

Kohortentrennung einer Daphnienpopulation (*Daphnia pulex*) in Kleinteichen

Gabriele Heisig

The development of zooplankton populations (*Daphnia pulex*) in artificial ponds is shown. The interactions between food-supply and reproduction are of great importance, sudden high phytoplankton concentrations lead to increasing egg-formation. Formation of cohorts can be observed and pursued; the exact identification of the cohorts is possible by applying probit analysis. The growth of the cohorts is described and some factors are tested which can influence growth, such as temperature, food-supply and body-size. A multiple linear regression analysis significantly shows that water temperature and food-supply do not influence growth, but there is a strong dependancy on body-size.

Daphnia pulex, growth, cohorts, temperature, body-size, food-supply, micro-habitats.

1. Einführung

Im Rahmen einer umfangreichen Untersuchung zur Limnologie von Kleinteichen wurde das darin befindliche Zooplankton (*Daphnia pulex*) unter dem Aspekt der Produktionssteigerung bearbeitet. Verschiedene Parameter wurden auf ihren Einfluß auf die natürliche Daphnienpopulation untersucht, insbesondere unter dem Aspekt der Erhöhung der Daphniendichte (HEISIG 1979). Kleinteiche sind ein abgegrenztes Ökosystem, und die einzelnen Parameter sind leicht erfassbar; dennoch unterliegen sie den im Freiland auftretenden, ständig wechselnden Einflüssen.

Für die hier verwendeten Kleinteiche liegen sowohl die chemischen Parameter, die Biomasse des Phytoplanktons, als auch die meteorologischen Daten vor. Alle diese Faktoren wirken auf die Bestandsdichte der Daphnien. Durch die Anwendung populationsdynamischer Modelle wird z. B. der Einfluß der Temperatur für die Entwicklungszeit der Eier mit anschließender Änderung der Populationsstärke deutlich. Bei vielen Organismen wird die Fortpflanzungsperiode von Umweltfaktoren gesteuert; synchrones Schlüpfen wird durch Milieufaktoren ausgelöst (MEIJERING 1972), die als Zeitgeber fungieren (ASCHOFF 1954, nach MEIJERING 1972). Wechselnde Außenbedingungen bewirken im allgemeinen asynchrones Schlüpfen; dies führt langfristig zu inhomogenen Populationsstrukturen.

Beim Fehlen distinkter Entwicklungsstufen und bei kontinuierlicher Fortpflanzung ist eine exakte Erfassung des Individualwachstums unter Freilandbedingungen sehr erschwert. Als einzige Möglichkeit bietet sich bisher die genaue Analyse der jeweils vorliegenden Alters- und Größenstrukturen an, doch kann eine Zuordnung nur sehr ungenau durchgeführt werden (ANDERSON 1932; METZ 1973; ARGENTESI et al. 1974).

Immer wieder aber - auch bei kontinuierlicher Fortpflanzung - lassen sich im Freiland Phasen erhöhter Eibildung von reproduktionsärmeren Zeiten unterscheiden; dies führt zu Änderungen in der Populationsstärke und ermöglicht in vielen Fällen, eine Gruppe gleich alter bzw. gleich großer Tiere in deren Individualwachstum über einen längeren Zeitraum zu verfolgen. Nach EDMONDSON (1971) wird eine Gruppe von Tieren, die während eines begrenzten Zeitraumes geboren werden, als Kohorte bezeichnet. Im folgenden wird versucht, die erwähnten Vorgänge im Ökosystem Teich für *Daphnia pulex* aufzuzeigen und eine Möglichkeit zur genauen Identifizierung einzelner Kohorten dazustellen.

2. Ergebnisse

2.1 Schwankungen der Daphnienpopulation im Kleinteich

Die Beziehungen zwischen Phyto- und Zooplankton sind schon häufig diskutiert worden; die im Kleinteich auftretenden Wechselbeziehungen sind in Abb. 1 dargestellt. Im linken Teil der Abb. 1 sind die Verhältnisse bei geringem Nahrungsangebot wiedergegeben, während im rechten Teil die Beziehungen bei Verbesserung der Nahrungssituation aufgetragen sind. Als Maß für die Phytoplanktonbiomasse ist der Gehalt an Chlorophyll 'a' angegeben, wobei es sich hier überwiegend um von Daphnien sehr gut ingestierbare Chlorophyceen handelt (INFANTE 1973). Bei sinkendem Nahrungsangebot, d.h. abnehmendem Chlorophyllgehalt im April (Abb. 1, links), tritt eine stetige Abnahme der Daphniendichte und der Daphnienbiomasse auf (Abb. 1, links, Mitte). Auch die Eibildung geht zusehends zurück; sowohl der prozentuale Anteil eitrager Daphnien an der Gesamtpopulation als auch die Anzahl der Eier im Brutraum verringern sich (Abb. 1, links unten). Die Verschlechterung der Ernährungssituation führt zu einer zunehmenden Überalterung in der Daphnienpopulation: aus den Größenverteilungen wird deutlich, daß der Anteil junger Tiere immer geringer wird.

