

## METHODEN DER POPULATIONSOÖKOLOGIE

UDO HALBACH

### *Abstract*

Population ecology describes and analyses the distribution and abundance of individuals in space and time, including age structure, sex distribution, and genotype frequencies. Different methods and expected technical and theoretical developments are described using examples from plankton ecology; their assumptions, difficulties and implications in regard to the theory of scientific knowledge are discussed. Three main fields of population ecology are methodologically well defined: 1. **Field description and analysis:** There are new trends in automatization of sampling up to continuously recording (e.g. by COULTER-counter), and even automatically species determination might be possible (by holography). Representative samples of heterogeneously distributed populations can be taken by integrating along a transect (e.g. by CLARKE-BUMPUS-sampler). The real distribution of the single specimens can be recorded by the echo sounder (Fig. 2). There are now also methods which allow the measurement of population parameters like natality and mortality (Figs. 4 and 5) as well as physiological characters like filtration and respiration rates under field conditions. Field analysis can be performed by changing single abiotic and biotic factors and watching the effects (Fig. 6) or by statistical analysis of field data (e.g. multiple and partial correlation and regression analysis). The difficulty of interpreting correlations is discussed by the example of two different association coefficients in a well known situation of complex interspecific relationships in three rotifers (Fig. 7). 2. **Laboratory investigations:** The culture of organisms under defined conditions allows the variation of single factors and the study of their effects on life table data (Fig. 8) and population dynamics (Fig. 9). The use and significance of different types of culture methods (e.g. chemostate, recycling cultures, cultures with periodically renewed medium) are demonstrated (Figs. 10–12). The causal relationships between ecological factors and population dynamics can be analysed stepwise. Methods are now available for experimental examination of filtration, assimilation and respiration rates of single specimens of planktonic organisms (e.g. with the radio carbon method or with Cartesian divers). 3. **Models:** In some cases (e.g. in rotifers) we are able to construct the population dynamics based on physiological and demographic data measured in isolated individuals, and compare these with empirical population curves (Figs. 13–15). The simulations are based on deterministic models (e.g. LOTKA-VOLTERRA-equations with simple time lag) using numerical computer techniques. To get more realistic models in future, we will have to use stochastic models to a larger extent and we will have to take into account the spatial heterogeneity of the population (Figs. 16–18), because this widely disregarded aspect is of outstanding importance for the stability and evolution of populations. For the formal description of spatial and temporal heterogeneity two possible ways are proposed: 1. The use of mathematics for describing gradients in a five-dimensional system of co-ordinates (3 dimensions for space, 1 for time, and 1 for population density). 2. A digital information theory has to be developed, in which each specimen is regarded as a unit in space and time, interacting with all other specimens of the population. The connections between the individuals are composed of a variety of relationships (e.g. positive or negative attractions). The intensity of each relation is, among other dependences, a function of the distance between the individuals (Figs. 19 and 20). Such a model could describe individual distance patterns in territorial as well as in heterogeneously distributed populations. Age differences, bisexuality, and genetic polymorphism can be included in this model as well as ethologic characters and social behavior (like social stress), and their influences on mortality, natality, and migration. Such time-space-population models might turn out to be more realistic and precise than most contemporary models. The basic requirements for the development of such population model systems of high complexity are fulfilled by the existence of macro-computers.

Aufgabe der Populationsökologie ist die Beschreibung und Analyse der räumlichen und zeitlichen Veränderung der Individuendichte von Populationen. Die Kernfragen lauten: Welche ökologischen Faktoren beeinflussen die Populationsdynamik? Welche dieser Faktoren wirken regulierend auf sie ein? Wie kann es zu gelegentlichen Massenvermehrungen, wie zur Extinktion von Populationen kommen? An diesen Fragen ist neben dem Populationsökologen auch der Evolutionsbiologe interessiert, denn die Faktoren, die über Natalität und Mortalität die Populationsdynamik beeinflussen, sind gleichzeitig jene Kräfte, die als Selektion formativ auf die Evolution der Organismen einwirken. Von ganz besonderem Interesse ist die Populationsökologie für bestimmte angewandte Arbeitsrichtungen, in denen es darum geht, bei der Ausbeutung natürlicher Populationen (z.B. in der Fischerei) oder in der Tierzucht langfristig maximale Erträge zu erhalten. In der Schädlingsbekämpfung wird das Gegenteil verfolgt, nämlich durch geeignete Maßnahmen unerwünschte Organismen zu dezimieren. Und schließlich ist der Mensch selbst ein Objekt der Biologie; auch er hat eine Populationsdynamik. Die Demographie analysiert die Folgen gewollter und ungewollter Manipulationen durch den Menschen.

Trotz der Unterschiedlichkeit der bei den verschiedenen Organismengruppen verwendeten Methoden, sind die erkenntnistheoretischen Grundlagen ähnlich. Es sollen einige Schwerpunkte aufgezeigt werden, wie sie sich derzeit aus dem gesamten Methodengefüge der Populationsökologie herauskristallisieren, und insbesondere soll auf zu erwartende oder wünschenswerte Entwicklungen hingewiesen werden. Die zur Erläuterung notwendigen Methoden sind soweit möglich aus dem Gebiet der Planktonökologie ausgewählt.

Unabhängig von der untersuchten Tiergruppe kann man in der Populationsökologie drei methodisch voneinander abgegrenzte Teilgebiete unterscheiden: **Freiland-Untersuchungen**, **Laboruntersuchungen** und **Modelle**.

## A. Freiland-Untersuchungen

### I. *Deskription*

Die deskriptive Populationsdynamik erfaßt die zeitliche und räumliche Verteilung der Individuendichte im Freiland, einschließlich der Altersstruktur, der Geschlechterverteilung usw.

**Wie erfaßt man die Individuendichte?** Der theoretisch einfachste Weg ist das **Auszählen** der Organismen, entweder direkt oder nach Registrierung (z.B. durch Luftaufnahmen). GRZIMEK & GRZIMEK (1959) benutzte diese Methode bei der Auszählung der Großwildherden in Ostafrika, JACOBS & VARESCHI (unveröffentlicht) bei der Bestimmung der Individuenzahlen der Flamingos am Nakuru-See in Kenia. Meist ist diese Methode jedoch wegen der zu großen Individuenzahlen oder der eingeschränkten Erkennbarkeit nicht praktikabel.

Verbreitet ist die sogenannte **Fang- und Wiederfangmethode (capture and recapture method)**, bei der Tiere gefangen, markiert und erneut ausgesetzt werden. Bei einem Wiederfang läßt die Proportion der markierten Tiere in der Stichprobe Rückschlüsse auf die Gesamtpopulation  $P$  zu:  $P = NM/R$ , wobei  $M$  für die 1. Stichprobe (markierte Tiere),  $N$  für die 2. Stichprobe und  $R$  für die Zahl der markierten Tiere in der 2. Stichprobe steht. Voraussetzung ist eine homogene Durchmischung

der markierten Tiere in der Gesamtpopulation (wozu zumindest eine gewisse Zeit notwendig ist), eine vernachlässigbar kleine Mortalität zwischen den beiden Stichproben (was eine möglichst geringe Zeitspanne voraussetzt) und eine gleiche Chance des Fangs von markierten und nicht markierten Tieren. Solche Einschränkungen kann man durch Extrapolation bei einer mehrfach wiederholten Fang- und Wiederfangmethode zumindest zum Teil eliminieren (vergl. COOK, BROWER & CROZE 1967). Diese Methode wird dann angewandt, wenn man Tiere in Fallen fängt, wenn also ein direkter Bezug zum Areal fehlt.

Wo immer es möglich ist, wird man daher die **Stichproben-Methode** vorziehen, d.h. die quantitative Auszählung der Organismen innerhalb eines Planquadrates bei terrestrischen Organismen oder eines definierten Wasservolumens bei Planktonen. Ein klassisches Gerät hierfür aus der Hydrobiologie ist der RUTTNER-Schöpfer; zur quantitativen Erfassung des Phytoplanktons benutzt man das Umkehrmikroskop nach UTERMÖHL (vergl. SCHWOERBEL 1966) oder die SEDGWICK-RAFTER-Zelle (Mc ALICE 1971).

Die Individuendichte ändert sich mit der Zeit. Man muß also wiederholt Stichproben entnehmen, um einen Eindruck von der Populationsdynamik zu erhalten. In der Limnologie ist es durchaus üblich, Planktonproben in einem Abstand von 14 Tagen oder länger zu entnehmen. Dies kann das Bild der tatsächlichen Populationsdynamik drastisch verfälschen, wie Abb. 1 belegt (vergl. auch HILLBRICHT-ILKOWSKA 1965).

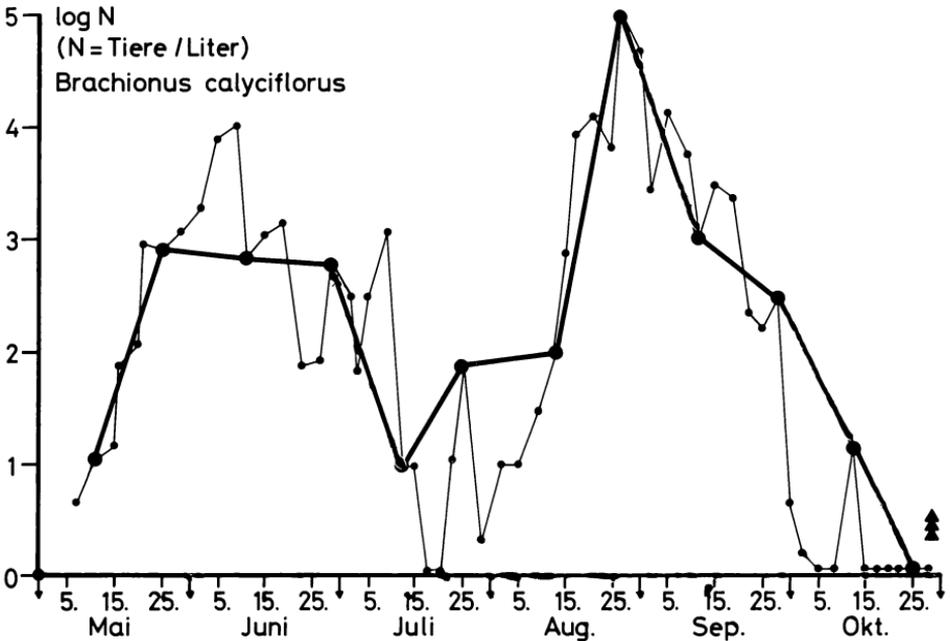


Abb. 1. Populationsdynamik eines planktischen Rädertieres bei 14-täglicher Probenentnahme (dicke Linie) und bei 3-tägigem Abstand der Proben (dünne Linie). Bei dem größeren Raster geht wichtige Information verloren: Der tatsächliche Verlauf der Fluktuationen ist nicht erkennbar und auch die tatsächlichen Höhen der Maxima und Minima werden um eine Zehnerpotenz verschätzt.

