

## Analyse der Populationsdynamik von Rotatorien mittels Korrelationsfunktionen

Christian Wissel, K. Beuter und Udo Halbach

There are often data measured in ecological research which demonstrate accidental irregularities. We are confronted with this phenomenon as well in the field as in laboratory experiments. These irregularities between parallel studies can be eliminated by using appropriate averaging procedures. In these cases the simple mean value is a bad tool because it blots out the patterns by levelling, which is caused by the more or less small phase differences of the parallel series. More useful are correlation functions. These methods can be considerably improved by introducing reduced correlation functions and by time averaging. These methods are demonstrated using experimental rotifer population dynamic curves of the pelagic species *Brachionus calyciflorus* Pallas. But the same methods principally can also be used to detect spatial patterns in ecology.

*Population dynamics, rotifers, correlation functions.*

### 1. Einführung

Die Erscheinung, daß Zeitreihen von Meßdaten Unregelmäßigkeiten zeigen, ist speziell in der Ökologie ein verbreitetes Phänomen (BEUTER et al. 1979). In Abb. 1 ist z.B. die Laboruntersuchung einer Rotatorien-Population der Art *Brachionus calyciflorus* Pallas wiedergegeben. Es ist die Individuendichte gegen die Zeit bei konstanten Versuchsbedingungen aufgetragen. Der Verdacht, daß die auftretenden Unregelmäßigkeiten von unkontrollierten Zufälligkeiten herrühren, wird bestätigt, wenn man die Versuche unter den gleichen konstanten Versuchsbedingungen wiederholt (siehe Abb. 1). Man sieht, daß diese Unregelmäßigkeiten unterschiedlich sind und also vom Zufall abhängen (vgl. HALBACH 1970).

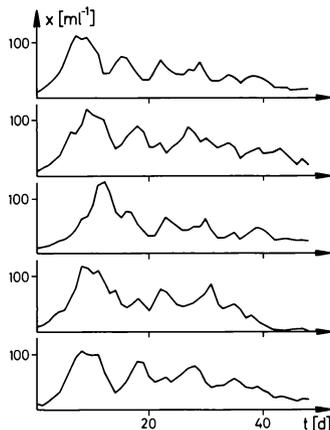


Abb. 1: Paralleluntersuchungen bei 20°C mit nicht erneuertem Medium (System II): Individuendichte (in  $\text{ml}^{-1}$ ) gegen Zeit (in Tagen).

Bei Freilanddaten sind diese Unregelmäßigkeiten ohnehin unvermeidbar. Bei Laboruntersuchungen wird man versuchen, sie durch Konstanthalten der Versuchsbedingungen soweit wie möglich zu unterdrücken. Jedoch lassen sich bei Laborexperimenten zuweilen recht starke Irregularitäten nicht vermeiden, wie man auch an den Laboruntersuchungen der Abb. 1 erkennt. Die Messungen zeigen also zufällige Fluktuationen oder "Rauschen".

Es erhebt sich die Frage, wie man trotz dieser Unregelmäßigkeiten zu brauchbaren Aussagen kommen kann. Es sollen hier weder die Eigenschaften des Rauschens noch seine Ursachen interessieren. Vielmehr wird es als unvermeidbares Übel angesehen, dessen Einfluß wir so weit wie möglich reduzieren wollen. Wir stellen ein geeignetes Verfahren vor, das eine weitgehende Eliminierung des Rauschens gestattet. Dieses Verfahren soll am Beispiel der Rotatorien-Population der Art *Brachionus calyciflorus* Pallas erläutert werden.

## 2. Ergebnisse

### 2.1 Versuchsgrundlagen

Die experimentellen Einzelheiten sind bei HALBACH (1970, 1973) und HALBACH, BURKHARDT (1972) zu finden. Die Fluktuationen wurden in diesen Fällen dadurch reduziert, daß Tiere gleicher genetischer Abstammung (Klone) verwendet wurden. Alle Untersuchungen begannen mit einer Individuendichte von 10 Individuen pro ml (bei Kultur-Volumina von 80 ml). Die Populationen wurden jeweils mit konstanter Futterrate versorgt. Die Temperatur war konstant, und zwar in den verschiedenen Versuchsreihen 20°C, 25°C bzw. 15°C (Tab. 1). Da die Tiere Metabolite ins Medium abgeben, die negativen Einfluß auf die Lebensdaten haben (HALBACH 1969), wurde das Medium regelmäßig erneuert. In der Versuchsreihe II bei 20°C (siehe Tab. 1) geschah dies jedoch nicht, sondern das Medium wurde unerneuert belassen. Bei den Versuchsreihen V variierte die Temperatur sinusförmig zwischen 15°C und 25°C, um die täglichen Schwankungen der Temperatur in flachen Gewässern zu simulieren (vgl. Halbach 1973).