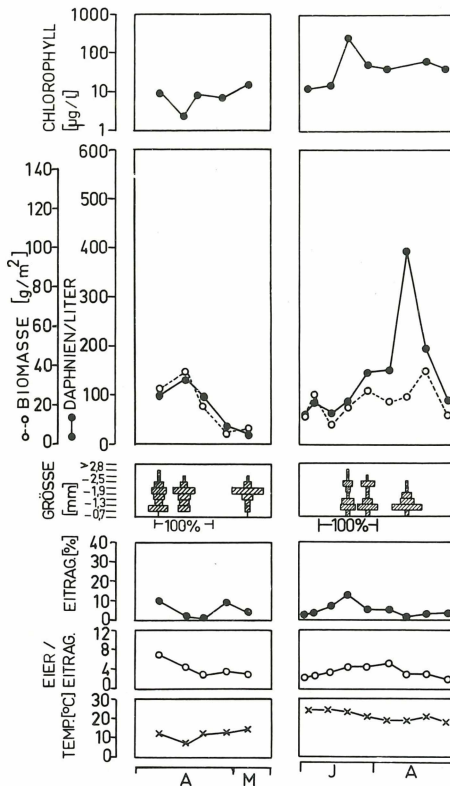


Abb. 1: Wechselwirkung zwischen Phyto- und Zooplankton beim Auftreten eines Chlorophyll-Minimums (links) bzw. -Maximums (rechts).

Von oben nach unten sind angegeben:

Chlorophyllgehalt in µg/Liter

Individuendichte als Anzahl Daphnien pro Liter

Daphnien-Biomasse in g/m² (die Biomasse wird mit einer Längen-Gewichts-Relation nach POTT (unveröff.) berechnet)

Größenverteilung der Daphnien

Anzahl eitragender Daphnien in % der Population

Anzahl der Eier pro eitragende Daphnie

Wassertemperatur in °C

Zeitangabe in Monaten.

Eine plötzliche Verbesserung der Ernährungslage im Juli (Abb. 1, rechts) führt zu einer Zunahme der Daphniendichte im Kleinteach, bedingt durch eine Erhöhung der Reproduktion; sowohl der prozentuale Anteil Eitragender als auch die Anzahl der Eier pro Eitragende steigt. Die Zunahme in der Eibildung bewirkt eine auffallende Veränderung der Größenstruktur: im August überwiegen eindeutig die Neonaten. So ist auch der gegenüber der Daphniendichte verzögerte Anstieg der Daphnienbiomasse zu erklären, da die kleinen Daphnien ein geringeres Gewicht aufweisen als größere Tiere.

An Hand der Größenverteilungen innerhalb der Populationen lassen sich direkt Veränderungen der Lebensbedingungen erkennen; Populationsstrukturen stellen ein wichtiges Indiz für die Wachstumsfähigkeit einer Daphnienpopulation im Freiland dar. Im folgenden wurden deshalb die Änderungen in der Größenverteilung der Daphnienpopulation über einen längeren Zeitraum näher untersucht. In Abb. 2 ist die Änderung der Altersstruktur der Daphnien im Zeitraum von einem Monat aufgetragen. Die Größe der Daphnien ist mit einer Meßgenauigkeit von 0.1 mm angegeben; jedem der einzelnen Größenverteilungsbilder lag eine genügend große Anzahl Daphnien zugrunde, d.h. pro Stichprobe wurden mindestens 200 Daphnien einzeln vermessen. Alle hier dargestellten Größenverteilungen weisen eine sehr inhomogene Struktur auf. Es lassen sich zwar Verschiebungen von Altersgruppen erkennen, eine eindeutige Zuordnung - entsprechend dem Wachstum - ist aber sehr erschwert.