Es sind inzwischen **automatische Planktonproben-Sammler** konstruiert worden, die in bestimmten Stundenabständen Proben entnehmen (vergl. SWANSON 1965 und COWELL 1970). Ideal wären **kontinuierliche Planktonzählgeräte**, die im Augenblick noch in der Entwicklung sind. Grundlage kann das **COULTER-Counter-Prinzip** sein, welches auf der Messung einer Widerstandsänderung beruht: Durch eine Kapillare, die durch zwei gegenüberliegende Kontakte (Anode und Kathode) mit einem Meßsystem verbunden ist, wird das zu untersuchende Medium hindurch gesogen. Passieren dabei im Medium suspendierte Partikel, z.B. Planktonorganismen, die Kontaktebene, so verursachen sei eine meßbare Widerstandsänderung, die proportional dem Volumen der Partikel ist. Mit dem COULTER-Counter kann man also nicht nur automatisch Partikel zählen, sondern auch nach ihrer Größe klassifizieren (vergl. FULTON 1972 und SHULER, ARIS & TSUCHIYA 1972).

Eine **automatische Determination** der Organismen gibt es zur Zeit noch nicht. Mit dem COULTER-Counter etwa kann man lediglich Stäbchen von Scheiben usw. unterscheiden (DRAKE & TSUCHIYA 1973). Eine automatische Determination könnte in Zukunft mit Hilfe der **Holographie** gelingen. Zwar existiert noch keine holographische Auszählmaschine, mit holographischen Methoden werden jedoch bereits Archivaufnahmen von Planktonten gemacht. Bei der Diagnose von Krebszellen ist mittels Holographie bereits eine Differenzierung mit sehr großer Genauigkeit möglich.

Ein weiteres Problem bei der Deskription der natürlichen Populationsdynamik ist die **räumliche Heterogenität** in der Verteilung der Organismen. Selbst Planktonen sind nicht homogen verteilt, sondern treten in Schwärmen oder sogenannten Planktonwolken auf. Wie kann man in einem solchen Fall repräsentative Stichproben entnehmen? Eine Möglichkeit besteht darin, bei der Stichprobenentnahme über ein größeres Areal zu integrieren, indem man etwa ein Planktonnetz über eine bestimmte Distanz durch das Wasser zieht. Das klassische Gerät hierfür ist der **CLARKE-BUMPUS-Sampler** (vergl. SCHWOERBEL 1966). Mit ihm erhält man ein Integral der Planktondichte in einer bestimmten Wassertiefe entlang eines definierten Transektes. Häufig ist aber dieses Integral nicht so interessant wie die tatsächliche räumliche Verteilung, die man etwa mit einem **Intervall-Planktonsammler**

Tiefe in m



Windstärke 0, Vollmond, wolkenlos, Fahrtgeschwindigkeit 1,5 km / Stunde.

Abb. 2. Vom Schiff aus aufgenommenes Echogramm. Klostersee bei Seon (Bayern). Der Seeboden ist schwarz, der Wasserkörper hell wiedergegeben. Die Fische (dicke Punkte) befinden sich bei dieser nächtlichen Aufnahme in Ruhestellung im Metalimnion. Die im Hypolimnion erkennbaren Planktonten (feine Punkte) bestehen überwiegend aus Chaoborus-Larven. (Aufn. A. SEITZ)

bestimmen kann (MARPLES 1962). Die modernste Methode zur Erfassung der Verteilung von Plankton-Organismen ist das **Echolot** (SCHROEDER 1961, SCHROEDER & SCHROEDER 1964 und Mc NAUGHT 1969). Abb. 2 gibt das Radar-Querprofil eines kleinen Sees wieder.

Es wurde bisher vorausgesetzt, daß die Individuenzahlen bzw. -dichten vernünftige Einheiten für die Populationsdynamik sind. Dies ist normalerweise auch der Fall, da die Elementarereignisse (Geburt, Tod, Migration) an Individuen bzw. durch diese stattfinden. Je nach Alter oder Phänotyp können jedoch Individuen ein- und derselben Art ganz verschieden groß sein. Bei energetisch orientierten Untersuchungen, bei denen die Populationen als Teile der Nahrungskette oder der trophischen Pyramide betrachtet werden, ist die **Biomasse** – etwa als Trockengewicht – die sinnvollere Maßeinheit (vergl. WINBERG 1968 und ZAIKA 1972). Bei Primärproduzenten, insbesondere bei Algen, kann der photosynthetisch aktive Apparat, also der **Chlorophyllgehalt**, unter Umständen viel aussagekräftiger sein als die Biomasse oder die Individuenzahl, zumal letztere bei kolonialen Algen durchaus problematisch ist (PATTEN 1968 und SCHWOERBEL 1966).

Bei der **graphischen Darstellung** der natürlichen Populationsdynamiken steht man vor dem Problem, daß die Individuendichte im Laufe der Zeit bis zu 6 Zehnerpotenzen schwanken kann. Aus diesen und anderen Gründen hat sich eine semilogarithmische Darstellungsweise eingebürgert (vergl. WILLIAMSON 1972). Statt der Logarithmen der Individuendichten werden oft auch 3. Wurzeln oder sogenannte **Kugelkurven** dargestellt (SCHWOERBEL 1966 und THOMASSON 1963). In der Art der graphischen Darstellung gibt es eine große Mannigfaltigkeit. Die Schwierigkeit liegt darin, daß man bei einer vollständigen Darstellung 5 Dimensionen benötigt: 3 Raumkoordinaten, Individuendichte und Zeit. Dieses Problem ist auf verschiedene Weise gelöst worden. Abb. 3 gibt vier Darstellungsarten wieder für den Fall, daß außer Zeit und Individuendichte nur eine Raumkoordinate (Wassertiefe) betrachtet wird.

Im Freiland ist nicht nur die räumliche und zeitliche Verteilung der Individuendichte von Interesse, sondern auch die **Altersstruktur**. Bei manchen Planktonen kann man verschiedene Häutungsstadien unterscheiden; etwa die Copepodit-Stadien der Copepoden (ELSTER & SCHWOERBEL 1970). Bei Rotatorien und Cladoceren besteht eine Korrelation zwischen Körpergröße und Alter, die allerdings durch Temperatur modifiziert werden kann (HALBACH 1970 b und JACOBS 1961). Auf jeden Fall kann man 3 Altersklassen morphologisch unterscheiden, nämlich Eier oder Embryonen, juvenile und adulte Tiere. Aus der **Eirate**  $E$ , der mittleren Zahl der pro ♀ getragenen Eier, kann man für das Freiland Prognosen über die zu erwartenden **Geburtsraten**  $B$  machen:  $B = \ln(E/D + 1)$ , wobei  $D$  die Entwicklungsdauer der Eier ist.

Sie ist temperaturabhängig und muß experimentell im Labor ermittelt werden (EDMONDSON 1965). Vergleicht man die prognostizierten Zuwachsraten mit den empirischen Werten (Abb. 4), so ergeben sich Differenzen, die eine Abschätzung der Sterberate im Freiland erlauben (vergl. DODSON 1972 und FAGER 1973). Abb. 5 demonstriert die auf diese Weise ermittelte Jahresperiodik der Mortalität einer Daphnien-Population in einem Fischteich (nach HALL 1964). Inzwischen sind Methoden entwickelt worden, mit denen auch physiologische Daten, wie Filtrierrate (HANEY 1971) und Respiration (DUNCAN et al. 1970) im Freiland bestimmt werden können.

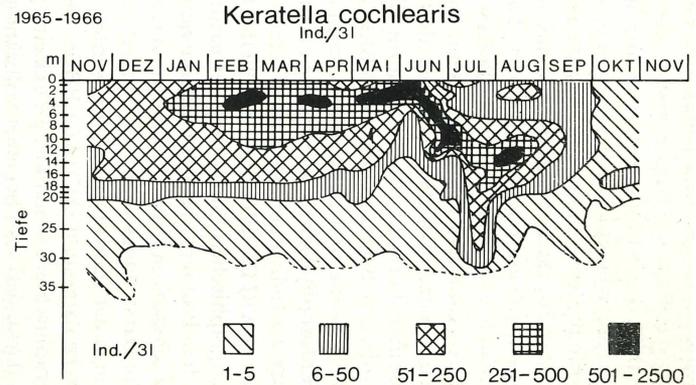
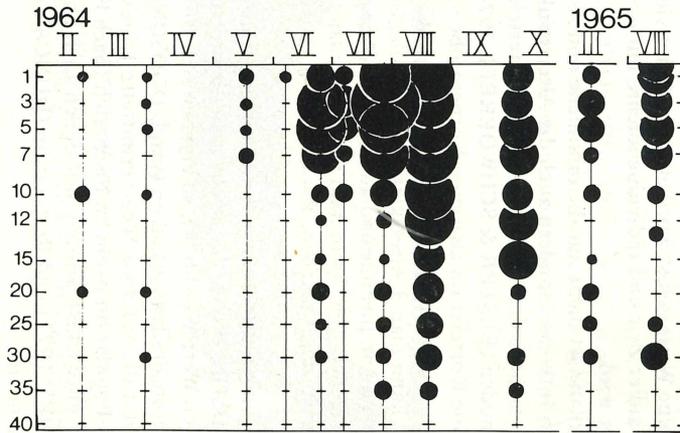
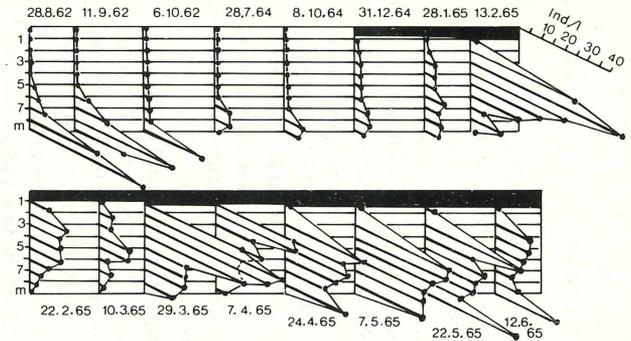
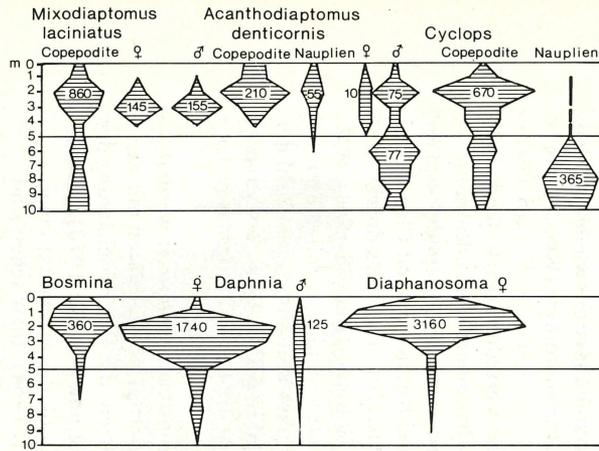


Abb. 3. Verschiedene gebräuchliche Darstellungsarten für die Populationsdynamik von Planktonorganismen. Es sind drei Dimensionen dargestellt: Wassertiefe (Ordinate), Zeit (Abszisse) und Populationsdichte (oben links: Breite der Kugelkurven; oben rechts: Tiefe der Kurven; unten links: Durchmesser der Kreise und unten rechts: Dichte der Schraffur). Die beiden horizontalen Raum-Dimensionen blieben unberücksichtigt.