Tab. 1: Übersicht der verwendeten Systeme

System Nr.	Medium e = erneuert n = nicht erneuert	Temperatur °C	Zahl der Parallelversuche
I	e	20	26
II	n	20	15
III	e	25	7
IV	e	15	7
V	e	oszillierend (15 - 20)	7

### 2.2 Parallelversuche

Kehren wir zum allgemeinen Problem zurück. Uns interessiert der zeitliche Verlauf einer Größe  $x$  (hier die Individuendichte) in einem bestimmten System. Mit der Bezeichnung "System" soll ausgedrückt werden, daß hier nicht ein einzelnes, möglicherweise nicht reproduzierbares Ereignis interessiert. Wir wollen vielmehr generelle Aussagen für ein System machen. Dieses ist definiert durch die Arten der beteiligten Populationen, die Art und Weise der Versuchspräparation, die äußeren Parameter (in unserem Beispiel die Temperatur; ganz allgemein die gesamten Versuchsbedingungen). Systeme, die sich bezüglich dieser Eigenschaften nicht unterscheiden, werden als gleich angesehen. Unterschiede in anderen Merkmalen werden zu den nicht kontrollierten oder generell nicht kontrollierbaren zufälligen Einflüssen gerechnet.

Wenn wir also nicht irgendeines dieser zufälligen Resultate wollen, so müssen Paralleluntersuchungen an gleichen Systemen vorgenommen werden, um so allgemeine Eigenschaften dieser Systeme aufzudecken. Zunächst kann man versuchen, durch Vergleich mit bloßem Auge einige generelle Züge der Kurvenverläufe zu finden. Bei den Kurven des Systems III (Abb. 2), die zur Temperatur von 25°C gehören, läßt sich eine periodische Oszillation vermuten. Aber diese Vermutung ist vage und eine Periodendauer kann auf diese Weise jedenfalls nicht bestimmt werden.

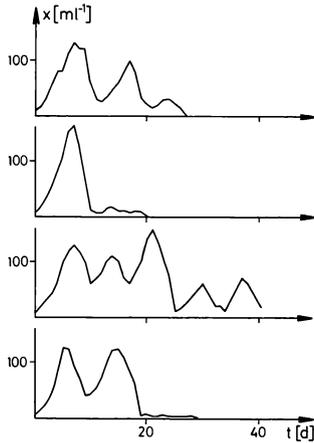


Abb. 2: Paralleluntersuchungen bei 25°C (System III):  
Individuendichte (in ml<sup>-1</sup>) gegen Zeit (in Tagen).

### 2.21 Probleme des Mittelwerts

Um gesicherte Aussagen machen zu können, müssen wir die zufälligen Unterschiede, d. h. das "Rauschen" eliminieren. Haben wir kein stochastisches Modell, so bieten sich nur Mittelungsverfahren an. Das einfachste hierbei ist zunächst der simple arithmetische Mittelwert

$$\langle x(t) \rangle = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N x_i(t) .$$

Man nimmt die x-Werte zur Zeit t nach Versuchsbeginn für den i-ten Parallelversuch und bildet das arithmetische Mittel über alle N Parallelversuche. Allgemein soll die Mittelung einer Größe über die Parallelversuche im folgenden durch eine spitze Klammer <...> abgekürzt werden.

In Abb. 5 (IIIa) ist der Mittelwert  $\langle x(t) \rangle$  für das System III (25°C) aufgetragen. Die vermutete Oszillation tritt jetzt deutlich zu Tage.

Man könnte sich hiermit zufrieden geben, würden sich nicht folgende zwei Probleme ergeben:

- Beim einfachen Mittelwert können durch die Mittelung bestimmte Strukturen verlorengehen. Verlieren z.B. periodische Oszillationen unter dem Einfluß des Rauschens ihre Phasenbeziehung zwischen den Parallelversuchen, so ergibt die Mittelung über die zufälligen Phasen eine Konstante, d.h. die Struktur geht verloren.
- Nur bei sehr großer Zahl von N Parallelversuchen wird durch die Mittelung das Rauschen eliminiert. Häufig ist aber die Zahl N zu klein, so daß der Einfluß der zufälligen Fluktuationen noch zu groß ist und die gewünschte Information dadurch verdeckt bleibt.

