

Zur Dynamik exploitierter Populationen von *Tisbe holothuriae* (Copepoda, Harpacticoida)

II. Populationsdichte, Alterszusammensetzung, Wachstum und Ausbeute

M. HOPPENHEIT

*Biologische Anstalt Helgoland (Laboratorium Sülldorf);
Hamburg 55, Bundesrepublik Deutschland*

ABSTRACT: On the dynamics of exploited populations of *Tisbe holothuriae* (Copepoda, Harpacticoida). II. Population density, age distribution, growth and yield. In weekly exploited populations of the harpacticoid copepod *Tisbe holothuriae* HUMES, effects of exploitation rate on population density, age distribution, growth, as well as numerical and biomass yields were studied under conditions of surplus food supply at 22° C and 30 ‰ S. Increase of exploitation rate lowered the adult plus copepodid density and raised the density of nauplii, thus shifting the age distribution in favour of the nauplii. Total population density was almost equal at exploitation rates of 0.10, 0.50 and 0.70, but lower at rates of 0.30 and 0.90. Experiments, which have not yet been completed, have shown a higher resistance against the toxic effect of cadmium in populations exploited at rates of 0.30 or 0.90; populations exploited at the lower rate displayed a lesser degree of resistance than populations exploited at the rate of 0.90. Variability of densities was least at intermediate exploitation rates, whereas the variability of the age structure and the intrinsic rate of natural increase was less at higher rates, indicating smaller fluctuations in the ratio of the regulating variables mortality and fecundity with increasing exploitation. The assumption is made that an appropriate exploitation rate contributes to the achievement of favourable culture conditions for copepods, which are subjected to intense predation in natural populations. Within the range of the exploitation rates selected, biomass yields of nauplii and adults plus copepodids were approximately proportional to exploitation rate; therefore, the maximum rate sustainable by a *Tisbe holothuriae* population cannot be established. From data on adult numerical yield, however, it may be concluded that exploitation rates exceeding 0.90 will not result in increased productivity.

EINLEITUNG

Eine Folge des Bevölkerungswachstums und der zunehmenden Industrialisierung ist die stete Veränderung der natürlichen Lebensräume. Sie vor Zerstörung zu bewahren, ist eine der wichtigsten uns heute gestellten Aufgaben. Die Biologische Anstalt Helgoland beteiligt sich durch experimentelle Untersuchungen im Laboratorium an der Entwicklung von Verfahren, die die toxikologische Bewertung von Schadstoffen im marinen Bereich ermöglichen sollen.

Bei aller Skepsis hinsichtlich der Relevanz von Laboratoriumsuntersuchungen für Vorgänge im Freiland kann doch auf jene nicht verzichtet werden, weil im Laboratorium wenigstens einige der natürlichen Variationsfaktoren unter Kontrolle gehalten und somit Veränderungen eher erkannt und möglichen Ursachen sicherer zugeordnet werden können.

Um die Zuverlässigkeit der Aussagen im Hinblick auf das Geschehen im Freiland zu erhöhen, wurden die vorliegenden Untersuchungen und weitere Untersuchungen zum Einfluß des Schwermetalls Cadmium (HOPPENHEIT & SPERLING, in Vorbereitung) mit exploitierten Populationen durchgeführt. Wie in der ersten Veröffentlichung dieser Reihe (HOPPENHEIT, 1975) wird über Ergebnisse berichtet, die an Laboratoriumspopulationen des Copepoden *Tisbe holothuriae* gewonnen wurden, die noch keiner Beeinflussung durch Schadstoffe unterlagen.

MATERIAL UND METHODE

Die Populationen von *Tisbe holothuriae* HUMES befanden sich in 200 ml Wasser in weithalsigen 500-ml-Stehkolben (vgl. HOPPENHEIT, 1975). In Abständen von einer Woche wurden 10, 30, 50, 70 oder 90 % der Tiere entnommen und in vor den Exploitationen gezogenen Stichproben von 10 ml die Anzahlen der Adulten zuzüglich der Copepoditen, der Nauplien und der einen Eisack tragenden Weibchen bestimmt. Die Temperatur betrug $20^{\circ} \pm 1^{\circ}$ C, der Salzgehalt lag bei etwa 30 ‰, und in dem Kulturraum herrschte Normaltag mit einer Hellphase von 12 Stunden Dauer. Zum Zeitpunkt der Entnahme wurden jeweils 90 % des Kulturwassers erneuert.

Wie bei den Zählungen wurde auch bei den Wägungen nicht zwischen dem adulten Stadium und den Copepoditstadien unterschieden. Es wurden jeweils 3 Individuen zu einer Wägung vereinigt, ohne daß eine Auswahl hinsichtlich ihrer Größe getroffen wurde. Um die Tiere vor einer Wägung von anhaftendem Wasser zu befreien, wurden sie einzeln mit einer Pipette in möglichst kurzer Zeit durch 3 Schälchen mit Methanol geführt. Nach weitgehender Verdunstung des Methanols auf dem Wägeschälchen (keine deutlich erkennbare Wanderung des Zeigers mehr) wurde noch 15 Min. bis zur Ablesung gewartet. Es hatte sich gezeigt, daß zu diesem Zeitpunkt Gewichtskonstanz herrscht. Erst später macht sich ein Gewichtsverlust durch Eintrocknung bemerkbar. Die Wägungen erfolgten mit einer CAHN-Elektrowaage (Modell G-2).

Das mittlere Gewicht eines Nauplius konnte nur geschätzt werden, wobei die Nauplien als Ellipsoide mit einem spezifischen Gewicht von 1,047 (vgl. GROSS & RAYMONT, 1941) betrachtet wurden.

Weitere Einzelheiten zur Art des Materials und der Versuchsdurchführung können der Arbeit von HOPPENHEIT (1975) entnommen werden.

UNTERSUCHUNGSERGEBNISSE

Populationsdichte und Alterszusammensetzung in
Abhängigkeit von der Exploitationsrate

Je 18 Populationen wurden einer wöchentlichen Entnahme von 10, 30, 50, 70 oder 90 % der Individuen unterworfen. Mit der Exploitation wurde eine Woche nach Besetzung der Kulturgefäße mit im Mittel 1600 Tieren begonnen. Der Anteil der