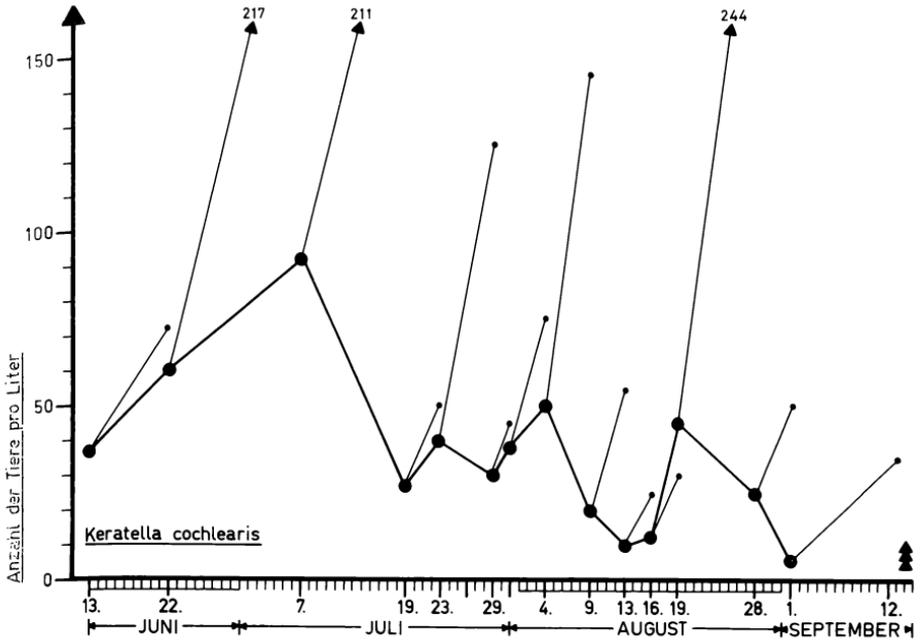


Abb. 4. Populationsdynamik des Rädertieres *Keratella cochlearis* unter natürlichen Verhältnissen (nach EDMONDSON): Individuendichte (dicke Linie) und die jeweils aus den Eiraten der Proben errechneten Zunahmen durch Geburten (dünne Linien).

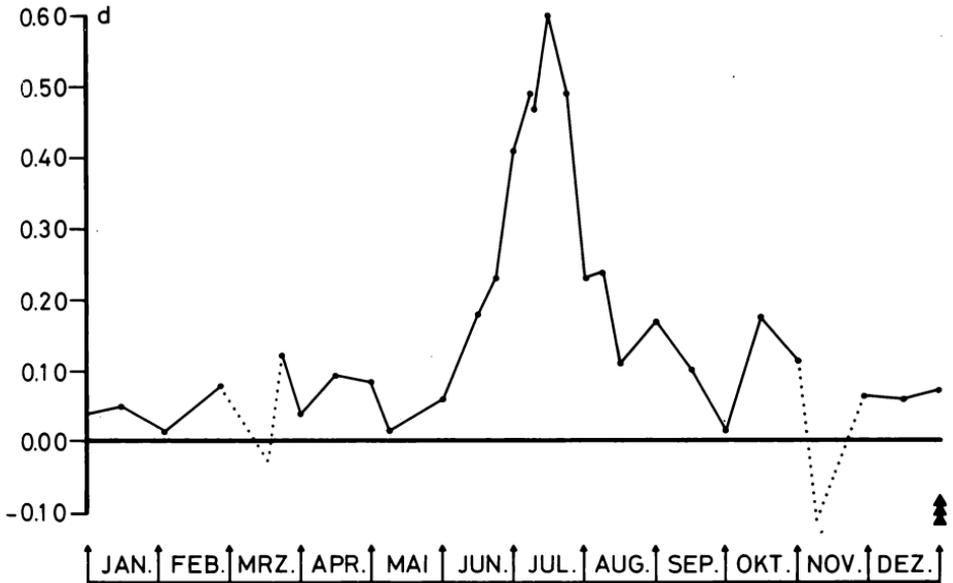


Abb. 5. Sterberate einer Daphnienpopulation in einem Fischteich (nach HALL). Im Juli können bis zu 50% der Daphnien am Tag durch Fischfraß sterben; im Frühjahr und Herbst ist die Mortalität dagegen sehr gering.

## II. Analyse

Die Frage nach den Ursachen der jeweiligen Populationsdynamik führt zur Analyse, zu der uns im Freiland allerdings nur bescheidene Mittel zur Verfügung stehen. Es gibt die Möglichkeit von **Freilandexperimenten**, bei denen der Experimentator lokal ökologische Faktoren (wie Temperatur und Belichtung) verändert und die Effekte solcher Manipulationen registriert (vergl. GOLDMAN 1960). Auch den Einfluß biotischer Faktoren kann man auf diese Weise studieren, indem man etwa mittels Netzen oder anderer geeigneter Vorrichtungen lokale Subpopulationen vor dem Zugriff von Konkurrenten oder Freßfeinden schützt (CONNELL 1961). Abb. 6 demonstriert den auf diese Weise ermittelten Einfluß von Fischen auf die Planktonzusammensetzung (nach BROOKS & DODSON 1965).

Bei der Analyse von Freilanddaten stehen uns **statistische Methoden** zur Verfügung, wobei **Korrelations- und Regressionsanalysen** von überragender Bedeutung sind. Es wird geprüft, mit welchen abiotischen oder biotischen ökologischen Faktoren bestimmte Populationsparameter wie Individuendichte oder Wachstumsrate positiv oder negativ korreliert sind. Wie bei allen Korrelationsanalysen kann man bei signifikanten Korrelationen keinesfalls auf direkte kausale Zusammenhänge schließen, schon weil viele ökologische Faktoren untereinander kausal vermascht und daher korreliert sind. So kann der Einfluß der Temperatur auf die Populationswachstumsrate ein direkter sein (etwa über Eiproduktion oder Entwicklungsdauer, vergl. HALBACH 1970 a), es kann sich jedoch auch um eine indirekte Beeinflussung handeln über den Umweg der temperaturabhängigen trophisch bedeutsamen

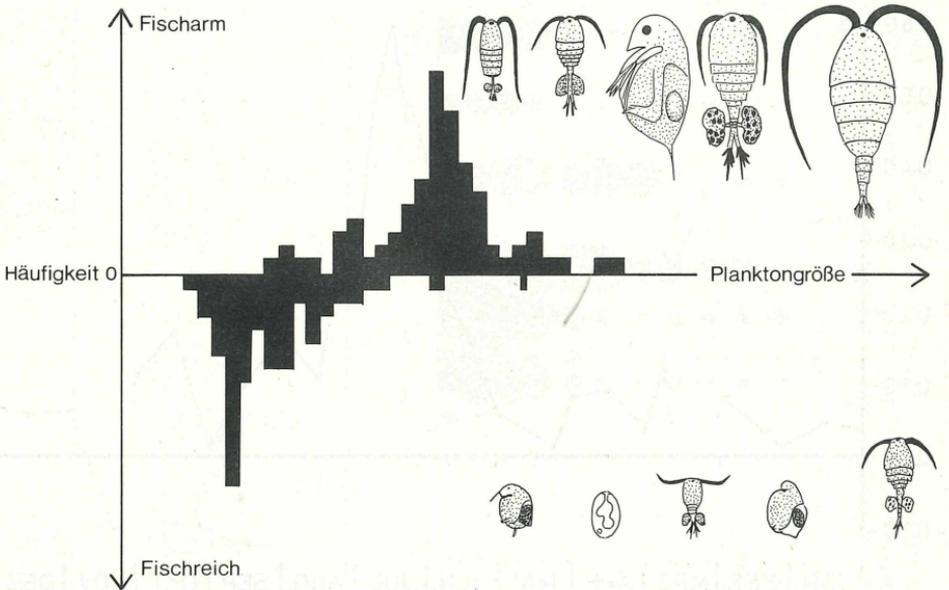


Abb. 6. Zusammensetzung der Plankton-Lebensgemeinschaft in fischarmen (oben) und in fischreichen (unten) Teichen (nach BROOKS & DODSON). Bei starkem Fischbesatz setzt sich die Lebensgemeinschaft aus Arten mit kleineren Individuen zusammen. Dies ist auf Größen-selektion durch die planktonfressenden Fische zurückzuführen.

Phytoplankton-Produktion (HALBACH 1972 b und HALBACH & HALBACH-KEUP 1974). Die Methoden der **partiellen Korrelationsanalyse** erlauben es, die eventuell vorhandenen Interkorrelationen der unabhängigen Variablen mit Hilfe von statistischen Methoden zu eliminieren. Die **multiple Regression** erklärt uns quantitativ den Grad der Abhängigkeit einer Zielgröße wie etwa der Individuendichte von mehreren verschiedenen Einflußgrößen, z.B. verschiedenen ökologischen Faktoren (vergl. JACOBS 1970). Jedoch entheben uns auch **multivariate statistische Verfahren** (vergl. GOLDMAN et al. 1968 und ARMITAGE & SMITH 1968) nicht der besonderen Sorgfalt bei der Interpretation der Ergebnisse.

Die **Analyse der Schlüsselfaktoren (key factor analysis)** ermöglicht es, mit statistischen Mitteln die für die Mortalität im Freiland hauptsächlich verantwortlichen Faktoren herauszufinden (MORRIS 1959 und VARLEY & GRADWELL 1960).

**Assoziationskoeffizienten** geben an, ob zwei Arten signifikant häufiger oder auch weniger häufig in einem Biotop vorkommen als es einer zufallsgemäßen Verteilung entspricht. Soweit diese Faktoren nur die Anwesenheit oder die Abwesenheit der untersuchten Arten berücksichtigen, spiegeln sie vor allem die Biotopansprüche der

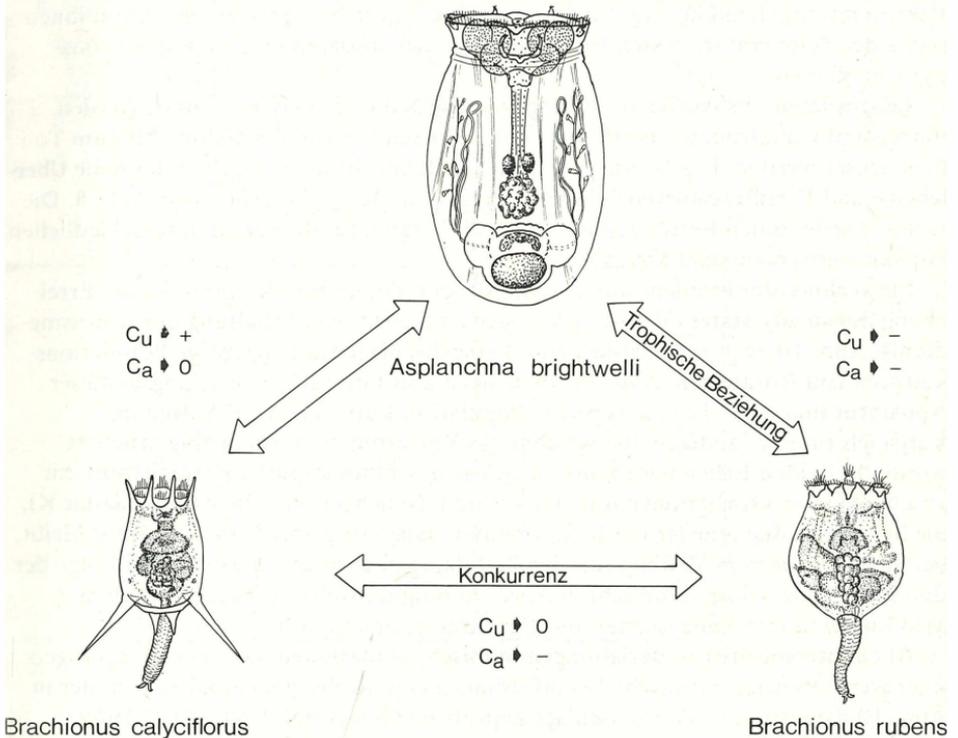


Abb. 7. Assoziationskoeffizienten dreier sympatrischer Rotatorien-Arten aus Teichen. Der **dichteunabhängige** Assoziationskoeffizient  $C_u$ , der nur die Anwesenheit bzw. Abwesenheit der Arten in den Proben berücksichtigt, spiegelt vor allem den Einfluß abiotischer Faktoren wider. Der **dichteabhängige** Assoziationskoeffizient  $C_a$  wird überwiegend durch biotische Beziehungen (z.B. Konkurrenz, Predation) beeinflusst. Eine dritte Art kann die Assoziation zweier Arten quantitativ beeinflussen (vergl. HALBACH 1972 a).

