

Untersuchungen zu den quantitativen und qualitativen Beziehungen innerhalb einer pelagischen Nahrungskette am Beispiel von *Coregonus fera*, *Daphnia pulicaria* und Phytoplankton

Günter Gunkel

Quantitative relationships of a pelagic food chain are discussed, consisting of *Chlorophyceae* and *Diatomeae*, *Daphnia pulicaria*, and *Coregonus fera*. Methodes for the determination of the ingestion rate of fish are given as well as parameters influencing the food conversion in fish. Qualitative interactions of the pelagic food chain are discussed being a consequence of predation and prey size selection. An artificial pond as model ecosystem is used to demonstrate the population dynamics of zooplankton related to predation and prey selection of planktophagous fish as well as the population dynamics of phytoplankton related to predation of herbivorous zooplankton.

Coregonus fera, *Daphnia pulicaria*, food chain, phytoplankton, population dynamics, predation.

1. Einführung

Die Betrachtung eines Ökosystems als eines dynamischen Systems aus Stoff- und Energietransportprozessen führte zu der Beschreibung der verschiedenen Trophieebenen als Grundlage biologischer Produktionsprozesse. Dieses Trophiekonzept ermöglichte Untersuchungen zur quantitativen Beschreibung der Energietransportvorgänge in einem Ökosystem; mittlerweile liegen auch für einige aquatische Systeme umfassende Analysen vor (u.a. Silver Springs: ODUM 1957, Lake Erken: NAUWERK 1963; s. WETZEL 1975, SCHWOERBEL 1977).

Die Populationsentwicklung und Sukzession eines Gliedes des aquatischen Nahrungskettengefüges wird seit einigen Jahren zunehmend auch unter dem Aspekt der Räuber-Beute-Beziehung innerhalb der Nahrungskette betrachtet. Verschiedene vorliegende Untersuchungen deuten darauf hin, daß durch selektives Freßverhalten der Räuber die Population der Beutetiere beeinflusst werden kann (s. WETZEL 1975, JACOBS 1978, NILSSON 1978); allerdings reichen die vorhandenen Daten noch nicht aus, die in einem aquatischen Nahrungskettengefüge möglichen Wechselbeziehungen zwischen diesen einzelnen Gliedern quantitativ zu beschreiben.

2. Material und Methodik

Im folgenden sollen quantitative und qualitative Beziehungen innerhalb einer pelagischen Nahrungskette dargestellt werden. Diese Untersuchungen werden an den Gliedern einer stark vereinfachten "Modellnahrungskette" durchgeführt, bestehend aus Primärproduzenten, Primärkonsumenten und Sekundärkonsumenten. Als Primärproduzenten sind besonders Chlorophyteen und Diatomeen berücksichtigt, d.h. vom Zooplankton gut ingestierbare Phytoplankter (INFANTE 1973, HEISIG 1979, 1980a). Die filtrierende Cladocere *Daphnia pulicaria* (z.T. auch *D. pulex* bezeichnet) ist ein intensiv untersuchter Vertreter der Primärkonsumenten (HEISIG 1979, 1980a, 1980b, 1980c, HEISIG-GUNKEL 1981). Als ein Vertreter der Sekundärkonsumenten wird der planktivore Coregone *Coregonus fera* J. (Sandfelchen) gewählt, über den ebenfalls zahlreiche Untersuchungen vorliegen (KAUSCH, ZIMMERMANN 1976; GUNKEL, KAUSCH 1979; GUNKEL 1979, 1980a, 1980b).

Hierbei wird im Gegensatz zu anderen Untersuchungen versucht, einige quantitative und qualitative Beziehungen in der Nahrungskette über die Ingestion der Endkonsumenten zu bestimmen. Dieses Verfahren soll es ermöglichen, die quantitativen und qualitativen Sukzessionen niederer Nahrungskettenglieder als mögliche Folge des Fraßdruckes durch Fische zu erfassen.

Die dreistufige "Modellnahrungskette" stellt nur einen Ausschnitt aus den unter natürlichen Bedingungen vorkommenden Nahrungskettengefügen dar, insbesondere ist die Rolle der Destruenten sowie die Bedeutung der Nährstoffkreisläufe nicht berücksichtigt; bei der gegebenen Fragestellung nach den quantitativen und qualitativen Beziehungen zwischen den verschiedenen trophischen Stufen der Nahrungskette ist diese Vereinfachung unumgänglich.

Die zugrundeliegenden Untersuchungen des Phyto- und Zooplanktons wurden durchgeführt in Kleinteichen (10 x 5 x 1.1 m), die der Ernährungsphysiologie der Felchen in Durchflußaquarien (300 l, Durchfluß 2 l/min) unter Laborbedingungen; weitere Angaben zur Methodik sind der angeführten Literatur zu entnehmen.

3. Quantitative Beziehungen innerhalb pelagischer Nahrungsketten

3.1 Bestimmung der Biomasse sowie der Ingestionsrate der Konsumenten

Die Bestimmung der quantitativen Beziehungen innerhalb einer Nahrungskette ist nur möglich, wenn die Größe der Population und die Ingestionsrate der verschiedenen Glieder der Nahrungskette ermittelt werden kann. Die Biomasse der Primärproduzenten und Primärkonsumenten kann leicht durch Probefänge bestimmt werden, während eine exakte Abschätzung der Populationsgröße der Fische als Sekundärkonsumenten außerordentlich schwierig und aufwendig ist. Die zur Verfügung stehenden Methoden - Markierung und Wiederfang, Fangauswertung systematischer Fänge - sind Gegenstand der fischereibiologischen Forschung (RICKER 1978); diese Verfahren können aber nur Schätzwerte für die Populationsgröße liefern, wenn die Fischpopulation nicht durch die angewendeten Methoden stark beeinflusst werden soll.

Daneben bereitet aber auch die Bestimmung der Ingestionsrate Schwierigkeiten. Für die Erfassung der Ingestion des filtrierenden Zooplanktons steht mit der Radioisotopentechnik eine gute, auch in situ anwendbare Methode zur Verfügung. Dagegen läßt sich die Ingestionsrate der Fische (= Ration) nicht in situ erfassen, so daß Schätzverfahren entwickelt worden sind, um die Größe der täglichen Ration zu bestimmen (DAVIES, WARREN 1971; KAUSCH 1972; MANN 1978).

Eine Methode basiert auf Füllung und Entleerungszeit des Magen-Darm-Traktes: Es werden Fische im Biotop gefangen und anschließend unter Laborbedingungen gehältert. In regelmäßigen Abständen wird die Füllung des Magen-Darm-Traktes bestimmt, und aus der Geschwindigkeit der Entleerung des Darmes kann die pro Tag aufgenommene Nahrungsmenge geschätzt werden.

Eine andere Methode basiert auf der Stickstoffbilanz: Hierzu wird der Stickstoffgehalt der Nahrungstiere und der Stickstoffanteil des Zuwachses bestimmt; parallel dazu wird in Experimenten unter Laborbedingungen der Verlust an Stickstoff über Exkretion und Faeces gemessen. Die Summe aus N-Zuwachs und N-Verlust kann als N-Gehalt der aufgenommenen Nahrung betrachtet werden. Allerdings liefern diese beiden Schätzverfahren nur Daten zur aktuellen Situation in einem Biotop und können nicht als Grundlage für Analysen in anderen Biotopen dienen.

Die verbreitetste Methode zur Bestimmung der Nahrungsaufnahme der Fische besteht darin, unter Laborbedingungen die Beziehung zwischen Zuwachs und verfütterter Ration zu erfassen. Verschiedene Parameter beeinflussen diese Beziehung und müssen ebenfalls quantitativ bestimmt werden.

Grundlage einer weiteren Methode ist eine vereinfachte Energiebilanzgleichung von WINBERG (1956),

$$R = E + F + G + Q_r \quad [1]$$

(R = Ration, E = Exkretion, F = Egestion, G = Zuwachs, Q_r = Routinestoffwechsel)

Der Anteil der Exkretion und Egestion an der Ration kann auf 20% geschätzt werden, zugleich wird die Größe des Routinestoffwechsels, der unter Laborbedingungen am ungefütterten Fisch gemessen wird, verdoppelt, um die Situation im natürlichen Biotop zu berücksichtigen. Entsprechend vereinfacht sich die Energiebilanzgleichung [1] zu

$$0.8 R = G + 2 Q_r \quad \text{bzw.} \quad R = 1.25 (G + 2 Q_r) \quad [2]$$

Dieses Modell hat sich bewährt und liefert brauchbare Schätzwerte für die Nahrungsaufnahme der Fische im Biotop. KERR (1971) entwickelte ein weitergehendes Modell, um die kritisch diskutierte Größe $2 Q_r$ zu ersetzen (MANN 1978); Grundlage ist die vereinfachte Stoffwechselgleichung

$$Q = Q_a + Q_f + Q_s \quad [3]$$

(Q = Gesamtstoffwechsel, Q_a = Energie für die Beutefanghandlung, Q_f = Energie für die Nahrungsnutzung, d.h. die spezifisch dynamische Wirkung, Q_s = Standardstoffwechsel).