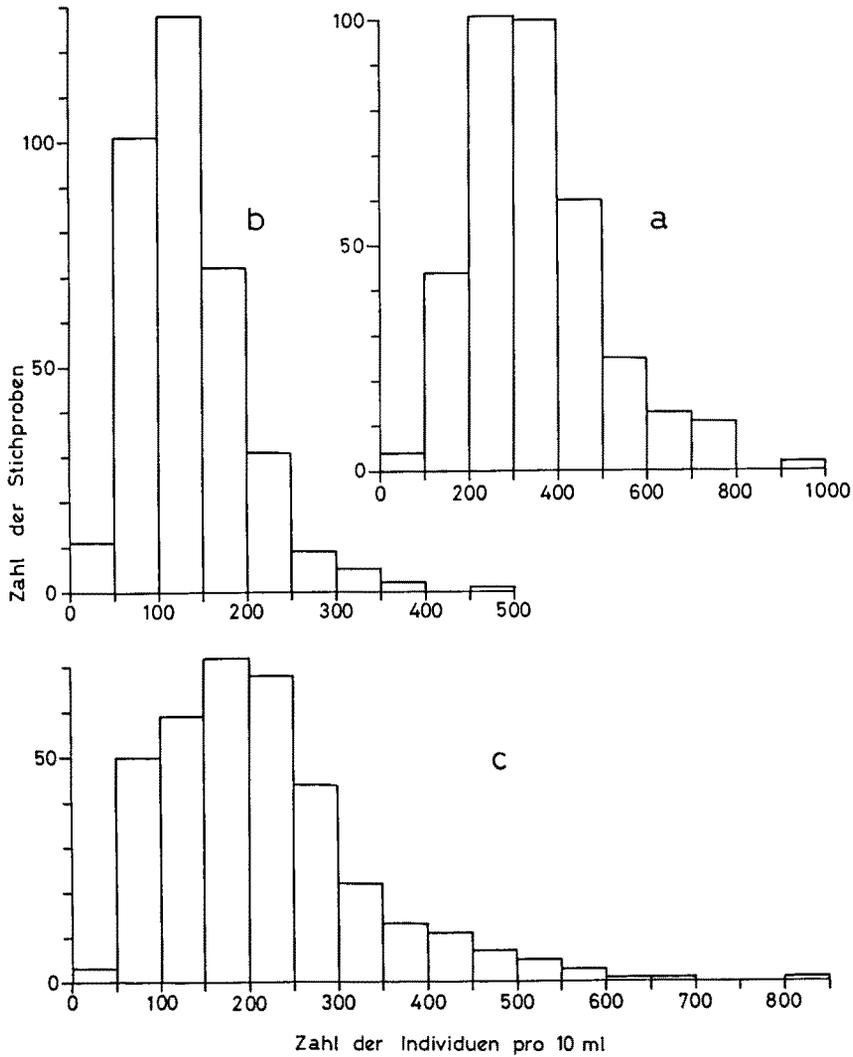


Abb. 1: *Tisbe holothuriae*. Häufigkeitsverteilung der Zahl der Individuen (a), der Zahl der Adulten zuzüglich der Copepoditen (b) und der Zahl der Nauplii (c) vor Exploitation in Stichproben von 10 ml bei Entnahme von 30 % der Tiere pro Woche

Nauplien lag bei Versuchsbeginn zwischen 53 und 86 %. Während der anfänglichen Wachstumsphase von 8 Wochen wurden keine Zählungen zur Ermittlung der Populationsdichten durchgeführt. Da die Populationen 28 Wochen beobachtet wurden, standen nach Abschluß der Untersuchung pro Entnahmerate 360 Bestimmungen der Populationsdichte zur Verfügung. Die arithmetischen Mittel der Populationsdichten der 18 pro Entnahmerate untersuchten Populationen wurden nach DIXON (vgl. SACHS,

Tabelle 1

Vor der Entnahme im Durchschnitt erreichte Populationsdichten exploitierter Populationen von *Tisbe holothuriae*. Erklärung der in den Tabellen 1 bis 6 benutzten Zeichen: k Anzahl der Populationen; N Populationsdichte; \bar{N}_G geometrisches Mittel der Populationsdichte; n Stichprobenumfang; p relative Häufigkeit der Nauplien; Q halber Quartilabstand; r spezifische Wachstumsrate; s Standardabweichung; V Variationskoeffizient

Entnahme- rate	k	n	\bar{N}	s	V	$\overline{\log N}$	$s_{\log N}$	\bar{N}_G
0,10	18	360	411	169	0,41	2,5758	0,1829	377
0,30	18	360	351	153	0,44	2,5022	0,1998	318
0,50	18	360	393	155	0,39	2,5613	0,1684	364
0,70	18	360	408	166	0,41	2,5761	0,1682	377
0,90	18	360	363	167	0,46	2,5145	0,2023	327

Tabelle 2

Vor der Entnahme im Durchschnitt erreichte Populationsdichten der Adulten zuzüglich der Copepoditen exploitierter Populationen von *Tisbe holothuriae*. (Erklärung der Zeichen siehe Tab. 1)

Entnahme- rate	k	n	\bar{N}	s	V	$\overline{\log N}$	$s_{\log N}$	\bar{N}_G
0,10	18	360	166	76	0,46	2,1762	0,1991	150
0,30	18	360	135	64	0,47	2,0848	0,2124	122
0,50	18	360	143	57	0,40	2,1244	0,1297	133
0,70	18	360	138	53	0,39	2,1004	0,2054	126
0,90	18	360	108	65	0,60	1,9705	0,2500	93

Tabelle 3

Vor der Entnahme im Durchschnitt erreichte Populationsdichten der Nauplien exploitierter Populationen von *Tisbe holothuriae*. (Erklärung der Zeichen siehe Tab. 1)

Entnahme- rate	k	n	\bar{N}	s	V	$\overline{\log N}$	$s_{\log N}$	\bar{N}_G
0,10	18	360	245	135	0,55	2,3213	0,2555	210
0,30	18	360	216	118	0,55	2,2703	0,2427	186
0,50	18	360	247	125	0,51	2,3366	0,2236	217
0,70	18	360	265	136	0,51	2,3708	0,2140	235
0,90	18	360	256	134	0,52	2,3479	0,2371	223

1968; p. 278 f.) verglichen. Die Prüfung mit diesem Test, der gegenüber Abweichungen von der Normalität und Varianzhomogenität ziemlich unempfindlich ist (vgl. SACHS, 1968; p. 278), ergab die Abweichung zweier Mittelwerte auf dem 5-Prozent-Niveau bei der Entnahmerate von 0,90. Da bei dieser Exploitationsrate nur das 5-Prozent-

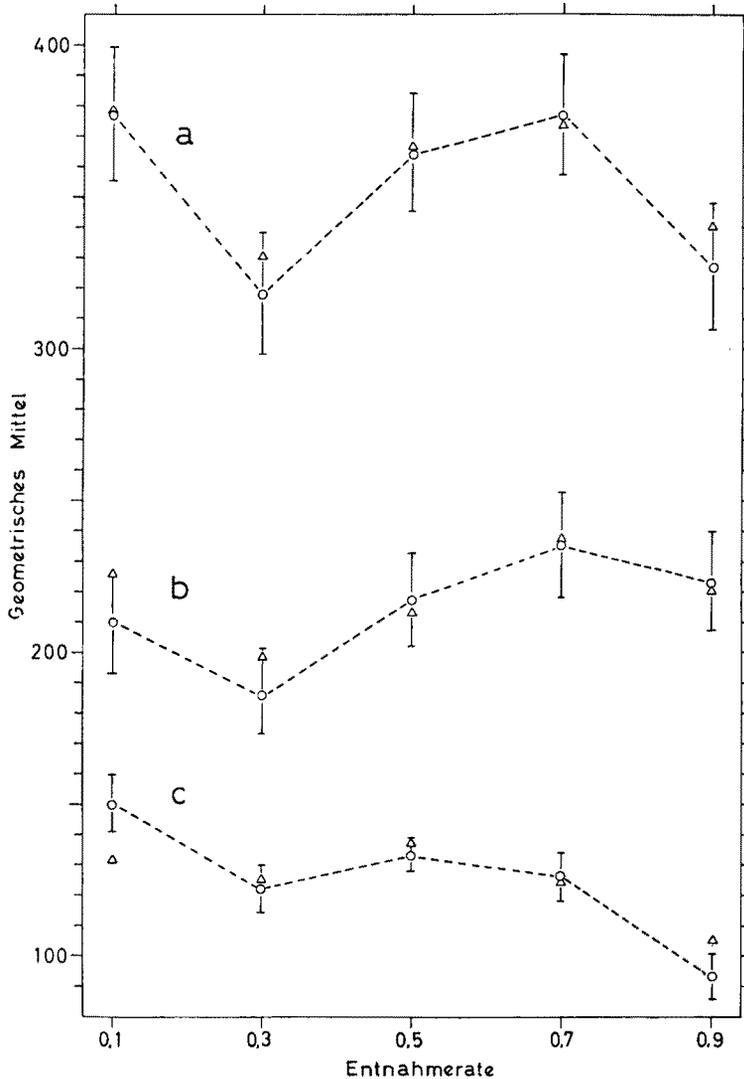


Abb. 2: *Tisbe holothuriae*. Geometrische Mittel der Zahl der Individuen (a), der Zahl der Nauplien (b) und der Zahl der Adults zuzüglich der Copepoditen (c) vor Exploitation in Stichproben von 10 ml in Abhängigkeit von der Entnahmerate. (○) = geometrische Mittel der Stichprobenwerte von 18 Populationen, (△) = geometrische Mittel der Stichprobenwerte einzelner ausgewählter Populationen. Vertrauensintervalle mit einer statistischen Sicherheit von 99 %