Zu Beginn aller Versuche wurde mit einer Individuendichte von 10 Individuen pro ml gestartet. Deshalb ähneln sich alle Kurvenverläufe einer Versuchsreihe zunächst noch sehr. Das Rauschen zerstört diese Ähnlichkeit erst allmählich. Im System III (25°C) ist das Rauschen offensichtlich relativ schwach (Abb. 5, IIIa). Durch jene Ähnlichkeit ergibt die Mittelung zu Beginn eine glatte Kurve; erst später wird der Einfluß des Rauschens sichtbar. Bei System I (20°C) ist das Rauschen stärker (Abb. 3, Ia). Vom 17. Tag an ist, wie vorhin erwähnt, keine Struktur mehr sichtbar. Ähnliches gilt für die Systeme II (20°C, nicht erneuertes Medium; Abb. 4, IIa).

Man kann auch noch die zu dieser Mittelung gehörige Standardabweichung untersuchen. Diese bestätigt die Aussagen über die Stärke des Rauschens. Nun entsprechen die künstlichen Anfangsbedingungen von 10 Ind./ml sicher nicht dem Zustand, welchen das System später anstrebt. Die zu Beginn beim Mittelwert sichtbaren Zeitmuster sind eher von diesen Anfangsbedingungen beeinflusst, als daß sie systemtypisches Verhalten zeigen. Dieses kann erst später sichtbar werden, wenn das System unter dem Einfluß des Rauschens "vergessen" hat, wie und vor allen Dingen wann es gestartet wurde. Mathematisch gesehen bedeutet dies, daß der Nullpunkt der Zeitskala keine Rolle spielen darf. Wir können also zu allen Zeiten eine be-

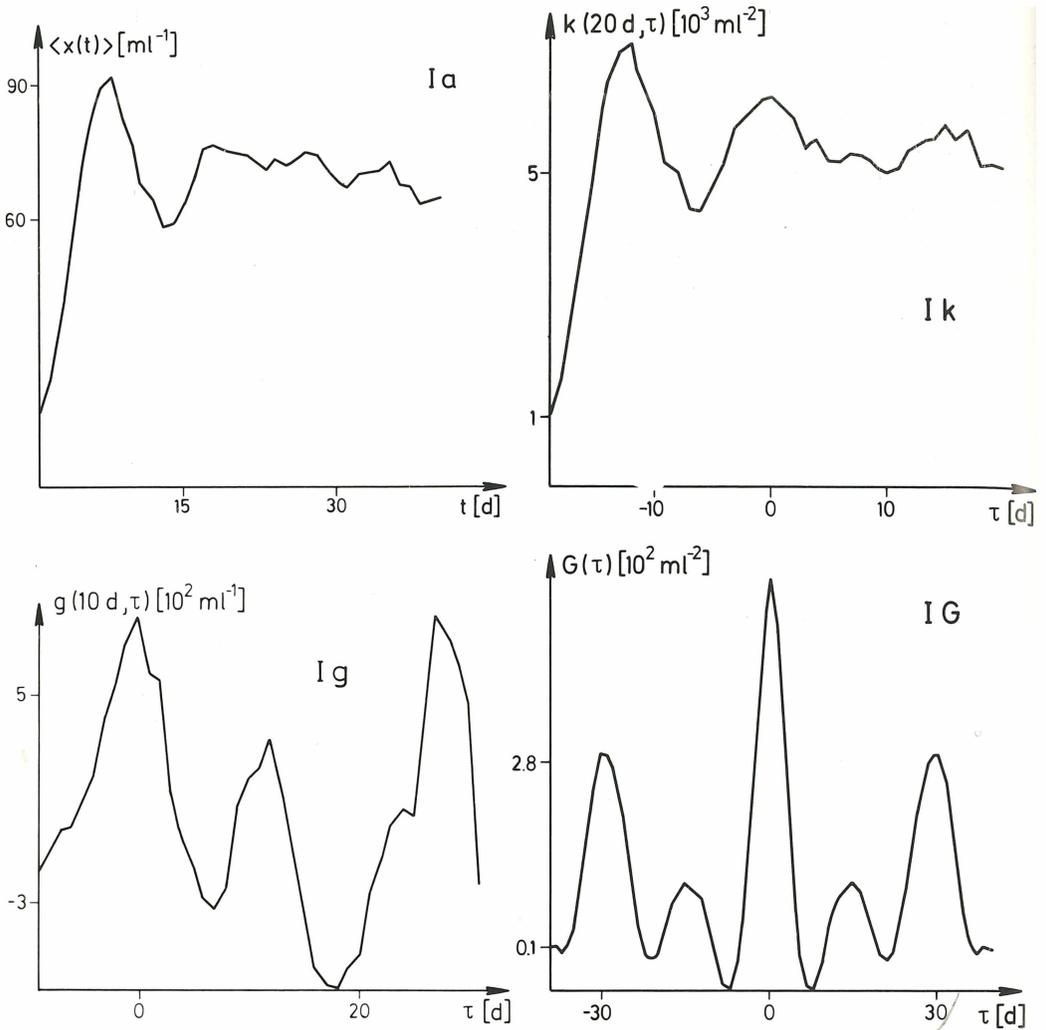


Abb. 3: Auswertung für System I (20°C):