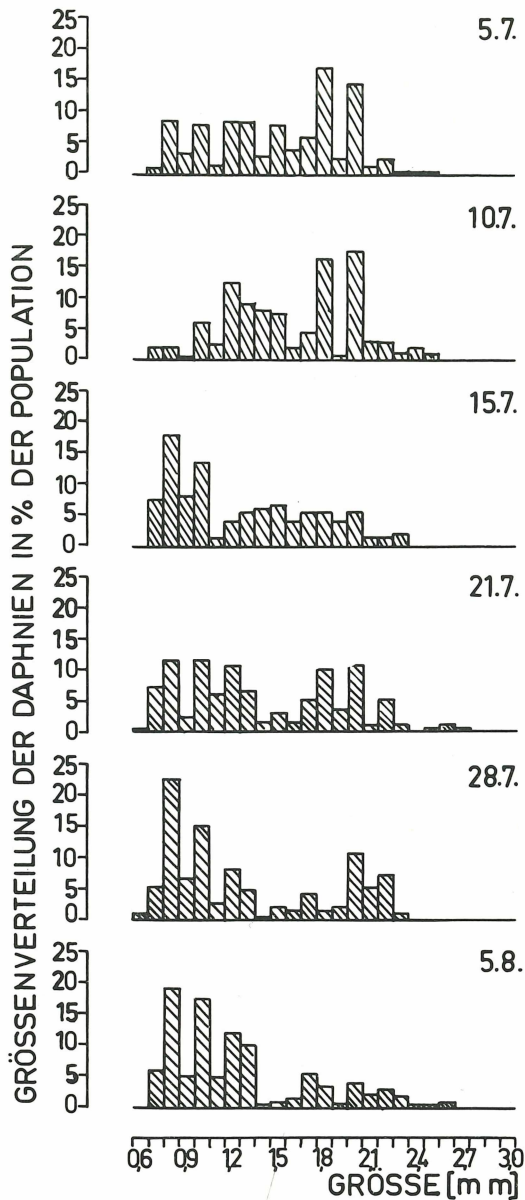


Abb. 2: Änderung der Größenverteilung der Daphnien in % der Population im Teich vom 5.7. bis zum 5.8.
Die Größe der Daphnien entspricht dem Abstand zwischen dem Scheitel bis zum Ansatz der Spina.

2.2 Eine Methode zur Kohortentrennung der Daphnien

Die in Abb. 2 dargestellten Häufigkeitsverteilungen lassen keine detaillierteren Aussagen über die Änderung des strukturellen Zustandes einer Population zu; im folgenden ist am Beispiel des 15. 7. eine Methode beschrieben, die Größenverteilung der Daphnienpopulation zu analysieren (Abb. 3). In der Häufigkeitsverteilung (Abb. 3a) lassen sich drei Teilgruppen voneinander unterscheiden: eine Gruppe kleiner Daphnien mit einer mittleren geschätzten Größe von ca. 0.9 mm und zwei Gruppen größerer Daphnien von ca. 1.5 und 1.9 mm Körpergröße, die sich überlagern. Bei Stichprobenfängen liegen im allgemeinen Normalverteilungen zugrunde (SACHS 1972); die drei oben genannten Teilgruppen der Daphnienpopulation können ausreichend genau durch Normalverteilungen beschrieben werden.

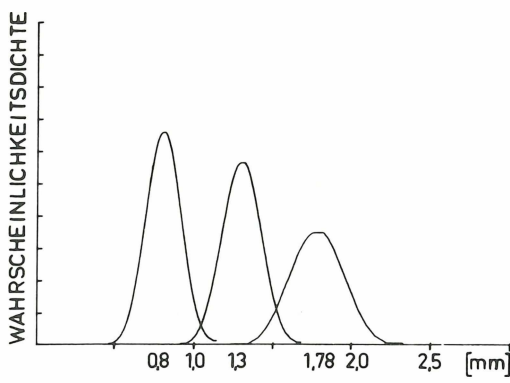
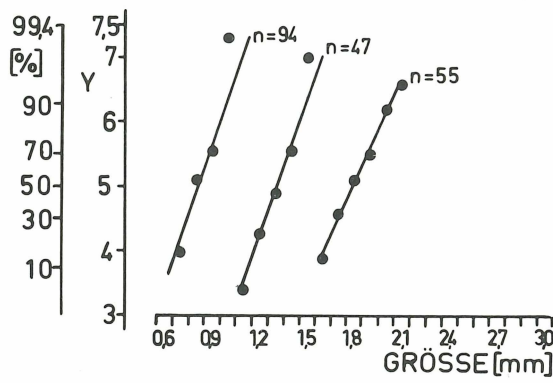
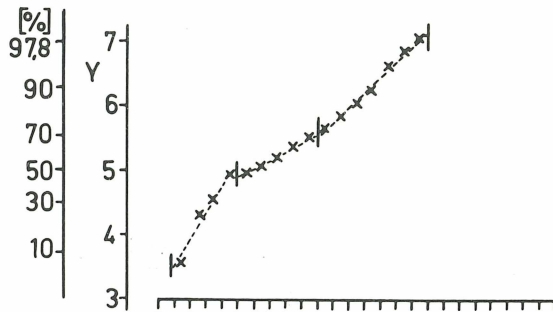
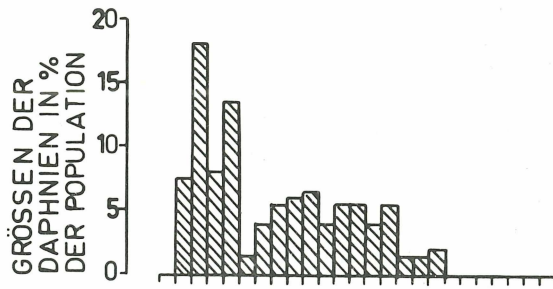


Abb. 3: a) Größenverteilung der Daphnien in % der Population am 15.7.
 b) Aufsummierte Größenverteilung der Daphnien in %, dargestellt als Probits (Y)
 c) Über die linearen Bereiche von Abb. 3b sind isolierte Probit-Geraden in Abhängigkeit von der Daphniengröße berechnet und dargestellt
 d) Normalverteilungen der Probit-Geraden aus Abb. 3c, aufgetragen als Wahrscheinlichkeitsdichte gegen die Daphnien-Größe.