Nach KERR (1971) ist die Energie für die Beutefanghandlung die entscheidende variable Größe, während er den Anteil der spezifisch dynamischen Wirkung mit 28.8% als unveränderliche Größe annimmt. Q_f kann nach KERR (1971) aus der mittleren Größe der Futterpartikel und der Biomasse der Futterorganismen bestimmt werden. - Diese beiden zuletzt dargestellten Methoden können ebenfalls nur Schätzwerte für die Größe der Ration der Fische liefern, da Daten, die unter Laborbedingungen ermittelt wurden, auf die Freilandsituation übertragen werden müssen.

3.2 Faktoren, die die Bestimmung der Ingestionsrate der Fische beeinflussen können

Die Genauigkeit dieser Schätzverfahren zur Bestimmung der Ingestionsrate der Fische im Biotop wird zudem dadurch noch vermindert, daß zahlreiche Parameter Nahrungsaufnahme, Nahrungskonversion und den erzielten Zuwachs beeinflussen. Diese Parameter sollen im folgenden für die häufig angewandte Methode der Bestimmung der Ingestionsrate aus der Beziehung zwischen Zuwachs der Fische und verfütterter Ration dargestellt werden; dieses Verfahren wurde in der vorliegenden Untersuchung angewendet, um die Ingestionsrate der Felchen in dem Kleinteich abzuschätzen (GUNKEL 1979; GUNKEL, KAUSCH 1979).

Die Größe der von den Fischen aufgenommenen Ration wird durch die Größe der Fische, das Fütterungsniveau, die Fütterungshäufigkeit und die Temperatur bestimmt (Abb. 1). Es handelt sich hierbei um Parameter, die direkt im Fisch wirksam werden, d.h., die physiologischen Reaktionen des Fisches unterliegen diesen Abhängigkeiten. Eine quantitative Beschreibung der Reaktionsbreite der Fische auf diese variablen Faktoren ist in entsprechenden Experimenten möglich.

Die Futterdichte und die Partikelgröße beeinflussen ebenfalls die Größe der berechneten Ration, da beide Parameter die Größe des Energieaufwandes für die Nahrungsbeschaffung bestimmen und die Beziehung zwischen Ration und Zuwachs stark verändern können. Somit ist auch die Zooplanktonpopulation für die Berechnung der Ingestionsrate der Fische von Bedeutung (Größe und Populationsdichte der Zooplankter); die entscheidende relative Futterdichte (g Zooplankton/g Fische) wird aber zugleich auch durch die Populationsdichte der Fische bestimmt.

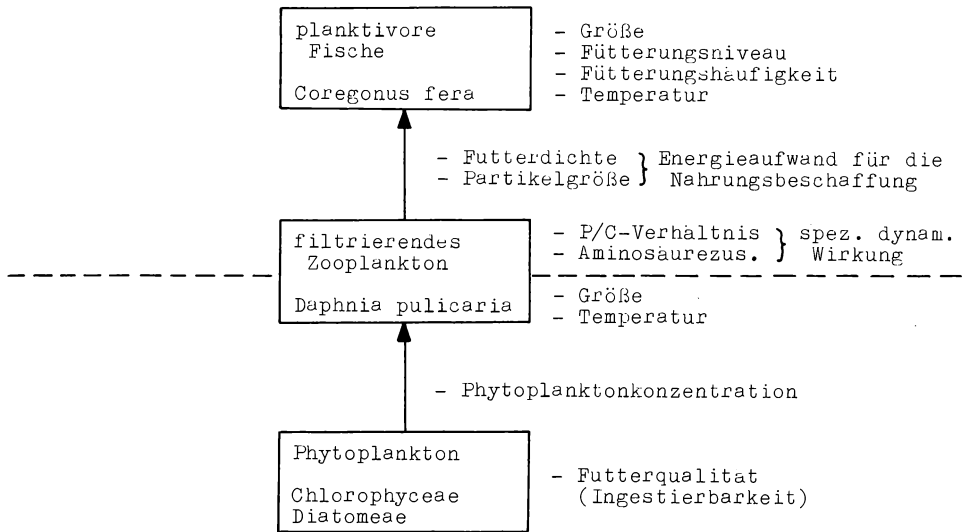


Abb. 1: Schematische Darstellung einer vereinfachten pelagischen Nahrungskette. Angegeben sind die Faktoren, die die quantitativen Beziehungen innerhalb der Nahrungskette beeinflussen können.

Ein Parameter, der sich ausschließlich in der Zooplanktonpopulation manifestiert und die Berechnung der Ingestionsrate der Fische beeinflusst, ist die Futterqualität. Von Bedeutung ist das Verhältnis Protein- zu Kaloriengehalt sowie die Aminosäurezusammensetzung. Beide Faktoren bestimmen den Energiebedarf für die Metabolisierung der Nahrung im Fisch, d.h. die sogenannte spezifisch dynamische Wirkung, die zum großen Teil auf die notwendige Transaminierung zurückzuführen ist.

Der ernährungsphysiologische Zustand des Zooplanktons wird bestimmt durch die Größe der Tiere, die Temperatur, die Phytoplanktonkonzentration und die Artenzusammensetzung des Phytoplanktons, d.h. im wesentlichen die Ingestierbarkeit der Phytoplankter.

Diese kurze Betrachtung der Faktoren, die die Berechnung der Ingestionsrate der Fische aus der Beziehung zwischen Zuwachs und Ration beeinflussen, zeigt, daß es sich um einen Faktorenkomplex handelt. Die Population der Räuber (Dichte der Fischpopulation) muß ebenso betrachtet werden wie die Population der Beutetiere (Dichte, Größe, Körperzusammensetzung des Zooplanktons); dies führt dazu, daß letztlich auch die Phytoplanktonpopulation die ernährungsphysiologische Situation der Fische beeinflussen kann. Es ist kaum möglich, alle Parameter in einer experimentellen Anordnung unter Laborbedingungen zu erfassen (GUNKEL 1981a), so daß die Entwicklung eines standardisierten Lebendfutters (von gleicher Größe und Zusammensetzung) wiederholt gefordert wurde (KAUSCH, ZIMMERMANN 1976; GUNKEL 1981b), ohne daß dies in der gewünschten Art und Weise für Freilanddaphnien erreicht werden konnte (HEISIG 1980a).

Der Wirkungsort einiger Faktoren für die Beziehung zwischen Nahrungsaufnahme und Zuwachs ist am Beispiel der Fische in Abb. 2 dargestellt; die einzelnen Größen des Energieflußdiagramms sind weitgehend quantitativ für den Versuchsfisch *Coregonus fera* angegeben. Voraussetzung für die Erstellung eines Energieflußdiagramms sind optimale biotische und abiotische Faktoren, d.h. im wesentlichen ein guter Gesundheitszustand und kein Parasitismus der Fische, hoher Sauerstoffgehalt und geringe Konzentration der Exkretionsstoffe im Wasser. Ist einer der biotischen und abiotischen Faktoren nicht im Bereich des Optimums, können nachhaltige Einflüsse auf die bioenergetischen Prozesse im Fisch stattfinden (KAUSCH 1972).

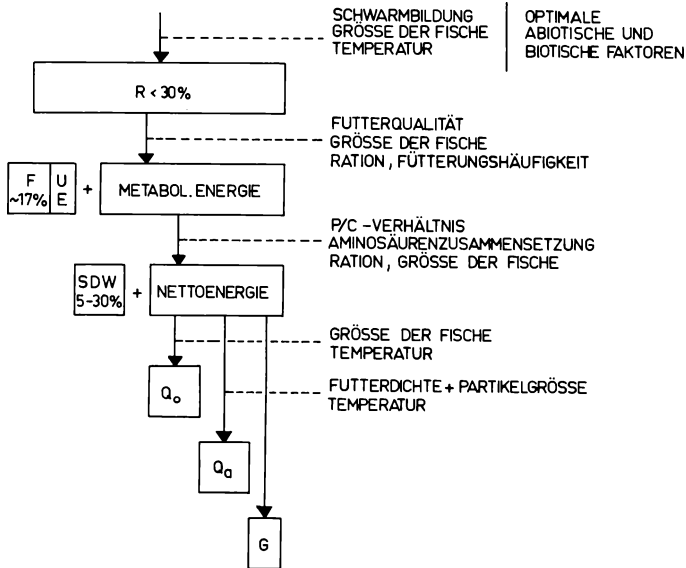


Abb. 2: Energieflußdiagramm für die Nahrungsnutzung der Fische.

Angegeben sind die Faktoren, die die verschiedenen Konversionsschritte beeinflussen können; die Größe der einzelnen Konversionsschritte ist näherungsweise für *Coregonus fera* in Prozent der aufgenommenen Ration ausgedrückt.

R = relative Ration (maximal 30% des Fischgewichtes auf Trockensubstanzbasis),
 F = Faecesabgabe, U = Urinfluß, E = Exkretion, SDW = spezifisch dynamische Wirkung,
 Q_o = Routinestoffwechsel, Q_a = Aktivstoffwechsel, G = Zuwachs.

Die Größe der täglichen Ration der Fische wird im wesentlichen bestimmt durch die Größe der Fische und die Temperatur; die Bedeutung dieser beiden Faktoren ist durch zahlreiche experimentelle Untersuchungen bekannt (BRETT et al. 1969; KAUSCH 1972; GUNKEL 1979; GUNKEL, KAUSCH 1979). Daneben darf das natürliche Schwarmverhalten der Fische in den Experimenten nicht gestört werden, da sonst die Nahrungsaufnahme der Fische negativ beeinflusst wird (KAUSCH 1972). Die Größe der Ration kann bei *Coregonus fera* bis zu 30% des Fischgewichtes betragen (bezogen auf Trockensubstanzgehalt). Die Größe der täglichen Ration ist in dem Energieflußdiagramm (Abb. 2) gleich 100% gesetzt, und alle anderen Konversionsschritte sind in Prozent der aufgenommenen Ration ausgedrückt.