- a) Mittelwert,
- k) Korrelationsfunktion
- g) Reduzierte Korrelationsfunktion
- G) Zeitgemittelte Reduzierte Korrelationsfunktion

liebige Nullpunktverschiebung  $\Delta t$  addieren, ohne etwas zu verändern. Wir haben demnach eine Zeittranslationsinvarianz oder Stationarität:

$$\langle x(t) \rangle = \langle x(t + \Delta t) \rangle .$$

Bezeichnen wir

$$t + \Delta t = t' ,$$

so sehen wir, da  $\Delta t$  und damit  $t'$  beliebig sind, daß der Mittelwert für alle Zeiten  $t'$  gleich, also zeitlich konstant ist:

$$\langle x(t) \rangle = \langle x(t') \rangle .$$

Je nach Zahl  $N$  der Parallelversuche werden natürlich noch Reste der zufälligen Fluktuationen sichtbar bleiben.

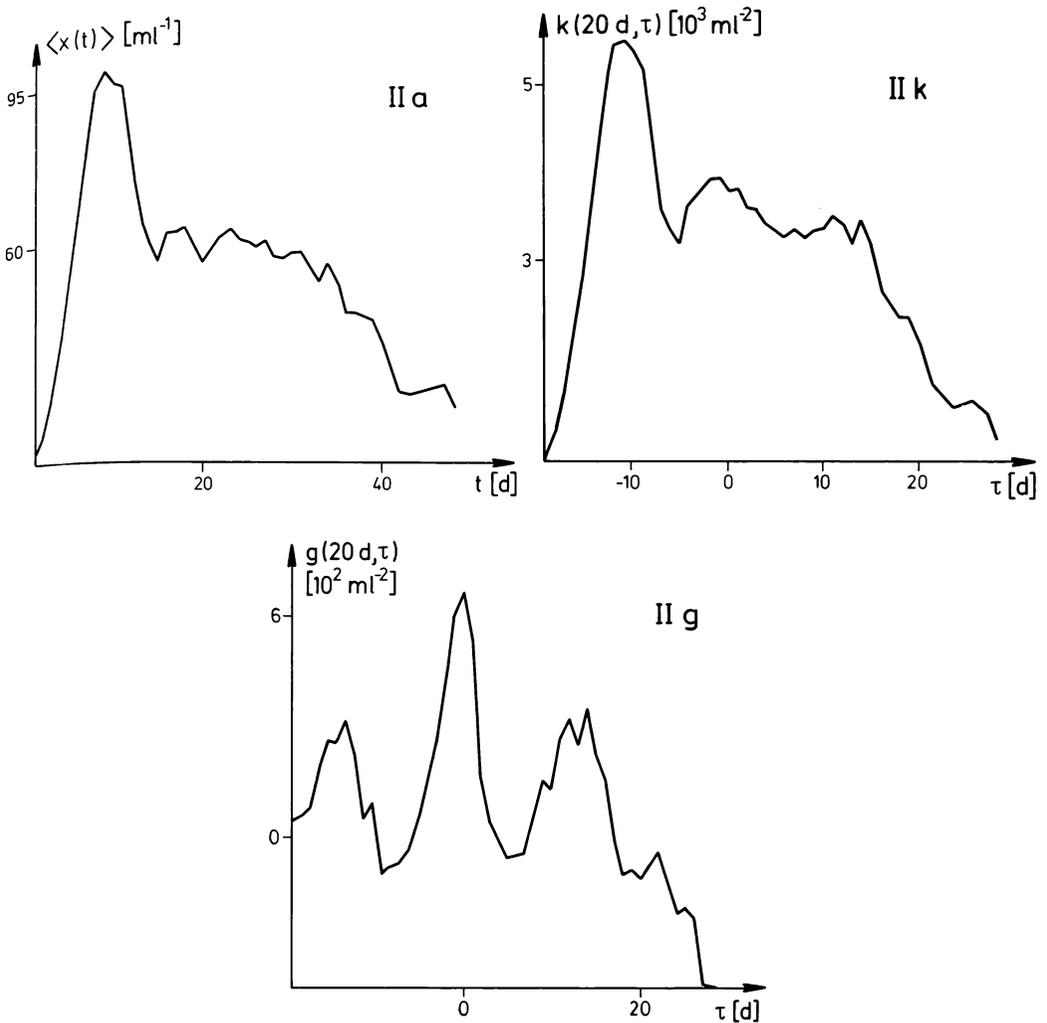


Abb. 4: Auswertung für System II (20°C, Medium nicht erneuert):  
 a) Mittelwert,  
 k) Korrelationsfunktion  
 g) Reduzierte Korrelationsfunktion

