

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

I. Methoden, Verlauf der Populationsentwicklung und Einfluß der Wassererneuerung

M. HOPPENHEIT

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

ABSTRACT: On the dynamics of exploited populations of *Tisbe holothuriae* (Copepoda, Harpacticoida). I. Methods, population development and effect of water renewal. In weekly exploited populations of the harpacticoid copepod *Tisbe holothuriae* HUMES, the dynamics of population development and the effect of the rate of water renewal were studied under conditions of surplus food supply, constant temperature (22° C) and salinity (30‰). At exploitation rates of 10, 30, 50, 70 or 90 % per week, the populations maintained stable mean populations sizes. None of the populations established stationary equilibria. Reduced rates of water renewal resulted in a reduction of mean population density, in the course of which the density of adults plus copepodids was diminished to a lesser degree when low, as opposed to high, percentages of specimens were removed. The density of nauplii was distinctly reduced at all exploitation levels. The age structure shifted in favour of the adults and copepodids and was subject to higher variability at moderate exploitation rates and lowered rate of water renewal. To avoid and to remove difficulties inherent to current concepts of population dynamics, the populations were regarded as a component of a feedback control system, and an attempt has been made to describe the observed processes by analogy to technical control systems. According to not yet completed series of experiments, populations undergoing higher exploitation rates seem to compensate more successfully for perturbations of their environment, than populations exploited at lower rates.

EINLEITUNG

Untersuchungen zum Einfluß von Schadstoffen beschränken sich in der Regel auf die Ermittlung von Sterblichkeitsraten bei akuten Intoxikationen. Der Tatsache, daß Schadstoffe auch unterhalb eines gewählten Schwellenwertes – zum Beispiel der Konzentration, bei der 50 % der Testorganismen innerhalb von 96 Stunden sterben – Wirkungen entfalten können, wird in der Praxis mit einem Faktor, durch den ein „safe level“ festgelegt wird, Rechnung getragen. Die zur Zeit für Fische als „sicher“ angesehenen Konzentrationen von Schadstoffen liegen zwischen dem 0,01- bis 0,4-fachen der jeweils tödlichen Konzentration (vgl. SPRAGUE, 1971). Auf diese Weise ist jedoch die Festsetzung einer Grenzkonzentration ganz ohne Willkür, das heißt allein

auf Grund der tatsächlich vorhandenen Wirkungen auf eine Population, nach dem derzeitigen Stand unseres Wissens nicht möglich (vgl. AXT, 1974).

Angesichts dieser Unsicherheit bei der Beurteilung der Schädlichkeit wasserverunreinigender Stoffe ist mit Untersuchungen zur Wirkung von Schadstoffen auf Populationen eines im Laboratorium kultivierbaren Copepoden begonnen worden. Durch regelmäßige Entnahmen bestimmter Prozentsätze von Individuen aus den Kulturen werden dabei die natürlicherweise auftretenden Verluste nachgeahmt und die Versuche „realistischer“ im Hinblick auf das Geschehen im Freiland gestaltet. HEINLE (1970) zählt die Mechanismen, die die Copepoden entwickelt haben, um die Verluste durch Räuber zu kompensieren, zu den „most important aspects of the ecology of these organisms“. Es ist daher bemerkenswert, daß bisher erst eine Untersuchung an exploitierten Populationen eines Copepoden (HEINLE, 1970) durchgeführt worden ist.

Die Haltung und Zucht harpacticoider Copepoden im Laboratorium ist insbesondere bei Arten der Gattung *Tisbe* bereits vielfach erfolgreich durchgeführt worden (UHLIG, 1965; BARR, 1969; VOLKMANN-ROCCO & FAVA, 1969; BATTAGLIA, 1970; BETOUHIM-EL & NAHAN, 1972; FAVA, 1972 und andere).

Zunächst wird über Ergebnisse berichtet, die an Laboratoriumspopulationen von *Tisbe holothuriae* gewonnen wurden, welche keiner Beeinflussung durch zugefügte Schadstoffe unterlagen. Mit den Untersuchungen ist im Jahre 1968 begonnen worden.

MATERIAL UND METHODE

Die in den Versuchen verwendete Art der Gattung *Tisbe* wurde von UHLIG (1965) in dem mit Seewasser gespeisten Becken des Freibades auf Helgoland gefunden. Sie erwies sich als anspruchslos und leicht kultivierbar und ist von UHLIG & NOODT (1966) als *Tisbe helgolandica* beschrieben worden. Spätere Untersuchungen von VOLKMANN-ROCCO (1971) haben ergeben, daß *T. helgolandica* UHLIG & NOODT identisch ist mit *T. holothuriae* HUMES, was zur Aufgabe des Namens *T. helgolandica* geführt hat.

Die Populationen von *T. holothuriae* wurden in 200 ml Wasser in weithalsigen 500-ml-Stehkolben oder Abdampfschalen aus Glas gehalten. Die Gefäße waren zur Herabsetzung der Verdunstung mit Schälchen abgedeckt. Das im Verhältnis 11:1 mit Aqua dest. verdünnte Seewasser, das in den Kulturgefäßen nicht belüftet wurde, ist vor seiner Verwendung über eine SEITZ-Filterscheibe (K5) filtriert und etwa 12 Stunden lang bei 80° C aufbewahrt worden. Die Verdünnung erfolgte, um bei späteren Versuchen zur Wirkung von Schadstoffen diese vor dem Zusetzen zum Seewasser in dem destillierten Wasser in Lösung bringen zu können.

Die Versuche wurden im Bereich des Temperaturoptimums bei 22° ± 1° C (UHLIG, 1965) und einem Salzgehalt von etwa 30 ‰ durchgeführt. In den Kulturräumen herrschte Normaltag mit 12 Stunden Helligkeit und 12 Stunden Dunkelheit. Beleuchtet wurde mit Fluoreszenzlampen; die Beleuchtungsstärken lagen je nach Aufstellungsort der Kulturgefäße zwischen 40 und 600 Lux. Die Exploitationen erfolgten in Abständen von einer Woche unter Verwendung eines Schütteltisches, um eine möglichst homogene Verteilung der Tiere im Wasser zu erreichen, und zwar mit Raten von 0,10; 0,30; 0,50; 0,70 oder 0,90. Zudem wurde stets die erste Füllung der zur Entnahme benutzten Pipetten kräftig in das Kulturwasser ausgeblasen. Zur Ermittlung

der Populationsdichte ist jeweils vor einer Entnahme mit einer Meßpipette eine Probe von 10 ml gezogen und durch Zugabe von Sulfosalicylsäure fixiert worden. Es sind stets die zweiten Füllungen der Meßpipetten zur Zählung benutzt worden, da sich gezeigt hatte, daß ein Teil der Tiere beim Entleeren an den Wandungen der Pipetten haften bleibt und daher bei Benutzung der ersten Füllung zu niedrige Individuenzahlen erhalten werden. Die Zählungen erfolgten in selbstgefertigten Zählkammern vor schwarzem Hintergrund unter dem Binokular. Die durch die Fixierung weiß gefärbten Tiere konnten leicht von den durchsichtigen Exuvien unterschieden werden. Erfasst wurden die Anzahl der geschlechtsreifen Tiere zuzüglich der Copepoditen und die Anzahl der Nauplien.

Nach UHLIG & NOODT (1966) vermag ein Weibchen von *T. holothuriae* nach einmaliger Befruchtung in Intervallen von jeweils 48 Stunden bis zu 10 Eisäcke zu bilden. Die Entwicklung erfolgt über 5 Nauplius- und 4 Copepoditstadien. Bei 20° C erreichen die geschlüpften Nauplien in 11–14 Tagen die Geschlechtsreife. Im Laboratorium pflanzen sich die Tiere unter den gewählten Versuchsbedingungen ganzjährig fort. Die Stammpopulation zeigte während des mehrjährigen Versuchszeitraumes keine Anzeichen einer Inzuchtdepression. Weitere Angaben zur Ökologie von *T. holothuriae* können einer kürzlich erschienenen Arbeit (FAVA & VOLKMANN, 1975) entnommen werden.