Die aufgenommene Nahrung wird assimiliert, und es entsteht die Größe der metabolisierbaren Energie; hierbei tritt ein Energieverlust durch Faecesabgabe (ca. 17%), Urinfluß und Exkretion über die Kiemen auf. Die Assimilationsrate wird beeinflusst durch die Futterqualität (i.w. Rohfasergehalt, PALOHEIMO 1969), die Größe der Fische, die Größe der Ration und die Fütterungshäufigkeit. Die metabolisierbare Energie teilt sich auf in einen Betrag für die spezifisch dynamische Wirkung, d.h. des Energieaufwandes, der für die Metabolisierung notwendig ist, und einen Netto-Energiegewinn. Die Größe des Netto-Energiegewinns wird beeinflusst durch das Protein/Kalorienverhältnis und die Aminosäurezusammensetzung der Nahrung, aber auch durch die Größe der Ration und die Größe der Fische. Der Energiebedarf für die spezifisch dynamische Wirkung beträgt zwischen 5 bis 30% des Energiegehaltes der aufgenommenen Nahrung (WEBB 1978). Der Nettoenergieanteil wiederum teilt sich auf in einen Betrag für den Routinestoffwechsel, beeinflusst durch die Größe der Fische und die Temperatur, in einen Betrag für den Aktivstoffwechsel, beeinflusst durch Futterdichte und Partikelgröße sowie die Temperatur, und in einen Restbetrag für den Zuwachs. Dieser kann bei *Coregonus fera* bis zu 28% betragen.

Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, daß die quantitativen Beziehungen zwischen Zuwachs und Ration sehr komplexer Art sind und die häufig zugrunde gelegte Beziehung mit drei Variablen (BRETT et al. 1969; KAUSCH, BALLION-CUSMANO 1976; KAUSCH, ZIMMERMANN 1976; GUNKEL 1979, GUNKEL, KAUSCH 1979)

$$G = f(R, t, w) \tag{4}$$

(G = Zuwachsrate, R = Ration, t = Temperatur, w = Gewicht)

nur eine sehr vereinfachte Schätzung darstellt. Die Zuwachsrate der Fische muß als eine Funktion zahlreicher Parameter beschrieben werden:

$$G = f(R, t, w, Fq, Fh, PC, As, Fd, Pg \dots) \tag{5}$$

(R = Ration, t = Temperatur, w = Gewicht, Fq = Futterqualität, Fh = Fütterungshäufigkeit, Fd = Futterdichte und Pg = Partikelgröße).

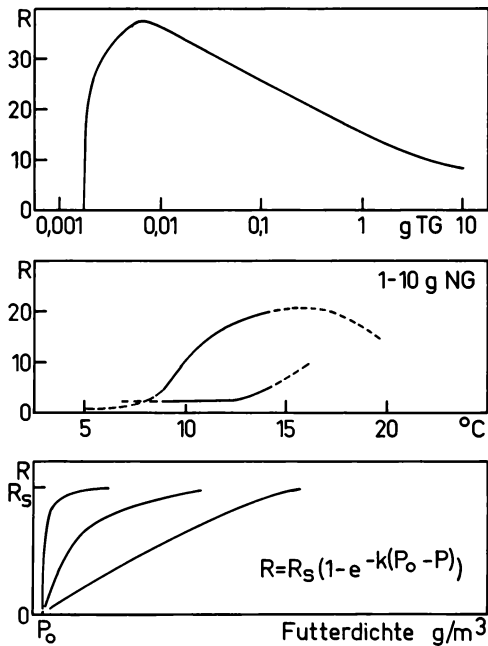


Abb. 3: Der Einfluß einiger Parameter auf die Größe der maximalen Ration von *Coregonus fera*.
 Oben: Die maximale Ration (in % des Fischgewichtes auf Trockensubstanzbasis) ist in Abhängigkeit vom Fischtrockengewicht dargestellt.
 Unten: Die maximale Ration und der Erhaltungsbedarf der Fische (in % des Fischgewichtes auf Trockensubstanzbasis) ist in Abhängigkeit von der Temperatur für Fische von 1-10 g Naßgewicht dargestellt.

Hierbei ist es mitunter notwendig, die Bedeutung eines Parameters summarisch zu erfassen, da z.B. die Temperatur oder die Größe der Fische auf verschiedene physiologische Prozesse verschiedenartig einwirkt. Die dann erhaltenen Daten sind mitunter gut anwendbar, sagen allerdings nichts über die zugrunde liegenden physiologischen Mechanismen aus.

In Abb. 3 sind Beispiele für den Einfluß einiger Parameter auf die Größe der Ration für *Coregonus fera* dargestellt. Die Beziehung zwischen Ration und Gewicht stellt eine Optimumkurve dar (Abb. 3 oben), wenn der untersuchte Gewichtsbereich der Fische ausreichend groß gewählt wird (GUNKEL 1979; GUNKEL, KAUSCH 1979). Mit dem Wachstum der Brütlinge werden zunehmend größere relative Rationen aufgenommen, und junge Felchen von 7 mg Trockengewicht (ca. 0.04 g Naßgewicht) fressen die größten Rationen von 37%/d (auf Trockensubstanzbasis). Mit zunehmendem Gewicht der Fische werden geringere Maximalrationen aufgenommen, z.B. fressen Fische von 10 g Trockengewicht (ca. 30 g Naßgewicht) nur noch Rationen von 8%/d.

Sehr ausgeprägt ist ebenfalls der Einfluß der Temperatur auf die Nahrungsaufnahme (Abb. 3 unten, Daten für Fische von 1-10 g Naßgewicht). Mit steigenden Temperaturen werden steigende Rationen aufgenommen, bis ein Optimum erreicht ist, zugleich steigt aber auch der Erhaltungsbedarf der Fische. Die resultierende Nettoration, die für das Wachstum genutzt werden kann, kann ebenfalls durch eine Optimumkurve beschrieben werden.

4. Qualitative Beziehungen zwischen den Gliedern einer pelagischen Nahrungskette

Die quantitativen Beziehungen innerhalb einer pelagischen Nahrungskette sind durch den Wegfraß eines Teils der Population des niederen Nahrungskettengliedes durch das höhere Nahrungskettenglied gekennzeichnet. Dieser Fraßdruck auf Organismen einer trophischen Ebene könnte auch zu qualitativen Änderungen in der jahreszeitlichen Sukzession oder in der Artenzusammensetzung der Organismen dieser trophischen Ebene führen. Voraussetzung für diese möglichen qualitativen Beziehungen innerhalb einer Nahrungskette ist ein selektives Freßverhalten des höher stehenden Nahrungskettengliedes. Hierzu liegen bereits einige Ergebnisse unter experimentellen Bedingungen an planktivoren Fischen vor (WETZEL 1975, NILSSON 1978).

Es ist zu erwarten, daß die Fische auch im natürlichen Biotop einen größenselektiven Fraß ausüben. Der Nachweis einer hieraus resultierenden qualitativen Beeinflussung der Beutepopulation im Biotop ist allerdings nur sehr schwierig zu führen. Eine Methode basiert auf den Untersuchungen von BROOKS, DODSON (1965) sowie BROOKS (1968) zur Zooplanktonentwicklung vor und nach Einsatz der planktivoren *Alosa aestivalis* in den Crystal Lake (Connecticut). Vor Einsatz der Fische dominierten größere Zooplanktonarten, während sich nach Einsatz der Fische die Zooplanktonzusammensetzung grundlegend änderte und kleinere Formen auftraten. Ähnliche Untersuchungen sind sehr zahlreich durchgeführt worden mit vergleichbaren Ergebnissen (WETZEL 1975, NILSSON 1978).

Die Untersuchungsmethode muß jedoch sehr kritisch betrachtet werden, denn es werden durch den Einsatz der planktivoren Fische in ein Ökosystem, in dem keine oder nur wenige planktivore Fischarten vorhanden sind, zwangsläufig tiefgreifende Veränderungen hervorgerufen. Der Fischeinsatz führt zum Aufbau eines neuen Nahrungskettengefüges, so daß die Zooplanktongesellschaft vor und nach dem Einsatz der Fische nicht vergleichbar ist. Die Änderungen der Zooplanktongesellschaft sind als Regulationsprozesse der Räuber-Beute-Beziehung zu interpretieren, d.h. einige Populationen größerer Beuteorganismen brechen unter dem neu einsetzenden Fraßdruck zusammen.

In der vorliegenden Untersuchung wurden regelmäßig befischte und intensiv untersuchte Zooplanktonteiche verwendet; Produktion und Sukzession des Zooplanktons dieser Kleinteichanlage bei regelmäßiger Entnahme durch Abfischung sind bekannt (HEISIG 1979, 1980a, 1980c). Diese regelmäßige Zooplanktonentnahme sollte durch den Wegfraß eingesetzter planktivorer Fische ersetzt werden. Das 'Modellökosystem Kleinteich' blieb somit weitgehend unbeeinflusst, denn regelmäßige Befischung und Wegfraß durch planktivore Fische sollten die Entwicklung der Zooplanktonpopulation in gleicher Weise beeinflussen.