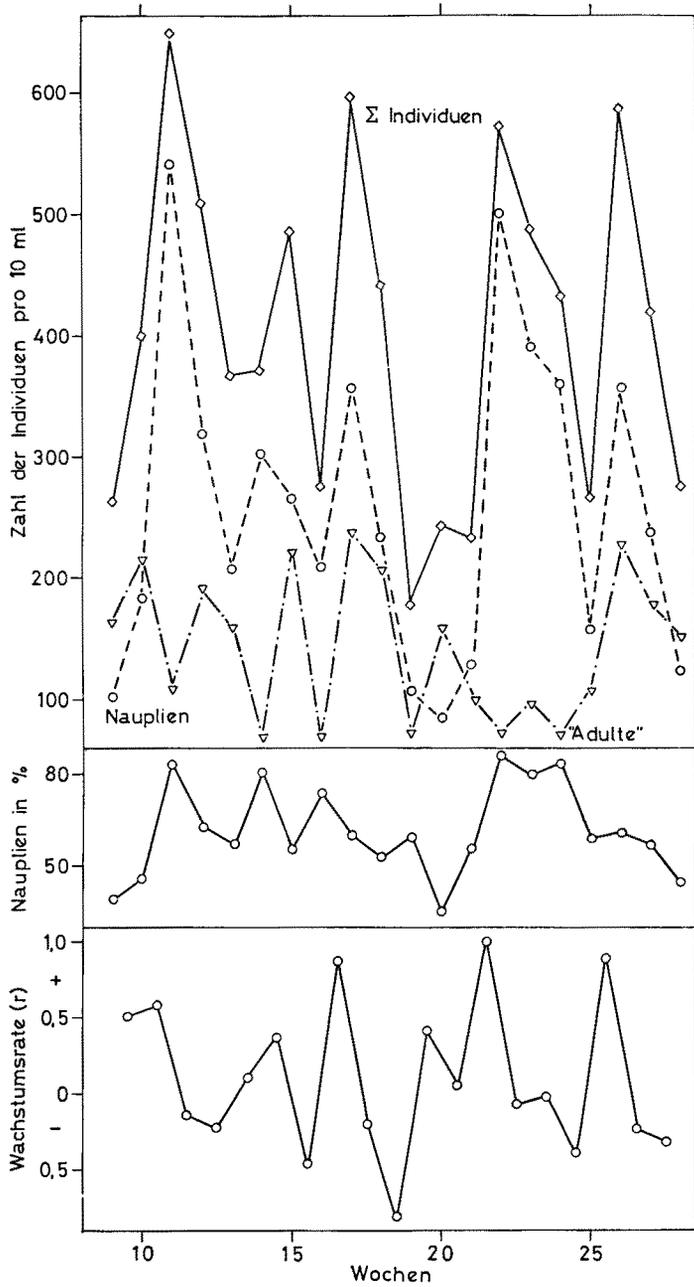


Abb. 3: *Tisbe holothuriae*. Der zeitliche Verlauf der Populationsdichten vor Exploitation, die prozentualen relativen Häufigkeiten der Nauplien und die spezifischen Wachstumsraten r bei der Entnahme von 10% der Tiere pro Woche. „Adulte“ = adulte Individuen zuzüglich der Copepoditen. (Weitere Erklärungen siehe Text)

Signifikanzniveau erreicht wurde, und die Einzelversuche in den übrigen Gruppen nicht stärker voneinander abwichen als zufallsmäßig zu erwarten war, wurden die Werte jeder Versuchsgruppe zusammengefaßt. Die zusammengefaßten und gruppierten Werte für die Summe der Individuen, für die Adulten zuzüglich der Copepoditen und für die Nauplien erwiesen sich als angenähert bis gut lognormalverteilt. Der Vergleich der

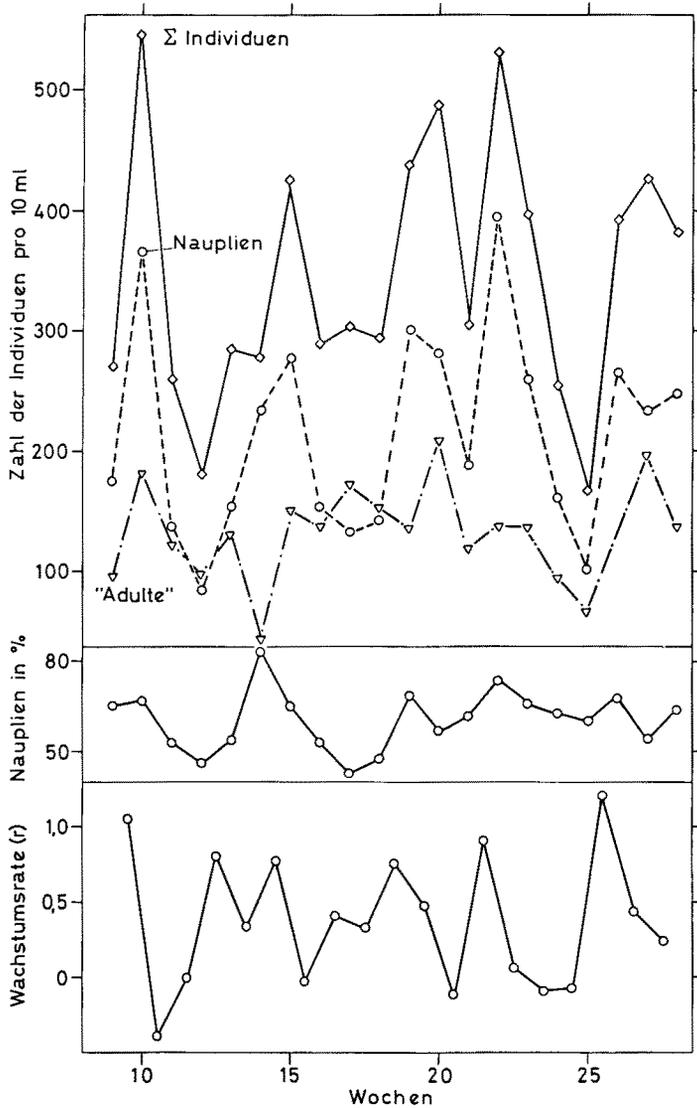


Abb. 4: *Tisbe holothuriae*. Der zeitliche Verlauf der Populationsdichten vor Exploitation, die prozentualen relativen Häufigkeiten der Nauplien und die spezifischen Wachstumsraten r bei Entnahme von 30 % der Tiere pro Woche. (Erklärungen siehe Abb. 3)