Die statistische Prüfung des Stichprobenverfahrens lieferte zufriedenstellende Ergebnisse. Bei der Entnahme von jeweils 5 Stichproben aus 6 Kulturen überschritt die Variabilität in einem Falle auf Grund eines Ausreißers die bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 1 % durch den Chi-Quadrat-Test festgelegten Grenzen. In den anderen Fällen wurde die Signifikanzschwelle von 5 % Irrtumswahrscheinlichkeit nicht überschritten. In zwei Stichprobenreihen trat ein auf dem 1 %- beziehungsweise 5 %-Niveau signifikanter Unterschied zwischen höchstem und niedrigstem Wert der relativen Häufigkeit der Nauplien auf.

UHLIG & NOODT (1966) empfehlen, das Kulturwasser mindestens einmal wöchentlich zu erneuern. Wurde bei den Versuchen eine größere oder kleinere als die durch die jeweilige Entnahmerate bedingte Menge Wasser erneuert, so wurde ein feinmaschiges Sieb (Maschenweite: 25 µm) benutzt, um die Tiere von ihrem Kulturwasser zu trennen.

Erste der Orientierung dienende Untersuchungen zur organischen Belastung des Kulturwassers wurden nach Verfahren durchgeführt, wie sie zur routinemäßigen Messung an Wasserproben in der Biologischen Anstalt Helgoland eingesetzt werden.

Gefüttert wurde wöchentlich nach der Entnahme mit gekochtem, dann tiefgefrorenem und vor der Verwendung bei 110° C getrocknetem und im Mörser grob zerkleinertem Miesmuschelfleisch. Die Futtermenge wurde so bemessen, daß nach einer Woche noch einige Futterstückchen vorhanden waren. UHLIG (1965) gelang mit Hilfe von *T. holothuriae* die Kultivierung litoraler Folliculiniden, weil durch jene die sich stets an den Wandungen der Kulturgefäße bildende Schicht eines Detritus-Bakterien-Pilzgemisches beseitigt wird, das die Gehäuse der Folliculiniden überwuchert und zur Auslöschung der Kulturen führt. Da zudem von UHLIG (mündliche Mitteilung) beobachtet worden ist, daß tote Artgenossen von *T. holothuriae* gefressen werden, muß angenommen werden, daß das verabreichte Muschelfleisch nicht die einzige Nahrungsquelle für die Copepoden war.

UNTERSUCHUNGSERGEBNISSE

Der Verlauf der Populationsentwicklung

Durch erste Versuche wurde geklärt, ob die Populationen nach einer Wachstumsphase einen stationären Zustand erreichen. Es wurden 25 Kulturgefäße mit 100 bis 300 Tieren besetzt. Der Anteil der Nauplien betrug im Mittel 54 %. Je 5 Kulturen wurden den Entnahmeraten von 0,10; 0,30; 0,50; 0,70 oder 0,90 unterworfen. Bei

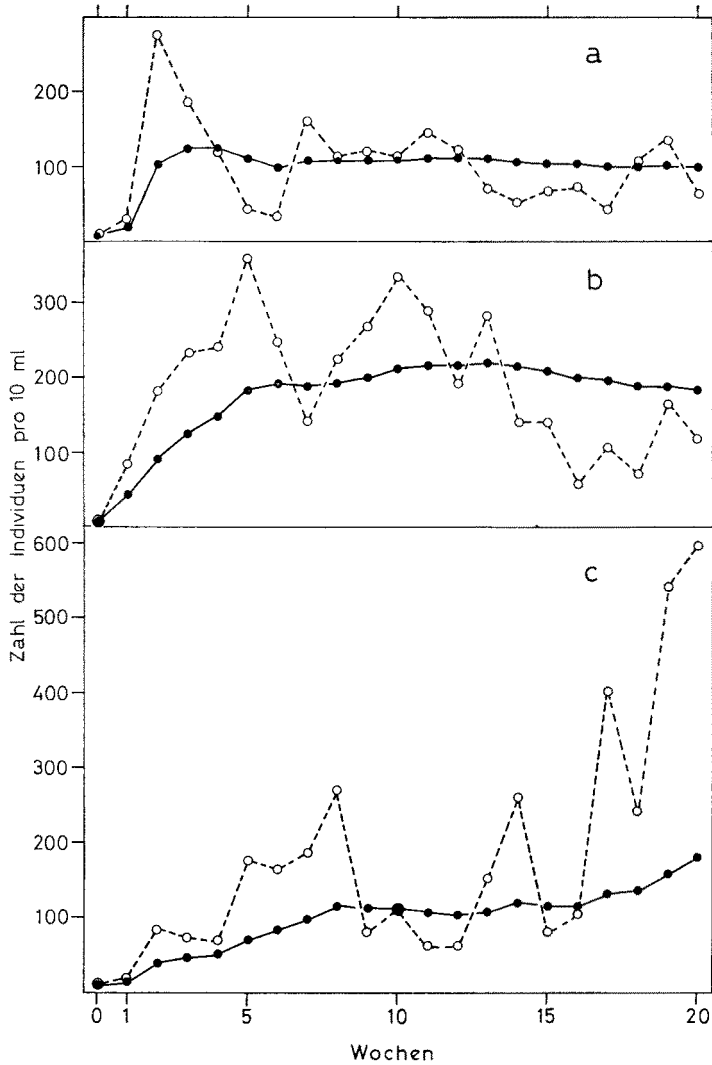


Abb. 1: *Tisbe holothuriae*. Der zeitliche Verlauf der Individuendichte vor Exploitation bei wöchentlicher Entnahme von 10 (a), 70 (b) oder 90 % (c) der Tiere (O) und fortlaufendes Mittel (●)

den wöchentlichen Entnahmen von 10, 30 oder 50 % der Tiere wurden 50 % des Kulturwassers, bei den Entnahmen von 70 oder 90 % der Tiere wöchentlich 70 beziehungsweise 90 % des Kulturwassers erneuert. Mit der Exploitation wurde eine Woche nach Versuchsbeginn begonnen.

Abbildung 1a zeigt an einem Beispiel die jeweils am Tag der Entnahme gefundenen Populationsdichten bei einer Exploitationsrate von 0,10 über einen Versuchszeitraum von 20 Wochen. Einem steilen Anstieg der Populationsdichte nach Versuchsbeginn folgt ein Abfall und der Übergang in eine Phase mit einem nur wenig schwankenden fortlaufenden Mittel, das auch SLOBODKIN & RICHMAN (1956) und MARSHALL