4.1 Zooplanktonentwicklung im Kleinteich als Modellökosystem für Nahrungsketten

Die gedüngten Kleinteiche sind charakterisiert durch eine Massenentfaltung von *Daphnia pulex*, während andere filtrierende Zooplankter ohne Bedeutung sind. Dominierende Phytoplanktongattungen sind *Ankistrodesmus*, *Scenedesmus*, *Oocystis*,

Chlorella, *Cosmarium* und *Pediastrum*, während die Cyanophyceen nur einen sehr geringen Anteil an der Phytoplanktonbiomasse haben (HEISIG 1979, 1980a). In Abb. 4 sind einige charakteristische Zooplanktonentwicklungen der Kleinteiche dargestellt. *Daphnia pulicaria* dominierte und erreichte Individuendichten von bis zu 600 Tieren/l (Abb. 4 oben und Mitte). Daneben kam mitunter der räuberische Cyclopide *Acanthocyclops robustus* mit unterschiedlichen Dichten vor (Abb. 4 oben und Mitte), ohne daß bisher bekannt ist, welche Faktoren zur Entwicklung starker *Acanthocyclops*-Populationen in den Teichen führen. Eine Korrelation der Populationsentwicklung von *Daphnia pulicaria* und *Acanthocyclops* ist nicht ersichtlich (Abb. 4 Mitte). Von geringer Bedeutung war der herbivore Ostracode *Heterocypris incongruens* (Abb. 4 oben).

Im Rahmen von Untersuchungen zur Produktivität der Zooplanktonteiche wurde regelmäßig ein Teil der Daphnienpopulation entnommen, ohne daß dies zu einem Zusammenbruch der Daphnienpopulation führen sollte (HEISIG 1979, 1980a, 1980c). Hierbei stellten sich Individuendichten von *Daphnia pulicaria* von ca. 100-300 Tieren/l ein, und es wurden täglich 0.1 bis 0.2 g Daphnientrockenmasse pro m² dem Teich entnommen (Abb. 4 unten). Die Untersuchungen zeigten für diese Kleinteiche, daß eine mittlere Entnahme von 0.45 g Daphnientrockenmasse bzw. 5% der Population pro Tag ohne schädigenden Einfluß auf die Daphnienpopulation ist (HEISIG 1979, 1980a, 1980c).

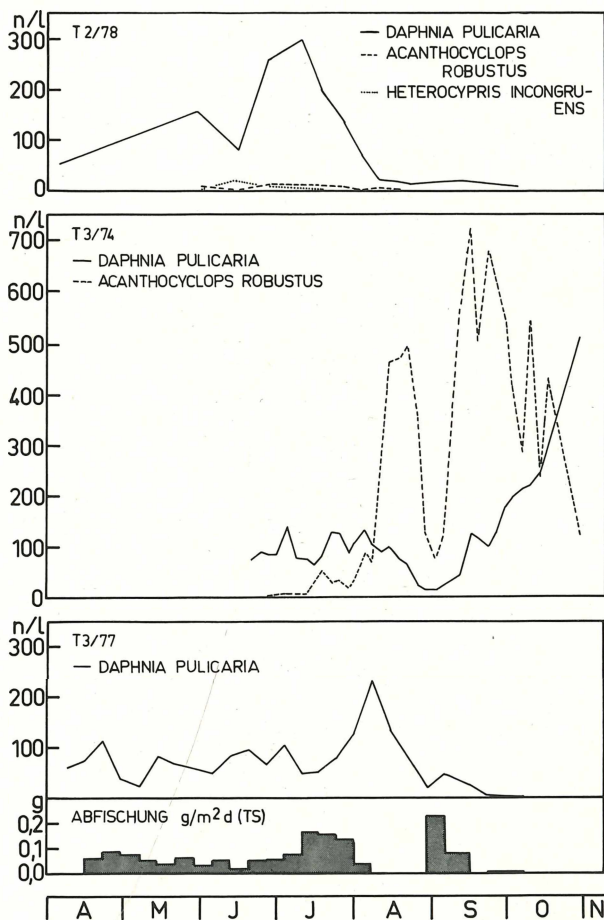


Abb. 4: Charakteristische Zooplanktonentwicklung in gedüngten Kleinteichen des Limnologischen Instituts Konstanz.
Oben und Mitte: Zooplanktonentwicklung ohne Befischung.
Unten: Zooplanktonentwicklung bei regelmäßiger Befischung der *Daphnia pulicaria*-Population; angegeben ist die Abfischung in g Trockensubstanz/m² · d. (Nach HEISIG 1980).

4.2 Wachstum und Ernährung der Felchen

Die Felchen, *Coregonus fera*, zeigten nach Einsatz in den Kleinteich Ende Mai eine hohe spezifische Zuwachsrate von 3% (bezogen auf den Trockensubstanzgehalt); diese sank im zweiten Meßintervall auf 1.3%/d und betrug ab Mitte Juli nur noch 0.7%/d (Abb. 5 oben). Eine tägliche Zuwachsrate von 0.7% ist unteroptimal, so daß den Felchen ab Mitte Juli nicht mehr ausreichend Nahrung zur Verfügung stand. In Abb. 5 ist die Biomasse der Felchen angegeben, sie betrug zwischen 2.5 und 5 g Trockensubstanz/m². Durch die Probenentnahmen der Felchen zur Gewichts- und Trockensubstanzbestimmung wurde die Anzahl der im Teich verbleibenden Fische schrittweise von 98 auf 33 verringert, so daß mit dem Wachstum der Fische kein entsprechender Anstieg der Biomasse im Teich erfolgte. Aus der Biomasse und dem Zuwachs der Fische lassen sich auf Grund der vorhandenen Daten zur Ernährungsphysiologie der Felchen (Beziehungen zwischen Zuwachs und verfütterter Ration unter Laborbedingungen: KAUSCH, ZIMMERMANN 1976; GUNKEL 1979; GUNKEL, KAUSCH 1979) die aufgenommenen Rationen berechnen; diese betrugen maximal 0.5 g/m² · d (Abb. 5 Mitte). Hierbei kann es sich allerdings nur um einen Schätzwert handeln (vgl. 3.2).

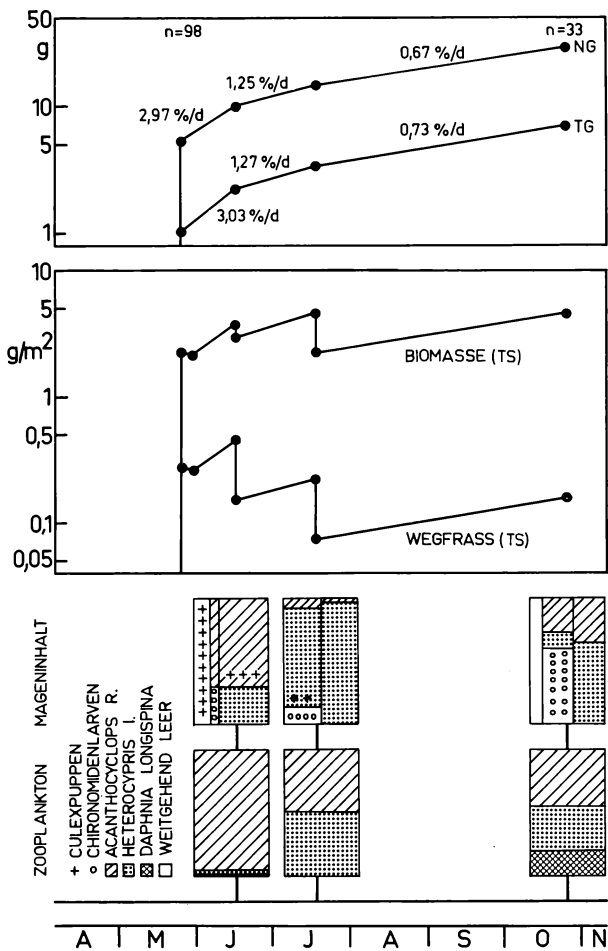


Abb. 5: Wachstum und Ernährung von *Coregonus fera* im Versuchsteich.
Oben: Spezifische Zuwachsrate (%/d) auf Na- und Trockengewichtsbasis; n = Anzahl der Felchen.
Mitte: Berechnete Biomasse der Felchen pro m² sowie errechneter Wegfraß pro m² · d (auf Trockensubstanzbasis).
Unten: Zusammensetzung des Zooplanktons (prozentuale Anzahl) und des Mageninhaltes der Felchen (Abzisse: prozentualer Anteil der Nährtiere des Mageninhaltes, Ordinate: prozentuale Anzahl der Felchen mit gleichartiger Zusammensetzung des Mageninhaltes).

