

Populationsdynamik planktischer Rotatorien

Udo Halbach

Population dynamics represents one of the highest integration levels in biology. It describes the pattern of population densities in space and time and tries to elucidate its causal relationships. Aims and results are demonstrated in this paper using rotifers as research tools, because these microscopic small animals (fig. 1) are easily cultivated and have a low generation time. Population dynamics in the field exhibits large and irregular fluctuations in animal density which differ from one pond to the other (fig. 2). Even in the same pond there are dissimilarities between different seasons and years. Laboratory populations under controlled (food-limited) conditions show sigmoid growth curves with oscillations around the food determined capacity. These oscillations are the consequence of the time delays between food uptake and resulting offspring production. Frequency and amplitude of the oscillations are influenced by temperature and other ecological factors. We are able to describe the population curves by differential equations using one or two time lags for birth and death rate separately (fig. 4). Thus it is possible to simulate the population dynamics by using deterministic computer models. To incorporate the biological variability of the individual life data stochastic models are introduced using SIMULA as algorithm (figs. 6 and 7). In order to generalize these very detailed models coarse filters have to be developed. Another way to achieve computer-generated predictions is the use of the statistical pattern of the density structure of the population (fig. 3). These lead to descriptive models lacking any interpretive value (figs. 8-11). There is a trend, however, to use such descriptive models to make useful prognoses (figs. 12 and 13). In practical life we apply these ecological 'rules of thumb' in a pragmatic manner. It appears at this point in time that this may be a scientifically legitimate way of managing ecological problems in the world.

Das Forschungsgebiet der Populationsdynamik beschreibt Raum-Zeit-Muster der Populationsdichte von Organismen und untersucht deren Ursachen. Von besonderem Interesse sind dabei folgende Fragen: Wie reguliert sich die Populationsdichte langfristig? Wie kommt es zu gelegentlichen Massenvermehrungen (beispielsweise Schädlings-Kalamitäten), wie zur Extinktion von Populationen? Unter welchen Bedingungen erhält man maximale Ernten (etwa bei Fischfang)? Welche Beziehungen bestehen zwischen der Populationsdynamik und der Altersstruktur einerseits sowie den individuellen Lebensdaten andererseits?

Wir verwenden für solche populationsdynamischen Untersuchungen seit Jahren das planktische Rädertier *Brachionus calyciflorus* PALLAS (HALBACH u. Mitarbeiter 1969-1977). Diese Organismen bieten sich aus einer ganzen Reihe von Gründen als Modell-Objekte für einen Einstieg in die komplizierte Problematik an. Mit ca. 300 μm Länge gehören diese Rotatorien zu den kleinsten Metazoen (Abb. 1). Sie sind recht häufig in eutrophen Teichen und Seen und ernähren sich als Strudler überwiegend von einzelligen Algen und von Bakterien, gelegentlich auch wohl von Detritus (HALBACH 1972a, HALBACH u. HALBACH-KEUP 1974, BRAUER 1976, STARKWEATHER u. GILBERT 1977, GILBERT u. STARKWEATHER 1977). Die Tiere besitzen einen Generationswechsel (fakultative Heterogonie); in der Regel erfolgt die Vermehrung durch Parthenogenese, wobei die Subitan-Eier bis zum Schlüpfen der Jungen an der Loricca angeheftet getragen werden (s. Abb. 1). Die Tiere sind leicht zu züchten und haben eine

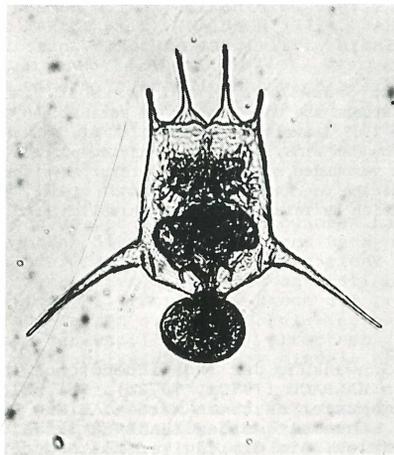


Abb. 1: Das Rädertier *Brachionus calyciflorus* PALLAS (bedornte Form) mit einem angehefteten Subitan-Ei.

schnelle Generationenfolge. Außerdem weisen sie eine nahezu physiologische Überlebenskurve auf (HALBACH 1970a, HALBACH u. HALBACH-KEUP 1974), was wahrscheinlich mit der streng determinativen Entwicklung und der Zellkonstanz zusammenhängt (IMMELMANN 1959). Insofern sind diese Tiere in der Tat ideale Versuchsobjekte.

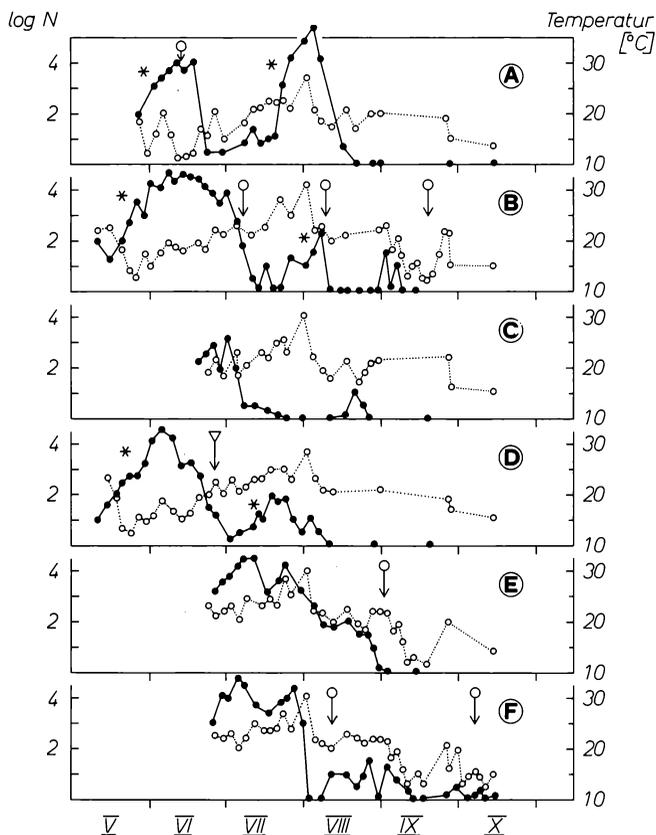


Abb. 2: Populationsdynamik von *Brachionus calyciflorus* im Freiland.