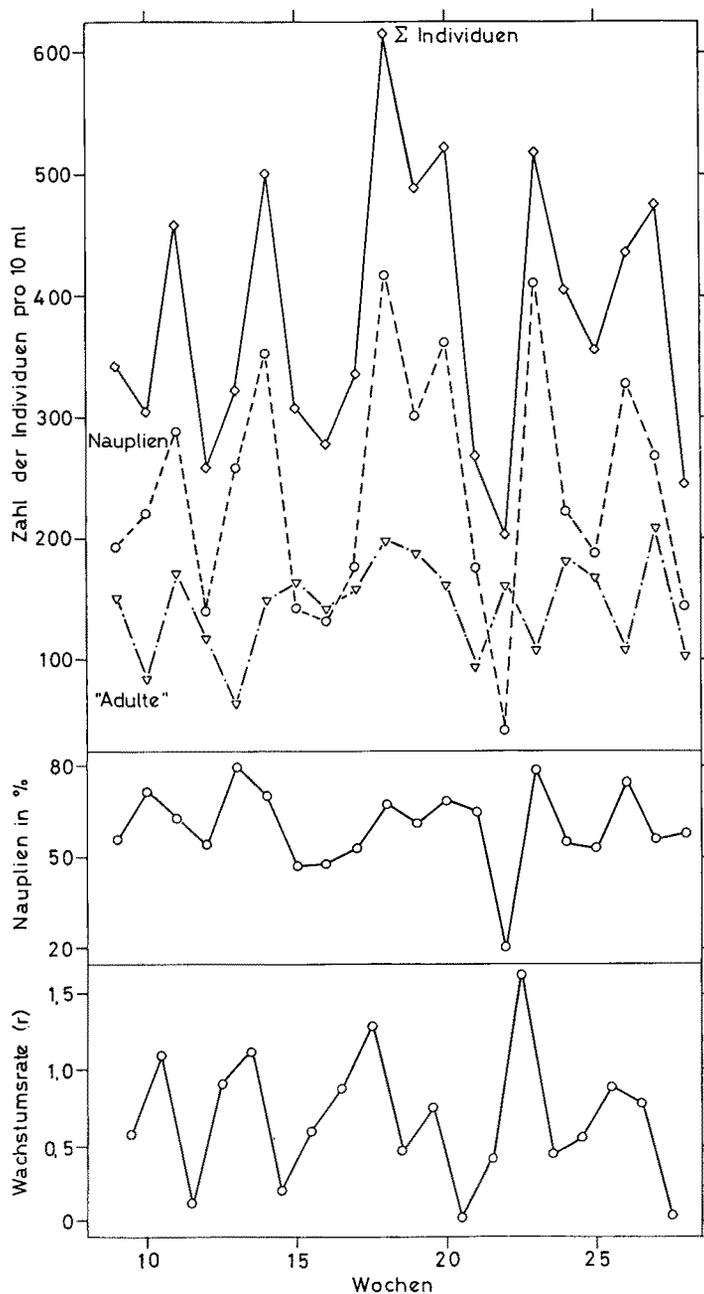


Abb. 5: *Tisbe holothuriae*. Der zeitliche Verlauf der Populationsdichten vor Exploitation, die prozentualen relativen Häufigkeiten der Nauplien und die spezifischen Wachstumsraten r bei Entnahme von 50 % der Tiere pro Woche. (Erklärungen siehe Abb. 3)

empirischen Verteilungen mit den logarithmischen Verteilungen wurde mit Hilfe des Auswerteblasses AWF 173a des Ausschusses für wirtschaftliche Fertigung durchgeführt. Die Abbildung 1 zeigt die Häufigkeitsverteilungen der Werte der Populationsdichten am Beispiel der Entnahme von 30 % der Individuen. Die Eingipfligkeit der Verteilun-

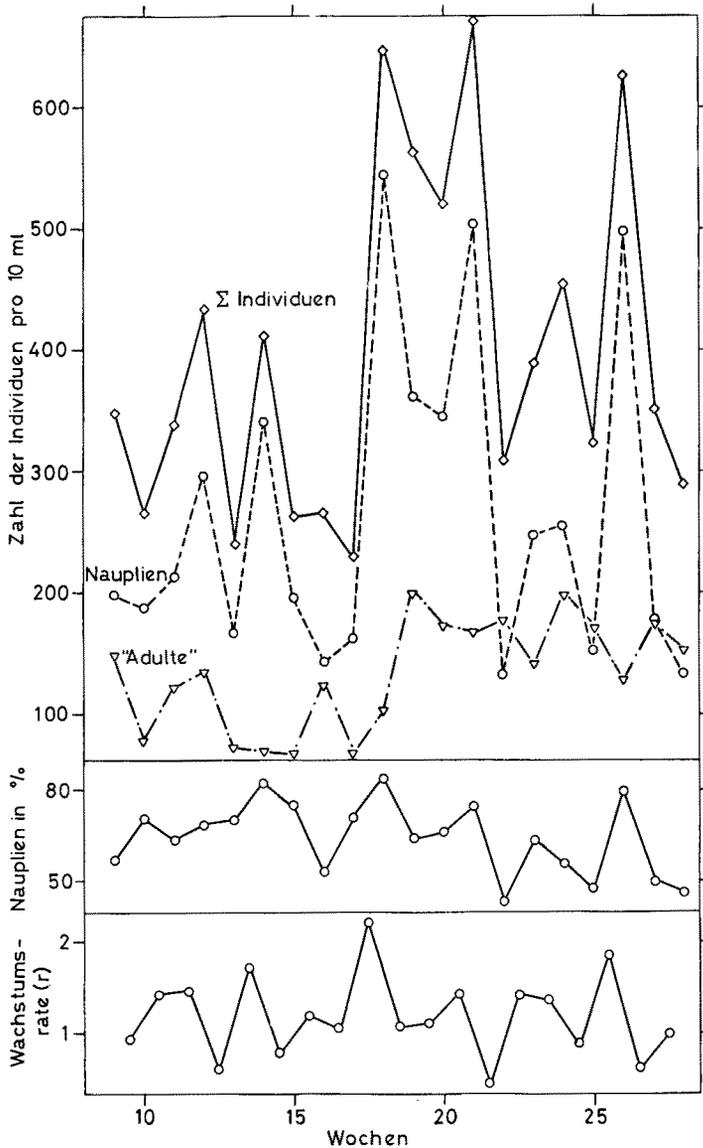


Abb. 6: *Tisbe holothuriae*. Der zeitliche Verlauf der Populationsdichten vor Exploitation, die prozentualen relativen Häufigkeiten der Nauplien und die spezifischen Wachstumsraten r bei Entnahme von 70 % der Tiere pro Woche. (Erklärungen siehe Abb. 3)

gen läßt auf eine statistische Masse schließen, die nicht aus heterogenen Teilmassen besteht.