Zur Interpretation dieser Daten ist es auch notwendig, die Zusammensetzung des Mageninhaltes der Fische und die des Zooplanktons zu berücksichtigen (Abb. 5 unten). In den ersten Tagen nach Versuchsbeginn war vermutlich *Daphnia pulicaria* der wesentliche Bestandteil der Felchennahrung; dies wird aus der Zooplanktonentwicklung des Teiches deutlich (s.u.). Leider liegen aus diesem Versuchsabschnitt keine Mageninhaltsuntersuchungen der Felchen vor. Mitte Juni bestand das Zooplankton im wesentlichen aus *Acanthocyclops robustus*, der auch von Bedeutung für die Felchenernährung war. Zugleich trat aber häufig der Ostracode *Heterocypris incongruens* im Mageninhalt der Fische auf. Daneben waren die in dieser Untersuchung nicht quantitativ erfaßten Insekten, d.h. *Culex*-Puppen und Chironomidenlarven, von Bedeutung für die Ernährung der Felchen, dies gilt zumindest für die Zeiten, in denen *Daphnia pulicaria* nicht mehr dominierende Zooplanktonart war. Mitte Juli setzte sich das Zooplankton zu etwa gleichen Teilen aus *Acanthocyclops* und *Heterocypris* zusammen. Im Mageninhalt der Felchen trat zum überwiegenden Teil *Heterocypris* auf, daneben fanden sich in geringer Menge Chironomidenlarven, *Culex*-Puppen und *Acanthocyclops*. Gegen Versuchsende Ende Oktober waren die Mägen der Felchen nur gering gefüllt, z.T. auch leer, so daß zu dieser Zeit die Ernährungssituation der Felchen schlecht war. Dies zeigte sich bereits in den Zuwachsraten der Fische.

4.3 Zooplanktonentwicklung des Kleinteiches bei Fischbesatz

Die im April und Mai vor Einsatz der Felchen dominierende Zooplanktonart war *Daphnia pulicaria*; sie erreichte Individuendichten bis zu 675 Tieren/l (Abb. 6 oben). Nach dem Fischeinsatz nahm die Stärke der *Daphnia pulicaria*-Population sehr stark ab und betrug bereits nach 20 Tagen 0 Tiere/l. Ein ähnlicher Zusammenbruch der *Daphnia pulicaria*-Population in den Kleinteichen wurde in den bisherigen Untersuchungen noch nicht festgestellt (HEISIG 1979, 1980a). Neben *Daphnia pulicaria* trat *Acanthocyclops robustus* besonders in den Monaten Mai bis Anfang Juli mit hohen Dichten auf (max. 680 Tiere/l). Ab Mitte Juli war die Stärke der *Acanthocyclops*-Population mit weniger als 100 Tieren/l deutlich geringer; dies war zugleich die Periode der schlechten Ernährungssituation der Felchen. Daneben traten drei weitere Zooplanktonarten auf, die allerdings quantitativ von geringerer Bedeutung waren (Abb. 6 Mitte). Besonders interessant

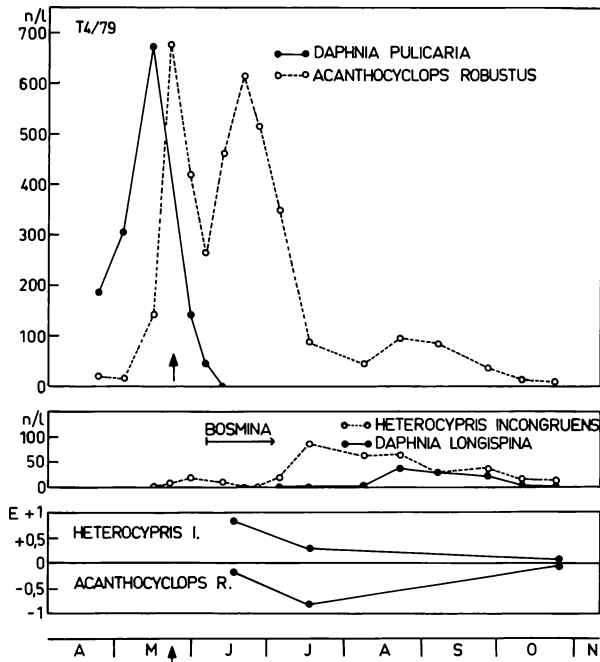


Abb. 6: Zusammensetzung des Zooplanktons des Versuchsteiches.

Oben und Mitte: Der Pfeil markiert den Zeitpunkt des Fischbesatzes.

Unten: Selektionsindex (n. Ivlev) von *Coregonus fera* für *Heterocypris incongruens* und *Acanthocyclops robustus*.

war die Entwicklung einer Population von *Daphnia longispina*; die ersten Individuen von *D. longispina* wurden Anfang Juli festgestellt, und es entwickelte sich eine Population mit 30 bis 40 Tieren/l ab August. Eine Entwicklung einer Population von *D. longispina* wurde in den Kleinteichen unter vergleichbaren Bedingungen in den bisherigen Untersuchungen nicht festgestellt (HEISIG 1979, 1980a). Im Juni traten einige wenige Individuen von *Bosmina* auf, ohne daß sich hieraus eine Population entwickelte. Dagegen zeigte der Ostracode *Heterocypris incongruens* ab Juli eine starke Populationsentfaltung und erreichte Dichten von nahezu 100 Tieren/l.

Die Ursache für den Zusammenbruch der *Daphnia pulicaria*-Population war vermutlich der Fraß durch die eingesetzten Felchen. *D. pulicaria* war mit einer Länge von über 2 mm der größte Zooplankter im Teich, alle anderen vorkommenden Zooplanktonarten waren deutlich kleiner: *Acanthocyclops robustus* ca. 1 mm, *Bosmina* 1.2 mm, *Heterocypris incongruens* 0.6 mm und *Daphnia longispina* 1.6 mm. Die Vermutung liegt nahe, daß bei dem gröbenselektiven Fraß der Fische eine Population einer großen Zooplanktonart sehr viel schneller eliminiert wird als eine Population einer kleineren Art, die zusammen mit anderen Arten vorkommt. Das bedeutet, daß die größte Zooplanktonart von den Fischen selektiv gefressen wird, weil sie von der Größe her ein optimaler Futterorganismus ist. Treten dagegen nur kleinere Zooplanktonarten auf, werden diese von den Fischen ebenfalls gefressen, obwohl sie als Futterorganismen nicht optimal sind; allerdings kann sich dann der Fraßdruck der Fische auf die verschiedenen Populationen der kleineren Zooplanktonarten aufteilen, so daß diese Arten langfristig existieren können.

Diese Betrachtungsweise berücksichtigt ausschließlich das gröbenselektive Freßverhalten der Fische, daneben tritt allerdings noch ein artselektives Freßverhalten vieler Fische auf. Über die Ursachen des artselektiven Freßverhaltens von Fischen ist nur wenig bekannt, neben einer Prägung (ROSENTHAL 1969) wird häufig die Fluchtfähigkeit oder die Sichtbarkeit der Zooplankter als Begründung angeführt. Daneben ist aber auch die räumliche Verteilung der verschiedenen Populationen von großer Bedeutung und kann Ursache für ein scheinbar artspezifisches Freßverhalten sein.

Im Kleinteich war der Selektionsindex E nach Ivlev

$$E = \frac{r - p}{r + p} \quad [6]$$

(r = Häufigkeit einer Zooplanktonart im Mageninhalt, p = Häufigkeit im Nahrungsangebot)

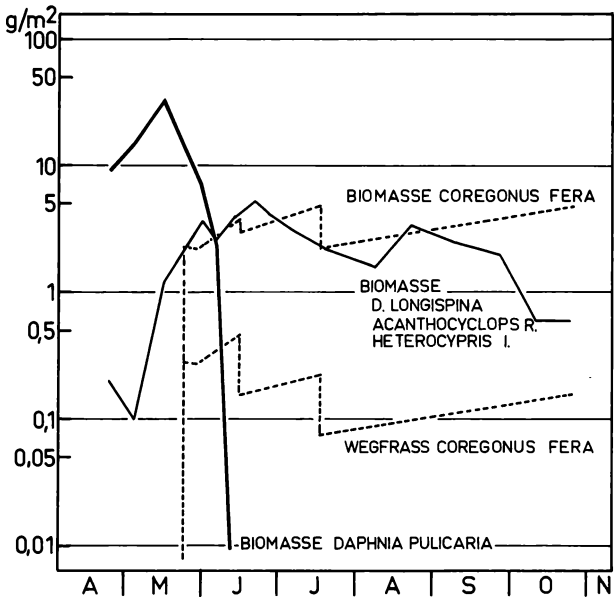


Abb. 7: Berechnete Biomassen in g/m² des Versuchsteiches sowie der errechnete Wegfraß der Felchen in g/m² (auf Trockensubstanzbasis).

für *Acanthocyclops robustus* negativ, d.h. *Acanthocyclops* war im Mageninhalt der Felchen unterrepräsentiert (Abb. 6 unten). Dagegen wies der Ostracode *Heterocypris incongruens* einen positiven Selektionsindex auf. Dieser positive Ivlev-Index für *Heterocypris* sank mit Ansteigen der Ostracodenpopulation, ohne daß eine Korrelation zwischen dem Freßverhalten der Felchen und der Änderung der *Heterocypris*-Population bestand. Der Mageninhalt der Felchen bestand zu dieser Zeit zu ca. 90% aus *Heterocypris*, so daß die Abnahme des Selektionsindex ausschließlich auf das Ansteigen der Population zurückzuführen ist. Somit findet in den Kleintischen ein artselektiver Fraß durch die Felchen statt, ohne daß es aber möglich ist, eine Korrelation zu den Änderungen der Zooplanktonpopulation zu erstellen. Ende Oktober, bei nicht ausreichender Ernährung der Felchen, wurde der Selektionsindex für *Acanthocyclops* und *Heterocypris* nahezu Null.