Sehen wir uns daraufhin noch einmal die Mittelwerte  $\langle x(t) \rangle$  an, so erkennen wir bei System I (Abb. 3, Ia) zu späteren Zeiten, wie erwartet, Fluktuationen um einen etwa konstanten Wert. Bei System II (Abb. 4, IIa) erfolgen diese Fluktuationen um einen stetig abfallenden Wert, was durch das nicht erneuerte Medium verursacht wird, denn die Tiere vergiften hier ihr eigenes Milieu (vgl. HALBACH 1969). Bei System III (Abb. 5, IIIa) ist das Rauschen so schwach, daß wir von einem stationären Zustand offensichtlich noch weit entfernt sind.

#### 2.22 "Korrelationsfunktionen"

Wir haben somit demonstriert, daß im stationären Zustand der Mittelwert keine Struktur mehr zeigt. Besitzt das System demnach keine Zeitmuster? Sind die bei System III vermuteten Oszillationen nur durch die Anfangsbedingungen verursacht? Die Antwort ist, daß der einfache Mittelwert nicht die geeignete Größe ist, ein Zeitmuster aufzudecken. Zu diesem Zweck bilden wir den nächst einfachen Mittelwert  $k(t, \tau)$ , welcher mit Korrelationsfunktion bezeichnet werden soll. Man multipliziert bei jedem Paral-

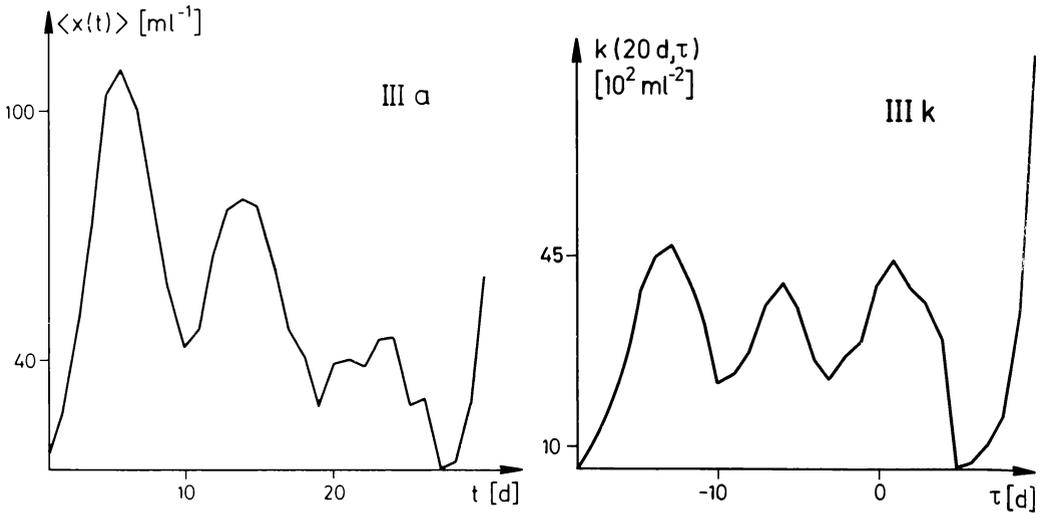


Abb. 5: Auswertung für System III (25°C):  
 a) Mittelwert,  
 k) Korrelationsfunktion

Parallelversuch  $x(t)$  mit  $x(t + \tau)$  und mittelt wieder über alle Parallelversuche, um eine generelle Aussage für diese Systeme zu bekommen:

$$k(t, \tau) = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N x_i(t) x_i(t + \tau) = \langle x(t) x(t + \tau) \rangle .$$

Zunächst prüfen wir, ob die Stationarität nicht ähnliches wie beim einfachen Mittelwert liefert. Wir addieren wieder eine beliebige Nullpunktverschiebung  $\Delta t$  zu allen Zeiten, setzen für  $t + \Delta t$  die Bezeichnung  $t'$  ein und erhalten aus der Stationarität:

$$\langle x(t) x(t + \tau) \rangle = \langle x(t + \Delta t) x(t + \Delta t + \tau) \rangle = \langle x(t') x(t' + \tau) \rangle$$

oder per Definition daraus

$$k(t, \tau) = k(t', \tau) .$$

Wieder ergibt sich keine Abhängigkeit von der Zeit  $t$ . Aber trotz der Stationarität bleibt die Abhängigkeit von  $\tau$ , die nun typisch für das System sein sollte.