Organismen wider. Koeffizienten, die die Dichte berücksichtigen, geben Hinweise auf biotische Beziehungen (HALBACH 1972 und HALBACH 1973). Bei signifikanter positiver Assoziation könnte in letzterem Falle die Ursache Kommensalismus, Symbiose oder Allelokatalyse sein; im negativen Fall Konkurrenz um Nahrung oder Raum sowie einseitige oder wechselseitige Schädigung durch toxische Metabolite oder auch Räuber-Beute-Beziehungen oder Parasitismus. Ein praktisches Beispiel demonstriert Abb. 7. Den Einfluß einer dritten Art auf eine bilaterale Beziehung kann man mit Hilfe des **partiellen Assoziationskoeffizienten** prüfen. So ist es denkbar, daß ein Räuber durch selektives Fressen den interspezifischen Konkurrenzdruck zwischen seinen Beute-Organismen mildert (HALBACH 1969 und HALBACH 1972).

## B. Laboruntersuchungen

Die Schwierigkeiten der bisher betrachteten Freiland-Untersuchungen beruhen überwiegend auf der außerordentlich großen Heterogenität der Ökosysteme. Im Labor kann man diese Systeme artifiziiell vereinfachen. So kann man die ökologischen Faktoren weitgehend konstant halten und durch gezielte Variation eines von ihnen (etwa der Temperatur) dessen Einfluß auf die Lebensdaten und die Populationsdynamik testen.

**Lebensdaten**, insbesondere altersspezifische Natalität und Mortalität, werden mittels Individualzuchten bestimmt, wobei Einzeltiere von der Geburt bis zum Tod beobachtet werden. Ergebnisse vieler solcher Beobachtungen ergeben dann die **Überlebens- und Fertilitätskurven** (life table data). Ein Beispiel hierfür zeigt Abb. 8. Die Unterschiede in den Fertilitäts- und Mortalitätsraten resultieren in unterschiedlichen Populationsdynamiken (Abb. 9).

Ein technisches Problem solcher langfristigen Populationskulturen ist die Erreichung des **steady states** oder der Gleichgewichtsdichte bei Erhaltung des Kulturmediums. Abb. 10 zeigt schematisch eine Versuchsanlage für langfristige Populationskulturen von Rotatorien, Abb. 11 die nahezu konstante Algenzuteilung in dieser Apparatur und Abb. 12 eine typische Populationskurve in dieser Anlage im Vergleich zu einer anderen, bei welcher das Kulturmedium regelmäßig erneuert wurde. In beiden Fällen beobachtet man ein sigmoides Populationswachstum mit anschließenden Oszillationen um eine mittlere Gleichgewichtsdichte (**Kapazität K**), die bei regelmäßig erneuertem Kulturmedium langfristig annähernd konstant bleibt, bei nicht erneuertem Medium mit der Zeit dagegen absinkt. Es ist dies die Folge der durch die Tiere selbst verursachten Anreicherung toxischer Metabolite in dem Medium, wodurch Lebensdauer und Fertilität-gesenkt werden.

Auch **interspezifische Beziehungen in Mischpopulationen**, bei denen einseitige oder wechselseitige chemische Beeinflussungen eine Rolle spielen, können in der in Abb. 10 dargestellten Versuchsanlage geprüft werden (vergl. HALBACH 1969). Physiologische Zustände lassen sich am besten in **Synchronkulturen** erforschen (SOEDER 1965).

Bei **Phytoplankton-Kultivierungen** ist es inzwischen gelungen, **Chemostaten** zu entwickeln, bei denen die Kultur viele Monate lang im **Fließgleichgewicht (steady state)** untersucht werden kann (ARPENTER 1968, MÜLLER 1970, MÜLLER 1972 und BERGTER 1972).

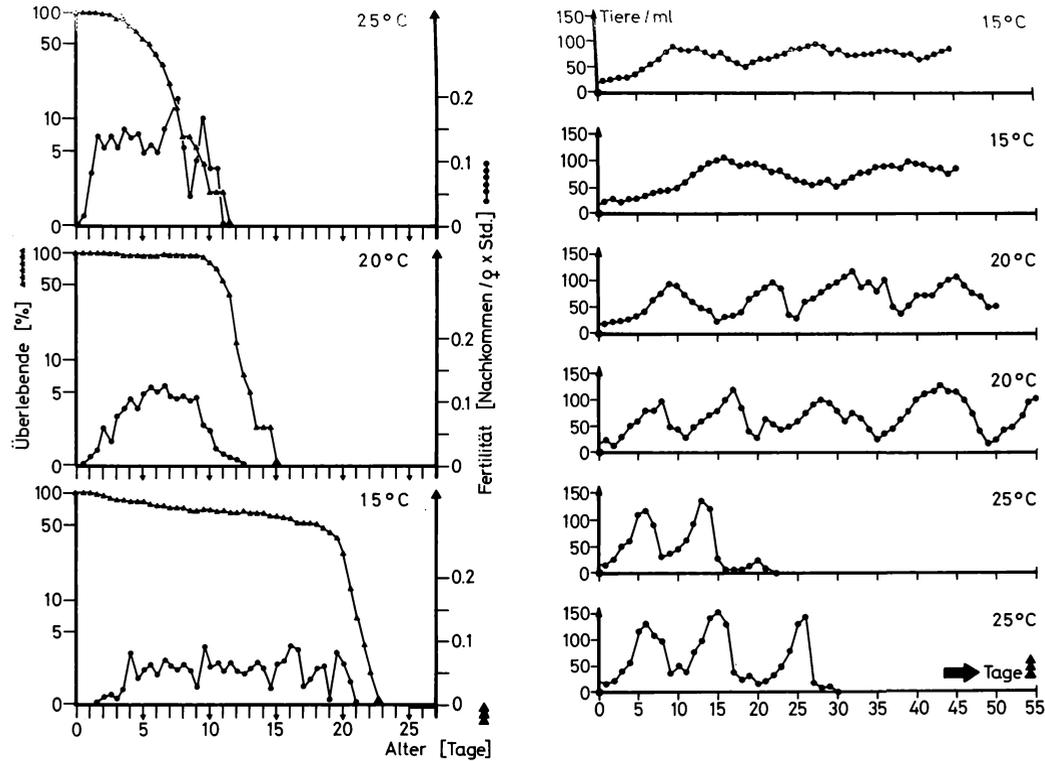


Abb. 8. Überlebenskurven (dreieckige Symbole) und Fertilitätskurven (runde Symbole) des Rädertieres *Brachionus calyciflorus* bei drei verschiedenen Temperaturen (15, 20 und 25°C). Die Daten wurden anhand von Individualzuchten im Labor bestimmt. Mit zunehmender Temperatur wird die mittlere Lebensdauer und die Fertilitätsphase kürzer, die Fertilitätsrate jedoch steigt.

Abb. 9. Experimentelle Populationsdynamik des Rädertieres *Brachionus calyciflorus* bei drei verschiedenen Temperaturen. Mit zunehmender Temperatur werden Frequenz und Amplitude der Oszillationen größer.

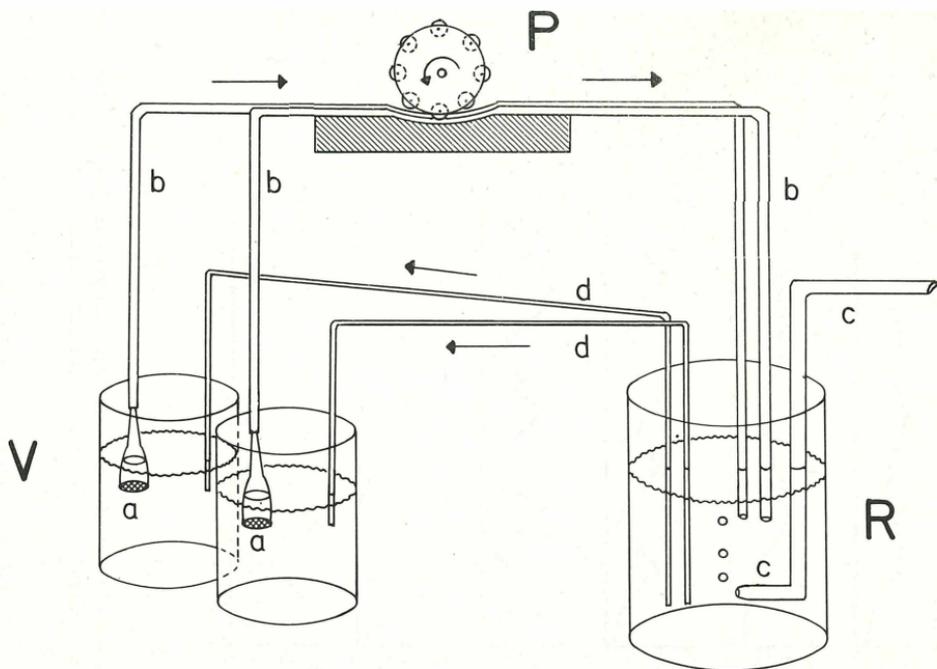
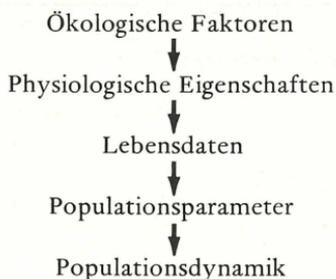


Abb. 10. Schema einer Anlage zur experimentellen Untersuchung der Populationsdynamik von Rädertieren bei Beibehaltung des Kulturmediums. In der originalen Versuchsanlage werden 7 parallele Versuchsgefäße verwendet, von denen in der Abbildung nur 2 dargestellt sind (V). Mittels der Pumpe P wird Medium in das gemeinsame Reservoir R abgesaugt. Durch die kommunizierenden Röhren d bleibt der Wasserstand erhalten. In das Reservoir wird alle 12 Stunden eine bestimmte konstante Menge von Nahrungsalgen gegeben, die auf diese Weise kontinuierlich den Versuchsgefäßen zugeführt werden (vergl. Abb. 11).