4.4 Ursachen für den Zusammenbruch der *Daphnia pulicaria*-Population

Eine mögliche Erklärung für den Zusammenbruch der *Daphnia pulicaria*-Population wäre ein Überbesatz mit Fischen. Die entsprechenden Biomassen sind in Abb. 7 dargestellt. Zur Zeit des Fischeinsatzes betrug die Biomasse von *D. pulicaria* 15 g/m², nahm dann aber sehr rasch ab. Die Biomasse der anderen Zooplankter (*Daphnia longispina*, *Acanthocyclops robustus* und *Heterocypris incongruens*) betrug 2.3 g/m², hierin sind die Chironomidenlarven und *Culex*-Puppen als weitere Fischnährtiere nicht berücksichtigt. Die Biomasse der Felchen betrug zur Zeit des Besatzes 2.5 g/m² (in der Folge < 5 g/m²) und der berechnete Wegfraß durch die Felchen lag bei 0.2 g/m² (in der Folge < 0.5 g/m²), d.h. der Wegfraß der Felchen betrug zur Zeit des Fischeinsatzes etwa 2% der *D. pulicaria*-Population. Werden die anderen Fischnährtiere noch berücksichtigt, die zweifellos einen gewissen Anteil an der Felchenernährung auch direkt nach dem Fischeinsatz hatten, so verringert sich der Fraßdruck auf die *D. pulicaria*-Population entsprechend. Eine regelmäßige Entnahme von 5%/d der *D. pulicaria*-Population führt nach den vorliegenden Ergebnissen nicht zum Zusammenbruch der Daphnienpopulation (HEISIG 1979, 1980a, 1980c), so daß Überbesatz mit Fischen als Ursache ausgeschlossen werden kann.

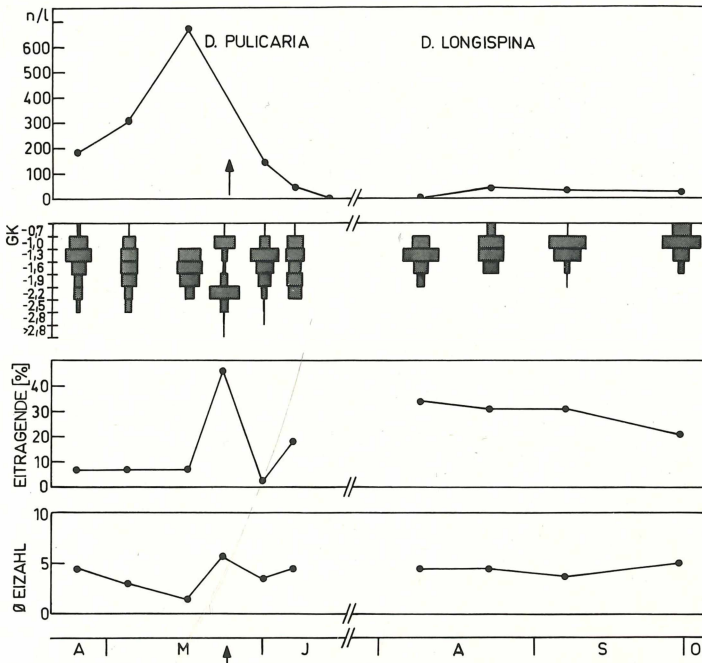


Abb. 8: Populationsdynamische Parameter der *Daphnia pulicaria*-Population und der *Daphnia longispina*-Population.

Der Pfeil markiert den Zeitpunkt des Fischeinsatzes.

Von oben: Populationsdichte (Anzahl der Individuen pro Liter); Größenverteilung der Population; Anzahl Eitragender in % der Population; mittlere Eizahl der Eitragenden.

Eine weitere mögliche Ursache für den Zusammenbruch der *D. pulicaria*-Population könnte in einer Störung in der Populationsstruktur begründet sein; die entsprechenden Daten sind in Abb. 8 zusammengefaßt (linke Abb.: *D. pulicaria*-Population). Es fand ab Ende April ein Anstieg der *D. pulicaria*-Population statt von 190 auf 675 Tiere/l (Mitte Mai) bei einer gleichmäßigen Größenverteilung, d.h. weder Juvenile noch Adulte überwogen eindeutig. Zu dieser Zeit waren 7% der Tiere eitragend mit im Mittel 3-4 Eiern pro Eitragende. In der folgenden Woche zur Zeit des Fischbesatzes setzte sich die Population aus einer großen Gruppe Neonaten und einem etwa gleich großen Anteil Adulten zusammen. Die Adulten waren fast alle eitragend (45% der Gesamtpopulation) mit im Mittel 6 Eiern. Es sollte in der Folge ein sehr starker Populationsanstieg auf Grund der großen Anzahl Eitragender und der hohen Eizahl auftreten. Allerdings war eine Woche nach Fischbesatz die absolute Zahl der Daphnien stark vermindert, und es traten zudem nur wenige Neonaten und eitragende Adulte auf. Dies deutet darauf hin, daß die Felchen stark größenselektiv die adulten, eitragenden Daphnien gefressen haben, noch bevor die jungen Daphnien geschlüpft waren. Weder die zu erwartenden Neonaten noch die Gruppe der eitragenden Adulten ließen sich eine Woche nach Fischbesatz an Hand der Größenverteilung der Daphnienpopulation nachweisen. Die somit

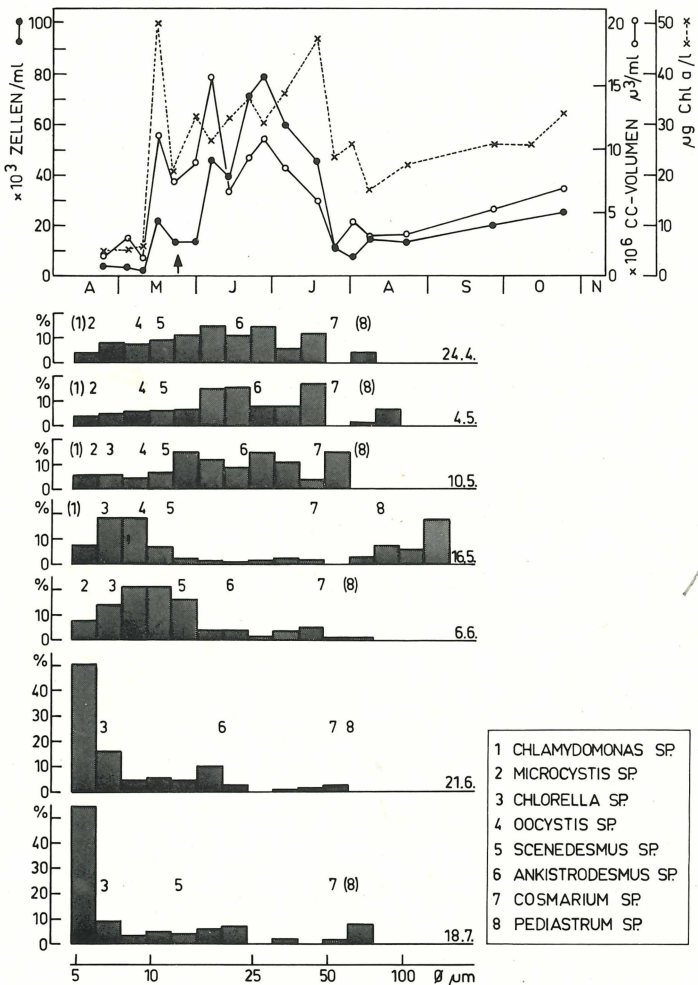


Abb. 9: Phytoplanktonentwicklung des Versuchsteiches.
Oben: Zellzahl, Coulter Counter Volumen und Chlorophyll-a-Gehalt des Phytoplanktons. Der Pfeil markiert den Zeitpunkt des Fischbesatzes.
Unten: Prozentuale Zusammensetzung des Phytoplanktons in Abhängigkeit vom Zelldurchmesser zu verschiedenen Entnahmezeiten. Den Zellgrößen sind die zugrunde liegenden Phytoplanktongattungen zugeordnet (in Klammern $\hat{=}$ nur sehr geringfügiges Vorkommen).

auf tretende starke Einschränkung der Reproduktionsmöglichkeit kann zum Zusammenbruch der Daphnien-Population führen.

Im rechten Teil von Abb. 8 ist die Struktur der *Daphnia longispina*-Population dargestellt. Die Eibildung von *D. longispina* findet bereits in der Größenklasse bis 1.3 mm statt im Gegensatz zu *D. pulicaria*, bei der die Eibildung erst in der Größenklasse bis 1.9 mm auftritt. Die Eibildung der *D. longispina* findet somit bereits bei einer Größe statt, die auch von den anderen Zooplanktern des Teiches erreicht wird; dies kann eine der Ursachen sein, die das langfristige Vorkommen der *D. longispina* ermöglichen. Daneben tritt eine große Anzahl Eitragender (ca. 30%) mit einer hohen mittleren Eizahl (ca. 5 Eier/Eitragende) auf.