Es sind willkürlich die Ergebnisse von 7 Becken im Botanischen Garten der Universität Würzburg während der Sommermonate 1967 (Abszisse) dargestellt. Die schwarzen Symbole, die mit einer durchgezogenen Linie verbunden sind, geben die Individuendichte (N) wieder, die offenen Symbole, die mit einer Punktlinie verbunden sind, die Temperatur, Dreiecke geben das Auftreten von Konkurrenten, Kreise dasselbe von Räubern (*Asplanchna*) wieder. Man beobachtet sehr unregelmäßige Fluktuationen, die von Teich zu Teich sehr unterschiedlich sind.

Betrachten wir zunächst die Schwankung der Individuendichte im Freiland (Abb. 2). Weitere Beispiele finden sich in HALBACH (1970a, 1972a). Bei solchen Messungen muß natürlich das räumliche Verteilungsmuster beachtet werden. Diese Problematik ist in einem früheren Beitrag ausführlich behandelt worden (HALBACH 1974a). Auch das zeitliche Raster ist ökonomisch sinnvoll zu wählen; ein dreitägiger Abstand der Probenentnahmen ist sinnvoll (HALBACH 1975): Bei größeren Zeitabständen geht Information verloren, während kürzere Meßzeiträume wegen der technischen Fehler bei der Entnahme und beim Zählen keine zusätzliche Information erbringen.

POPULATIONSDYNAMIK

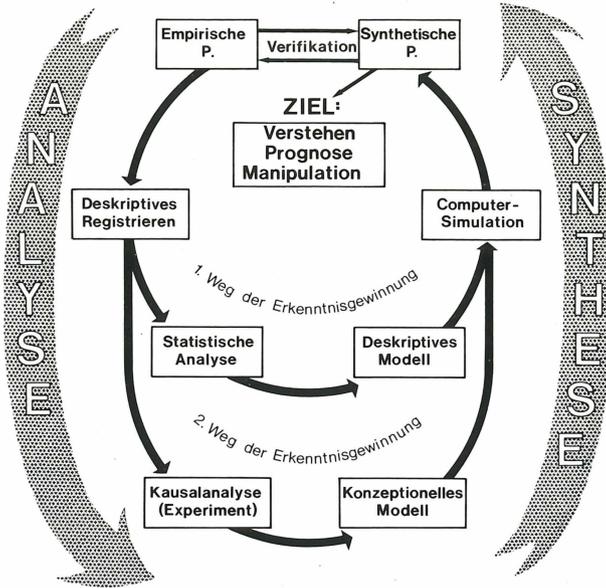


Abb. 3: Die Populationsdynamik wird erfasst in einer Analyse und einer Synthese. Dabei unterscheidet man zwei Wege der Erkenntnisgewinnung, wobei "deskriptive Modelle" oder "konzeptionelle Modelle" Verwendung finden. Die erkenntnistheoretischen Implikationen sind im Text erläutert.

Die *Deskription* (Abb. 1) ist nur der erste Schritt in der Populationsökologie; es müssen *Analyse* und *Synthese* folgen (Abb. 3). *Ziele* jeglicher Untersuchungen sind ein *Verständnis* der Zusammenhänge und mögliche *Prognosen* - insbesondere nach anthropogenen Manipulationen. Für die *Analyse* verwenden wir Experimentalpopulationen, bei welchen die Nahrungsquantität als limitierender Faktor wirkt (HALBACH 1972a, HALBACH u. HALBACH-KEUP 1974). Damit das Kulturmedium in diesen Versuchen langfristig erhalten werden kann, wird eine Apparatur mit Umwälzanlage verwendet (HALBACH 1974c). Es resultieren sigmoide Populationskurven mit Oszillationen um eine mittlere Gleichgewichtsdichte, die Kapazität K . Diese Oszillationen sind Regelschwingungen. Sie entstehen als Folge einer zeitlichen Verzögerung, mit der die Nachkommenproduktion auf die sich ändernde Futterration pro Tier reagiert. Die Kurven lassen sich mittels Differentialgleichungen beschreiben und per Computer simulieren. Dieser Weg der Entwicklung deterministischer Populationsmodelle ist früher ausführlich dargestellt worden (HALBACH 1974a). Entscheidend hierbei ist, daß für die Synthese ausschließlich Daten verwendet werden, die an einzelnen Tieren in Form von Individualzuchten gewonnen worden sind. Die Prognosen basieren demnach einzig und allein auf Lebensdaten. Wir haben hier eine wirkliche Re-Synthese, die durch mehrere Integrations Ebenen verläuft. Der Gang der Kausalkette sieht folgendermaßen aus: Die *ökologischen Faktoren* (z.B. Temperatur, Nahrungsquantität) beeinflussen *physiologische Eigenschaften* (z.B. Respiration, Filtrierate), diese die *Lebensdaten* (z.B. Lebensdauer, Fertilität, Biomasse). Hieraus lassen sich die *Populationsparameter* (potentielle Wachstumsrate, Kapazität, Frequenz der Oszillationen) errechnen (vgl. auch HALBACH 1974b) und aus diesen schließlich die *Populationsdynamik* mittels numerischer Integration (Runge-Kutta-Verfahren) ermitteln.