Mehrere Glieder einer **Nahrungskette** – etwa Phytoplankton und Zooplankton – in einem Chemostaten hintereinanderschalten, ist bisher mit unterschiedlichem Erfolg versucht worden (POURRIOT 1957, POURRIOT 1958, ZILLIOUX 1969 und ZILLIOUX & LACKIE 1970).

Um biochemische Stoffwechseluntersuchungen machen zu können, sind für Rädertiere **monoxenische** (GILBERT 1970) und sogar **axenische** Kulturmethoden mit definierten Medien entwickelt worden (DOUGHERTY et al. 1961). Die **Kausalkette** der Beeinflussung der Populationsdynamik sieht folgendermaßen aus:



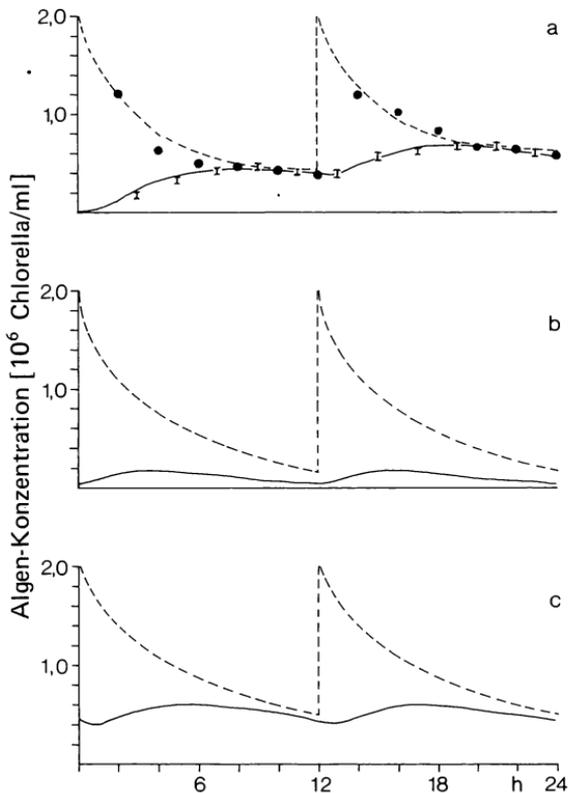


Abb. 11. Algenkonzentrationen in der Populations-Versuchsanlage der Abbildung 10: Konzentration im Reservoir (gestrichelte Linie) bei 12-stündiger Zugabe von  $2 \times 10^6$  Chlorella-Zellen/ml; Konzentration der Algen in den Versuchsgefäßen (durchgezogene Linie). a: Beginn des Versuches, Versuchsgefäße ohne Tiere. b: Während des Versuches bei einer Individuendichte von 100 Tieren/ml in den Versuchsgefäßen. c: Während des Versuches bei einer Individuendichte von 10 Tieren/ml in den Versuchsgefäßen. Die Linien stellen aus den bekannten Fördermengen der Pumpe und den Filtrieraten errechnete Konzentrationsverläufe dar; die Punkte und Balken (mittl. Fehler des Mittelwertes von 10 Stichproben) der Kurve a basieren auf Zählwerten.

Diese Kausalkette kann man stufenweise analysieren. Bei den **ökologischen Faktoren** lassen sich abiotische (wie Temperatur, Licht) von biotischen (wie Nahrung, Konkurrenz, Räuber) unterscheiden. Man kann ihre Einflüsse auf die physiologischen Eigenschaften der Organismen bzw. auf deren Lebensdaten experimentell analysieren (vergl. Abb. 8). Zu den hier relevanten physiologischen Eigenschaften sind etwa **Filtrieraten** und **Assimilationsraten** zu rechnen, die beide mittels radioaktiv markierter Algen experimentell bestimmt werden können (EDMONDSON & WINBERG 1971). Es ist sogar eine Bestimmung an Einzeltieren möglich (ERMAN 1956 und ERMAN 1958). Auch die **Respiration** kann man inzwischen sehr elegant selbst an einzelnen Planktonorganismen mit Hilfe der Methode **Kartesianischer Taucher** ermitteln (KLEKOWSKI & SHUSHKINA 1966 und DOOHAN 1973). Die bedeutsamsten Lebensdaten sind die **altersspezifische Mortalität** und **Natalität** (**life**

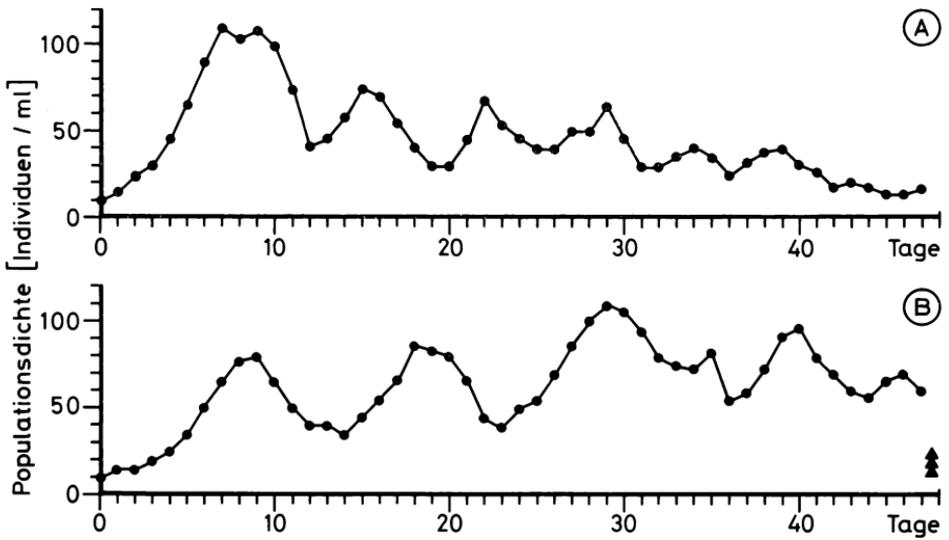


Abb. 12. Empirische Populationskurven des Rädertieres *Brachionus calyciflorus* in A: nicht erneuertem Kulturmedium (vergl. Abb. 10 und 11) und B: regelmäßig erneuertem Medium.

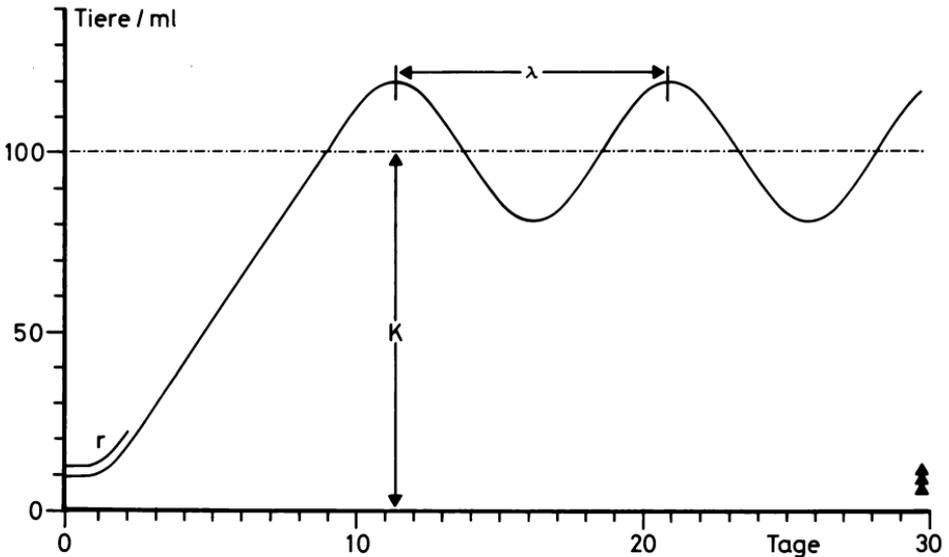


Abb. 13. Schematische Darstellung der Populationsdynamik. Die Kurve wird durch drei Populationsparameter hinreichend beschrieben: Die potentielle Wachstumsrate  $r$  (zu Beginn des exponentiellen Wachstums), die mittlere Gleichgewichtsdichte oder Kapazität  $K$  und die Frequenz der Oszillationen, die hier durch die Wellenlänge  $\lambda$  charakterisiert ist.

table data), wie sie für Rotatorien in Abb. 8 in Form von Überlebens- und Fertilitätskurven dargestellt sind. Zu den **Lebensdaten** sind weiterhin die **Biomasse** der Tiere (ausgedrückt in Kalorien) zu rechnen und die **Zeitverzögerung**, die zwischen der Nahrungsaufnahme und der daraus resultierenden Nachkommenproduktion liegt. Aus diesen Lebensdaten lassen sich die Populationsparameter  $K$ ,  $f$  und  $r$  errechnen, durch welche die Populationsdynamik hinreichend bestimmt ist (Abb. 13). Die hierzu benötigten Formeln sind in den Gleichungen 1–3 wiedergegeben:

$$K = \frac{p \cdot F \cdot L}{B} \quad (1)$$

$$f = \frac{1}{\tau \cdot \pi \cdot \sqrt{2}} \quad (2)$$

$$\int_0^{\infty} l_x m_x e^{-rx} dx = 1 \quad (3)$$

Die **potentielle Wachstumsrate**  $r$  läßt sich nicht explizit ausdrücken. Man kann sie jedoch mit Hilfe komplizierter Iterationsverfahren integrieren (BIRCH 1948 und PARISE 1966). Man kann  $r$  aber auch mit Hilfe eines einfachen graphischen Modells (EDMONDSON 1968, HALBACH 1970 a und HALBACH und HALBACH-KEUP 1974) bestimmen (Abb. 14).