Eine Möglichkeit zur Berechnung von Normalverteilungen ist die Probitanalyse (FINNEY 1977). In Abb. 3b sind die aufsummierten Prozentwerte der Häufigkeitsverteilung im Probitsystem aufgetragen, neben den Prozentwerten sind die dazugehörigen Probits (Y) angegeben. Bei einer linearen Funktion im Probitsystem liegt für diesen linearen Bereich eine Normalverteilung vor. In Abb. 3b werden drei getrennte lineare Bereiche ersichtlich, d.h. die Daphnienpopulation vom 15.7. läßt sich durch drei verschiedene Normalverteilungen beschreiben. Über diese Versuchsdaten können Probitgeraden berechnet werden, um die Funktion der zugrunde liegenden Normalverteilung zu bestimmen und die Anpassung der Versuchswerte an die Gerade zu testen. Die drei berechneten Probitgeraden sind in Abb. 3c mit der dazugehörigen Anzahl an Tieren dargestellt. Ein Probit von 5 umfaßt 50 % der vorhandenen Tiere und gibt den Mittelpunkt der Normalverteilung an; nähere Angaben zur Probitanalyse finden sich bei FINNEY (1977). In Abb. 3d sind die drei vorliegenden Normalverteilungen vom 15.7. aufgetragen; es wird ersichtlich, daß sich die Daphnienpopulation an diesem Tag aufteilt in drei signifikante Teilgruppen mit den mittleren Größen von $0.806 \text{ mm} \pm 0.008$; $1.301 \text{ mm} \pm 0.012$ und $1.785 \text{ mm} \pm 0.015$ Körperlänge.

An Hand der angewandten Probitanalyse wird es also möglich, den Mittelpunkt der Normalverteilung und somit die mittlere Größe einer Teilpopulation exakt zu erfassen, während bei der Häufigkeitsverteilung zwar eine Teilpopulation erkannt, die mittlere Größe aber nur willkürlich und ungenau festgelegt werden kann.

2.3 Wachstum der Daphnienkohorten

Die vorliegenden Größenverteilungen wurden an Hand der Probitanalyse in regelmäßigen Zeitabständen untersucht und die Normalverteilungen der einzelnen Teilgruppen berechnet. Durch diese Methode läßt sich das Weiterwachsen einzelner Kohorten verfolgen. In Abb. 4 ist der Wachstumsverlauf einer Kohorte für den in Abb. 2 bereits dargestellten Zeitraum vom 5.7. bis zum 5.8. aufgetragen. Die erste Teilgruppe weist eine mittlere Größe von 1.5 mm auf. Diese Kohorte wächst weiter, indem der Mittelpunkt der Normalverteilung sich zu größeren Größen verschiebt; hierbei werden die Normalverteilungen breiter und flacher durch erhöhtes Auseinanderwachsen. Auftretende Mortalität der großen Daphnien führt zu einer schmalen Normalverteilung, da die größeren Tiere dieser Kohorte bereits gestorben und kleinere nachgewachsen sind; dies tritt in diesem Fall bei einer mittleren Körpergröße von 2 mm auf. Die Normalverteilung mit einem Mittelpunkt von 2.23 mm weist nur noch eine sehr geringe Signifikanz auf, da ihr, bedingt durch Mortalität, nur noch 7 Tiere zugrunde liegen gegenüber im Mittel 56 bei den vorangegangenen Normalverteilungen. Solche nur wenig signifikanten Normalverteilungen gingen in die weiteren Betrachtungen nicht mit ein.

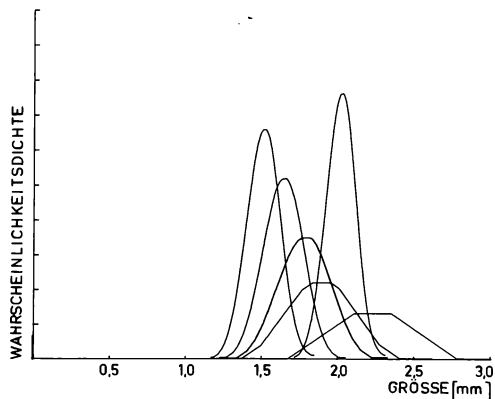


Abb. 4: Weiterwachsen einer Daphnienkohorte.

Aufgetragen sind die berechneten Normalverteilungen als Wahrscheinlichkeitsdichte in Abhängigkeit von der Größe der Daphnien vom 5.7. bis zum 5.8.

Wird für die vorliegenden Teilgruppen aller Probenstage der Mittelpunkt der jeweiligen Normalverteilung gegen die Zeit aufgetragen, so ergeben sich typische Wachstumskurven der einzelnen Kohorten, wie es in Abb. 5 für den hier untersuchten Zeitraum dargestellt ist. In der Regel befinden sich ca. drei Kohorten nebeneinander im Kleinteich, deren Wachstumsverlauf verfolgt werden kann. Beim Nachwachsen junger Daphnien kann es mitunter auch zu mehreren, nebeneinander lebenden Kohorten kommen, wie es hier die Verhältnisse am 28.7. deutlich zeigen. Die in Abb. 4 dargestellten Normalverteilungen entsprechen der zweiten Wachstumskurve

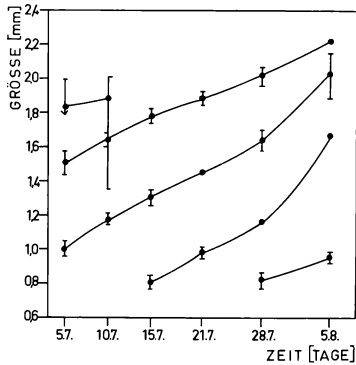


Abb. 5: Wachstumsverlauf mehrerer Kohorten.