Inzwischen wurde die Methode verfeinert und zwei Zeitverzögerungen in das Modell eingeführt: eine für die Geburtsrate und eine für die Sterberate, weil hier unterschiedliche physiologische Prozesse vorliegen (Abb. 4). Mittels CSMP-Programm können inzwischen sogar variable Zeitverzögerungen verwendet werden (HALBACH u. BURKARDT 1972, HALBACH 1973b), mit denen es möglich ist, diurnale und jahresperiodische Temperaturverläufe der Gewässer in die Modelle zu inkorporieren (Abb. 5).

ZEITVERZÖGERUNG = 6 0 MAXIMALE LEBENSDAUER 16 TAGE
 CD = 0.1600 CB = 1.0000

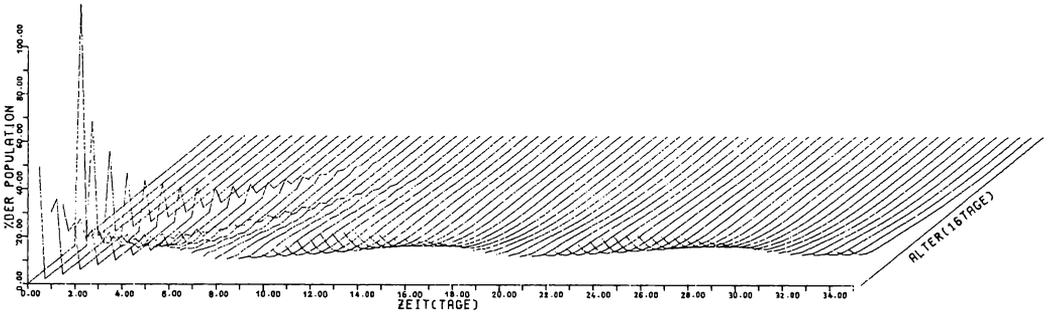
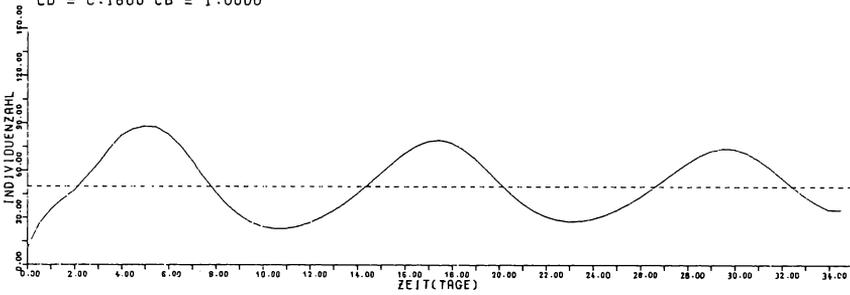


Abb. 4: Populationskurve von *Brachionus calyciflorus* unter Einbeziehung zweier verschiedener Zeitverzögerungen für die Natalität und die Mortalität.
 Das untere Diagramm gibt die Verschiebungen in der Altersstruktur wieder. (Nach GIRKE 1976).

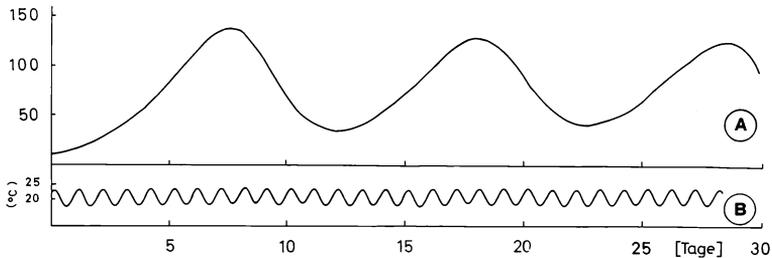


Abb. 5: Simulation der Populationsdynamik des planktischen Rädertieres *Brachionus calyciflorus* bei kontinuierlich fluktuierenden Temperaturen.
 (untere Kurve: sinusförmiger diurnaler Temperaturgang mit Schwankungen zwischen 15 und 25°C).
 Die Kurve (A) gibt die simulierte Schwankung der Individuendichte von *Brachionus calyciflorus* wieder.

Allerdings können die geschilderten deterministischen Modelle die Unterschiede zwischen parallelen Populationen nicht erklären, welche ja nicht etwa Fehler des Experimentators sind. Diese Unterschiede gründen auf einer Basis-Eigenschaft des Lebens, der *genetischen Variabilität*. Und natürlich spielt auch der Zufall bei den Elementarereignissen der Geburten- und Sterbefälle eine entscheidende Rolle. Um zu realistischeren Simulationen zu kommen, müssen deswegen *stochastische Modelle* Verwendung finden, welche der Probabilistik der Lebensprozesse Rechnung tragen. Für den Einsatz solcher Modelle wurde SIMULA in die Biologie eingeführt (vgl. KAISER 1975). Inzwischen sind umfangreiche Simulationen auf diesem Sektor in Angriff genommen worden. Abb. 6 stellt das der Simulation zugrunde liegende Flußdiagramm dar, Abb. 7 ein Beispiel der von KAISER durchgeführten Simulation der Populationsdynamik des Rotators *Brachionus calyciflorus*.