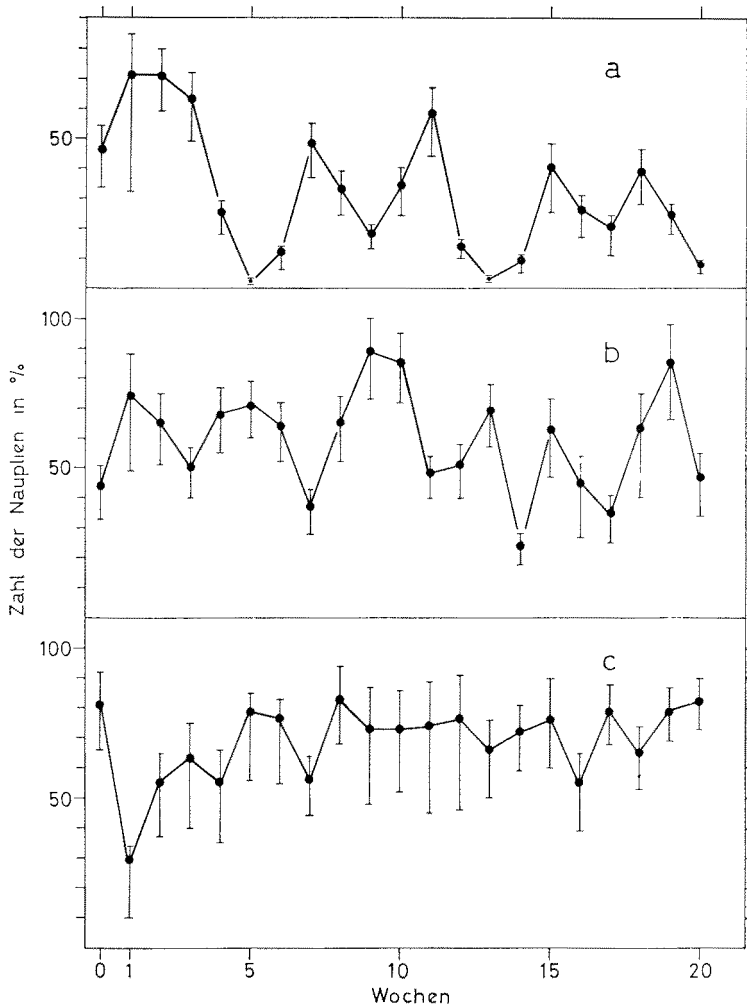


Abb. 2: *Tisbe holothuriae*. Der zeitliche Verlauf der prozentualen relativen Häufigkeit der Nauplien bei wöchentlicher Entnahme von 10 (a), 70 (b) oder 90 % (c) der Tiere. Vertrauensintervalle für eine statistische Sicherheit von 99 %

(1966) bei Untersuchungen zur Populationsdynamik von Daphniden benutzt haben, um Zeitreihen miteinander vergleichen zu können. Der Versuch zeigt, daß wohl eine Phase mit stabiler mittlerer Populationsdichte, nicht aber ein stationäres Equilibrium erreicht wird.

Bei starken Schwankungen der Individuenzahl ist zu erwarten, daß die Alterszusammensetzung erheblichen Veränderungen unterliegt. Wie der Abbildung 2a entnommen werden kann, schwankt der Anteil der Nauplien im Bereich gleichbleibender mittlerer Populationsdichte zwischen 2 und 58 %. Um die Unterschiede zwischen den aufeinanderfolgenden Werten zu verdeutlichen, sind die Vertrauensintervalle für eine statistische Sicherheit von 99 % eingetragen worden. Die Folge der Fluktuationen der prozentualen relativen Häufigkeit der Nauplien weist nach dem Phasenhäufigkeitstest von WALLIS & MOORE (vgl. SACHS, 1968) keine Abweichungen von der Zufallsmäßigkeit auf.

Auch bei den Entnahmeraten von 0,30 und 0,50 ändert sich das fortlaufende Mittel der Populationsdichte nach der 7. Woche nicht mehr nennenswert. In dem Versuchszeitraum von 20 Wochen wurde bei wöchentlicher Entnahme von 70 % der Tiere die Phase des Schwankens der Populationsdichte um ein gleichbleibendes fortlaufendes Mittel nicht erreicht (Abb. 1b). Die prozentuale relative Häufigkeit der Nauplien schwankt ähnlich stark wie bei der Entnahme von 10 % der Tiere (Abb. 2b). Die Population der Abbildung 1c bestand bei einer Entnahmerate von 0,90 am Ende des Versuchszeitraums aus etwa 12 000 Individuen in dem Volumen von 200 ml. Allerdings befanden sich zu diesem Zeitpunkt 82 % der Tiere in einem der 5 Naupliusstadien. Wie die Abbildung 2c veranschaulicht, sind die Schwankungen in der Alterszusammensetzung deutlich geringer als bei den mit niedriger Rate exploitierten Populationen.

Da bei den vorstehend geschilderten Versuchen zum Verlauf der Populationsentwicklung die Populationen nicht der gleichen Rate der Erneuerung des Kulturwassers unterworfen waren und der Verdacht entstanden war, daß die Rate der Wassererneuerung einen Einfluß auf die Populationsdichte hat, wurden weitere Versuche durchgeführt, die Aufschluß über das Verhalten der unterschiedlich exploitierten Populationen sowohl bei niedrigem als auch bei hohem Wasserwechsel geben sollten.

Der Einfluß der Rate der Wassererneuerung auf die Populationsdichte und die Alterszusammensetzung

UHLIG & NOODT (1966) haben bei der Fütterung mit getrocknetem und zerstoßenem *Mytilus*-Fleisch das Wasser ihrer Kulturen mindestens einmal wöchentlich erneuert. BARR (1969) hat bei *Tisbe furcata* wöchentlich 60 % des Kulturwassers durch frisch filtriertes Seewasser ersetzt. Da dieses genügend partikuläres Material als Nahrung für die Copepoden enthielt, konnte auf eine zusätzliche Fütterung verzichtet werden. HAQ (1972) brauchte bei der Zucht des mit *Phaeodactylum tricornutum* gefütterten pelagischen harpacticoiden Copepoden *Euterpina acutifrons* das Kulturwasser nicht zu erneuern. NEUNES & PONGOLINI (1965) fanden bei Laboratoriumspopulationen von *Euterpina acutifrons* eine geringere durchschnittliche Populations-

dichte, wenn sie das Wasser der Kulturen wöchentlich anstatt vierwöchentlich erneuerten.

Um erkennen zu können, welche Wirkungen unterschiedliche Raten der Erneuerung des Kulturwassers haben, wurden 3 Gruppen von Populationen bei Entnahmeraten von 0,10, 0,50 oder 0,90 zunächst 18 Wochen bei einer wöchentlichen Wasser-

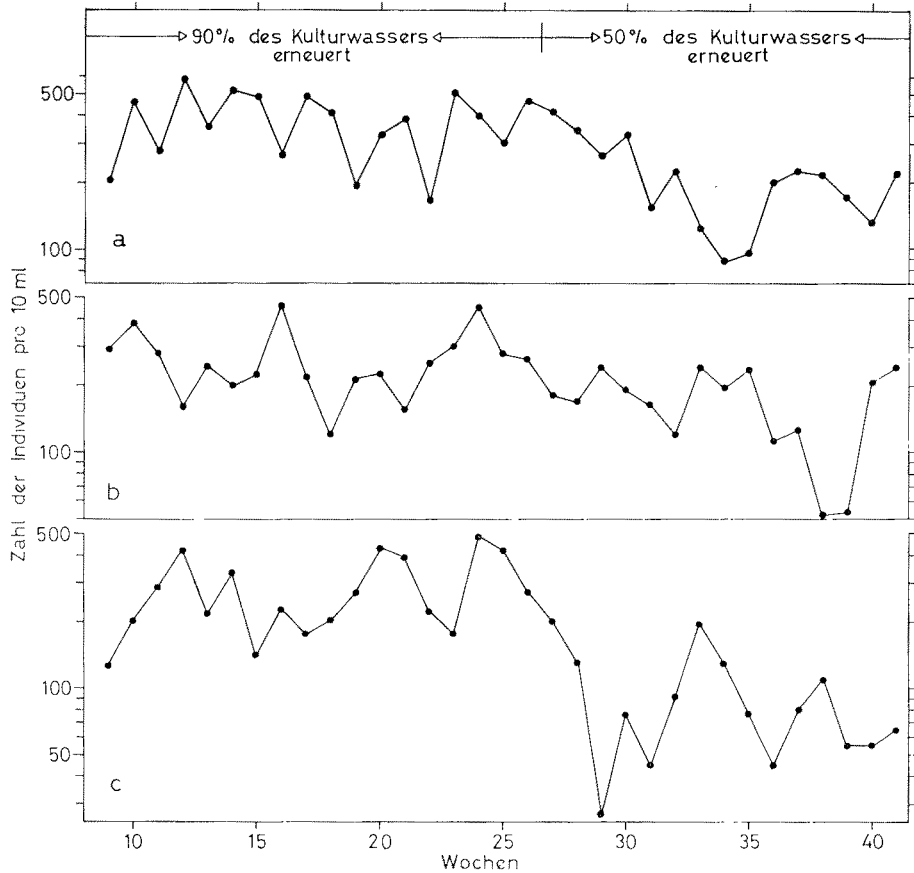


Abb. 3: *Tisbe holothuriae*. Der zeitliche Verlauf der Individuendichte vor Exploitation bei wöchentlicher Entnahme von 10 (a), 50 (b) oder 90% (c) und Änderung der Rate der Wassererneuerung

erneuerung von 90% beobachtet und dann für 15 Wochen einer Rate der Wassererneuerung von 0,50 unterworfen. Als Folge der verringerten Rate der Wassererneuerung zeigte sich bei allen Populationen eine Herabsetzung der mittleren Populationsdichte (Beispiele in der Abbildung 3). Während der anfänglichen Wachstumsphase von 8 Wochen wurden keine Zählungen zur Ermittlung der Populationsdichten durchgeführt. Die Versuche sind mit hohen Populationsdichten begonnen worden, und alle Populationen erreichten die Phase mit stabiler mittlerer Populationsdichte. Nach dem