Aufgetragen ist die Größe der Daphnien gegen die Zeit; angegeben ist der 95 %ige Vertrauensbereich.

mit einer Daphnienlänge von 1.5 mm am 5.7. bis zu 2.2 mm am Ende des Untersuchungszeitraumes. Durch die hier dargestellte Methode wird es also möglich, die Entstehung und das Wachstum einer Kohorte im Kleinteach über einen beliebig langen Zeitraum zu verfolgen.

2.4 Die Bedeutung verschiedener Faktoren für das Wachstum

Die Verschiebung der Mittelpunkte der Normalverteilungen beschreibt das individuelle Wachstum einer Daphnie. In einem Freilandteich unterliegen die Tiere auch äußeren Faktoren, die das Wachstum positiv oder negativ beeinflussen können. Im weiteren wurden deshalb die Zuwachswerte der Daphnien in Beziehung zu einigen Faktoren gesetzt, die von Bedeutung für das individuelle Wachstum sein können. Für die folgenden Darstellungen wurden nur hoch gesicherte Zuwachswerte verwendet, d.h. einerseits war der Verlauf der Normalverteilungen eindeutig erklärbar, wie für Abb. 4 erläutert, und andererseits änderte sich die Anzahl der Tiere unter einer Normalverteilung während des Weiterwachsens nur geringfügig oder blieb konstant. Ein wichtiger Parameter im Freiland ist die jahreszeitlich bedingte Schwankung der Wassertemperatur. Der tägliche Zuwachs an Daphnienkörperlänge ist in Abb. 6 in Abhängigkeit von der Temperatur dargestellt. Angegeben ist ein Temperaturbereich von ca. 6 bis 26°C. Deutlich wird die starke Streuung der einzelnen Zuwachswerte, die keine signifikante, positive Korrelation zur Temperatur aufweisen. Eine Abhängigkeit der Wachstumsgeschwindigkeit von der Temperatur ist aus diesem Datenmaterial also nicht nachweisbar; die durchgezogene Linie kennzeichnet die mittlere Wachstumsgeschwindigkeit von 7 bis 24°C. Zuwachswerte unter 7 und über 24°C wurden nicht mit berücksichtigt, da diese Werte eventuell fern vom Temperaturoptimum liegen und deutlich geringer sind. Diese Darstellung beschreibt das individuelle Wachstum der Daphnien und nicht das Populationswachstum. Die Zunahme der Dichte einer Daphnienpopulation ist temperaturabhängig, da die Entwicklungszeit der Eier einem starken Temperatureffekt unterliegt (ELSTER & SCHWOERBEL 1970).

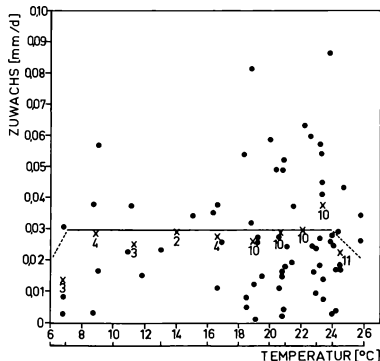


Abb. 6: Zuwachs (mm/Tag) in Abhängigkeit von der Wassertemperatur (°C).

Die Kreuze markieren die Mittelwerte mit den entsprechenden Gewichts-faktoren.

Neben exogenen Faktoren können aber auch endogene das Wachstum beeinflussen. In Abb. 7 ist der Zuwachs in Abhängigkeit von der Größe der Daphnien aufgetragen; deutlich wird, daß das Wachstum der Daphnien größenabhängig ist. Der Zuwachs in Abhängigkeit von der Größe kann durch eine Optimumkurve beschrieben werden. Nach dem Schlüpfen nimmt die Wachstumsgeschwindigkeit zu bis zu einer Körperlänge von ca. 1.4 mm, größere Tiere weisen geringere Zuwachswerte auf.

Die Reproduktion der Teichdaphnien setzt bei einer Körperlänge von 1.7/1.8 mm ein, wie im oberen Teil der Abb. 7 an Hand der schraffierten Säulen als Anzahl Eier bzw. Ehipprien pro Daphnie deutlich wird. Das Optimum im Zuwachs tritt aber schon eher ein; eine Erklärung hierfür könnte sein, daß schon vor der sichtbaren Eibildung die vorhandene Energie mehr in die Reproduktion eingeht als in das eigene Wachstum.