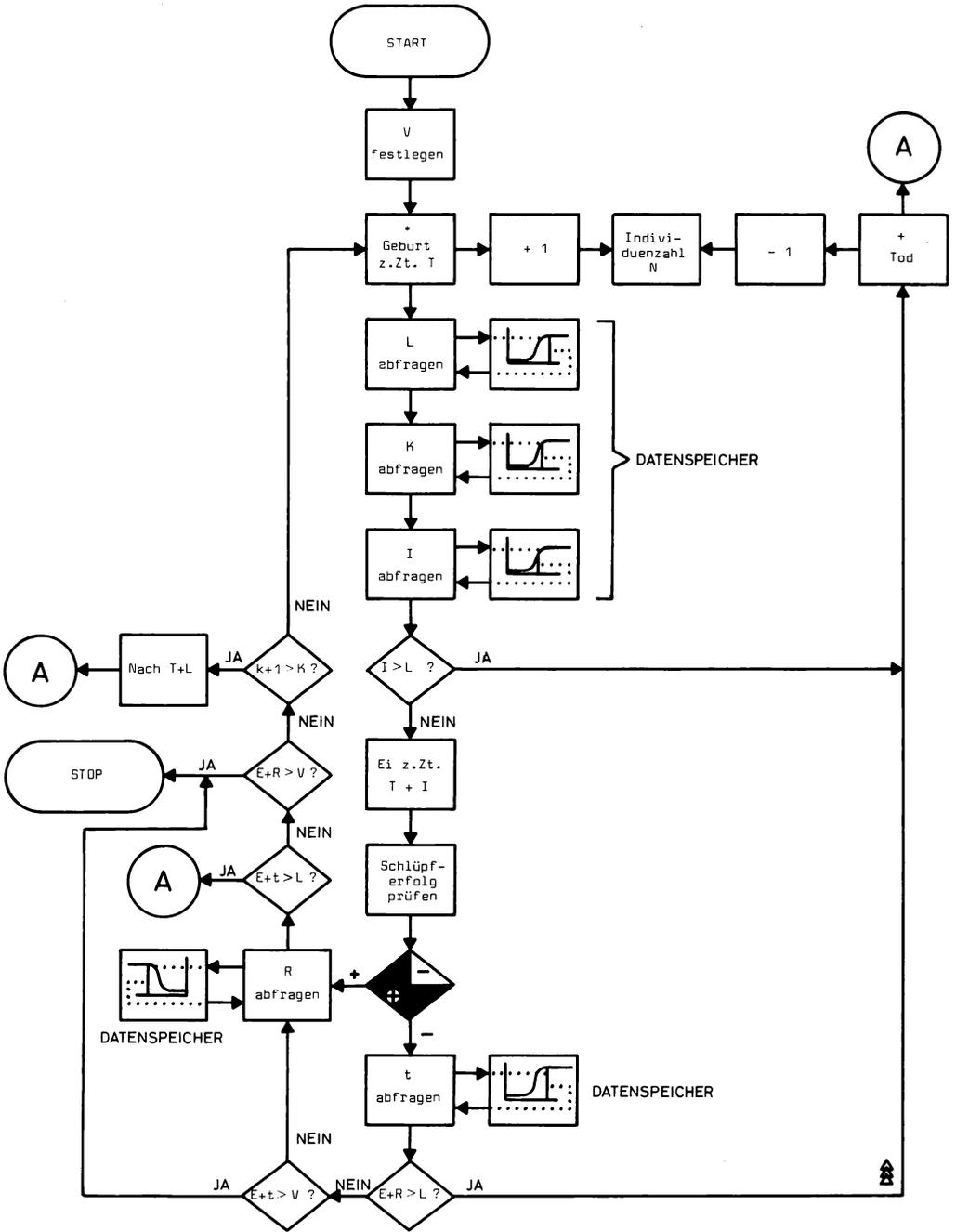


Abb. 6: Flußdiagramm für die stochastische Simulation der Populationsdichte von *Brachionus calyciflorus*.

Die verwendeten Symbole bedeuten: V = Versuchsdauer, L = Lebensdauer, K = Kapazität (= mittlere Gleichgewichtsdichte), I = Immaturationszeit. Die übrigen Informationen gehen aus dem Text hervor.

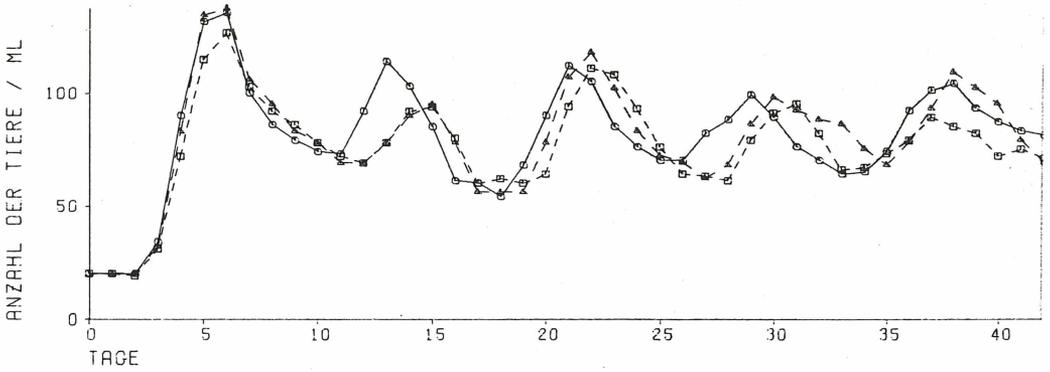


Abb. 7: Stochastische Simulation einer *Brachionus calyciflorus*-Population, welche die Unterschiede in den Parallelen demonstriert. (Unter Mithilfe von Prof. H. Kaiser).

Der Einsatz solcher *konzeptioneller Modelle* (HALBACH 1974b, vgl. auch Abb. 3) ist intellektuell in hohem Maße befriedigend; ihre Verwendung steht im Einklang mit der *abendländischen Wissenschaftstradition*. Dennoch muß auf einen entscheidenden Nachteil hingewiesen werden: Ihre Entwicklung ist ungemein arbeitsaufwendig. Darüber hinaus ist die Simulation außerordentlich datenintensiv. Für tausende empirischer und artifiziieller Lebensgeschichten müssen die individuellen Daten gespeichert werden. Dazu muß die Kapazi-