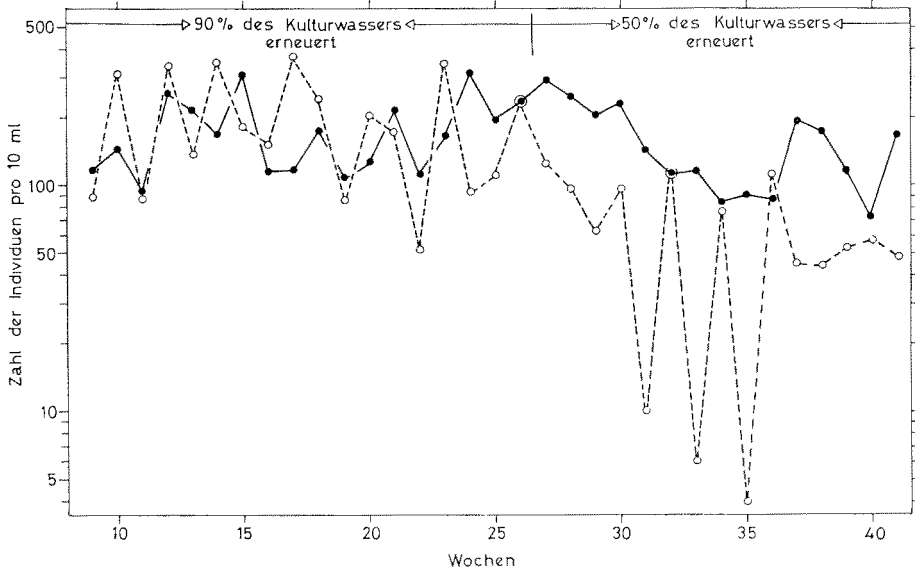


Abb. 4: *Tisbe holothuriae*. Der zeitliche Verlauf der Dichte der Adulten zuzüglich der Copepoditen (●) und der Dichte der Nauplien (○) vor Exploitation bei wöchentlicher Entnahme von 10% der Tiere und Änderung der Rate der Wassererneuerung

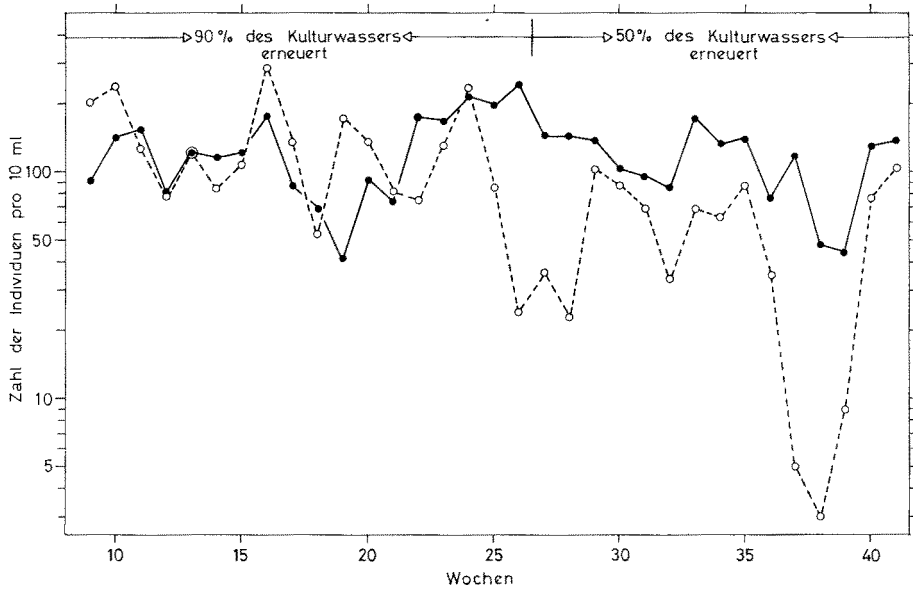


Abb. 5: *Tisbe holothuriae*. Der zeitliche Verlauf der Dichte der Adulten zuzüglich der Copepoditen (●) und der Dichte der Nauplien (○) vor Exploitation bei wöchentlicher Entnahme von 50% der Tiere und Änderung der Rate der Wassererneuerung

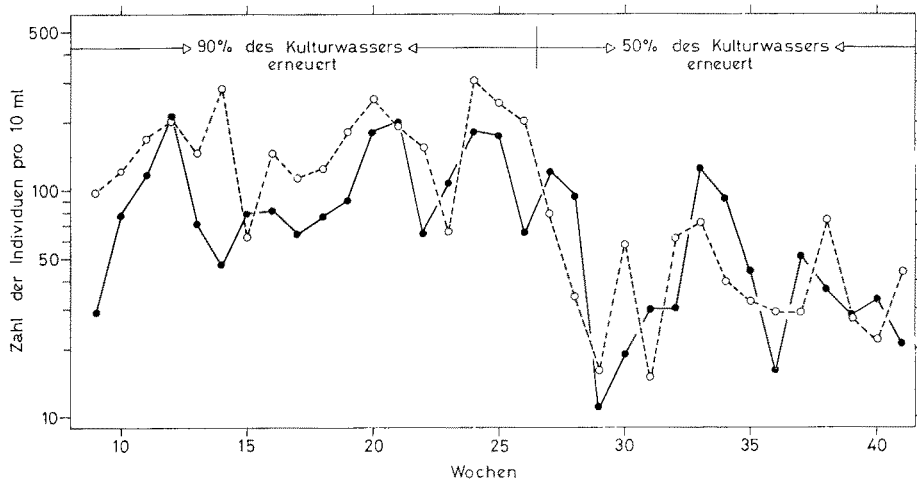


Abb. 6: *Tisbe holothuriae*. Der zeitliche Verlauf der Dichte der Adulten zuzüglich der Copepoditen (●) und der Dichte der Nauplien (○) vor Exploitation bei wöchentlicher Entnahme von 90% der Tiere und Änderung der Rate der Wassererneuerung

Trendtest von v. NEUMANN et al. (vgl. SACHS, 1968) erwiesen sich alle Zeitreihen zwischen der 8. und 27. Woche als trendfrei.

Aus den Abbildungen 4 bis 6 läßt sich ersehen, daß die Anpassung an die verringerte Rate der Wassererneuerung unterschiedlich erfolgt. Bei den Entnahmeraten von 0,10 und 0,50 verringert sich die Zahl der Adulten zuzüglich der Copepoditen nur geringfügig. Die Zahl der Nauplien wird deutlich reduziert, wobei – wie in dem dargestellten Beispiel bei der Entnahme von 10% der Tiere – heftige Schwankungen auftreten können. Bei der Entnahmerate von 0,90 führt die Änderung der Rate der Wassererneuerung sowohl zur Herabsetzung der Zahl der Adulten zuzüglich der Copepoditen als auch der Zahl der Nauplien. Als Folge ändert sich die Alterszusammensetzung bei den mit den Raten von 0,10 oder 0,50 exploitiereten Populationen im Mittel stärker als bei den mit der Rate von 0,90 exploitiereten Populationen (Abb. 7).