Zur Klärung, welcher der Parameter vorrangig in der Bedeutung für das Wachstum ist, wurden für den in Abb. 7 aufgetragenen linearen Bereich von 0.7 bis 1.4 mm Körperlänge alle Werte einer multiplen linearen Regressionsanalyse unterworfen. Die Faktoren Wassertemperatur, Chlorophyll'a'-Gehalt, Phytoplanktonzellichte und Größe der Daphnien wurden als Einflußgrößen in Beziehung zur Zielgröße 'Zuwachs' gesetzt. Da der Chlorophyllgehalt und die Phytoplanktonzellichte als Maß für das Nahrungsangebot voneinander abhängige Variablen darstellen, wurden zwei getrennte multiple Regressionsanalysen gerechnet. Als Lösung der allgemeinen Formel

$$Y_G = b_O + b_L x_L + b_T x_T + b_{Chl} x_{Chl} \quad [1]$$

bzw.

$$Y_G = b_O + b_L x_L + b_T x_T + b_{ZZ} x_{ZZ} \quad [2]$$

Y_G = Zuwachs (mm/d);

b_O = Konstante;

L = Länge der Daphnien;

T = Wassertemperatur;

Chl = Gehalt an Chlorophyll 'a';

ZZ = Phytoplanktonzellzahl;

erhält man die partiellen Regressionskoeffizienten 'b', aus deren Größe die Bedeutung der Einflußgrößen für die Zielgröße Zuwachs entnommen werden kann.

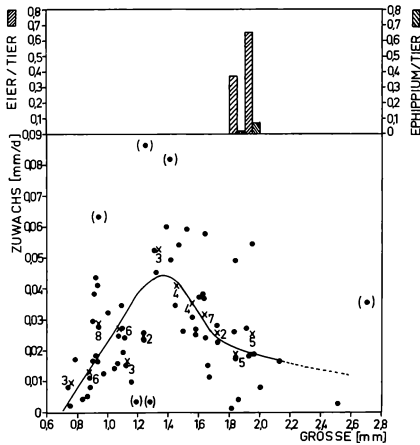


Abb. 7: Zuwachs (mm/Tag) in Abhängigkeit von der Körpergröße der Daphnien. Die Kreuze markieren die Mittelwerte mit den entsprechenden Gewichtsfaktoren. Die Optimumkurve wurde freihändig gezeichnet. Oben: Anzahl Eier pro Daphnie und Anzahl Ehipprien pro Daphnie.

Für [1] lautet diese Beziehung

$$Y_G = -0.0333 + 0.0384x_L + 0.0010x_T - 0.0000x_{Chl} \quad [3]$$

und für [2]

$$Y_G = -0.0199 + 0.0230x_L + 0.0012x_T - 0.0000x_{ZZ} \quad [4]$$

Als Signifikanztest wurden alle Werte einer Varianzanalyse nach WEBER (1972) unterworfen, wobei die Korrelation von [3] mit

$$\hat{F} = 4.88 > 2.92_{F_3;30;0.05} \quad (P < 5 \%)$$

und die von [4] mit

$$\hat{F} = 3.09 > 2.90_{F_3;32;0.05} \quad (P < 5 \%)$$

auf dem 95 %-Niveau signifikant ist.

Für das Nahrungsangebot konnte keine Korrelation zum Wachstum nachgewiesen werden; in beiden Regressionsanalysen [3] und [4] ist der partielle Regressionskoeffizient des Chlorophyllgehaltes und der Phytoplanktonzellsdichte gleich Null. Weiterhin ist aus [3] und [4] ersichtlich, daß eine positive Korrelation zwischen dem Zuwachs und der Wassertemperatur besteht, der partielle Regressionskoeffizient der Temperaturabhängigkeit ist jedoch in beiden Gleichungen mit 0.001 so klein, daß im Teich die Bedeutung der Temperatur für das individuelle Wachstum nach dem Schlüpfen zu vernachlässigen ist. Einen wesentlich höheren Wert weisen die partiellen Regressionskoeffizienten der Größenabhängigkeit mit 0.038 bzw. 0.023 in beiden Strukturanalysen auf.

Aus der berechneten Korrelation wird deutlich, daß von den hier untersuchten Einflußgrößen dem Faktor 'Körpergröße' die größte Bedeutung für das individuelle Wachstum einer Teichdaphnie zukommt, während die Wassertemperatur und das Nahrungsangebot kaum bzw. ohne Einfluß sind.

3. Diskussion

Die im Kleinteich auftretenden Wechselbeziehungen zwischen Phyto- und Zooplankton beeinflussen das Wachstum der Daphnienpopulation. Eine Verbesserung der Ernährungslage hat eine Zunahme der Reproduktion zur Folge; hierbei kommt dem im Teich vorhandenen Phytoplankton eine wesentlich größere Bedeutung zu als den Bakterien (vgl. EDMONDSON 1964; KRYUTCHKOVA, SLÁDEČEK 1968). EDMONDSON (1964) fand eine direkte Abhängigkeit zwischen Phytoplankton und Reproduktion, wobei die Reaktion mit einer Zeitverzögerung eintritt. Die Schwankungen im Nahrungsangebot wirken somit als bestandsregelnde Größen auf die Population. Zeiten erhöhter Eibildung müssen zu Gruppierungen gleichaltriger Tiere führen, die dann Kohorten bilden. Das Vorhandensein von Kohorten läßt sich an Hand von häufig durchgeführten Stichprobenfängen und den jeweils exakt aufgetragenen Größenverteilungen erkennen. Quantitative Aussagen zum Wachstum dieser Kohorten sind aber meist mit sehr vielen Fehlern behaftet, da die mittlere Größe nur willkürlich und ungenau festgelegt werden kann (vgl. ANDERSON 1932; METZ 1973; ARGENTESI et al. 1974). Durch die Anwendung der Probitanalyse wird es möglich, das Wachstum von Daphnienkohorten unter Freilandbedingungen genauer sowie statistisch gesichert zu untersuchen.