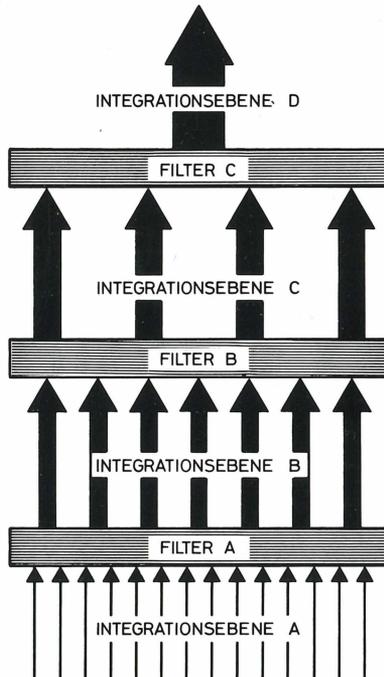


Abb. 8: Das biologische System besteht aus verschiedenen Integrationsebenen. Zur 'Generalisation' müssen Filter verwendet werden. Deren Entwicklung gehört zu den wichtigsten Aufgaben der modernen theoretischen Ökologie.

tät von Großrechenanlagen zeitweilig voll ausgeschöpft werden. Diese aufwendigen Modelle haben den Vorteil von *Realität* und hoher *Präzision*, zwei Forderungen, die an ein gutes Modell zu richten sind (HOLLING 1959). Damit automatisch verbunden ist aber der geringe Grad der *Generalisierbarkeit*. Es besteht methodologisch die Notwendigkeit, 'Filter' beim Übergang von einer Integrationsebene zur anderen zu entwickeln (vgl. Abb. 8). Hierauf wurde bereits kürzlich im Zusammenhang mit aktuellen Problemen der Ökosystemforschung hingewiesen (HALBACH 1977).

Für viele Belange der praktischen Ökologie sind der geschilderte Aufwand zu hoch und vor allem die Entwicklungszeiten für solche Präzisions-Modelle zu lang. Gerade in der Ökologie setzt sich wegen der Komplexität der zu untersuchenden Materie ein pragmatisches Vorgehen und die Verwendung deskriptiver Modelle durch, wobei auf eine Kausalanalyse aus Zeit- und Kostengründen bewußt verzichtet wird (vgl. Abb. 3: der erste "abgekürzte" Weg der Erkenntnisgewinnung). Diese heuristische Liberalität ist heute noch vielen Fachkollegen suspekt; dennoch setzt sich mit der Zeit eine mehr konstruktiv-pragmatische Einstellung auch und gerade in der Grundlagenforschung durch (HALBACH 1974a, b, 1976b). Das dabei mögliche Vorgehen soll an einem Beispiel erläutert werden: Statt eine intellektuell befriedigende, aber umständliche Kausalanalyse zu betreiben, suchen wir in der Demökologie nach 'Mustern', die uns Prognosen gestatten. Die dabei üblichen Verfahren sind Korrelationsanalysen im weitesten Sinne. Durch fraktionierten Einsatz bzw. gezielte Einengung kann man durch solche statistischen Analysen zu sehr präzisen Aussagen kommen - beispielsweise über die anderweitig kaum nachweisbare Nahrungsselektion und ihren Einfluß auf die Populationsdynamik bei *Brachionus calyciflorus* (HALBACH 1972a). Partielle und multiple Regressions-Analysen ergeben quantitative Abschätzungen bei multifaktoriellen Beeinflussungen biologischer Populations-Phänomene (JACOBS 1970, HALBACH 1977). So konnte beispielsweise mit solchen statistischen Methoden belegt werden, daß über 80% der zyklomorphen Variabilität von *Brachionus calyciflorus* im Freiland durch die drei bekanntesten Indikationsfaktoren (*Asplanchna*-Stoff, Hunger und tiefe Temperatur) erklärt werden können (vgl. HALBACH 1969a, b, 1971b). Ein experimentelles Suchen nach weiteren Faktoren wird dadurch überflüssig. Korrelations-Matrizes und Haupt-Komponenten-Analyse erlauben die statistische Analyse auch sehr komplexer Viel-Faktoren-Systeme (Abb. 9). In jedem Fall ist die Interpretation der Ergebnisse jedoch heikel und schwierig.

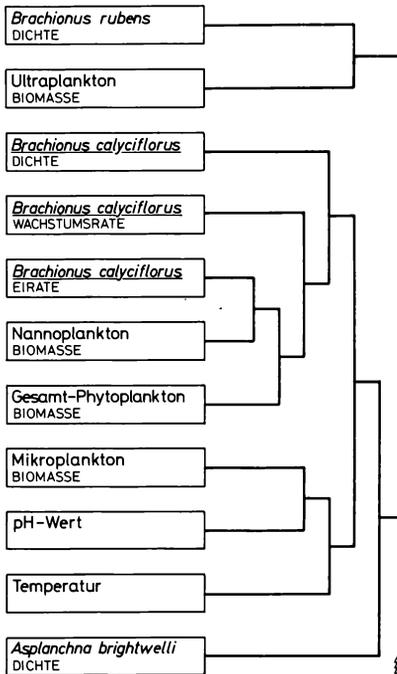


Abb. 9: Dendrogramm der statistisch ermittelten Korrelations-Beziehungen zwischen ökologischen Parametern. Hierzu wird eine Korrelationsmatrix verwendet. Die Interpretation ist problematisch. Die Nützlichkeit solcher rein statistischen Methoden in der Ökologie muß noch analysiert werden.