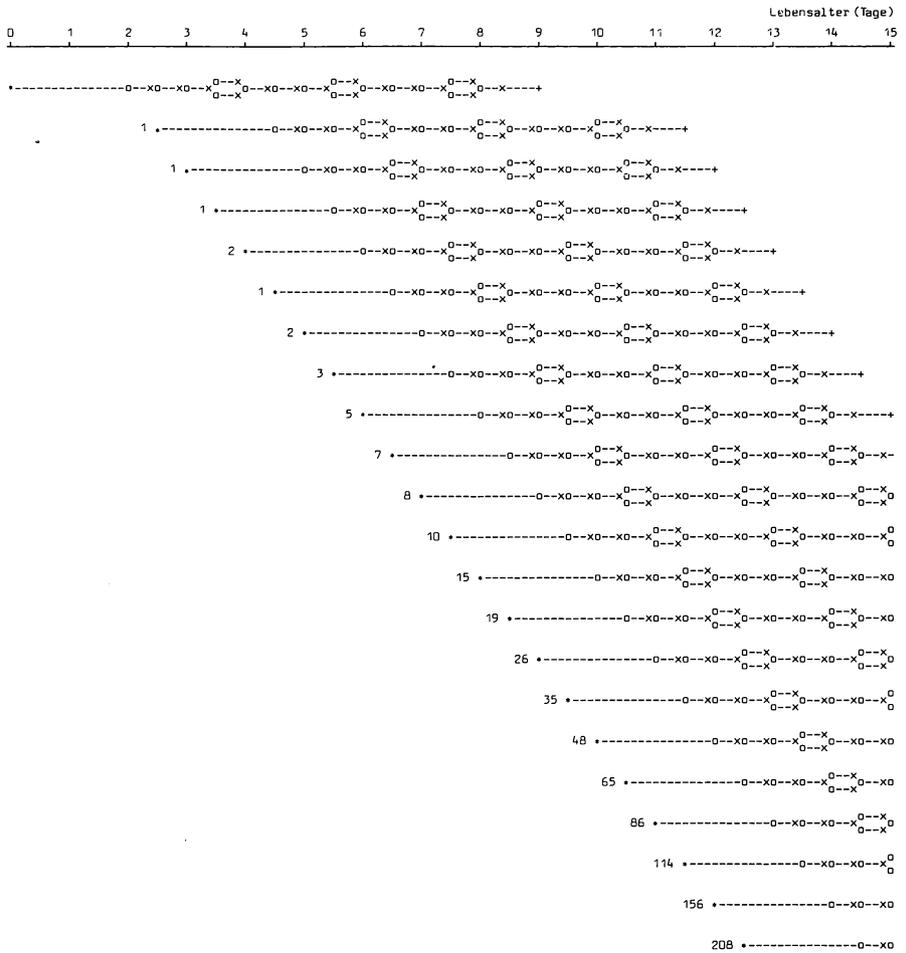
### C. Modelle

Die letzten Ausführungen haben uns bereits mitten in die Modellmethoden hineingeführt, deren Verwendung in der Populationsökologie in den letzten Jahren deutlich zugenommen hat, weil man mit ihrer Hilfe bessere Einsicht in die **kausalen Zusammenhänge** komplexer Systeme zu bekommen hofft, weil man durch sie **Prognosen** machen kann und weil sie viel Zeit, Kosten und Arbeitsaufwand von umfangreichen Experimenten einsparen helfen (HALBACH 1974).

Hat man die **Populationsparameter**  $r$ ,  $K$  und  $f$  aus den **Lebensdaten** bestimmt, so kann man mit Hilfe von mathematischen Modellen die Populationsdynamik simulieren. Dazu kann man etwa die **logistische Wachstumsfunktion mit einfacher Zeitverzögerung** verwenden (vergl. HALBACH & BURKHARDT 1972):

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N(t) \cdot \frac{K - N(t - \tau)}{K}$$

Die Integration einer solchen Differentialgleichung erfolgt numerisch mittels RUNGE-KUTTA-Verfahren, bei denen die Schrittweite des Differenzierens von der Steigung abhängt. Hierfür geeignete Simulationssprachen sind: Dynamo (KING & PAULIK 1967), DSL/90 (HALBACH & BURKHARDT 1972) und CSMP-I (BRENNAN et al. 1970 und WALLER & BURKHARDT 1974). Letztere erlaubt auch die Verwendung periodisch schwankender Parameter, wie die Zeitverzögerung



Tag	11,5	12,5	13,5	14,5
Dichte N	448	810	1454	2643
Juvenile	313	564	1011	1841
Juvenile %	69,9	69,6	69,5	69,7
Eier	156	280	509	685
Eirate	0,34	0,34	0,35	0,35
Log N	2,6513	2,9085	3,1626	3,4221

**Abb. 14.** Graphisches Modell nach EDMONDSON für das Rädertier *Brachionus calyciflorus* bei 20°C und einer Algendosis von  $1 \times 10^6$  Chlorella/ml/12 Std. Jedes waagerechte Schema symbolisiert den Lebensablauf von Individuen, deren Anzahl jeweils links von der Geburt (\*) steht.

--- = Immaturationszeit; o = Ei angeheftet; x = Junges geschlüpft, welches sein Lebensschema an der entsprechenden Stelle tiefer beginnt; + = Tod. Die Kolonie dieser sich parthenogenetisch vermehrenden Tiere beginnt am Tage 0 mit 1 Tier. Nach 15 Tagen exponentiellen Wachstums haben wir 3555 Tiere. Für jeden Zeitpunkt läßt sich die Tierdichte, die Altersstruktur und die Eirate bestimmen. Sie sind nach einiger Zeit konstant. Das Gleiche gilt für die potentielle Wachstumsrate  $r$  (in diesem Fall 0,24 Nachkommen/♀ x Tag).

$\tau$ , die temperaturabhängig ist und dementsprechend eine tages- und jahreszeitliche Periodizität zeigt.

Abb. 15 zeigt den Vergleich von empirischen Populationskurven bei Rädertieren mit Computer-Simulationen. Die äußere Ähnlichkeit ist deutlich; mit ihrer Hilfe konnte die Abhängigkeit der Oszillationen von der Zeitverzögerung nahegelegt werden (HALBACH & BURKHARDT 1972 und HALBACH 1973 b).

**Generelle Modelle**, mit denen man allgemeine Prinzipien erläutern kann, gibt es in der Populationsökologie sehr viele (z.B. LEVINS 1966 und WILBERT 1970). Es besteht jedoch ein dringender Bedarf an realistischen und präzisen Modellen, mit denen man konkrete Situationen simulieren und zu realistischen Prognosen kommen kann (HOLLING 1966). Hierzu bedarf es statt der bisher geschilderten deterministischen Modelle – die bei bestimmten Randbedingungen eine definierte Aussage ermöglichen – **stochastischer Modellansätze**, bei denen Parameter wie Geburten und Sterbefälle nicht als Raten angegeben werden, sondern als diskrete Ereignisse auftreten, die mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit vorkommen (PEARSON 1954 und KAISER 1974).

Auf einen sehr wichtigen Punkt sei noch hingewiesen: Alle behandelten Modelle benutzen die Populationsdichte als Parameter und setzen damit stillschweigend eine homogene Verteilung voraus (Abb. 16). Selbst das Plankton ist jedoch inhomogen verteilt (Abb. 2 und Abb. 17). Die Erfahrung hat gezeigt, daß die bisherigen Modelle, die eine Gleichverteilung voraussetzen, hierdurch nicht nur ungenau son-

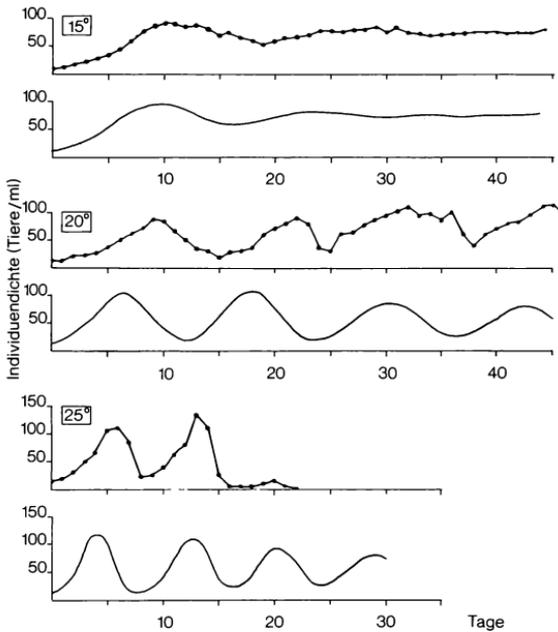


Abb. 15. Vergleich empirischer Populationen mit Computer-Simulationen (jeweils untere Kurve) beim Rädertier *Brachionus calyciflorus* bei 3 verschiedenen Temperaturen. Den Simulationen liegt die Logistische Wachstumsfunktion mit einfacher Zeitverzögerung zugrunde (s. Text).

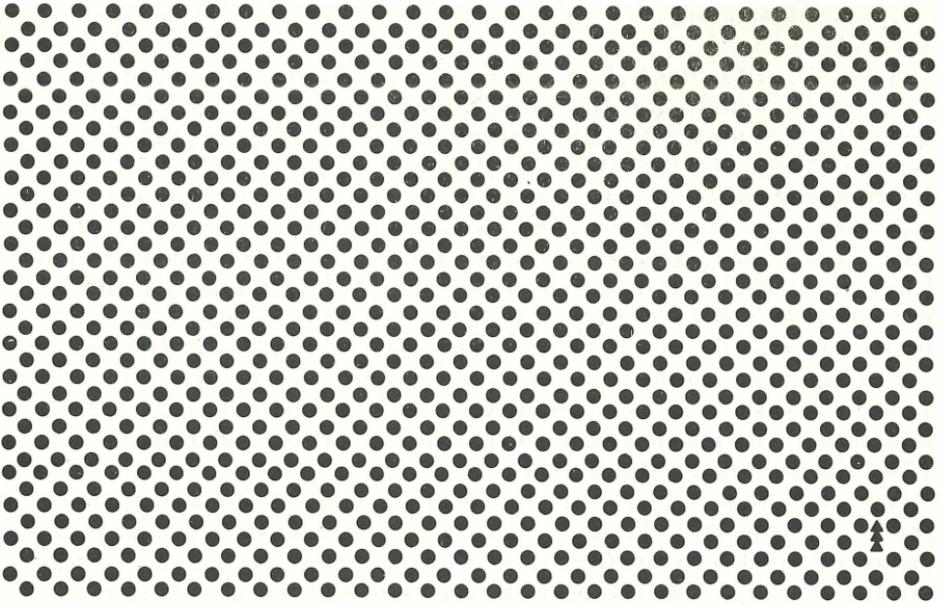


Abb. 16. Vollständig homogene Verteilung von Organismen, die durch Punkte dargestellt sind. Eine solche unrealistische Verteilung liegt den meisten Populationsmodellen stillschweigend zugrunde.

dern in mancher Beziehung ausgesprochen falsch sind. Es ist unumgänglich, für eine realistische Simulation die Heterogenität der räumlichen Verteilung zu berücksichtigen (DEN BOER 1970, REDDINGIUS & DEN BOER 1970, GADGIL 1971 und RENSHAW 1972). Die Dichteverteilung der Abb. 17 läßt sich natürlich auch kontinuierlich darstellen (Abb. 18). Hierbei beziehen sich 2 Dimensionen auf die räumliche Verteilung (Fläche) und die dritte auf die Individuendichte, deren räumliche Heterogenität als Kontinuum dargestellt ist. Das in Abb. 18 dargestellte System läßt sich mittels Differentialgleichungen beschreiben (Analytische Geometrie des Raumes). Für eine adäquate Beschreibung des gesamten Systems brauchen wir jedoch noch mindestens zwei weitere Dimensionen: Die Verteilung der Planktonorganismen in einem Wasserkörper ist dreidimensional, dazu kommt die Dichte als vierte und die zeitliche Veränderung als fünfte Dimension. Selbst wenn sich ein solches System mit Differentialgleichungen beschreiben läßt, sind analytische Lösungen ausgeschlossen. Hier sind numerische Ansätze vonnöten, wozu eine (sekundäre) Digitalisierung notwendig wird (z.B. durch räumliche Kompartimentierung). Technisch sind diese Probleme mittels Computer-Techniken lösbar; eine entsprechende Mathematik muß allerdings erst noch entwickelt werden. Grundsätzlich zu denken ist aber auch eine Informatik, bei der die ursprüngliche Digitalisierung in Individuen (vergl. Abb. 17) vorhanden bleibt. Jedes Individuum befindet sich in einem Raumpunkt und steht mit allen anderen Individuen der Population in Wechselbeziehungen, deren Grundlagen optischer, akustischer oder chemischer Natur sein können und die einen Einfluß haben auf die **Natalität**, die **Mortalität**

