versionen der funktionellen Reaktion einzelnen Parametern gegeben wurden, besteht Übereinstimmung darin, daß unter der Voraussetzung homogener Beuteverteilung sigmoide Kurvenverläufe auf Änderungen im Verhalten des Räubers zurückgehen, die von der Dichte der Beute bestimmt werden. Generell wird dabei angenommen, daß Lerneffekte die Fähigkeit die Beute zu sehen („Suchbild“) oder ihre Bevorzugung oder den Jagderfolg verbessern. Lernen im Bereich des Beutehantierens verändert hingegen die Kurve nicht in Richtung eines mehr sigmoiden Verlaufes (McNAIR, 1980). Copepoden haben sehr effiziente Fluchtbewegungen, so daß der sigmoide Kurvenverlauf wahrscheinlich von der Verbesserung des Fangerfolges durch Lernen erzeugt wird. In dieser Interpretation ist die Möglichkeit mit eingeschlossen, daß bei den geringen Dichten in Kombination mit der guten Fluchtreaktion der Beutetiere die Fische Beuteerwerb „abschalten“, weil der mögliche Energiegewinn zu gering bleibt (TOWNSEND & RISEBROW, 1982). Alternative Erklärungsversuche könnten darauf fußen, daß die Bewegungsform der Copepoden ruckartig ist. Nur ein geringer Teil der Tiere befindet sich zu einem gegebenen Zeitpunkt in Bewegung (nur 3,2 % der Diptomiden-Individuen war in den Untersuchungen von WRIGHT & O'BRIEN, 1984, simultan aktiv). Die „operationale Dichte“ mag demnach für Copepoden weitaus geringer sein als die tatsächliche. Die Unterschiede der Bewegungsformen von Daphnien und *Bythotrephes* scheinen keine ähnlichen Folgen zu haben. Beutepräferenzen kommen für die Änderungen im Falle der Reaktion von *Bythotrephes* in Frage.

Zunächst zeigen die Werte für die Halbwertsdichte f (Tab. 1) eine Präferenzreihe *Bythotrephes* vor Daphnien und diese vor Copepoden an. Nach den Ergebnissen von MURDOCH (1969) und McNAIR (1980) ist daher eine sigmoide funktionelle Reaktion gegenüber dem beliebteren *Bythotrephes* bei Anwesenheit von Daphnien zu erwarten. Da keine Änderung gegenüber Daphnien stattgefunden hatte, muß in erster Linie eine Veränderung im Verhalten gegenüber *Bythotrephes* als Erklärung herangezogen werden. Schwierigkeiten ergeben sich daraus, daß etwa im Konzept des „Jagens nach Suchbild“ auch impliziert ist, daß besseres „Sehen“ des einen Beutetyps auch von einem „Übersehen“ des anderen begleitet sein sollte (CURIO, 1976). Hier müssen noch weitere Experimente Klärung bringen.

Die Schwierigkeiten bei der Interpretation der Gleichungsparameter auf der einen Seite und die eminente Bedeutung der Funktionellen Reaktion für die Ökologie von Räuber-Beute-Beziehungen auf der anderen, legen ein Forschungsprogramm nahe, das kurz skizziert werden soll.

Ethologische, experimentelle Untersuchungen beschreiben die qualitativen und quantitativen Aspekte des Jagdverhaltens einzelner Fische. Die konkret ermittelbaren Größen werden entweder in ein Modell (z. B. McNAIR, 1980) oder in eine Simulation (z. B. WRIGHT & O'BRIEN, 1984) eingebracht und daraus eine bestimmte funktionelle Reaktion vorausgesagt. Diese Voraussage wird im Experiment überprüft. Bei schlechter Übereinstimmung müssen die ersten Schritte wiederholt werden. Nach ausreichender Bestätigung der Ergebnisse können sie an Felddaten überprüft werden. Für die ökologische Modellbildung kann dann die korrekte Beschreibung der funktionellen Reaktion zweckdienlich eingesetzt werden.