Für die statistische Behandlung der Daten wurden trotz einiger signifikanter Unterschiede zwischen größtem und kleinstem Mittelwert und der größten und kleinsten Varianz innerhalb einer Gruppe von gleichen Versuchen die Zeitreihen zusammengefaßt, weil alle Populationen auf die veränderte Rate der Wassererneuerung mit einer Herabsetzung der Populationsdichte reagiert hatten. Zur Erhöhung der Unabhängigkeit der zu vergleichenden Zeitreihen wurden die ersten 3 Wochen nach der Änderung der Rate der Wassererneuerung nicht berücksichtigt. So standen nach der Zusammenfassung der Zeitreihen für die erste Hälfte 108 beziehungsweise 54 und für die zweite Hälfte eines Versuchs 72 beziehungsweise 36 Werte zur Verfügung (Tab. 1).

Nach dem Test von v. NEUMANN et al. erwiesen sich einige der Zeitreihen der zweiten Hälften der Versuche als nicht trendfrei. In einem Falle trat ein auf dem 1%-Niveau und in 3 Fällen ein auf dem 5%-Niveau gesicherter Trend auf. Die über χ^2 erfolgte Prüfung auf Normalverteilung der transformierten und zusammengefaßten

Tabelle 1

Vor der Entnahme im Durchschnitt erreichte Populationsdichten exploiterter Populationen von *Tisbe holothuriae* bei wöchentlicher Erneuerung von 90 % oder 50 % des Kulturwassers

Erklärung der in den Tabellen 1 bis 5 benutzten Zeichen: α Irrtumswahrscheinlichkeit; k Anzahl der Populationen; N* Populationsdichte bei Erneuerung von 90 % des Wassers in der 9.-26. Woche; N** Populationsdichte bei Erneuerung von 50 % des Wassers in der 30.-41. Woche; n Stichprobenumfang; ν Freiheitsgrade; p* relative Häufigkeit der Nauplien in der 9.-26. Woche; p** relative Häufigkeit der Nauplien in der 30.-41. Woche; s Standardabweichung; V Variationskoeffizient; z* Standardnormalvariable (Vergleich der Varianzen); z** Standardnormalvariable (Vergleich der Variationskoeffizienten)

Entnahme-rate	k	$\log N^*$		χ^2	ν	α	$\log N^{**}$		χ^2	ν	α	z*	α	t	ν	α	z**	α		
		$\log N^*$	slog N*				$\log N^{**}$	slog N**												
0,10	6	2,4566	0,1607	108	8,64	4	> 0,05	2,2379	0,1839	72	8,80	3	< 0,05	1,2725	> 0,10	8,44	178	\leq 0,001	1,2534	> 0,05
0,50	3	2,4189	0,1622	54	5,01	3	> 0,10	2,1269	0,2300	36	5,14	3	> 0,10	2,3263	< 0,05	6,60	59	\leq 0,001	1,7653	> 0,05
0,90	6	2,3804	0,1723	108	9,21	4	> 0,05	1,9900	0,2455	72	1,78	5	\geq 0,10	3,3122	< 0,001	11,71	120	\leq 0,001	2,2069	< 0,05

Tabelle 2

Vor der Entnahme im Durchschnitt erreichte Populationsdichten der Adulten zuzüglich der Copepoditen exploiterter Populationen von *Tisbe holothuriae* bei wöchentlicher Erneuerung von 90 % oder 50 % des Kulturwassers. (Erklärung der Zeichen siehe Tab. 1)

Entnahme-rate	k	$\log N^*$		χ^2	ν	α	n	$\log N^{**}$		χ^2	ν	α	t	ν	α	z**	α
		$\log N^*$	slog N*					$\log N^{**}$	slog N**								
0,10	6	2,1304	0,1879	108			72	2,0762	0,1988		0,5441	> 0,05	1,82	172	> 0,05	0,4670	> 0,05
0,50	3	2,1012	0,1704	54			36	1,9817	0,2037		1,2029	> 0,05	3,01	88	< 0,01	0,5078	> 0,05
0,90	6	1,8973	0,2208	108			72	1,6537	0,2784		2,1745	< 0,05	6,23	128	\leq 0,001	1,1556	> 0,05

Tabelle 3

Vor der Entnahme im Durchschnitt erreichte Populationsdichten der Nauplien exploitierter Populationen von *Tisbe holothuriae* bei wöchentlicher Erneuerung von 90% oder 50% des Kulturwassers. (Erklärung der Zeichen siehe Tab. 1)

Entnahme-rate	k	$\overline{\log N^*}$	$sl_{log} N^*$	n	$\overline{\log N^{**}}$	$sl_{log} N^{**}$	n	z^*	α	t	ν	α	z^{**}	α
0,10	6	2,1309	0,2474	108	1,6637	0,3521	72	3,3006	< 0,001	9,77	115	≤ 0,001	0,3250	> 0,05
0,50	3	2,0815	0,2855	54	1,4355	0,5535	36	4,3810	≤ 0,001	6,45	46	≤ 0,001	2,4842	< 0,05
0,90	6	2,1811	0,2081	108	1,6879	0,2735	72	2,5609	< 0,05	13,00	124	≤ 0,001	2,1407	< 0,05

Tabelle 4

Durchschnittliche relative Häufigkeiten (\bar{p}) der Nauplien exploitierter Populationen von *Tisbe holothuriae* vor der Entnahme bei wöchentlicher Erneuerung von 90% oder 50% des Kulturwassers. (Erklärung der Zeichen siehe Tab. 1)

Entnahme-rate	k	\bar{p}^*	V	n	\bar{p}^{**}	V	n	z^*	α	t	ν	α	z^{**}	α
0,10	6	0,50	0,30	108	0,32	0,53	72	2,1244	< 0,05	6,87	130	≤ 0,001	4,7271	≤ 0,001
0,50	3	0,50	0,32	54	0,27	0,56	36	1,4432	> 0,05	6,51	88	≤ 0,001	3,2955	< 0,001
0,90	6	0,65	0,20	108	0,52	0,27	72	0,4432	> 0,05	6,32	178	≤ 0,001	2,6621	< 0,01

Tabelle 5

Durchschnittliche relative Häufigkeiten (\bar{p}) der Toten in exploitierter Populationen von *Tisbe holothuriae* und die Summen der in Stichproben in den Beobachtungszeiträumen gefundenen lebenden und toten Nauplien und Adulten zuzüglich der Copepoditen. (Erklärung der Zeichen siehe Tab. 1)

Entnahme-rate	k	Beobachtungszeit in Wochen	\bar{p} der Toten	V	Adulte + Copepoditen		Nauplien		χ^2
					lebend	tot	lebend	tot	
0,10	18	24	0,035	2,3	51824	1014	60413	1978	177
0,30	18	25	0,031	2,2	51132	1037	61900	1523	23
0,50	18	23	0,040	2,1	41797	902	52322	1796	128
0,70	18	24	0,045	1,8	36640	769	48128	1982	254
0,90	18	26	0,039	1,9	34453	631	52712	1975	249

Werte ergab eine auf dem 5 %-Niveau signifikante Abweichung von der Normalverteilung in der zweiten Hälfte des Versuchs bei der Entnahmerate von 0,10 (Tab. 1). Auf Gleichheit der Varianzen wurde nach SACHS (1968, p. 264 f.) geprüft. Der Vergleich der Mittelwerte $\overline{\log N^*}$ und $\overline{\log N^{**}}$ erfolgte unter Berücksichtigung einer eventuell vorhandenen Heterogenität der Varianzen mit dem t-Test (SACHS, 1968; p. 272).