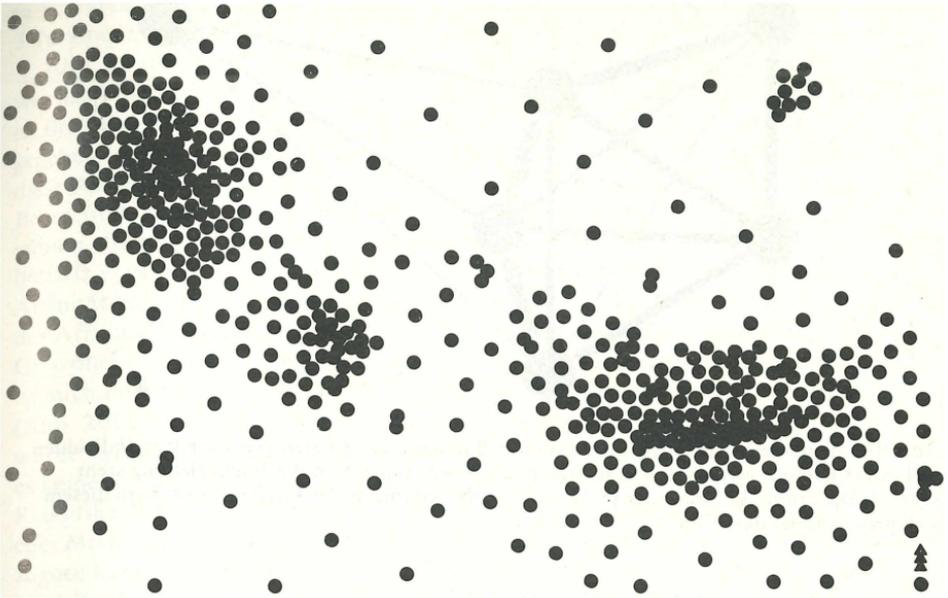


Abb. 17. Heterogene Verteilung von Organismen, die durch Punkte dargestellt sind. Es gibt Ballungsräume, weniger dicht besiedelte Gebiete und tierfreie Areale. In letzteren können isolierte Kolonien vorkommen (rechts oben).

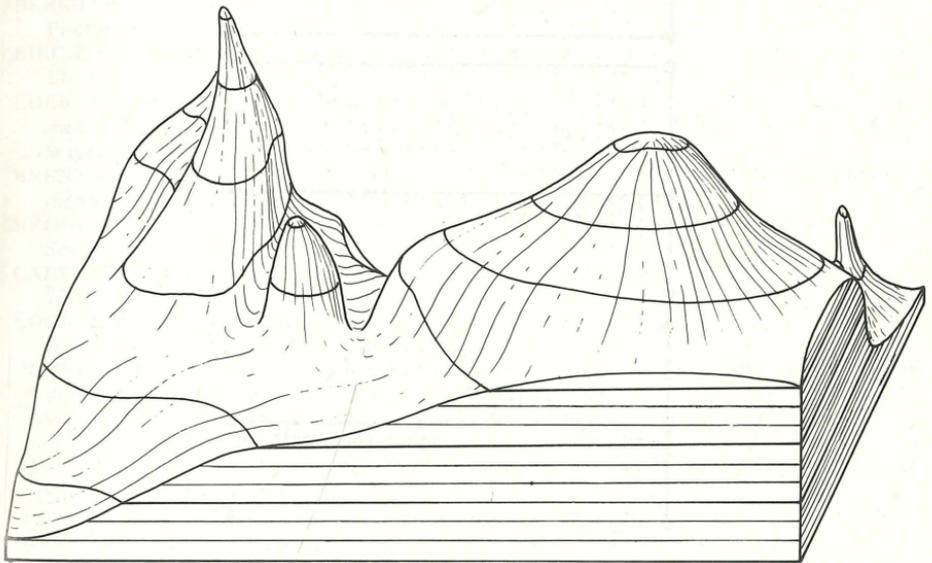


Abb. 18. Kontinuierliche Darstellung der heterogenen Organismen-Verteilung der Abbildung 17. Die vertikale Dimension gibt in diesem Blockdiagramm die Individuendichte wieder.

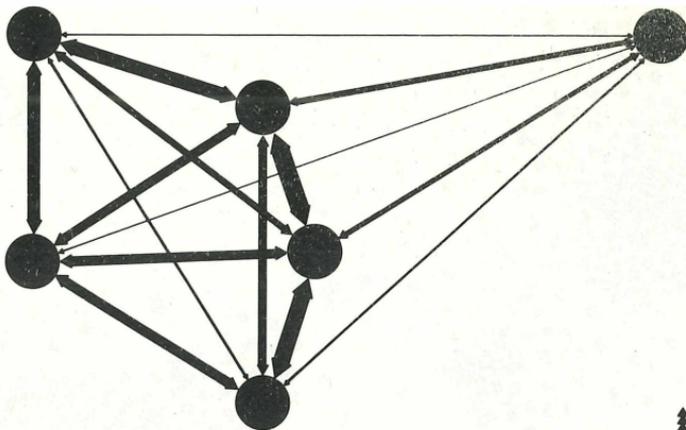


Abb. 19. Schematischer Ausschnitt aus einer Population mit heterogen verteilten Individuen (schwarze Kreise), wobei jedes Individuum mit jedem anderen in Wechselbeziehung steht (Pfeile). Die durch die Dicke der Pfeile dargestellte Intensität der Interaktionen ist in diesem Fall proportional der Distanz.

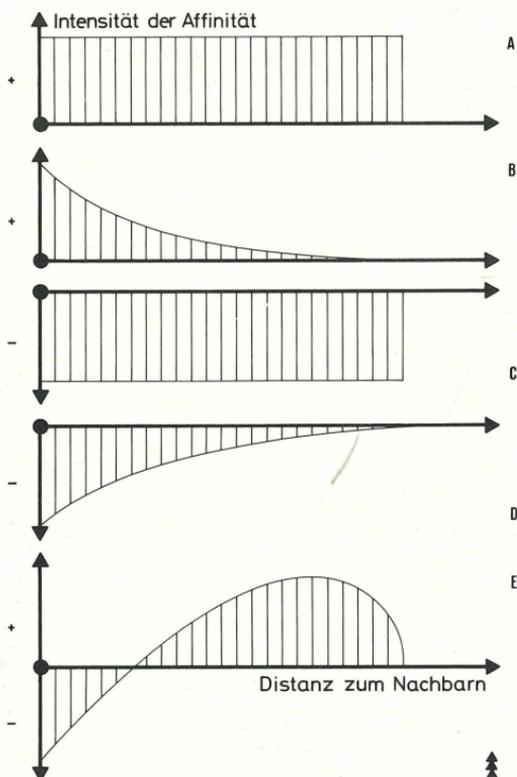


Abb. 20. Schematische Darstellung der verschiedenen Formen der Affinität zwischen Individuen (Ordinate) und ihren Nachbarn. Vorzeichen und Größe der Affinität können von der Distanz abhängen oder nicht (weitere Erläuterungen im Text).

(z.B. durch **sozialen Streß**, vergl. v. HOLST 1974) oder die **Migration**, also auf die 3 Parameter, welche die Populationsdynamik bedingen.

Abb. 19 demonstriert schematisch an einem Ausschnitt der Gesamtpopulation, wie das Netzwerk der interindividuellen Wechselbeziehungen zu verstehen ist. Hier ist die Intensität der Wechselbeziehungen linear proportional der Distanz wiedergegeben (dargestellt durch die unterschiedliche Dicke der Pfeile). Tatsächlich ist diese Abhängigkeit natürlich um ein Vielfaches komplexer als hier dargestellt. Betrachtet man nur die Migration als mögliche Reaktion auf Kontakt zweier Individuen einer Population, so gibt es – was den quantitativen Aspekt dieser Beziehung betrifft – ganz verschiedene Möglichkeiten, wie die Abb. 20 demonstriert. Die Affinität kann positiv (Abb. 20A, B) oder negativ (Abb. 20C, D) sein; die Intensität der Affinität kann von der Distanz abhängen (Abb. 20B, D) oder nicht (Abb. 20A, C), wobei es einen Schwellenwert gibt, der z.B. mit dem Sichtkontakt einsetzt. Es ist auch denkbar, daß das Vorzeichen der Affinität mit der Distanz wechselt (Abb. 20E), wodurch die Individualdistanz ein stabiles Gleichgewicht erhalten würde, wie man es etwa bei territorialen Organismen findet. Theoretisch bedeutet es keine Schwierigkeit, Alter, Geschlecht, Genotyp, sozialen Status und andere Klassifikationen als modifizierende Bestandteile in das Modell einzubauen. Ein solches Modell wäre naturgemäß sehr komplex, was aber der Realität und Präzision zugute käme. Die technische Möglichkeit zur Simulation des vorgeschlagenen Modelles ist durch die vorhandenen Großrechenanlagen prinzipiell vorhanden.

## LITERATUR

- ARMITAGE, K.B. & B.B. SMITH (1968): Population studies of pond zooplankton. *Hydrobiologia* 32: 384–416.
- BERGTER, F. (1972): Wachstum von Mikroorganismen – Experimente und Modelle. Jena: Fischer.
- BIRCH, L.C. (1948): The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *J. Anim. Ecol.* 17: 15–26.
- BOER, P.J. den (1970): Stabilization of animal numbers and the heterogeneity of the environment. The problem of the persistence of sparse populations. Dynamics of Populations, Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, 77–97.
- BRENNAN, R.D., C.I. de WIT, W.A. WILLIAMS & E.V. QUATTRIN (1970): The utility of a digital simulation language for ecological modeling. *Oecologia* 4: 113–132.
- BROOKS, J.L. & S.I. DODSON (1965): Predation, Body Size, and Composition of Plankton. *Science* 150: 28–35.
- CARPENTER, E.J. (1968): A simple, inexpensive algal chemostat. *Limnol. Oceanogr.* 13: 720–721.
- COOK, L.M., L.P. BROWER & H.J. CROZE (1967): The accuracy of a population estimation from multiple recapture data. *J. Anim. Ecol.* 36: 57–60.
- CONNELL, J.H. (1961): The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* 42: 710–723.
- COWELL, B.C. (1970): The influence of plankton discharges from an upstream reservoir on standing crops in a Missouri River reservoir. *Limnol. Oceanogr.* 15: 427–441.
- DOUGHERTY, E.C., B. SOLBERG & D.J. FERRAL (1961): Axenic cultivation of a rotifer species. *Experientia (Basel)* 17: 131.
- DODSON, S.I. (1972): Mortality in a population of *Daphnia rosea*. *Ecology* 53: 1011–1023.
- DOOHAN, M. (1973): An energy budget for adult *Brachionus plicatilis* Muller (Rotatoria). *Oecologia* 13: 351–362.
- DRAKE, J.M. & H.M. TSUCHIYA (1973): Differential counting in mixed cultures with Coulter counters. *Appl. Microbiol.* 26: 9–13.