4.5 Phytoplanktonentwicklung des Kleinteiches

Das Phytoplankton als Primärproduzent hat in dem dargestellten Nahrungskettensystem naturgemäß eine große Bedeutung, u.a. auch, weil die Reproduktionsrate der Daphnien direkt abhängig ist von deren Ernährungssituation (LAMPERT 1977, HEISIG 1979, 1980a, 1980b). In Abb. 9 sind die Daten zur Phytoplanktonentwicklung des Kleinteiches während der Versuchszeit dargestellt. Der Chlorophyll-a-Gehalt betrug bis Anfang Mai lediglich ca. 5 µg/l, doch in den folgenden Wochen stieg er auf 20-50 µg/l, so daß in dieser Zeit ein ausreichendes Nahrungsangebot für die Daphnien zur Verfügung stand (HEISIG 1980a).

Die Phytoplanktonzellzahl (Abb. 9 oben) betrug im April und Mai vor Einsatz der Fische 5 000 - 20 000 Zellen/ml, stieg jedoch im Juni und Juli auf 40 000 - 80 000 Zellen/ml an (Coulter Counter Zellzahl, Partikelgröße über 5 µm). Dieser Anstieg in der Zellzahl fiel in die Zeit, in der die *D. pulicaria*-Population zusammengebrochen war. Wird allerdings das Gesamtzellvolumen (Coulter Counter Volumen) berücksichtigt, ergeben sich andere Zusammenhänge (Abb. 9 oben): Das Gesamtzellvolumen stieg bereits im Mai vor Einsatz der Fische von $2 \times 10^6 \mu^3/\text{ml}$ auf $10\text{--}15 \times 10^6 \mu^3/\text{ml}$. Somit läßt sich keine eindeutige Korrelation zwischen dem Zusammenbruch der *D. pulicaria*-Population und der Phytoplanktonzellzahl nachweisen, wenn gleichzeitig der Chlorophyll-a-Gehalt und das Gesamtzellvolumen als Indikatoren für die Phytoplanktonbiomasse berücksichtigt werden.

Ursache für den unterschiedlichen Verlauf von Zellzahl und Zellvolumen war eine Artsukzession, die nach dem Zusammenbruch der *D. pulicaria*-Population zu kleinzelligen Phytoplanktonarten führte. Von April bis Mitte Mai traten gleichzeitig mehrere Phytoplanktonarten auf; häufig vorkommende Gattungen waren *Microcystis*, *Chlorella*, *Oocystis*, *Scenedesmus*, *Ankistrodesmus* und *Cosmarium* (Abb. 9 unten). Es ergab sich eine relativ gleichmäßige Größenverteilung dieser Arten; die Zellgröße umfaßte den Bereich von 5 bis ca. 100 µm. Nach dem Zusammenbruch der *D. pulicaria*-Population bestand das Phytoplankton im wesentlichen aus kleineren Formen; am 6.6. traten *Microcystis*, *Chlorella* und *Scenedesmus* auf, und ab 21.6. dominierte *Chlorella* sehr stark. Als Ursache für diese Sukzession zu kleinzelligen Phytoplanktonarten kann der Zusammenbruch der *D. pulicaria*-Population diskutiert werden; besonders die kleineren Phytoplanktonarten von ca. 5-30 µm stellen für *D. pulicaria* optimale Futterpartikel dar, und der fehlende Fraßdruck von *D. pulicaria* könnte diese Sukzession der Arten auslösen. Allerdings ist das Wissen über die Ursachen der natürlichen Phytoplanktonsukzession noch sehr gering, so daß funktionelle Zusammenhänge sehr kritisch betrachtet werden müssen.

5. Diskussion

Diese Darstellung der Beziehungen innerhalb einer pelagischen Nahrungskette zeigt, daß eine Nahrungskette - auch eine einfache 'Modellnahrungskette' - ein sehr komplexes Wirkungsgefüge darstellt. Hierbei führt die Einbeziehung der Fische als Sekundärkonsumenten zu einigen Problemen und einem sehr großen Arbeitsaufwand, da die Bestimmung der Biomasse und der Ingestionsrate der Fische schwierig und nur durch Schätzverfahren möglich ist. Zugleich beeinflussen viele Parameter die Bestimmung der Ingestionsrate (Abb. 10). Weitere Untersuchungen auf dem Gebiet der Bioenergetik der Fische erscheinen notwendig, um die grundlegenden Daten zur Nahrungsaufnahme und Nahrungskonversion zu erhalten.

Daneben ist es notwendig, die Wirkung des größen- und artselektiven Freßverhaltens der Fische auf die Sukzession des Zooplanktons zu untersuchen. Diese qualitative Wirkung einer Nahrungskettenbeziehung führt zur Beeinflussung der niederen trophischen Ebene durch die höhere (Abb. 10). Dies führt dann dazu, daß die Nahrungskette nicht nur als einseitig gerichteter Energietransport betrachtet werden kann, sondern als ein biologisches Gleichgewichtssystem beschrieben werden muß. Dementsprechend können ökologisch relevante Aussagen zu einem Nahrungskettengefüge nur unter Berücksichtigung aller trophischen Ebenen erstellt werden. Es liegen bereits einige Hinweise vor, daß die Zooplanktongesellschaft eines Sees durch die Fischpopulation bestimmt und beeinflusst wird (POPE, CARTER 1975; BERNARDI,

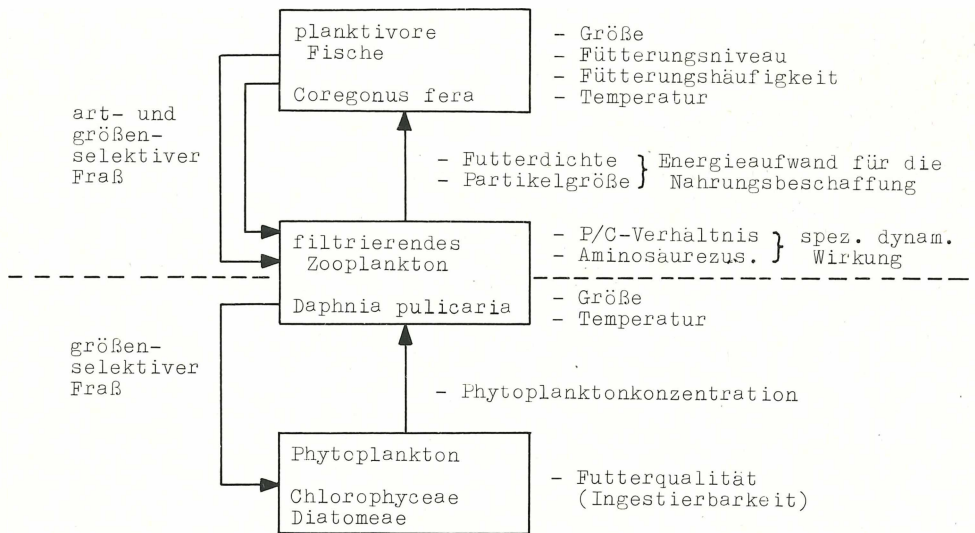


Abb. 10: Schematische Darstellung der Beziehungen innerhalb einer vereinfachten pelagischen Nahrungskette. Angegeben sind die quantitativen Beziehungen und die hierauf einwirkenden Faktoren (rechter Abbildungsteil) sowie die qualitativen Beziehungen (linker Abbildungsteil).

GIUSSANI 1975), desgleichen das Phytoplankton durch das filtrierende Zooplankton (LAMPERT, SCHÖBER 1978; GELLER 1980). Weitere Untersuchungen zu den qualitativen und quantitativen Beziehungen innerhalb einer Nahrungskette sind notwendig, um die Bedeutung der qualitativen Nahrungskettenbeziehungen für die Artensukzession im Ökosystem zu beschreiben sowie eine Beziehung zwischen dem Auftreten qualitativer Nahrungskettenbeziehungen und Biomasse bzw. Produktion der Organismen zu erstellen.

6. Zusammenfassung

Die quantitativen Beziehungen innerhalb einer vereinfachten pelagischen Nahrungskette, bestehend aus Primärproduzenten (Chlorophyceen, Diatomeen), Primärkonsumenten (*Daphnia pulicaria* = filtrierende Cladocere) und Sekundärkonsumenten (*Coregonus fera* = planktivorer Fisch) werden dargestellt und diskutiert. Grundlage für die Erstellung quantitativer Beziehungen innerhalb einer Nahrungskette ist die Bestimmung der Biomassen und der Ingestionsraten der einzelnen Glieder dieser Nahrungskette. Die vorhandenen Methoden werden dargestellt, besonders unter Berücksichtigung der Schätzverfahren zur Bestimmung der Ingestionsrate der Fische. Für eine dieser Methode - Bestimmung der Ingestionsrate der Fische aus der Beziehung zwischen Zuwachs und Ration - werden die dieses Verfahren beeinflussenden Parameter erörtert. Die Wirkungsweise dieser Faktoren wird an einem Energieflußdiagramm der Fische erläutert sowie für einige Parameter quantitativ angegeben.

Neben den quantitativen Beziehungen innerhalb pelagischer Nahrungsketten werden auch qualitative Beziehungen zwischen den Gliedern dieser Nahrungskette diskutiert, die auf größen- und artselektives Freßverhalten der Fische bzw. größen-selektives Freßverhalten des filtrierenden Zooplanktons zurückzuführen sind. Durch eine neuartige Methode wird versucht, die qualitativen Nahrungskettenbeziehungen an einem 'Modellökosystem' Kleinteich nachzuweisen. Das größen-selektive Freßverhalten der Fische führt zu einer Änderung der Artenzusammensetzung des Zooplanktons; Ursache hierfür ist die starke Einschränkung der Reproduktionsfähigkeit der *Daphnia pulicaria*-Population durch Wegfraß adulter, eitrager Stadien. Zugleich entwickelt sich eine Population der kleineren *Daphnia longispina*. Diese Änderungen in der Zusammensetzung des Zooplanktons treten ohne Fischbesatz, aber bei entsprechender, regelmäßiger Befischung der *Daphnia pulicaria*-Population nicht auf. Eine zugleich stattfindende Sukzession des Phytoplanktons zu kleinzelligen Formen kann eine Folge des fehlenden Wegfraßes durch *Daphnia pulicaria* sein. Ein Nahrungskettenschema, das diese quantitativen und qualitativen Beziehungen berücksichtigt, wird vorgestellt.