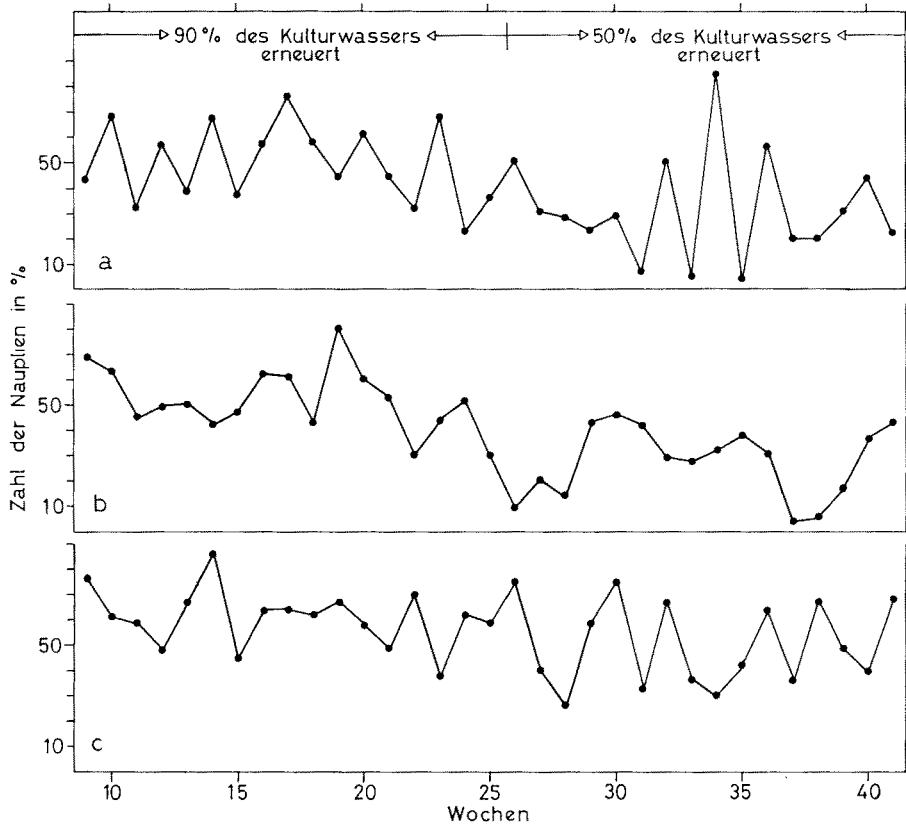


Abb. 7: *Tisbe holothuriae*. Der zeitliche Verlauf der prozentualen relativen Häufigkeit der Nauplien bei wöchentlicher Entnahme von 10 (a), 50 (b) oder 90 % (c) der Tiere und Änderung der Rate der Wassererneuerung

Wie die Tabelle 1 zeigt, können die Unterschiede zwischen den mittleren Populationsdichten auch bei konservativer Interpretation als hoch signifikant angesehen werden. Die Zahl der Adulten zuzüglich der Copepoditen wird nur bei der Entnahme von 90 % der Tiere deutlich reduziert (Tab. 2), während die Zahl der Nauplien bei allen Entnahmeraten signifikant herabgesetzt wird (Tab. 3).

Nach Änderung der Versuchsbedingungen verringerte sich der relative Anteil der Nauplien in allen Versuchen, weshalb auch in diesem Falle die Zeitreihen gleicher Versuche trotz einiger signifikanter Unterschiede zwischen den Mittelwerten und Varianzen

zen zusammengefaßt wurden. Tabelle 4 zeigt, daß die Herabsetzung des Anteils der Nauplien signifikant ist. Vor Ermittlung der Signifikanzen sind die relativen Häufigkeiten p der Nauplien zur Stabilisierung der Varianz und zur Normalisierung in $x = \sin^{-1} \sqrt{p}$ transformiert worden. Im übrigen ist wie in Tabelle 1 verfahren worden.

DISKUSSION

Unterschiedliche Auffassungen über die der Dynamik der Populationen zugrunde liegenden und sie steuernden Mechanismen sowie terminologische Schwierigkeiten haben in der Vergangenheit zu zahlreichen Auseinandersetzungen und Kontroversen geführt (vgl. BAKKER 1964). WILBERT (1962, 1970) konnte zeigen, daß die bestehenden Schwierigkeiten umgangen werden können und mehr Klarheit erreicht werden kann, wenn Populationen als Bestandteile von Regelkreisen, das heißt als Übertragungsglieder zwischen einer Ausgangsgröße und veränderlichen Eingangsgrößen betrachtet werden. Regelgröße ist die Populationsdichte, die durch veränderliche Stellgrößen beeinflusst werden kann.

Wie in den durchgeführten Experimenten sichtbar geworden ist, schwankt die Populationsdichte innerhalb weiter Grenzen, ohne daß die Regelabweichung jedoch so groß wird, daß unter den gewählten Versuchsbedingungen der Fortbestand einer Population gefährdet ist. Die große Schwankungsbreite der Regelgröße läßt auf eine große Zeitspanne schließen, die von den Populationen benötigt wird, um eine Regelabweichung über die Glieder des Regelkreises (intraspezifische Konkurrenz als Regler, Fertilität und Mortalität als Stellgrößen und die Population als Regelstrecke) aufzuheben.

Es ist ferner deutlich geworden, daß die Änderung der Rate der Erneuerung des Kulturwassers zu einer Sollwertverstellung der Populationsdichte führt, was auf einen Faktor im Wasser als Führungsgröße hinweist. Bestimmungen zum Zeitpunkt der Entnahme ergaben in allen Versuchen einen stark erhöhten Gehalt an $\text{NO}_2\text{-N}$ (9,6 bis 27,3 $\mu\text{g-at/l}$), während Ammoniak-, Nitratstickstoff und Phosphatphosphor in normalen Konzentrationen vorlagen. Zwischen dem O_2 -Gehalt (Bestimmung nach WINKLER) und der Populationsdichte zeigte sich ein enger Zusammenhang (Abb. 8). Die Prüfung nach SPEARMAN ergab einen Rangkorrelationskoeffizienten von $-0,83$ ($\alpha < 0,001$). Zur Rolle des Nitrits, das zu einem großen Teil aus dem zugefügten Futter stammen dürfte (vgl. KÜHL & MANN, 1956), wie zur Rolle anderer Stoffe, die möglicherweise eine „Konditionierung“ des Kulturwassers bewirken, sind weitere Versuche geplant und in der Durchführung.

Es ist nicht geprüft worden, ob auch die Geometrie der Kulturgefäße eine Rolle als Führungsgröße spielt, was wahrscheinlich ist, da sich die Tiere überwiegend an oder in der Nähe der Gefäßwandungen aufhalten. Eine Vergrößerung der Gefäßoberfläche, insbesondere des Bodens, könnte bei gleichbleibender Wassermenge durch Herabsetzung der Raumkonkurrenz im Bereich der Wandungen zu einer Erhöhung der Zahl der Individuen pro Volumeneinheit führen. Bei einem Vergleich der Populationsdichten verschiedener Versuche sollte deshalb stets darauf geachtet werden, ob diese mit Gefäßen gleicher Geometrie durchgeführt worden sind.