Die Funktionelle Reaktion wird in diesem Ansatz als eine sehr wichtige Schnittstelle zwischen Ethologie und Ökologie angesehen. Sie läßt sich empirisch relativ leicht bestimmen, und die hier vorgestellten Methoden liefern ausreichendes Rüstzeug für formale Beschreibung und statistische Bewertung. Den einzelnen Kurvenparametern wird keine spezifische Interpretation gegeben. Die derart ermittelten Gleichungen haben nur empirischen, aber nicht erklärenden Wert.

Literatur

- ABRAMS, P. A. (1980): Consumer functional response and competition in consumer-resource systems. *Theor. Pop. Biol.*, 17, 80–102.
- BISSEL, A. F., und FERGUSON, R. A. (1975): The jackknife – toy, tool or two-edged weapon? *Statist.* 24, 79–100.
- CURIO, E. (1976): *The ethology of predation*. Berlin, Heidelberg, New York, 250 S.
- HASSEL, M. P., und COMINS, H. N. (1978): Sigmoid functional responses and population stability. *Theor. Pop. Biol.*, 14, 62–67.

- HOLLING, C. S. (1959 a): The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. *Can. Entomol.*, 91, 293–320.
- HOLLING, C. S. (1959 b): Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Can. Entomol.* 91, 385–393.
- HOLLING, C. S. (1965): The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Mem. Entomol. Soc. Can.*, 45, 1–60.
- HOLLING, C. S. (1966): The functional response of invertebrate predators to prey density. *Mem. Entomol. Soc. Can.*, 48, 1–86.
- KREBS, J. R. (1973): Behavioral aspects of predation. In: BATESON, P. P. G., and KLOPFER, P. H.: Perspectives in ethology. New York, 73–111.
- McNAIR, J. N. (1980): A stochastic foraging model with predator training effects. I. Functional response, switching, and run lengths. *Theor. Pop. Biol.*, 17, 141–166.
- MAY, R. M. (1973): Stability and complexity in model ecosystems. Princeton, 265 S.
- MILLER, R. G. (1974): The jackknife – a review. *Biometrika*, 61, 1–15.
- MURDOCH, W. W. (1969): Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecol. Monogr.*, 39, 335–354.
- PIELOU, E. C. (1977): Mathematical ecology. New York, 385 S.
- PFANZAGL, J. (1962): Allgemeine Methodenlehre der Statistik, II. Berlin, 315 S.
- RASHEVSKY, N. (1959): Some remarks on the mathematical theory of nutrition of fishes. *Bull. Math. Biophys.*, 21, 161–183.
- REAL, L. A. (1977): The kinetics of functional response. *Amer. Natur.*, 111, 289–300.
- REAL, L. A. (1979): Ecological determinants of functional response. *Ecology*, 60, 481–485.
- SAFRIEL, U. N. (1980): On the identity of Emlen's and Holling's models of functional response. *Ecology*, 61, 1260.
- SCHAFER, W. M., und ROSENZWEIG, M. L. (1978): Homage to the Red Queen. I. Coevolution of predators and their victims. *Theor. Pop. Biol.*, 14, 135–157.
- TOWNSEND, C. R., und RISEBROW, A. J. (1982): The influence of light level on the functional response of a zooplanktonivorous fish. *Oecologia*, 53, 293–295.
- WRIGHT, D. I., und O'BRIEN, W. J. (1984): The development and field test of a tactical model of the planktivorous feeding of white crappie (*Pomoxis annularis*). *Ecol. Monogr.*, 54, 69–98.

Anschriften der Verfasser: Univ.-Doz. Dr. HANS WINKLER, Limnologisches Institut der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Gaisberg 116, A-5310 Mondsee; TOMAS MORENO, Calle España No. 55, Urb. Espiritu Santo, Tacna, Peru.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften
mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse](#)

Jahr/Year: 1984

Band/Volume: [193](#)

Autor(en)/Author(s): Winkler Hans Christoph

Artikel/Article: [Die Funktionelle Reaktion planktonfressender Fische. 23-31](#)