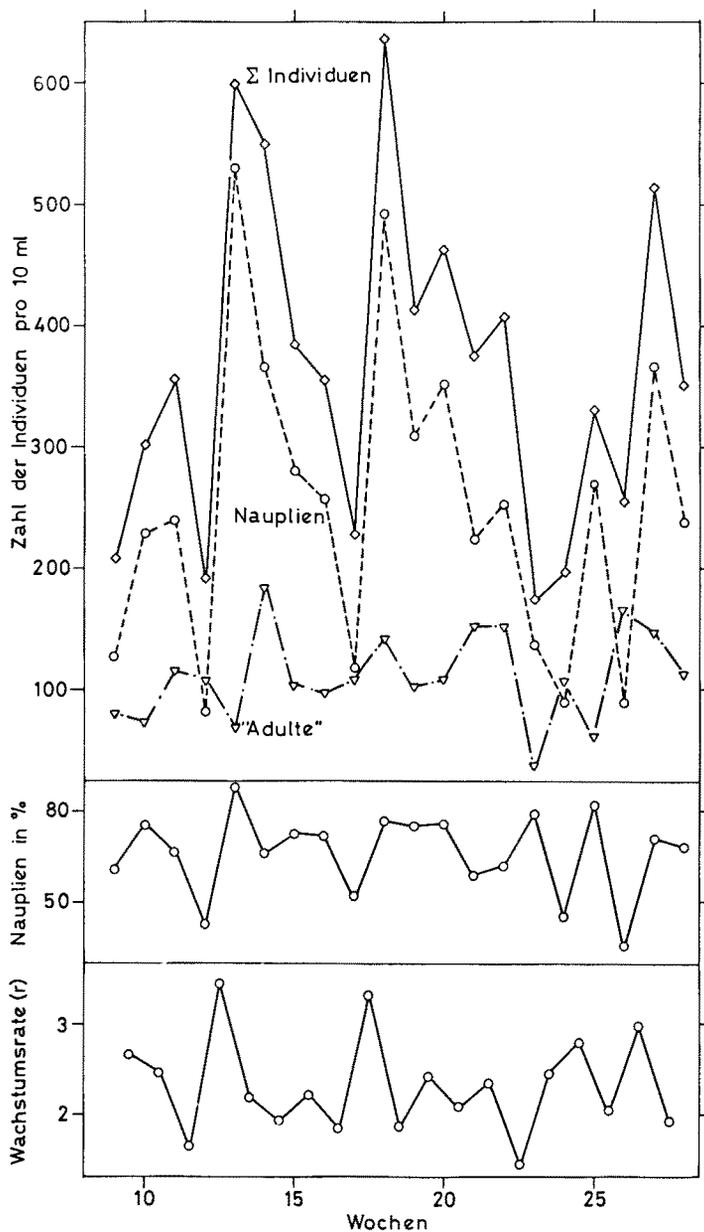


Abb. 7: *Tisbe holothuriae*. Der zeitliche Verlauf der Populationsdichten vor Exploitation, die prozentualen relativen Häufigkeiten der Nauplien und die spezifischen Wachstumsraten r bei Entnahme von 90 % der Tiere pro Woche. (Erklärungen siehe Abb. 3)

Die Tabellen 1 bis 3 enthalten die Mittelwerte, Standardabweichungen und Variationskoeffizienten der Populationsdichten für alle Versuchsgruppen, die sämtlich aus dem gruppierten Material errechnet worden sind. Die Variationskoeffizienten der Originaldaten liegen alle deutlich über der Schranke von 0,33. Der nach BARTLETT (vgl. SACHS, 1968; p. 483 ff.) durchgeführte Vergleich der Varianzen der transformierten Werte ergab in allen Fällen eine signifikante Inhomogenität ($\alpha < 0,01$). Auf eine Varianzanalyse wurde daher verzichtet.

Die geometrischen Mittel der Populationsdichten und die Vertrauensbereiche mit einer statistischen Sicherheit von 99 % zeigt die Abbildung 2. Bei mittleren Entnahmeraten sind die Populationsdichten der Adulten zuzüglich der Copepoditen etwa gleich; eine hohe Entnahmerate führt zu einer Verringerung der Zahl der Adulten zuzüglich

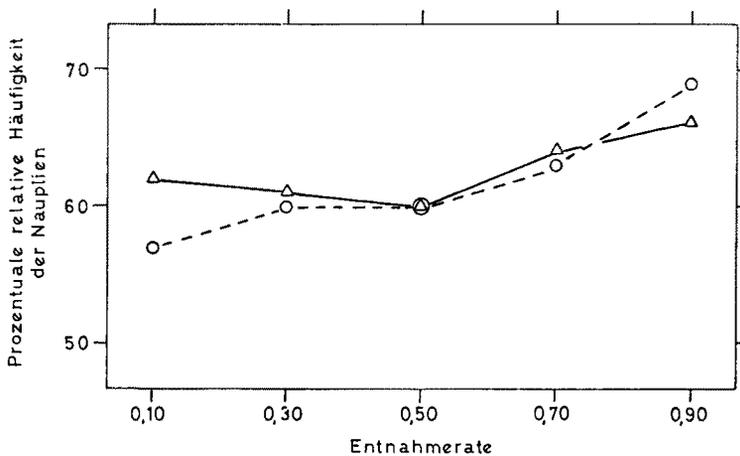


Abb. 8: *Tisbe holothuriae*. Mittlere prozentuale relative Häufigkeiten der Nauplien zum Zeitpunkt der Entnahme in Abhängigkeit von der Exploitationsrate. (○) = mittlere prozentuale relative Häufigkeiten der Nauplien in je 18 Populationen, (△) = mittlere prozentuale relative Häufigkeiten der Nauplien in einzelnen ausgewählten Populationen

der Copepoditen, eine niedrige Entnahmerate setzt ihre Zahl herauf (Abb. 2 c). Die Zahl der Nauplien pro Stichprobe ist bei hohen Entnahmeraten im Mittel höher als bei niedrigen Raten (Abb. 2 b). Bei den Adulten zuzüglich der Copepoditen läßt sich mit steigender Entnahmerate ein Abwärts- und bei den Nauplien ein Aufwärtstrend erkennen. Die Populationsstärke ist, wie die Abbildung 2 a zeigt, bei 30 und 90 % Entnahme geringer als bei den Entnahmen von 10, 50 oder 70 %. Eine Erklärung für das Verhalten der Populationen bei einer Entnahmerate von 0,30 kann noch nicht gegeben werden. „Irreguläres“ Verhalten bei dieser Entnahmerate konnte auch bei der Prüfung der Resistenz gegenüber der toxischen Wirkung des Schwermetalls Cadmium (HOPPENHEIT & SPERLING, in Vorbereitung) gefunden werden. Die den Entnahmeraten von 0,30 oder 0,90 unterworfenen Populationen haben sich als resistenter erwiesen, wobei bei der Rate von 0,30 die Resistenz allerdings nur geringfügig höher ist als bei den Raten von 0,10, 0,50 oder 0,70.

Neben den geometrischen Mitteln der Populationsdichten der verschiedenen Versuchsgruppen enthält die Abbildung 2 auch die geometrischen Mittel von 5 ausgewählten Populationen, für die die zeitlichen Verläufe der Populationsdichten, der prozentualen relativen Häufigkeiten der Nauplien sowie der spezifischen Wachstumsraten (intrinsic rates of natural increase) in den Abbildungen 3 bis 7 dargestellt sind. Es sind Populationen ausgewählt worden, deren Mittel der Populationsdichte nahe dem Mittel

Tabelle 4

Durchschnittliche relative Häufigkeiten (\bar{p}) der Nauplien exploitierter Populationen von *Tisbe holothuriae* zum Zeitpunkt der Entnahme. (Erklärung der Zeichen siehe Tab. 1)

Entnahme- rate	k	n	\bar{p}	s	V	Q
0,10	9	180	0,58	0,15	0,26	0,115
0,30	9	180	0,60	0,13	0,22	0,108
0,50	9	180	0,62	0,12	0,19	0,082
0,70	9	180	0,65	0,10	0,15	0,084
0,90	9	180	0,68	0,12	0,18	0,076

der jeweiligen Versuchsgruppe liegt. Wie der Abbildung 2 entnommen werden kann, folgen auch die Populationsdichten der Nauplien wie der Adulten zuzüglich der Copepoditen dem Trend zu höheren beziehungsweise niedrigeren Werten. Bei allen 5 Populationen der Abbildungen 3 bis 7 ist im Mittel der Anteil der Nauplien höher als der Anteil der Adulten zuzüglich der Copepoditen. Wie zu erwarten ist, ändert sich die Alterszusammensetzung mit der Entnahmerate. Die Abbildung 8 enthält die mittleren prozentualen relativen Häufigkeiten der Nauplien der ausgewählten Populationen und der zu Gruppen zusammengefaßten Versuche. Die Veränderung der Alterszusammensetzung bei Erhöhung der Entnahmerate zugunsten der Nauplien weist auf das stärkere Wachstum der Populationen bei höherer Entnahme hin. Der Tabelle 4 können für je 9 zusammengefaßte Populationen die durchschnittlichen relativen Häufigkeiten der Nauplien nebst Standardabweichungen und Variationskoeffizienten entnommen werden. Die Prüfung der Verteilungen über χ^2 ergab das Vorliegen angenähert bis gut

Tabelle 5

Durchschnittliche spezifische Wachstumsraten (\bar{r}) exploitierter Populationen von *Tisbe holothuriae*. (Erklärung der Zeichen siehe Tab. 1)

Entnahme- rate	k	n	\bar{r}	s	V	$s^2_{\log r}$
0,10	1	19	0,11	0,51	—	—
0,30	1	19	0,37	0,45	—	—
0,50	1	19	0,67	0,44	0,66	0,2439
0,70	1	19	1,19	0,46	0,39	0,0313
0,90	1	19	2,33	0,54	0,23	0,0093

normalverteilter Werte ($0,05 < \alpha < 0,70$). Wie die Variationskoeffizienten und die ebenfalls als Maß für die Variabilität ermittelten halben Quartilabstände (vgl. HASELOFF & HOFFMANN, 1968; p. 55 f.) zeigen, verringert sich die Variabilität der Alterszusammensetzung mit zunehmender Exploitation.