Literatur

- BERNARDI R. de, GIUSSANI G., 1975: Population dynamics of three cladocerans of Lago Maggiore related to predation pressure by a planktophagus fish. Verh. Int. Ver. Limnol. 19: 2906-2912.
- BRETT J.R., SHELBOURN J.E., SHOOP C.T., 1969: Growth rate and body composition of fingerling Sockeye Salmon, *Oncorhynchus nerka*, in relation to temperature and ration size. J. Fish. Res. Bd. Can. 26: 2363-2394.
- BROOKS J.L., DODSON S.I., 1965: Predation, body size, and composition of plankton. Science 150: 28-35.
- BROOKS J.L., 1968: The effects of prey size selection by lake planktivores. Syst. Zool 17: 273-291.
- DAVIES G.E., WARREN C.E., 1971: Estimation of food consumption rates. In: (Ed. RICKER W.E.) Methods for assessment of fish production in fresh waters. 2nd ed., Oxford/Edinburgh (Blackwell Scientific Publ.): 227-248.
- GELLER W., 1980: Stabile Zeitmuster in der Planktonsuccession des Bodensees (Überlinger See). Verh. Ges. f. Ökologie 8: 373-382.
- GUNKEL G., 1979: Laboratory experiments on the cultivation of young whitefish, *Coregonus fera* J.: food intake, gross growth efficiency and growth of the fry. In: (Ed. STYCZNSKA-JUREWICZ E. et al.) Cultivation of fish fry and its live food. Eur. Mariculture Soc. Spec. Publ. 4: 211-242.
- GUNKEL G., KAUSCH H., 1979: Feeding and growth of fry and fingerlings of whitefish, *Coregonus fera* J. EIFAC Tech. Paper 35, Suppl. 1: 163-176.
- GUNKEL G., 1980a: Experimentelle Untersuchungen an Sandfelchen (*Coregonus fera* JURINE) im Hunger: Änderung der Körperzusammensetzung und des Korpulenzfaktors. Verh. Ges. f. Ökologie 8: 311-319.
- GUNKEL G., 1980b: Untersuchungen zur Anfütterung und zum Wachstum von Felchenbrütlingen (*Coregonus fera* J.). Arb. Dt. Fischereiverb. 30: 32-48.
- GUNKEL G., 1981a: Eine kontinuierliche Durchflußanlage für Fische zur Durchführung von Langzeit-Nahrungskettenuntersuchungen. Arch. Hydrobiol./Suppl. 59: 288-300.
- GUNKEL G., 1981b: Bioaccumulation of a herbicide (atrazine, s-triazine) in the whitefish (*Coregonus fera* J.): Uptake and distribution of the residue in fish. Arch. Hydrobiol./Suppl. 59: 252-287.
- HEISIG G., 1979: Mass cultivation of *Daphnia pulex* in ponds: the effect of fertilization, aeration, and harvest on the population development. In: (Ed. STYCZNSKA-JUREWICZ E. et al.) Cultivation of fish fry and its live food. Eur. Mariculture Soc. Spec. Publ. 4: 335-359.
- HEISIG G., 1980a: Untersuchungen zur Limnologie und zur Produktionssteigerung des Zooplanktons in gedüngten Kleinteichen. Diss. Univ. Freiburg, 154 S.
- HEISIG G., 1980b: Kohortentrennung einer Daphnienpopulation (*Daphnia pulex*) in Kleinteichen. Verh. Ges. f. Ökologie 8: 281-290.
- HEISIG G., 1980c: Untersuchungen zur Intensivzucht von Zooplankton in Kleinteichen. Arb. Dt. Fischereiverb. 30: 1-13.
- HEISIG-GUNKEL G., 1981: Wechselwirkungen zwischen Phytoplankton und Zooplankton in gedüngten Kleinteichen. Verh. Ges. f. Ökologie 9:
- INFANTE A., 1973: Untersuchungen über die Ausnutzbarkeit verschiedener Algen durch das Zooplankton. Arch. Hydrobiol. Suppl. 42: 340-405.
- JAKOBS J., 1978: The influence of prey size, light intensity, and alternative prey on the selectivity of plankton feeding fish. Verh. Int. Ver. Limnol. 20: 2461-2467.
- KAUSCH H., 1972: Stoffwechsel und Ernährung der Fische. In: (Ed. LENKEIT et al.) Handbuch der Tierernährung. Hamburg (Parey) Bd. 2: 690-738.
- KAUSCH H., BALLION-CUSMANO M.F., 1976: Körperzusammensetzung, Wachstum und Nahrungsausnutzung bei jungen Karpfen (*Cyprinus carpio* L.) unter Intensivhaltungsbedingungen. Arch. Hydrobiol. Suppl. 48: 141-180.
- KAUSCH H., ZIMMERMANN C., 1976: Nahrungsausnutzung und Wachstum junger Sandfelchen (*Coregonus fera* JURINE 1825) bei Fütterung mit Teichplankton. Arch. Hydrobiol. Suppl. 48: 181-206.
- KERR S.R., 1971a: Analysis of laboratory experiments on growth efficiency of fishes. J. Fish. Res. Bd. Can. 28: 801-808.
- KERR S.R., 1971b: Prediction of growth efficiencies in nature. J. Fish. Res. Bd. Can. 28: 809-814.
- KERR S.R., 1971c: A simulation model of lake trout growth. J. Fish. Res. Bd. Can. 28: 815-819.
- LAMPERT W., 1977: Studies on the carbon balance of *Daphnia pulex* DE GEER as related to environmental conditions. II. The dependance of carbon assimilation on animal size, temperature, food concentration and diet species. Arch. Hydrobiol. Suppl. 48: 310-335.

- LAMPERT W., SCHÖBER U., 1978: Das regelmäßige Auftreten von Frühjahrs-Algenmaximum und "Klarwasserstadium" im Bodensee als Folge von klimatischen Bedingungen und Wechselwirkungen zwischen Phyto- und Zooplankton. Arch. Hydrobiol. 82: 364-386.
- MANN K.H., 1977: Estimating the food consumption of fish in nature. In: (Ed. GERKING S.D.): Ecology of freshwater fish production. Oxford/London/Edinburgh/Melbourne (Blackwell): 520 p., p. 250-273.
- NAUWERCK A., 1963: Die Beziehungen zwischen Zooplankton und Phytoplankton im See Erken. Symbol. Bot. Ups. 17(5): 163 pp.
- NILSSON N.-A., 1978: The role of size-biased predation in competition and interactive segregation in fish. In: (Ed. GERKING S.D.) Ecology of freshwater fish production. Oxford/London/Edinburgh/Melbourne (Blackwell), 520 p., p. 303-325.
- ODUM H.T., 1957: Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida. Ecol. Monogr. 27: 55-112.
- PALOHEIMO L., 1969: Weender Analyse. In: (Ed. LENKEIT et al.) Handbuch der Tierernährung. Hamburg (Parey), Bd. 1: 164-171.
- POPE G.F., CARTER J.C.H., 1975: Crustacean plankton communities of the Matamek River System and their variation with predation. J. Fish. Res. Bd. Can. 32: 2530-2535.
- RICKER W.E. (Ed.), 1978: Methods for assessment of fish production in fresh waters. IBP Handbook No. 3. 3rd ed. Oxford/Edinburgh (Blackwell): 365 p.
- ROSENTHAL H., 1969: Verdauungsgeschwindigkeit, Nahrungswahl und Nahrungsbedarf bei den Larven des Herings, *Clupea harengus* L. Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforschung 20: 60-69.
- SCHWOERBEL J., 1977: Einführung in die Limnologie. 3. Aufl. Stuttgart/New York (Fischer): 191 S.
- WEBB P.W., 1978: Partitioning of energy into metabolism and growth. In: (Ed. GERKING S.D.) Ecology of freshwater fish production. Oxford/London/Edinburgh/Melbourne (Blackwell): 520 p., p. 184-214.
- WETZEL R.G., 1975: Limnology. Philadelphia/London/Toronto (W.B. Saunders): 743 p.
- WINBERG G.G., 1956: Rate of metabolism and food requirements of fishes. Fish Res. Bd. Can. Transl. Series No. 194: 1960.

Adresse

Dr. Günter Gunkel
 Institut für Technischen Umweltschutz
 Sekr. SE 15
 Technische Universität Berlin
 Straße des 17. Juni 135
 D-1000 Berlin 12

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1981

Band/Volume: [9_1981](#)

Autor(en)/Author(s): Gunkel Günter

Artikel/Article: [Untersuchungen zu den quantitativen und qualitativen Beziehungen innerhalb einer pelagischen Nahrungskette am Beispiel von *Coregonus fera*, *Daphnia pulicaria* und Phytoplankton 53-68](#)