Am Beispiel von System III können wir zeigen, daß auch hier - wo wir vom stationären Zustand weit entfernt sind - die Korrelationsfunktion  $k(t, \tau)$  eine vernünftige Größe ist. Wir sehen (Abb. 5, IIIk) die vermuteten Oszillationen noch deutlicher, und aus den gleichen Abständen der Maxima und Minima kann man eine Periodendauer von 7 Tagen entnehmen. Bei System I (Abb. 3, Ik) sehen wir hier zum ersten Mal auch Andeutungen von Oszillationen, ebenso bei System II (Abb. 4, IIk). Aber eine genaue Periodendauer läßt sich in beiden Fällen nicht bestimmen.

Was kann zu diesem Zweck getan werden? Wir erinnern uns, daß der Einfluß des künstlichen Anfangszustandes vor allem beim Mittelwert  $\langle x(t) \rangle$  stark zu Tage trat. Wenn wir jetzt von allen Werten  $x(t)$  den Mittelwert  $\langle x(t) \rangle$  subtrahieren, können wir hoffen, einen Teil dieses Einflusses eliminiert zu haben. Wir haben also statt der  $x$ -Werte jetzt die neuen Größen  $y(t) = x(t) - \langle x(t) \rangle$ . Mit diesen bilden wir nun nach der gleichen Vorschrift wie oben die Korrelationsfunktion.

$$g(t, \tau) = \langle y(t) y(t + \tau) \rangle .$$

Diese wird von uns "Reduzierte Korrelationsfunktion" genannt. Die Subtraktion, d. h. die Bildung der Reduzierten Korrelationsfunktion, bedeutet bei System I (Abb. 3, Ig) und vor allem System II (Abb. 4, IIg) eine erkennbare Verbesserung. Die jetzt sichtbaren Strukturen zeigen deutlich eine Oszillation an. Aber nun taucht das oben erwähnte 2. Problem auf. Es bleiben trotz der Mittelung noch sehr starke Unregelmäßigkeiten, so daß eine Periodendauer nicht verlässlich entnommen werden kann.