Wachstum und Ausbeute

Werden für die ausgewählten Populationen der Abbildungen 3 bis 7 die spezifischen Wachstumsraten r (intrinsic rates of natural increase) für die Intervalle zwischen den Entnahmen nach

$$r = \frac{\ln N_t - \ln N_0}{t}$$

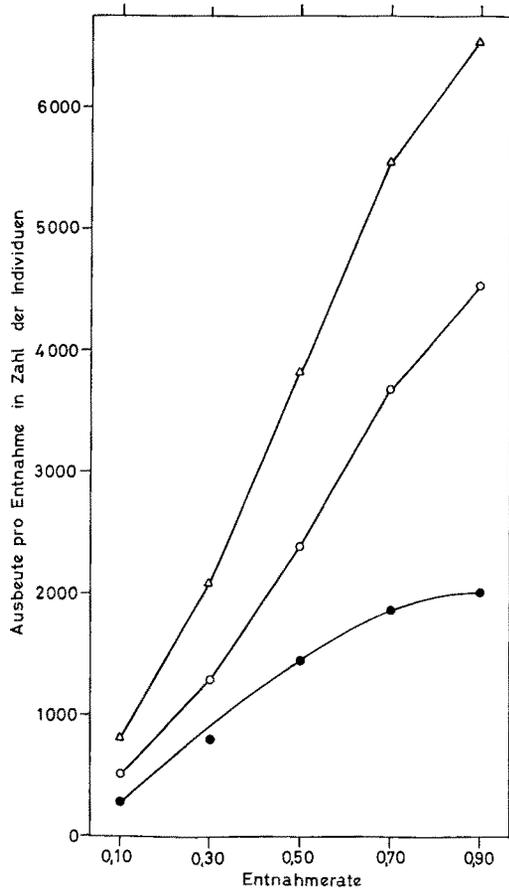


Abb. 9: *Tisbe holothuriae*. Mittlere numerische Ausbeuten pro Entnahme in Abhängigkeit von der Exploitationsrate. (Δ) = Gesamtzahl der Individuen, (○) = Zahl der Nauplien, (●) = Zahl der Adulten zuzüglich der Copepoditen

ermittelt, wobei N_0 die Populationsdichte nach der Entnahme und N_t die Populationsdichte vor der nächsten Entnahme ist, so zeigt sich erwartungsgemäß, daß nur bei den niedrigen Entnahmeraten negative r -Werte auftreten, die Absterberate hier also zeitweilig größer als die Geburtsrate ist. Die für die ausgewählten Populationen ermittelten durchschnittlichen spezifischen Wachstumsraten (Tab. 5) weichen nur wenig von den Werten ab, die zu erwarten sind, wenn lediglich die Verluste ausgeglichen werden, das heißt kein Aufwärts- oder Abwärtstrend während des Versuchszeitraumes auftritt. Soweit eine Beurteilung möglich ist, sind die r -Werte angenähert normal verteilt. Wie die Tabelle 5 zeigt, verringern sich die Variationskoeffizienten und die Varianzen der transformierten Werte mit zunehmender Entnahme. Die Unterschiede zwischen den

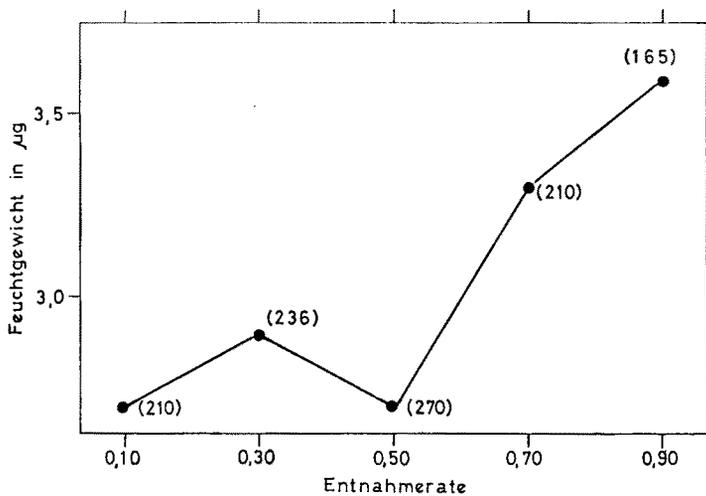


Abb. 10: *Tisbe holothuriae*. Mittleres Gewicht (Feuchtwicht) eines Individuums im adulten oder Copepoditstadium in Abhängigkeit von der Entnahmerate. Zahl der Wägungen in Klammern

Varianzen der transformierten Werte sind nach dem Test von HARTLEY (vgl. SACHS, 1968; p. 480 f.) mit $\alpha < 0,01$ hinreichend signifikant. Die Auswertung einer zweiten Serie von ausgewählten Populationen hat die Befunde bestätigt. Es sei erwähnt, daß – wie sich leicht ermitteln läßt – bei Entnahme von 90 % der Individuen pro Woche und stabiler mittlerer Populationsdichte die tägliche Zuwachsrate im Mittel etwa 39 % beträgt.

Der Abbildung 9 können die mittleren numerischen Ausbeuten bei den verschiedenen Entnahmeraten entnommen werden. Im gewählten Bereich der Entnahme von 10 bis 90 % der Tiere pro Woche ist die Zahl der entnommenen Individuen wie die Zahl der entnommenen Nauplien der Entnahmerate angenähert proportional. Nach dem Kurvenverlauf scheint die Ausbeute an adulten Tieren zuzüglich der Copepoditen ihren höchsten Wert erreicht zu haben.

Mittels einer Mikrowaage wurde das mittlere Gewicht (Feuchtwicht) eines Individuums, das sich in den 4 Copepoditstadien oder im adulten Stadium befand, ermittelt. Da die einzelnen Stadien unterschiedlich groß sind, immer 3 Individuen zu

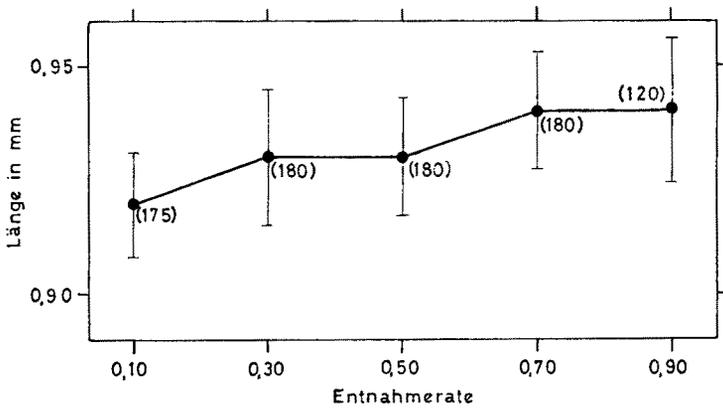


Abb. 11: *Tisbe holothuriae*. Mittlere Länge (ohne Furcalborsten) eines adulten Weibchens in Abhängigkeit von der Entnahmerate. Zahl der Messungen in Klammern und Vertrauensintervalle für eine statistische Sicherheit von 99 %