Bisher wurde das Wachstum von Daphnien meist in Laborkulturen unter standardisierten Bedingungen an Hand von Häutungsstadien untersucht (ANDERSON et al. 1937; ANDERSON, JENKINS 1942; KRYUTCHKOVA, SLÁDEČEK 1968); für Freilanddaphnien liegen nur wenige Daten vor (MEIJERING 1972; 1975). Es zeigt sich eine starke Variabilität im Wachstum, die von äußeren Faktoren abhängt (ANDERSON et al. 1937). Das in Abb. 5 dargestellte Wachstum gleichzeitig im Kleinteich lebender Kohorten zeigt den für Daphnien typischen Verlauf (ANDERSON et al. 1937; KRYUTCHKOVA, SLÁDEČEK 1968). Die im Freiland lebenden Daphnien weisen eine geringere individuelle Wachstumsrate auf als für Kulturtiere angegeben wird; z. B. zeigen die Teichdaphnien ein im Mittel um eine Zehnerpotenz verlangsamtes Wachstum verglichen mit den bei KRYUTCHKOVA, SLÁDEČEK (1968) angegebenen Wachstumsdaten für Kulturdaphnien. Diese verringerte Wachstumsrate beruht mit Sicherheit auf den im Freiland auftretenden, ständig wechselnden und schwankenden Umweltbedingungen; somit sind unter Laborbedingungen gewonnene Ergebnisse unbedingt durch Freilandexperimente auf ihre Allgemeingültigkeit hin zu überprüfen (KERSTING 1973).

Der Einfluß der Wassertemperatur auf das individuelle Wachstum nach dem Schlüpfen ist unbedeutend. Schon VOLTERRA (1926, nach MacARTHUR & BAILLIE, 1929) wies für *Daphnia longispina* nach, daß die Wachstumsgeschwindigkeit bei allen Temperaturen unverändert ist. Sie erklärte dieses Phänomen damit, daß der 'input' den bei tiefen Temperaturen 'trägen output' überragt. Somit erreicht bei tiefen Wassertemperaturen die Nettobilanz bezogen auf das Wachstum einen großen Betrag und bei höheren Temperaturen einen entsprechend kleineren Betrag. MacARTHUR, BAILLIE (1929) folgern daraus, daß das Wachstum vermutlich von verschiedenen Faktoren kontrolliert wird, vergleichbar mit hormonell gesteuerten Prozessen der Vertebraten. Mit Sicherheit wirken sich auch die im Freiland auftretenden Wechseltemperaturen auf das Wachstum der Daphnien aus, jedoch liegen hierzu für Cladoceren noch kaum Untersuchungen vor. Von Einfluß ist ferner die Photoperiodik, vor allem auf Häutungsraten planktischer Crustaceen (vgl. STROSS 1971).

Auch für das Nahrungsangebot konnte keine Abhängigkeit nachgewiesen werden, obwohl die Bedeutung für die Reproduktion eindeutig geklärt ist. Für die Dauer der Häutungen besteht dagegen keine Nahrungsabhängigkeit (PECHEN, 1970; nach STARKWEATHER, 1976); ebenso fand KRYUTCHKOVA (1973; nach STARKWEATHER, 1976) keine eindeutige Beziehung zwischen dem Nahrungsangebot und dem Wachstum bei Cladoceren. Eine negative Beeinflussung des Wachstums durch Nahrungsmangel ist vermutlich erst bei einer langanhaltenden schlechten Ernährungssituation gegeben. Im Teich aber treten starke Fluktuationen sowohl im Chlorophyllgehalt als auch in der Phytoplanktonzell-dichte auf, so daß Mangel an Nahrung immer nur kurzzeitig herrscht und als negativer Einfluß auf das Wachstum nicht wirksam wird (KRYUTCHKOVA, 1973; nach STARKWEATHER, 1976).

Das Wachstum ist deutlich abhängig von der Körpergröße, die Verlangsamung der Wachstumsgeschwindigkeit mit Beginn der Reproduktionsphase bei Cladoceren wurde bereits des öfteren beschrieben; ANDERSON (1932) wies für *Daphnia magna* nach, daß bei sigmoide-m Wachstumsvverlauf der Wendepunkt gekennzeichnet ist durch den Beginn der Eibildung, jedoch kann eine Senkung der Wachstumsrate schon vor der Eibildung auftreten. Somit ist das individuelle Wachstum der Daphnien unter Freilandbedingungen sehr stark durch endogene Faktoren gesteuert; dies wird in dem größenabhängigen Wachstumsverlauf deutlich. Dagegen konnte für die untersuchten exogenen Faktoren kein signifikanter Einfluß auf die individuelle Wachstumsrate nachgewiesen werden.