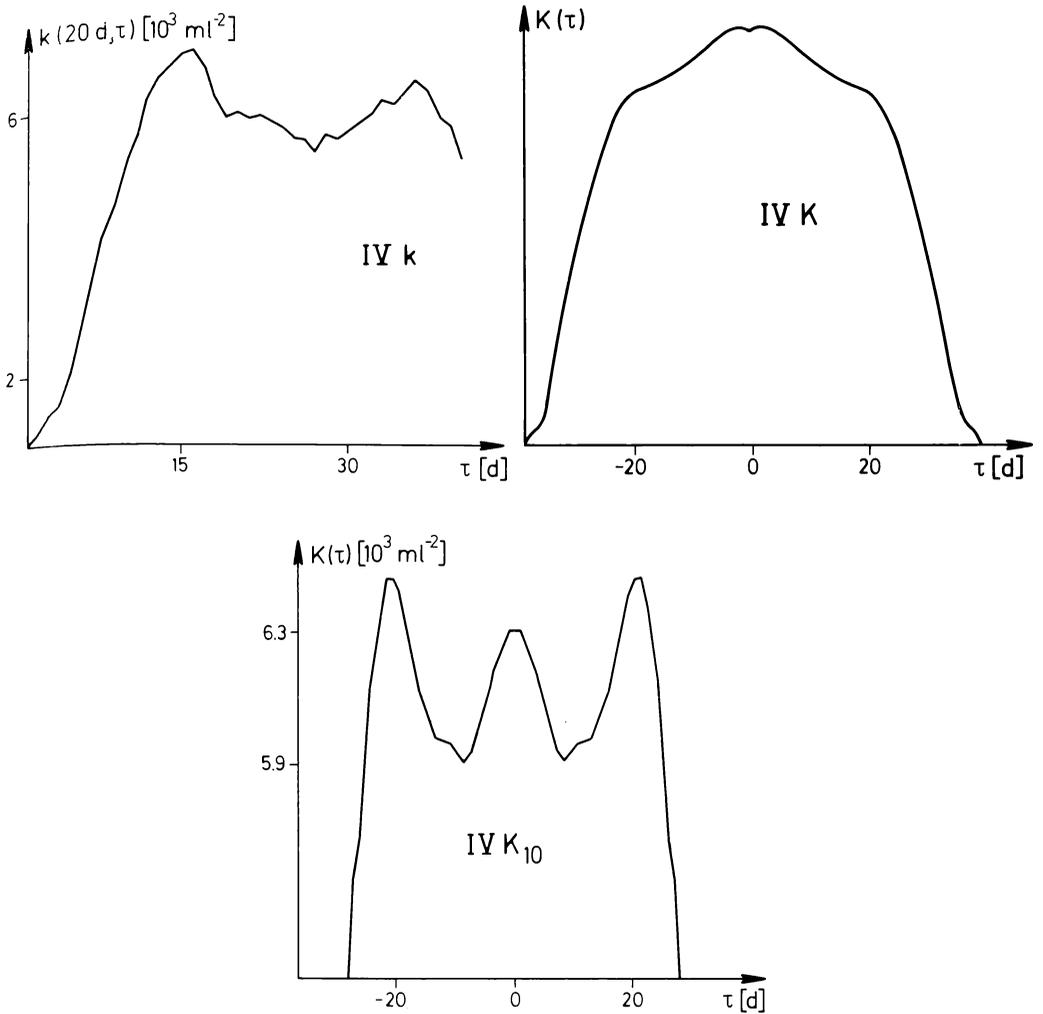


Abb. 6: Auswertung für System IV (15°C):  
 k) Korrelationsfunktion  
 K) Zeitgemittelte Korrelationsfunktion  
 $K_{10}$ ) Korrelationsfunktion, gemittelt über Zeit  $T \geq 10$  d.

### 2.23 Zeitmittelung

Diesem Problem soll dadurch begegnet werden, daß die Fluktuationen durch eine zusätzliche Mittelung geglättet werden. Wir benutzen die Eigenschaft der Stationarität.

Dies bedeutet, daß

$$k(t_1, \tau) = k(t_2, \tau) = \frac{1}{2} [k(t_1, \tau) + k(t_2, \tau)] = \frac{1}{L} \sum_{\alpha=1}^L k(t_\alpha, \tau).$$

Das heißt, wir können bei zwei gleichen Ausdrücken von jedem die Hälfte - bei L gleichen Größen von jedem den L-ten Teil - nehmen und addieren, ohne etwas zu verändern. Den letzten Ausdruck können wir auch als Mittelung über die Zeiten t interpretieren. Da  $k(t, \tau)$  im stationären Zustand nicht von t abhängt, kann eine Mittelung über t nichts verändern. Sind noch Abhängigkeiten von t durch das Rauschen vorhanden, so werden sie durch diese zusätzliche Zeitmittelung verringert.

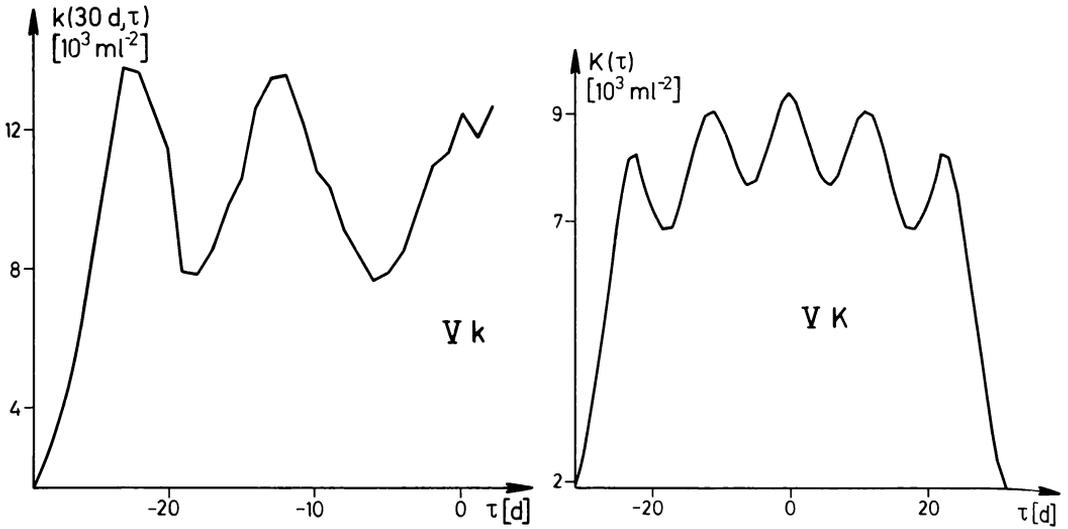


Abb. 7: Auswertung für System V (oszillierende Temperatur):  
 k) Korrelationsfunktion,  
 K) Zeitgemittelte Korrelationsfunktion

Die "zeitgemittelten Korrelationsfunktionen" bezeichnen wir mit großen Buchstaben:

$$K = \frac{1}{L} \sum_{\alpha=1}^L k(t_{\alpha}, \tau), \quad G = \frac{1}{L} \sum_{\alpha=1}^L g(t_{\alpha}, \tau).$$