Im Folgenden soll an einem Beispiel der prognostische Wert eines deskriptiven Modelles dargestellt werden, bei welchem auf kausale Einsichten ganz bewußt verzichtet wurde. Abb. 10 zeigt die Autokorrelations-Funktion einer 20°C-Labor-Population von *Brachionus calyciflorus*. Die etwa 10-tägige Periodik ist deutlich zu erkennen. Bei parallelen Populationen finden sich nicht selten kleine Phasenverschiebungen, die eine Mittelwertsbildung illusorisch machen. Kreuzkorrelationen decken aber auch hier die Gemeinsamkeiten auf und lassen dieselbe Periodendauer erkennen (Abb. 11). Aber auch Kreuzkorrelationen mit ökologischen Faktoren wie beispielsweise der Temperatur können Zusammenhänge auf-

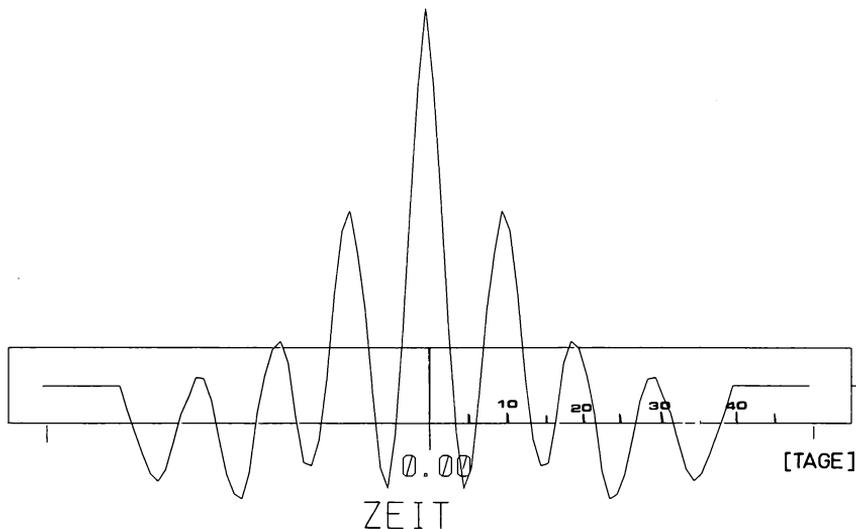


Abb. 10: Autokorrelation bei der Populationsdynamik von *Brachionus calyciflorus* (bei 20°C).
Die statistisch ermittelte Periodendauer beträgt etwas mehr als 10 Tage.

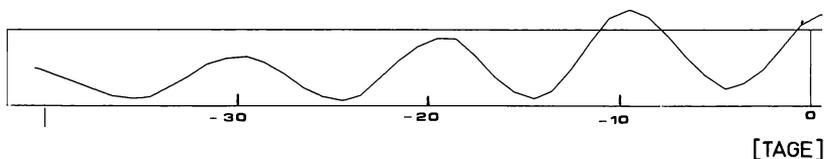


Abb. 11: Kreuzkorrelation zwischen verschiedenen Populationen des Rädertieres *Brachionus calyciflorus* in Parallelversuchen.
Auch hier ergibt sich eine annähernde Periodizität von 10 Tagen.

decken, die ohne solche subtile statistische Verfahren kaum sichtbar gemacht werden könnten (HALBACH 1970a, 1977). Weitere Feinheiten im Zeitmuster werden von der Fourier-Analyse aufgedeckt (Abb. 12). Neben der Haupt-Periodik sind noch weitere Regelmäßigkeiten zu entdecken, über deren Kausalität bislang nichts bekannt ist. Man kann diese Informationen zur Re-Synthese und für Prognosen verwenden (vgl. Abb. 3). Am einfachsten sind Kurzzeit-Prognosen, wie sie die Abb. 13 nach der Monte-Carlo-Methode aus empirischen Daten für jeweils 24 Stunden darstellt. Auf diese Weise könnte man auch Wettervorhersagen (mit hohem prognostischen Wert) gestalten. Interessant werden jedoch erst lang-

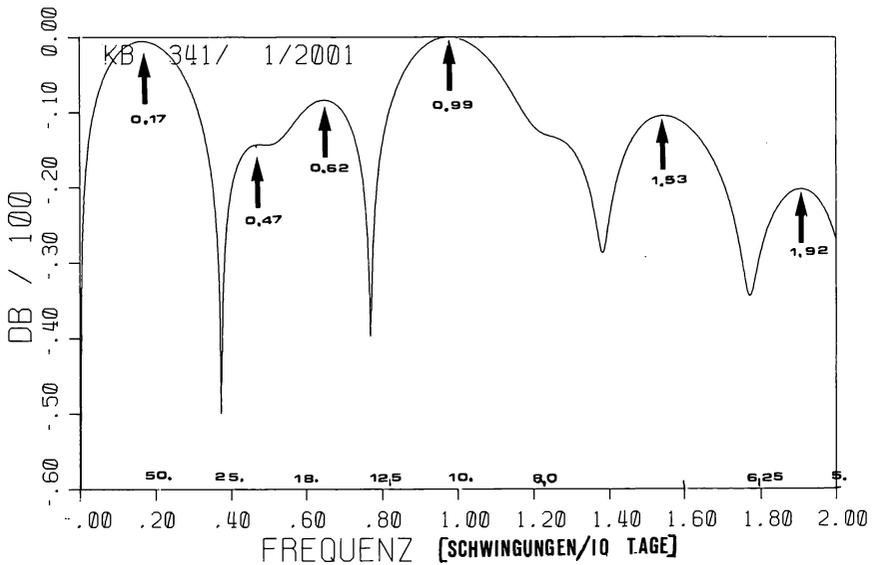


Abb. 12: Fourier-Analyse der Populationsdynamik von *Brachionus calyciflorus* bei 20°C (Unter Mithilfe von Dr. K. Beuter).