Literatur

- ANDERSON B.G., 1932: The number of pre-adult instars, growth, and variation in *Daphnia magna*. Biol. Bull. mar. Biol. Lab. 63: 81-98.
- ANDERSON B.G., LUMER H., ZUPANCIC jr. L.J., 1937: Growth and variability in *Daphnia pulex*. Biol. Bull. mar. Biol. Lab. 73: 444-463.
- ANDERSON B.G., JENKINS J.G., 1942: A time study of events in the life span of *Daphnia magna*. Biol. Bull. mar. Biol. Lab. 83: 260-272.
- ARGENTESI F., de BERNARDI R., di COLA G., 1974: Mathematical models for the analysis of population dynamics in species with continuous recruitment. Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 31: 245-275.
- ASCHOFF J., 1954: Zeitgeber der tierischen Tagesperiodik. Naturwiss. 41: 49-56.
- EDMONDSON W.T., 1964: The rate of egg production by rotifers and copepods in natural populations as controlled by food and temperature. Verh. Int. Ver. Limnol. 15: 673-675.
- EDMONDSON W.T., 1971: Reproductive rate determined indirectly from egg ratio. In: (Ed. Edmondson W.T., Winberg G.G.) A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters. 1st ed. Oxford/Edinburgh (Blackwell): 358 p.
- ELSTER H.-J., SCHWOERBEL I., 1970: Beiträge zur Biologie und Populationsdynamik der Daphnien im Bodensee. Arch. Hydrobiol. 38: 18-72.
- FINNEY D.J., 1977: Probit analysis. 3rd ed. London/New York/Melbourne (Cambridge UP): 333 p.
- HEISIG G., 1979: Mass cultivation of *Daphnia pulex* in ponds: the effect of fertilization, aeration, and harvest on the population development. Europ. Mariculture Soc. Spec. Publ. 4: 335-359.
- INFANTE A., 1973: Untersuchungen über die Ausnutzbarkeit verschiedener Algen durch das Zooplankton. Arch. Hydrobiol. Suppl. 42: 340-405.
- KERSTING K., 1973: The growth efficiency of *Daphnia magna*. II. Effect of temperature. Ph. D. Thesis, Univ. Amsterdam 6: 1-18.
- KRYUTCHKOVA N.M., SLÁDEČEK V., 1968: Quantitative relations of the feeding and growth of *Daphnia pulex obtusa* (KURZ) Scourfield. Acta Hydrobiol. 33: 47-64.
- KRYUTCHKOVA N.M., 1973: Effect of temperature and trophic conditions on the duration of Cladocera development. Hydrobiol. J. 9(2): 69-79 (russ.).
- MacARTHUR J.W., BAILLIE W.H.T., 1929: Metabolic activity and duration of life I. Influence of temperature on longevity in *Daphnia magna*. J. Exp. Zool. 53: 221-242.
- MEIJERING M.P.D., 1972: Tierische Zeitpläne in aquatischen Lebensräumen. Natur Museum 102: 411-420.
- MEIJERING, M.P.D., 1975: Life cycles and metabolic activity of *Daphnia*-populations in Arctic and Central-European biotopes. Verh. Int. Ver. Limnol. 19: 2868-2878.
- METZ H., 1973: Kohlenstoffinhalt, Aufnahme und Abgabe des Kohlenstoffes bei *Daphnia pulex*. Arch. Hydrobiol. Suppl. 42: 232-252.
- PECHEN G.A., 1970: Duration of development, fecundity and growth of *Daphnia hyalina* depending on the conditions of feeding. Zh. Obshch. Biol. 31: 710-720.
- SACHS L., 1972: Statistische Auswertungsmethoden. 3. Aufl. Berlin/Heidelberg/New York (Springer): 545 S.
- STARKWEATHER P.L., 1976: Influence of light regime on postembryonic development in two strains of *Daphnia pulex*. Limnol., Oceanogr. 21: 830-837.

- STROSS R.G., 1971: Photoperiod control of diapause in Daphnia. IV. Light and CO₂-sensitive phases within the cycle of activation. Biol. Bull. 140: 137-155.
- VOLTERRA L., 1926: Osservazioni in colture sull'accrescimento e sulla variabilita di Daphnia longispina e sull'influenza della temperatura sugli stessi. Boll. di pesca, di piscicoltura e di idrobiologia. Anno II (fasc. 1): 58-69 (ital.)
- WEBER E., 1972: Grundriß der biologischen Statistik. 7. Aufl. Stuttgart (Fischer): 706 S.

Adresse:

Dr. Gabriele Heisig
Limnologisches Institut Univ. Konstanz
Mainaustraße 212

D-7750 Konstanz-Egg

ZOBODAT - 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): Heisig (Heisig-Gunkel) Gabriele

Artikel/Article: [Kohortentrennung einer Daphnienpopulation \(*Daphnia pulex*\) in Kleinteichen 281-290](#)