Bei System I (Abb. 3, IG) erhalten wir nun eine glatte Kurve für die zeitgemittelte Reduzierte Korrelationsfunktion. Hier läßt sich aus den Extrema eine Periodendauer von 15 d entnehmen. Ähnliches finden wir bei System V (oszillierende Temperatur, Abb. 7, V<sub>k</sub> und V<sub>K</sub>). Aus der Korrelationsfunktion wird durch Zeitmittelung eine Bestimmung der Periodendauer von 11 Tagen möglich. Eine Bildung der Reduzierten Korrelationsfunktion ist hier nicht nötig. Bei System II mit nicht erneuertem Medium ist die durch die Stationarität begründete Zeitmittelung nicht sinnvoll, da dort die Population durch die Milieuvergiftung rasch ausstirbt.

Trotzdem wollen wir uns überlegen, was eine solche Zeitmittelung außerhalb der Stationarität bewirken kann. Zeitmuster können durch eine Mittelung höchstens verloren gehen, aber neue können dadurch nie entstehen. Bleiben also bei dieser Zeitmittelung Strukturen wie oben bei System I und V übrig, so sind diese von stationärer Art und sollten somit systemimmanent sein.

Sehen wir uns die zeitgemittelte Korrelationsfunktion  $K(\tau)$  bei System IV (15°C) an (Abb. 6, IV<sub>K</sub>), so verschwinden, wie befürchtet, die bei der Korrelationsfunktion  $k(t, \tau)$  (Abb. 6, IV<sub>k</sub>) noch sichtbaren Strukturen fast ganz. Wir haben über alle Zeiten - also auch die ganz frühen - gemittelt. Mitteln wir nur über spätere Zeiten, die näher an der Stationarität liegen, so ist dort dieses Verfahren eher gerechtfertigt. In Abb. 6 (IV  $K_{10}$ ) ist über Zeiten ab dem 10. Tag gemittelt. Die Strukturen treten wieder deutlich hervor. Allerdings ist die Dauer der Untersuchung zu kurz, um einen verlässlichen Wert für die Periodendauer zu finden. Er dürfte bei etwa 21 Tagen liegen.

Man kann mit den dargelegten Methoden noch weitere Untersuchungen anstellen. So lassen sich noch zusätzliche Charakteristika finden, z. B. durch Anwendung einer Fourier-Transformation (HALBACH 1979). Die hier dargelegten Methoden zur Aufdeckung zeitlicher Muster lassen sich analog auch auf räumliche Muster anwenden.

## Literatur

- BEUTER K., WISSEL C., HALBACH U., 1979: Correlation and spectral analysis of population dynamics of the rotifer *Brachionus calyciflorus* Pallas. In: (Ed. Chapman D.G., Galucci V.F.) Quantitative population dynamics. Int. Stat. Ecol. Programme 13.
- HALBACH U., 1969: Das Zusammenwirken von Konkurrenz und Räuber-Beute-Beziehungen bei Rädertieren. Verh. Deut. Zool. Ges., Zool. Anz. Suppl. 33: 72-79.
- HALBACH U., 1970: Einfluß der Temperatur auf die Populationsdynamik des planktischen Rädertieres *Brachionus calyciflorus*. Oecologia 4: 167-207.
- HALBACH U., BURKHARDT H.-J., 1972: Sind einfache Zeitverzögerungen die Ursache für periodische Populationsschwankungen? Vergleich experimenteller Untersuchungen an *Brachionus calyciflorus* Pallas mit Computer-Simulationen. Oecologia 9: 215-222.
- HALBACH U., 1973: Life table data and population dynamics of the rotifer *Brachionus calyciflorus* Pallas as influenced by periodically oscillating temperature. In: (Ed. Wieser W.) Effects of temperature on ectothermic organisms. Berlin (Springer): 217-228.
- HALBACH U., 1979: Strategies in population research exemplified by rotifer population dynamics. Fortschr. Zool. 25: 1-27.

## Adressen:

Prof. Dr. Christian Wissel  
Fachbereich Physik  
Universität Marburg  
Renthof 6

D-3550 Marburg

Dr. K. Beuter  
Battelle-Institut  
Am Römerhof 35

D-6000 Frankfurt

Prof. Dr. Udo Halbach  
Arbeitskreis Ökologie  
Fachbereich Biologie Universität  
Siesmayerstr. 70

D-6000 Frankfurt

# 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: 1980

Band/Volume: [8\\_1980](#)

Autor(en)/Author(s): Wissel Christian, Beuter Karl, Halbach Udo

Artikel/Article: [Analyse der Populationsdynamik von Rotatorien mittels Korrelationsfunktionen 271-279](#)