Bei der Herabsetzung des Sollwertes der Populationsdichte wird die Schwankungsbreite der Regelgröße so reduziert, daß sich die prozentuale Regelgenauigkeit nicht nennenswert verringert. Wie der Vergleich der Variationskoeffizienten zeigt (Tab. 1 bis 3), ist die Regelgenauigkeit bei niedriger Populationsdichte nicht wesentlich geringer als bei hoher, was zur Folge hat, daß sich die Wahrscheinlichkeit, die

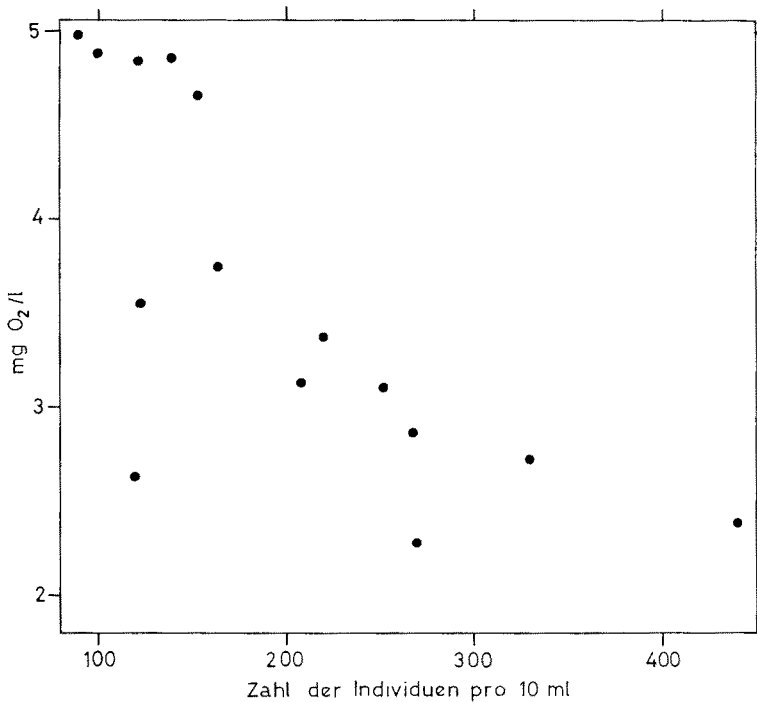


Abb. 8: *Tisbe holothuriae*. Der Sauerstoffgehalt des Kulturwassers in Abhängigkeit von der Individuendichte

Abundanz Null zu erreichen, nicht wesentlich erhöht. Signifikante Unterschiede in der Variabilität treten dagegen bei der durchschnittlichen relativen Häufigkeit der Nauplien auf. Tabelle 4 verdeutlicht, daß bei herabgesetzter Populationsdichte der relative Anteil der Nauplien und damit die Alterszusammensetzung relativ stärkeren Schwankungen unterliegen als bei hoher Populationsdichte. Die Variationskoeffizienten wurden sämtlich aus dem nicht transformierten Zahlenmaterial errechnet und nach SACHS (1968, p. 275 f.) verglichen.

Tote Tiere sind in den Kulturen immer nur in geringer Anzahl vorhanden. Um sie quantitativ erfassen zu können, wurden bei je 18 Kulturen mit den Entnahmeraten von 0,10; 0,30; 0,50; 0,70 oder 0,90 die in den Stichproben enthaltenen Tiere vor der Fixierung und Zählung nach dem Verfahren von DRESSEL et al. (1972) mit Neutralrot gefärbt. Der Tabelle 5 ist zu entnehmen, daß bei großer Variabilität im Mittel zwischen 3,1 und 4,5 % der in den Stichproben enthaltenen Tiere zum Zeit-

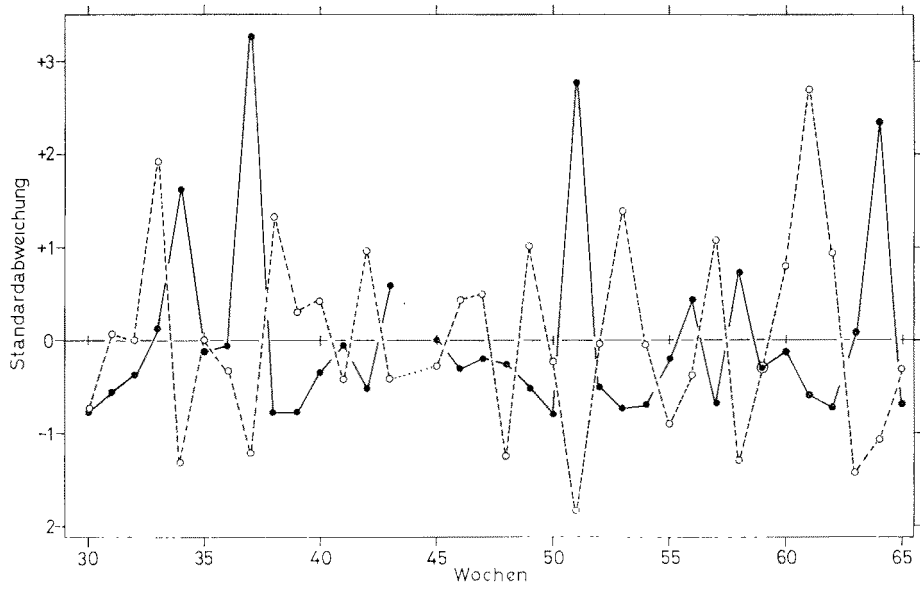


Abb. 9: *Tisbe holothuriae*. Individuendichte (○) und relative Häufigkeit der Toten (●) ausgedrückt als prozentuale Abweichung von den Ausgleichsgeraden in Einheiten der Standardabweichungen

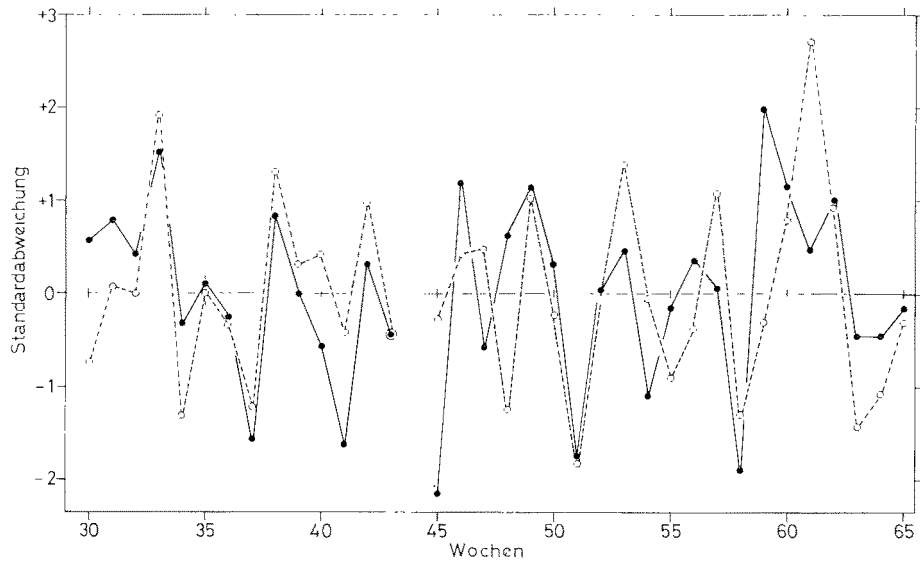


Abb. 10: *Tisbe holothuriae*. Individuendichte (○) und relative Häufigkeit der Nauplien (●) ausgedrückt als prozentuale Abweichung von den Ausgleichsgeraden in Einheiten der Standardabweichungen

punkt der Entnahme tot waren. HARDING (1973) beobachtete an toten Exemplaren von *Calanus finmarchicus* die Dekomposition bei einer hohen und einer niedrigen Temperatur. Bei 22° C ist die Dekomposition bereits nach 3 Tagen abgeschlossen. Da bei den Versuchen mit *Tisbe holothuriae* die Entnahme in Abständen von 7 Tagen erfolgt, kann davon ausgegangen werden, daß nur ein Teil der in dem Zeitraum zwischen den Entnahmen gestorbenen Tiere erfaßt wird. Bei den höheren Entnahmeraten dürften Tote in Abhängigkeit von der Dichte und in nennenswerter Zahl erst am Ende des Intervalls zwischen den Entnahmen auftreten, wenn die Populationsstärke wieder ein höheres Maß erreicht hat.