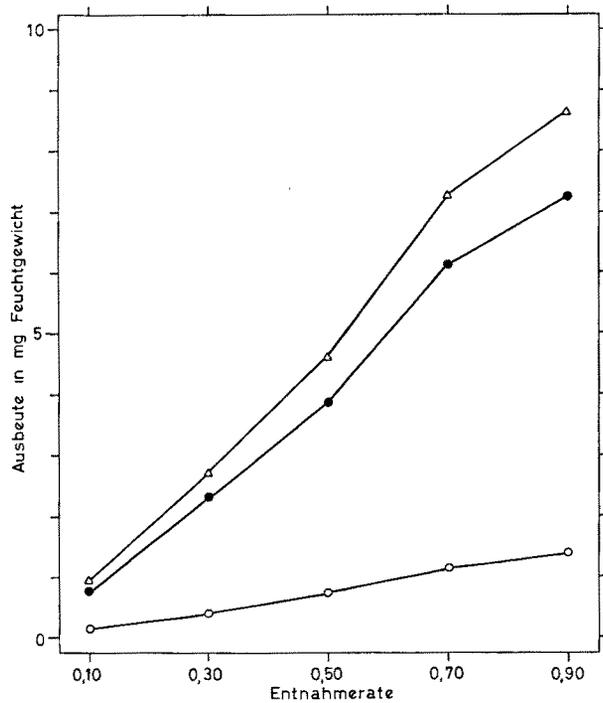


Abb. 12: *Tisbe holothuriae*. Mittlere Ausbeuten in mg Feuchtgewicht pro Entnahme in Abhängigkeit von der Exploitationsrate (Δ) = Σ Individuen, (\circ) = Nauplien, (\bullet) = Adulte zuzüglich der Copepoditen

einer Wägung vereinigt wurden, und auch nicht zwischen Männchen und Weibchen unterschieden wurde, ist die Variabilität der erhaltenen Werte sehr hoch ($V = 0,50$ bis $0,60$). Weibchen mit einem Eisack wurden nicht in die Wägungen einbezogen. Die ermittelten Durchschnittsgewichte in Abhängigkeit von der Entnahmerate enthält die Abbildung 10. Das durchschnittlich höhere Gewicht eines Tieres bei höherer Entnahmerate dürfte auf die geringere mittlere Populationsdichte im Intervall zwischen den Entnahmen und auf die dadurch herabgesetzte Konkurrenz zurückzuführen sein.

Messungen an adulten Weibchen ergaben eine Zunahme der Länge (ohne Furcalborsten) mit steigender Entnahmerate (Abb. 11). Nach dem t-Test sind die Unterschiede zwischen der mittleren Länge bei der Entnahmerate von 0,10 und der mittleren Länge bei den Entnahmeraten von 0,70 und 0,90 signifikant ($\alpha < 0,01$).

Das mittlere Gewicht eines Nauplius konnte durch Wägung nicht bestimmt werden und wurde daher geschätzt aus den aus den Körpermaßen von 60 Nauplien errechneten Volumina von Ellipsoiden unter Benutzung eines von GROSS und RAYMONT (1941) bei Nauplien von *Calanus finmarchicus* gefundenen mittleren Wertes für das spezifische Gewicht von 1,047. Die Schätzung ergab für den Nauplius ein mittleres Gewicht von $0,31 \mu\text{g}$.

Aus den Werten für die numerischen Ausbeuten und den durch Wägung und Schätzung gewonnenen Gewichten wurden die mittleren wöchentlichen Ausbeuten in mg Feuchtgewicht errechnet und in der Abbildung 12 dargestellt. Wie die Abbildung zeigt, bewegt sich die gesamte Ausbeute zwischen 1 mg bei 10 % Entnahme und 8,5 mg bei 90 % Entnahme der Tiere.

DISKUSSION

Die Variationskoeffizienten und die Varianzen der transformierten Werte der Tabellen 1 bis 3 lassen erkennen, daß die Variabilität der Populationsdichte bei mittleren Entnahmeraten am geringsten ist, eine Beobachtung, die von WATT (1955) auch bei *Tribolium confusum* gemacht worden ist. Betrachtet man die Populationen als Bestandteile von Regelkreisen (vgl. HOPPENHEIT, 1975) und die Populationsdichte als Regelgröße, so scheinen mittlere Entnahmeraten – weil hier die Regelabweichung am geringsten ist – für die Populationen am günstigsten zu sein. Andererseits hat sich aber gezeigt, daß die Variabilität der Alterszusammensetzung und der spezifischen Wachstumsrate (Tab. 4 und 5) mit steigender Entnahmerate abnimmt, also bei hohen Entnahmeraten das Verhältnis zwischen Geburts- und Absterberate und mithin das Verhältnis zwischen den Stellgrößen Mortalität und Fertilität geringeren Schwankungen unterliegt. Da zudem weitere Untersuchungen (HOPPENHEIT & SPERLING, in Vorbereitung) darauf hindeuten, daß bei hoher Entnahmerate die Ausregelung einer Störung leichter gelingt als bei niedriger Entnahmerate, kann angenommen werden, daß eine hohe Verlustrate die Populationen in ihrem Bestand nicht nur nicht beeinträchtigt, sondern sogar eine günstige Wirkung hat. Es sollte daher bei allen Experimenten mit Populationen von Copepoden im Laboratorium neben den übrigen Kulturbedingungen auch der Faktor Exploitation berücksichtigt werden. Es ist anzunehmen, daß zur Optimierung der Kulturbedingungen der an hohe Verlusten angepaßten Copepoden auch eine entsprechende Exploitation beiträgt.

Tabelle 6

Vor der Entnahme im Durchschnitt erreichte Populationsdichten der einen Eisack tragenden Weibchen exploitierter Populationen von *Tisbe holothuriae*. (Erklärungen der Zeichen siehe Tab. 1)

Entnahme- rate	k	n	\bar{N}	s	V
0,10	18	360	4,47	3,18	0,71
0,30	18	360	3,86	2,95	0,76
0,50	18	360	3,96	2,98	0,75
0,70	18	360	3,55	2,92	0,82
0,90	18	360	2,95	2,16	0,73

Exploitierte Laboratoriumspopulationen von *Daphnia pulex* (MARSHALL, 1967) und *Lebistes reticulatus* (SILLIMAN & GUTSELL, 1958; SILLIMAN, 1968) zeigen bei mittleren Entnahmeraten die höchste Ausbeute. Andere Untersuchungen an Populationen von *Acartia tonsa* und *Eurytemora affinis* (HEINLE, 1970), *Daphnia pulex* (SLOBODKIN & RICHMAN, 1956), *Folsomia candida* (USHER et al., 1971) und *Tribolium confusum* (WATT, 1955) gestatten nicht die genaue Ermittlung der Entnahmerate, bei der eine optimale Ausbeute erzielt werden kann.

Bei *Tisbe holothuriae* ist im Bereich der Entnahmeraten von 0,10 bis 0,90 sowohl die Zahl der entnommenen Tiere insgesamt wie auch die Ausbeute an deren Biomasse angenähert proportional der Exploitationsrate (Abb. 9 und 12). Das gleiche gilt für die

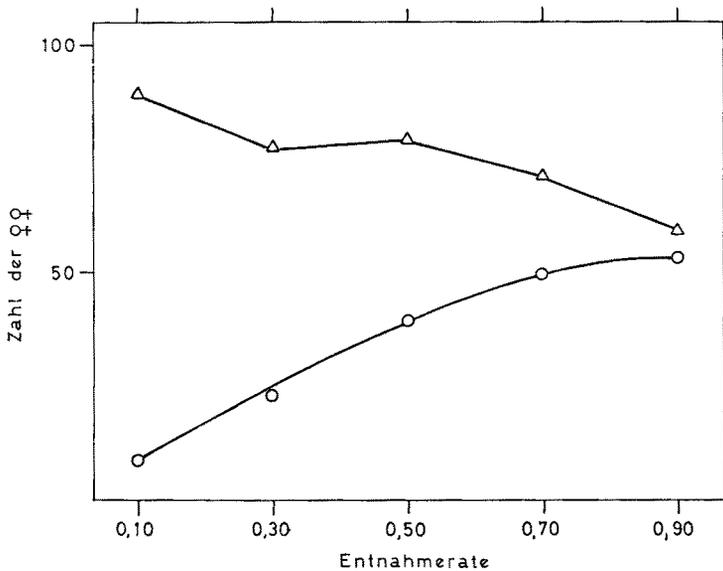


Abb. 13: *Tisbe holothuriae*. Mittlere Anzahl der einen Eisack tragenden Weibchen in den Populationen vor Exploitation in Abhängigkeit von der Entnahmerate (Δ) und deren durchschnittliche numerische Ausbeute (○)

Zahl und die Biomasse der Nauplien. Anders verhält es sich mit der numerischen Ausbeute an Adulten zuzüglich der Copepoditen: Nach dem Kurvenverlauf kann bei Erhöhung der Entnahmerate eine höhere Ausbeute nicht erwartet werden.