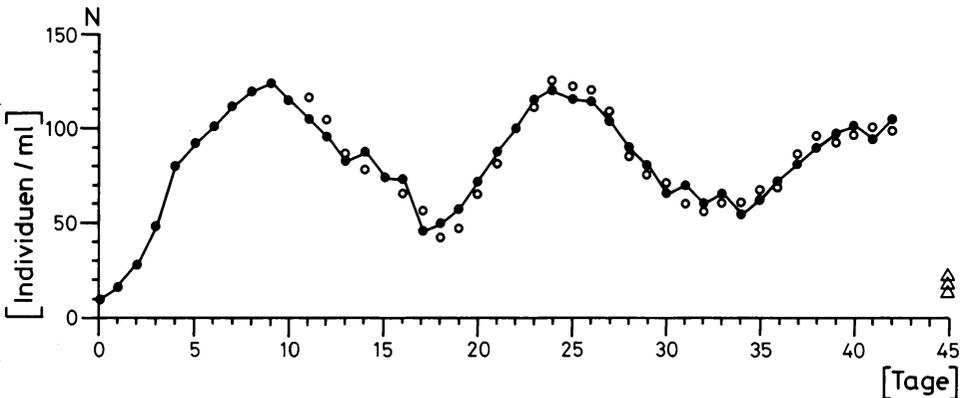


Abb. 13: Kurzzeit-Prognosen der Populationsdynamik von *Brachionus calyciflorus* bei 20°C.

fristige Prognosen, wie sie in der Abb. 14 für einen Fall dargestellt sind. Die Ähnlichkeit mit der empirischen Kurve ist zumindest optisch nicht zu leugnen. Wir sind im Augenblick dabei, Kriterien für die Güte einer Prognose zu entwickeln. Es ist selbstverständlich, daß die Güte einer Prognose mit der zeitlichen Distanz zum Voraussagedatum abnimmt. Es lassen sich aber statistische Angaben über die Fehlerwahrscheinlichkeit entwickeln, was zur Zeit geschieht. Außerdem wird geprüft, wieweit die Güte der Prognose von der verwendeten Vorinformation abhängt. Das momentane Populationswachstum ist ja nicht unabhängig von den gestrigen, vorgestrigen, vorvorgestrigen usw. Die Verwendung einer Vorgeschichte von mehr als 4 Tagen kann jedoch die Prognosefähigkeit nicht verbessern (getestet bis zu 10 Tagen).

Es sei zum Schluß noch einmal betont, daß bei dem hier geschilderten Weg der Erkenntnisgewinnung (Abb. 3) nur 'Muster' für die Prognosen verwendet wurden, während die möglichen kausalen Zusammenhänge unberücksichtigt blieben.

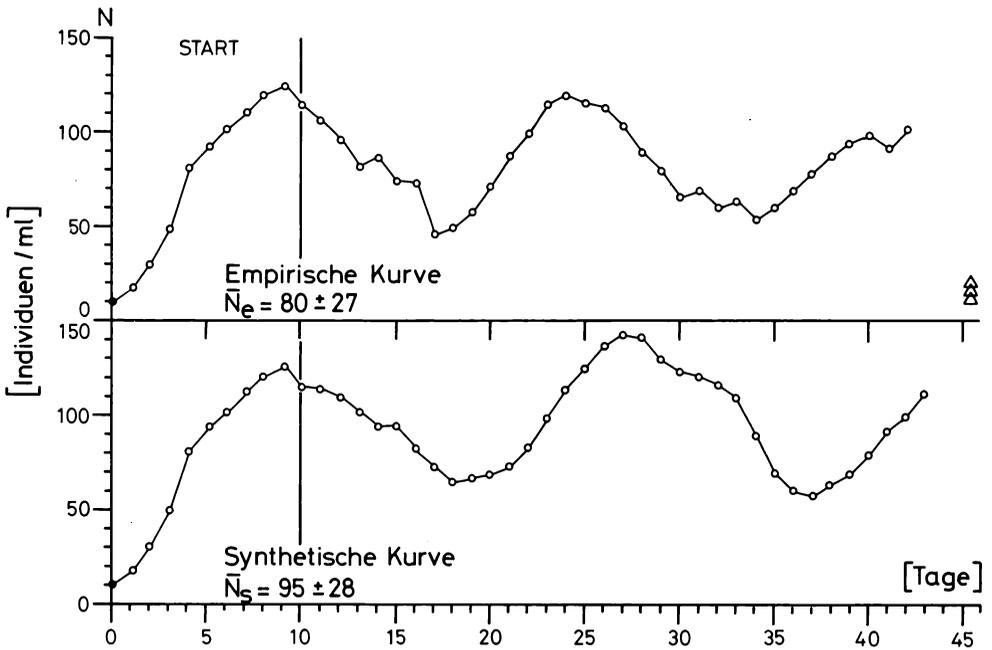


Abb. 14: Langzeit-Prognosen der Populationsdynamik von *Brachionus calyciflorus*.
oben: empirische, unten: synthetische Kurve. (Unter Mithilfe von P. Schmitt).

So raffiniert die verwendeten statistischen Methoden im einzelnen auch sein mögen, die gefundenen Erkenntnisse können niemals etwas anderes sein als so etwas wie "ökologische Bauernregeln". Die Menschheit richtet sich jedoch seit vielen tausend Jahren nach Bauernregeln. Zufällige Koinzidenzen, die zu 'Aberglauben' führen könnten, werden durch die statistischen Methoden entlarvt. Es ist darum nicht einzusehen, warum die geschilderten deskriptiven Modelle in der praktischen Ökologie nicht Verwendung finden sollen. Denn in diesem Wissenschaftszweig hat mehr noch als in anderen Sparten der Naturwissenschaft zu gelten, daß alles erlaubt ist, was zu Erkenntnissen führt, welche in irgend einer Form der Daseinsbewältigung nützen.

Ich danke folgenden Kollegen und Freunden für tatkräftige Hilfe in verschiedener Weise: Herrn Dr. K. Beuter, Herrn M. Brauer, Frau Dipl.-Biol. D. Girke, Herrn Prof. J. Haney, Herrn Prof. H. Kaiser, Herrn H.-B. Müller, Frau C. Nitsche, Herrn P. Schmitt, Herrn Prof. Ch. Wissel.

Literatur

- BRAUER M., 1976: Quantitative Bestimmung der Filtrierraten an *Brachionus calyciflorus* PALLAS und *Brachionus rubens* EHRENBERG (*Rotatoria*) mit dem Coulter Counter. Dipl. Frankfurt/M.
- GILBERT J.J., STARKWEATHER P.L., 1977: Selective feeding in the rotifer *Brachionus calyciflorus*: Factors influencing regulation by pseudotrochal cirri. S.I.L., 20. Congress (Copenhagen 7-14 Aug. 1977): (in press).
- GIRKE D., 1977: Experimenteller Test von Populationsmodellen. Dipl. Frankfurt/M.