- DUNCAN, A., G.A. CREMER & T. ANDREW (1970): The measurement of respiratory rates under field and laboratory conditions during an ecological study on zooplankton. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 17: 149–160.
- EDMONDSON, W.T. (1960): Reproductive rates of rotifers in natural populations. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 12: 21–77.
- EDMONDSON, W.T. (1965): Reproductive rate of planktonic rotifers as related to food and temperature in nature. *Ecol. Monogr.* 35: 61–111.
- EDMONDSON, W.T. (1968): A graphical model for evaluating the use of egg ratio for measuring birth and death rates. *Oecologia* 1: 1–37.
- EDMONDSON, W.T. & G.G. WINBERG (1971): A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters. IBP Handbook No. 17, Blackwell, Oxford.
- ELSTER, H.-J. & I. SCHWOERBEL (1970): Beiträge zur Biologie und Populationsdynamik der Daphnien im Bodensee. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 38: 18–72.
- ERMAN, L.A. (1956): Quantitative Untersuchungen zur Ernährung der Rädertiere (russisch). *Zool. Zhurnal* 35: 965–971.
- ERMAN, L.A. (1958): A new laboratory apparatus for the culture of rotifers and study of their feeding. *Nauchnie Dokladi Bishchey Sbkoli-Beologesbeskee Nauke* 4: 11–15.
- FAGER, E.W. (1973): Estimation of mortality coefficients from field samples of zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* 18: 297–301.
- FULTON, J. (1972): Trials with an automated plankton counter. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 29: 1075–1078.
- GADGIL, M. (1971): Dispersal: population consequences and evolution. *Ecology* 52: 253–261.
- GILBERT, J.J. (1970): Monoxenic cultivation of the rotifer *Brachionus calyciflorus* in a defined medium. *Oecologia* 4: 89–101.
- GOLDMAN, C.R. (1960): Primary productivity and limiting factors in three lakes of the Alaska Peninsula. *Ecol. Monogr.* 30: 207–230.
- GOLDMAN, C.R., M. GERLETTI, P. JAVORNICKY, U. MELCHIORRI-SANTOLINI & E. de AMEZAGA (1968): Primary productivity, bacteria, phyto- and zooplankton in Lake Maggiore: Correlations and relationships with ecological factors. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 23: 49–127.
- GRZIMEK, B. & M. GRZIMEK (1959): *Serengeti darf nicht sterben*. Berlin: Ulstein.
- HALBACH, U. (1969): Das Zusammenwirken von Konkurrenz und Räuber-Beute-Beziehungen bei Rädertieren. *Zool. Anz. Suppl. Bd.* 33: 72–79.
- HALBACH, U. (1970a): Einfluß der Temperatur auf die Populationsdynamik des planktischen Rädertieres *Brachionus calyciflorus* PALLAS. *Oecologia* 4: 176–207.
- HALBACH, U. (1970b): Die Ursachen der Temporalvariation von *Brachionus calyciflorus* PALLAS (Rotatoria). *Oecologia* 4: 262–318.
- HALBACH, U. (1972a): Assoziationskoeffizienten dreier planktischer Rotatorienarten im Freiland und ihre Deutung aufgrund interspezifischer Beziehungen (Konkurrenz, Räuber-Beute-Beziehung). *Oecologia* 9: 311–316.
- HALBACH, U. (1972b): Einfluß der Nahrungsqualität und -quantität auf die Populationsdynamik des planktischen Rädertieres *Brachionus calyciflorus* im Labor und im Freiland. *Verb. Dtsch. Zool. Ges.* 65: 83–88.
- HALBACH, U. (1973a): Life table data and population dynamics of the rotifer *Brachionus calyciflorus* PALLAS as influenced by periodically oscillating temperature. In: W. WIESER (Hrsg.) 'Effects of Temperature on Eothermic Organisms' Berlin: Springer, S. 217–228.
- HALBACH, U. (1973b): Quantitative Untersuchungen zur Assoziation von planktischen Rotatorien in Teichen. *Arch. Hydrobiol.* 71: 233–254.
- HALBACH, U. (1974): Modelle in der Biologie. *Naturw. Rundschau* 27: 293–305.
- HALBACH, U. & H.J. BURKHARDT (1972): Sind einfache Zeitverzögerungen die Ursachen für periodische Populationschwankungen. *Oecologia* 9: 215–222.
- HALBACH, U. & G. HALBACH-KEUP (1974): Quantitative Beziehungen zwischen Phytoplankton und der Populationsdynamik des Rotators *Brachionus calyciflorus* PALLAS. Befunde aus Laboratoriumsexperimenten und Freilanduntersuchungen. *Arch. Hydrobiol.* 73: 273–309.
- HALL, D.J. (1964): An experimental approach to the dynamics of a natural population of *Daphnia galeata mendotae*. *Ecology* 45: 94–112.

- HANEY, J.F. (1971): An in situ method for the measurement of zooplankton grazing rates. *Limnol.Oceanogr.* 16: 970–977.
- HILLBRICHT-ILKOWSKA, A. (1965): The effect of the frequency of sampling on the picture of the occurrence and dynamics of plankton rotifers. *Ekologia Polska – Seria A* 13: 101–112.
- VON HOLST, D. (1974): Sozialer Streß bei Tier und Mensch. *Verh.Ges.Ökol.*, Saarbrücken 1973, S. 97–106.
- JACOBS, J. (1961): On the regulation mechanism of environmentally controlled allometry (heterauxesis) in cyclomorphie daphnia. *Phys.Zoöl.* 34: 202–216.
- JACOBS, J. (1970): Multiple Determination der Zyklomorphose durch Umweltfaktoren. *Oecologia* 5: 96–126.
- KAISER, H. (1974): Populationsdynamik und Eigenschaft einzelner Individuen. *Verh.Ges. Ökol.* Erlangen 1974: 25–38.
- KING, C.E. & G.J. PAULIK (1967): Dynamic models and the simulation of ecological systems. *J.Theoret.Biol.* 16: 251–267.
- KLEKOWSKI, R.Z. & E.A. SHUSHKINA (1966): Ernährung, Atmung, Wachstum und Energie-Umformung in *Macrocyclus albidus* (JURINE). *Verh.Internat.Verein.Limnol.* 16: 399–418.
- LEVINS, R. (1966): The strategy of model building in population biology. *Am.Scientist* 54: 421–431.
- MARPLES, T.G. (1962): An interval plankton sampler for use in ponds. *Ecology* 43: 323–324.
- Mc ALICE, B. (1971): Phytoplankton sampling with the SEDGWICK-RAFTER cell. *Limnol. Oceanogr.* 16: 19–28.
- Mc NAUGHT, D.C. (1969): Developments in acoustic plankton sampling. *Proc. 12th Conf. Great Lakes, Res.* 1969: 61–68.
- MORRIS, R.F. (1959): Single-factor analysis in population dynamics. *Ecology* 40: 580–588.
- MÜLLER, H. (1970): Das Wachstum von *Nitzschia actinastroides* (LEMM.) v. GOOR im Chemostat bei limitierender Phosphatkonzentration. *Ber.Dtsch.Bot.Ges.* 83: 537–544.
- MÜLLER, H. (1972): Wachstum und Phosphatbedarf von *Nitzschia actinastroides* (LEMM.) v. GOOR in statistischer und homokontinuierlicher Kultur unter Phosphatlimitierung. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 38: 399–484.
- NAUWERCK, A. (1963): Die Beziehungen zwischen Zooplankton und Phytoplankton im See Erken. *Symb.Bot.Upsalensis* 17: 1–163.
- PARISE, A. (1966): Ciclo sessuale e dinamica di popolazioni di *Euchlanis* (Rotatoria) in condizioni sperimentali. *Arch.Oceanogr.Limnol.* 16: 387–411.
- PATTEN, B.C. (1968): Mathematical models of plankton production. *Int.Rev.ges.Hydrobiol.* 53: 357–408.
- PEARSON, O.P. (1954): A mechanical model for the study of population dynamics. *Ecology* 41: 494–508.
- POURRIOT, R. (1957): Sur la nutrition des Rotifères à partir des Algues d'eau douce. *Hydrobiologia* 9: 50–59.
- POURRIOT, R. (1958): Sur l'élevage des Rotifères au laboratoire. *Hydrobiologia* 11: 189–197.
- REDDINGIUS, J. & P.J. DEN BOER (1970): Simulation experiments illustrating stabilization of animal numbers by spreading of risk. *Oecologia* 5: 240–284.
- RENSHAW, E. (1972): Birth, death and migration processes. *Biometrika* 59: 49–60.
- SCHROEDER, R. (1961): Untersuchungen über die Planktonverteilung mit Hilfe der Unterwasser-Fernsehanlage und des Echographen. *Arch.Hydrobiol. Suppl.* 25: 228–241.
- SCHROEDER, R. & H. SCHROEDER (1964): On the use of the echo sounder in lake investigations. *Mem.Ist.Ital.Idrobiol.* 17: 167–188.
- SCHWOERBEL, J. (1966): Methoden der Hydrobiologie. Stuttgart: Franckh.
- SHULER, M.L., R. ARIS & H.M. TSUCHIYA (1972): Hydrodynamic focusing and electronic cell-sizing techniques. *Appl.Microbiol.* 24: 384–388.
- SOEDER, C.J. (1965): Some aspects of phytoplankton growth and activity. *Mem.Ist.Ital. Idrobiol. Suppl.* 18: 47–59.
- SWANSON, G.A. (1965): Automatic plankton sampling system. *Limnol.Oceanogr.* 10: 149–152.
- THOMASSON, K. (1963): Die Kugelkurven in der Planktologie. *Int.Rev.ges.Hydrobiol.* 48: 627–628.

- VARLEY, G.C. & G.R. GRADWELL (1960): Key factors in population studies. *J. Anim. Ecol.* 29: 399–402.
- WALLER, H. & H.J. BURKHARDT (1974): Anwendung elektronischer Rechenanlagen für die Simulation stetiger Systeme. In: A. Schöne (Hersgeb.) 'Simulation technischer Systeme', Bd.1: Grundlagen der Simulationstechnik. München: Hauser, S. 103–278.
- WILBERT, H. (1970): Cybernetic concepts in population dynamics. *Acta Biotheoretica* 19: 54–81.
- WILLIAMSON, M. (1972): The analysis of biological populations. London: Arnold.
- WINBERG, G.G. (ed.) (1971): Methods for the estimation of production of aquatic animals. London: Academic Press.
- ZAICA, V.E. (1972): Specific production of aquatic invertebrates. New York/Toronto: Wiley.
- ZILLIOUX, E.J. (1969): A continuous recirculating culture system for planktonic copepods. *Marine Biology* 4: 215–218.
- ZILLIOUX, E.J. & N.F. LACKIE (1970): Advances in the continuous culture of planktonic copepods. *Helgoländer wiss.Meeresunters.* 20: 325–332.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. UDO HALBACH, Arbeitsgruppe Ökologie, Fachbereich Biologie der Johann Wolfgang Goethe-Universität, 6 Frankfurt 1, Siesmayerstr. 70.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1975

Band/Volume: [4\\_1975](#)

Autor(en)/Author(s): Halbach Udo

Artikel/Article: [Methoden der Populationsökologie 1-24](#)