Bei der Auswertung der Stichproben wurden auch die einen Eisack tragenden Weibchen erfaßt, deren Zahl stets gering war (Tab. 6). Die Abbildung 13 zeigt die aus den Stichprobenmitteln errechneten Anzahlen der einen Eisack tragenden Weibchen in den Populationen und die numerische Ausbeute an solchen Weibchen. Die Zahl der einen Eisack tragenden Weibchen nimmt mit steigender Entnahmerate ab wie die Zahl der Adulten zuzüglich der Copepoditen (vgl. Abb. 2). Ihre Zahl nimmt aber nicht nur absolut, sondern mit der Änderung der Alterszusammensetzung auch relativ ab. Die numerische Ausbeute scheint wie die Ausbeute an Adulten zuzüglich der Copepoditen bei der Entnahmerate von 0,90 (vgl. Abb. 9) den Höchstwert erreicht zu haben.

Aufschluß über die Veränderung der Alterszusammensetzung mit der Entnahmerate kann auch die Steigerung der numerischen Ausbeute bei den einzelnen erfaßten Gruppen von Individuen geben. Bei 90 % Entnahme pro Woche ist die numerische Ausbeute an Nauplien etwa 9mal höher als bei 10 % Entnahme. Bei den Adulten zuzüglich der Copepoditen steigt die Ausbeute um das 7fache, bei den adulten Weibchen nur um das 6fache.

WATT (1955) hat darauf hingewiesen, daß bei dem Versuch, die optimale Ausbeute zu ermitteln, mehrere Indices der Produktivität zu berücksichtigen sind. Im Falle von *T. holothuriae* scheint die numerische Produktion an adulten Tieren und Copepoditen bei der Entnahmerate von 0,90 ihren höchsten Wert erreicht zu haben. Dies läßt die Vermutung zu, daß eine nennenswerte Steigerung der Ausbeute durch Erhöhung der Entnahmerate nicht zu erreichen ist.

ZUSAMMENFASSUNG

1. An wöchentlich mit Raten von 0,10; 0,30; 0,50; 0,70 oder 0,90 exploitierten Populationen des harpacticoiden Copepoden *Tisbe holothuriae* HUMES wurde unter konstanten Bedingungen (22° C, 30 ‰ S) die Abhängigkeit der Populationsdichte, der Alterszusammensetzung, des Wachstums und der Ausbeute von der Exploitationsrate untersucht.
2. Mit zunehmender Exploitation erhöht sich der Anteil der Nauplien, so daß sich die Alterszusammensetzung zu deren Gunsten ändert.
3. Die Populationsstärke ist bei den Entnahmeraten von 0,30 und 0,90 geringer als bei den Raten von 0,10; 0,50 oder 0,70; bei den letzteren ist die Populationsstärke etwa gleich. Eine hohe Entnahmerate verringert die Zahl der Adulten zuzüglich der Copepoditen, eine niedrige setzt ihre Zahl herauf. Die Zahl der Nauplien ist bei höheren Entnahmeraten im Mittel größer als bei niedrigen.
4. Nach den Ergebnissen noch nicht publizierter Untersuchungen zeigen die mit Raten von 0,30 oder 0,90 exploitierten Populationen auch hinsichtlich ihrer Resistenz gegenüber der toxischen Wirkung des Schwermetalls Cadmium ein abweichendes Verhalten.
5. Die Variabilität der Populationsdichte ist geringer bei mittleren Entnahmeraten,

während die Variabilität der Alterszusammensetzung und der spezifischen Wachstumsrate mit steigender Exploitation abnimmt.

6. Es kann angenommen werden, daß zur Optimierung der Kulturbedingungen der an hohe Verlustraten angepaßten Copepoden auch eine entsprechende Exploitation beiträgt.
7. Im Bereich der gewählten Exploitationsraten sind die Ausbeuten in mg Feuchtwicht an Nauplien und an Adulten zuzüglich der Copepoditen angenähert proportional der Entnahmerate. Die Versuche gestatten daher nicht die genaue Ermittlung der optimalen Ausbeute. Aus den Zahlen für die numerische Ausbeute an adulten Tieren kann jedoch geschlossen werden, daß eine Exploitationsrate höher als 0,90 zu keiner nennenswerten Steigerung der Ausbeute führt.

Danksagungen. Frau H. RADE und Frau K. BOTE danke ich für technische Assistenz und die bei der Durchführung der Versuche gezeigte Sorgfalt und Geduld. Herrn J. MARSHALL danke ich für die Anfertigung der Abbildungen.

ZITIERTE LITERATUR

- GROSS, F. & RAYMONT, J. E. G., 1941. The specific gravity of *Calanus finmarchicus*. Proc. R. Soc. Edinb. (B) **61**, 288–296.
- HASELOFF, O. W. & HOFFMANN, H.-J., 1968. Kleines Lehrbuch der Statistik. De Gruyter, Berlin, 320 pp.
- HEINLE, D. R., 1970. Population dynamics of exploited cultures of calanoid copepods. Helgoländer wiss. Meeresunters. **20**, 360–372.
- HOPPENHEIT, M., 1975. Zur Dynamik exploitierter Populationen von *Tisbe holothuriae* (Copepoda, Harpacticoida). I. Methoden, Verlauf der Populationsentwicklung und Einfluß der Wassererneuerung. Helgoländer wiss. Meeresunters. **27**, 235–252.
- MARSHALL, J. S., 1967. Radiation stress in exploited *Daphnia* populations. Limnol. Oceanogr. **12**, 154–158.
- SACHS, L., 1968. Statistische Auswertungsmethoden. Springer, Berlin, 671 pp.
- SILLIMAN, R. P., 1968. Interaction of food level and exploitation in experimental fish populations. Fishery Bull. Fish Wildl. Serv. U.S. **66**, 425–439.
- & GUTSELL, J. S., 1958. Experimental exploitation of fish populations. Fishery Bull. Fish Wildl. Serv. U.S. **58**, 214–252.
- SLOBODKIN, L. B. & RICHMAN, S., 1956. The effect of removal of fixed percentages of the newborn on size and variability in populations of *Daphnia pulex* (FORBES). Limnol. Oceanogr. **1**, 209–237.
- USHER, M. B., LONGSTAFF, B. C. & SOUTHAL, D. R., 1971. Studies on populations of *Folsomia candida* (Insecta: Collembola). The productivity of populations in relation to food and exploitation. Oecologia **7**, 68–79.
- WATT, K. E. F., 1955. Studies on population productivity. I. Three approaches to the optimum yield problem in populations of *Tribolium confusum*. Ecol. Monogr. **25**, 269–290.

Anschrift des Autors: Dr. M. HOPPENHEIT
 Biologische Anstalt Helgoland
 (Laboratorium Sülldorf)
 D-2 Hamburg 55
 Wüstland 2
 Bundesrepublik Deutschland