- HALBACH U., 1969a: Räuber und ihre Beute: Der Anpassungswert von Dornen bei Rädertieren. *Naturwiss.* 56: 142-143.
- , 1969b: Das Zusammenwirken von Konkurrenz und Räuber-Beute-Beziehungen bei Rädertieren. *Zool. Anz. Suppl.* 33: 72-79.
- , 1970a: Einfluß der Temperatur auf die Populationsdynamik des planktischen Rädertieres *Brachionus calyciflorus* PALLAS. *Oecologia* 4: 176-207.
- , 1970b: Die Ursachen der Temporalvariation von *Brachionus calyciflorus* PALLAS (*Rotatoria*). *Oecologia* 4: 262-318.
- , 1971a: Zum Adaptivwert der zyklomorphen Dornenbildung von *Brachionus calyciflorus* PALLAS (*Rotatoria*). I. Räuber-Beute-Beziehung in Kurzzeit-Versuchen. *Oecologia* 6: 267-288.
- , 1971b: Das Rädertier *Asplanchna* - ein ideales Untersuchungsobjekt. III. Ein Räuber liefert seiner Beute die Abwehrwaffen. *Mikrokosmos* 60: 360-365.
- , 1972a: Einfluß der Nahrungsqualität und -quantität auf die Populationsdynamik des planktischen Rädertieres *Brachionus calyciflorus* im Labor und im Freiland. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* (65. Jahresvers.): 83-88.
- , 1972b: Assoziationskoeffizienten dreier planktischer Rotatorienarten im Freiland und ihre Deutung aufgrund interspezifischer Beziehungen (Konkurrenz, Räuber-Beute-Beziehung). *Oecologia* 9: 311-316.
- , 1973a: Quantitative Untersuchungen zur Assoziation von planktischen Rotatorien in Teichen. *Arch. Hydrobiol.* 71: 233-254.
- , 1973b: Life table data and population dynamics of the rotifer *Brachionus calyciflorus* PALLAS as influenced by periodically oscillating temperature. In (Ed. W. Wieser): *Effects of temperature on ectothermic organisms*. Berlin/Heidelberg/New York (Springer): 217-228.
- , 1974a: Modelle in der Biologie. *Naturwiss. Rundschau* 27: 293-305.
- , 1974b: Populationsbiologie. Was bedeutet den deutschen Biologen das "World Population Year 1974"? *Mitt. Verb. Dt. Biol.* 201: 967-970.
- , 1975: Methoden der Populationsökologie. *Verh. Ges. f. Ökologie* (Erlangen 1974): 1-24.
- , 1976a: Die Rädertiere *Asplanchna brightwelli* und *Brachionus calyciflorus*. Die Evolution einer komplizierten Räuber-Beute-Beziehung. *Mikrokosmos* 65: 206-210.
- , 1976b: Populations- und synökologische Modelle in der Ornithologie. *J. Ornith.* 117: 279-296.
- , 1977: Probleme der Ökosystemforschung am Beispiel der Limnologie. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*: (im Druck).
- , BURKHARDT H.J., 1972: Sind einfache Zeitverzögerungen die Ursachen für periodische Populationschwankungen? Vergleich experimenteller Untersuchungen an *Brachionus calyciflorus* PALLAS (*Rotatoria*) mit Computer-Simulationen. *Oecologia* 9: 215-222.
- , FLECHTNER G., 1976: Limnologische Untersuchungen im Rahmen des Thjorsårver-Projektes. *Verh. Ges. f. Ökologie* (Wien 1975): 143-159.
- , HALBACH-KEUP G., 1972: Einfluß von Außenfaktoren auf den Fortpflanzungsmodus heterogener Rotatorien. *Oecologia* 9: 203-214.
- , - , 1974: Quantitative Beziehungen zwischen Phytoplankton und der Populationsdynamik des Rotators *Brachionus calyciflorus* PALLAS. Befunde aus Laboratoriumsexperimenten und Freilanduntersuchungen. *Arch. Hydrobiol.* 73: 273-309.
- , JACOBS J., 1971: Seasonal selection as a factor in rotifer cyclomorphosis. *Naturwiss.* 57: 326.
- HOLLING C.S., 1959: The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. *Can. Ent.* 91:293-320.
- IMMELMANN K., 1959: Versuch zur Deutung der Zellkonstanz bei Rotatorien, Gastrotrichen und Tardigraden. *Vierteljahresschr. Naturf. Ges. Zürich* 104: 300-306.
- JACOBS J., 1970: Multiple Determination der Zyklomorphose durch Umweltfaktoren. Eine Regressionsanalyse an *Daphnia galeata* SARS im Freiland. *Oecologia* 5: 96-126.
- KAISER H., 1975: Populationsdynamik und Eigenschaft einzelner Individuen. *Verh. Ges. f. Ökologie* (Erlangen 1974): 25-38.
- SEITZ A., HALBACH U., 1973: How is the population density regulated? Experimental studies on rotifers and computer simulations. *Naturwiss.* 60: 51.
- STARKWEATHER P.L., GILBERT J.J., 1977: Selective feeding in the rotifer *Brachionus calyciflorus*: pure cultures and mixtures of *Euglena gracilis* and *Rhodotorula glutinis*. S.I.L., 20. Congress (Copenhagen 7-14 Aug. 1977): (in press).

Adresse

Prof. Dr. Ugo Halbach
 Fachbereich Biologie Univ.
 Siesmayerstr. 70
 D-6000 Frankfurt/M.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1978

Band/Volume: [7_1978](#)

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

Artikel/Article: [Populationsdynamik planktischer Rotatorien 173-183](#)