Um die Art des Zusammenhangs zwischen der relativen Häufigkeit der Toten und der Populationsdichte und damit die Rolle der Mortalität als Stellgröße erkennen zu können, wurden bei einigen über einen längeren Zeitraum beobachteten Populationen nach dem Verfahren von CROXTON et al. (1967) die prozentualen Abweichungen der in wöchentlichen Abständen ermittelten Populationsdichten und relativen Häufigkeiten der Toten von der nach der Methode der kleinsten Quadrate gebildeten Ausgleichsgeraden errechnet und in Einheiten der jeweiligen Standardabweichung ausgedrückt. Bei dem in der Abbildung 9 dargestellten Fall einer Population bei einer Entnahmerate von 0,90 wurde ein Korrelationskoeffizient von -0,58 ermittelt. Hohe Populationsdichten scheinen danach mit geringer Mortalität verbunden zu sein. Das gleiche Vorgehen ergab beim Vergleich der relativen Häufigkeit der Nauplien mit der Populationsdichte einen Korrelationskoeffizienten von 0,53 (Abb. 10). Die Auswertungen haben nur in diesem einen Fall einen über einen längeren Zeitraum gleichbleibenden Zusammenhang zwischen Mortalität und Fertilität einerseits und Populationsdichte andererseits erbracht. Da die Werte von Zeitreihen nicht normal verteilt sind, kann über die Signifikanz der Korrelationskoeffizienten keine Aussage gemacht werden (vgl. CROXTON et al., 1967).

Die Sterblichkeit ist bei den Nauplien stets höher als bei den älteren Entwicklungsstadien. Tabelle 5 enthält die Summen der bei je 18 Populationen über Beobachtungszeiträume von 24 bis 26 Wochen in den Stichproben bei den verschiedenen Entnahmeraten gefundenen lebenden und toten Adulten zuzüglich der Copepoditen und lebenden und toten Nauplien. Die Disproportionalitäten zwischen den Gruppen der Adulten zuzüglich der Copepoditen und den Gruppen der Nauplien sind nach dem Vierfelder- χ^2 -Test in jedem einzelnen Fall hoch signifikant.

Ob die natürliche Mortalität, insbesondere die der Nauplien, als Stellgröße eine ins Gewicht fallende Rolle spielt, läßt sich nach den bisherigen Untersuchungen kaum beurteilen. Werden die spezifischen Wachstumsraten r (intrinsic rate of natural increase) für die Intervalle zwischen den Entnahmen nach

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

ermittelt (HOPPENHEIT, in Vorbereitung), 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, hier also zeitweise die Absterberate größer als die Geburtsrate ist.

Tabelle 4 läßt erkennen, daß die Variabilität der Alterszusammensetzung nicht nur von der Höhe der Populationsdichte, sondern auch von der Höhe der Entnahme-

rate abhängt: Bei höherer Entnahmerate ist die Variabilität geringer. Auch der Vergleich der r -Werte zeigt eine geringere Variabilität bei hohen Entnahmeraten, was darauf hinweist, daß das Verhältnis zwischen Geburts- und Absterberate und mithin das Verhältnis zwischen den Stellgrößen Mortalität und Fertilität relativ größeren Schwankungen bei niedrigen Entnahmeraten unterliegt. An der Schwankungsbreite von r , die entsprechend der Schwankungsbreite der Populationsdichte sehr groß ist, läßt sich das Ausmaß der Verzögerung innerhalb der Regelstrecke erkennen, denn Änderungen der Stellgrößen werden sich dem Regler um so später mitteilen, je größer die Verzögerung ist, wodurch jener zu stark beziehungsweise zu lange eingreift.

Nach noch nicht abgeschlossenen Versuchen scheint bei hohen Entnahmeraten die Ausregelung einer Störung leichter als bei niedrigen Entnahmeraten zu gelingen, und der Fortbestand einer Population im Falle einer Störung bei hoher Entnahmerate weniger gefährdet zu sein. Inwieweit dieses Verhalten auf Eigenschaften des Regelsystems zurückgeführt werden kann, sollen weitere Untersuchungen klären helfen.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Der Verlauf der Populationsentwicklung und der Einfluß der Rate der Wassererneuerung wurden an Populationen des harpacticoiden Copepoden *Tisbe holothuriae*, die mit verschiedenen Raten exploitiert wurden, unter konstanten Bedingungen untersucht (22° C, 30 ‰ S).
2. Ein stationäres Equilibrium wird nicht erreicht, wohl aber stellt sich bei allen Entnahmeraten (10, 30, 50, 70 oder 90 ‰ der Individuen pro Woche) eine Phase mit stabiler mittlerer Populationsdichte ein.
3. Eine Verringerung der Rate der Wassererneuerung führt zur Herabsetzung der mittleren Populationsdichte.
4. Die Zahl der Adulten zuzüglich der Copepoditen wird bei Verringerung der Rate der Wassererneuerung bei niedriger Entnahmerate geringfügig, bei hoher Entnahmerate stärker herabgesetzt.
5. Die Zahl der Nauplien wird bei Verringerung der Rate der Wassererneuerung bei jeder Entnahmerate deutlich reduziert.
6. Im Kulturwasser ist zum Zeitpunkt der wöchentlichen Entnahmen der Gehalt an $\text{NO}_2\text{-N}$ sehr hoch. Die Werte für $\text{NH}_4\text{-N}$, $\text{NO}_3\text{-N}$ und $\text{PO}_4\text{-P}$ sind normal. Der Sauerstoffgehalt ist abhängig von der Populationsdichte und sinkt bei hoher Populationsdichte stark ab.
7. Die Variabilität der Alterszusammensetzung nimmt zu mit Herabsetzung der Populationsdichte und Verringerung der Entnahmerate.
8. Die Populationen werden als Bestandteile von Regelkreisen betrachtet, und es wird der Versuch unternommen, die beobachteten Vorgänge mit dem Begriffssystem der Regelungstechnik zu beschreiben.
9. Weitere Untersuchungen deuten darauf hin, daß bei hoher Entnahmerate die Ausregelung einer Störung leichter gelingt.

Danksagungen. Herrn Dr. G. UHLIG, Biologische Anstalt Helgoland, danke ich für den Hinweis auf *Tisbe holothuriae* als Untersuchungsobjekt und für die Überlassung von Tieren aus seinen Kulturen, Frau H. RADE und Frau K. BOTE für technische Assistenz, Herrn E. HARMS, Biologische Anstalt Helgoland, für die Ausführung der chemischen Bestimmungen, Frau U. WAGNER, Bundesforschungsanstalt für Fischerei, Hamburg, für die Bestimmungen des Sauerstoffgehalts sowie Herrn J. MARSCHALL für die Anfertigung der Abbildungen.

ZITIERTE LITERATUR

- AXT, G., 1974. Ausführungen zu: Naturwissenschaftliche Grundlagen der Abwasserbewertung. Z. Wass.-AbwassForsch. **7**, 37–38.
- BAKKER, K., 1964. Backgrounds of controversies about population theories and their terminologies. Z. angew. Ent. **53**, 187–208.
- BARR, M. W., 1969. Culturing the marine harpacticoid copepod, *Tisbe furcata* (BAIRD, 1837). Crustaceana **16**, 95–97.
- BATTAGLIA, B., 1970. Cultivation of marine copepods for genetic and evolutionary research. Helgoländer wiss. Meeresunters. **20**, 385–392.
- BETOUHIM-EL, T. & KAHAN, D., 1972. *Tisbe pori* n. sp. (Copepoda: Harpacticoida) from the Mediterranean Coast of Israel and its cultivation in the laboratory. Mar. Biol. **16**, 201–209.
- CROXTON, F. E., COWDEN, D. J. & KLEIN, S., 1967. Applied general statistics. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, 754 pp.
- DRESSEL, D. M., HEINLE, D. R. & GROTE, M. C., 1972. Vital staining to sort dead and live copepods. Chesapeake Sci. **13**, 156–159.
- FAVA, G., 1972. Études sur la compétition interspécifique dans le genre *Tisbe* (Copepoda, Harpacticoida). Fifth European marine biology symposium. Ed. by B. BATTAGLIA. Piccin, Padua, 139–151.
- & VOLKMANN, B., 1975. *Tisbe* (Copepoda: Harpacticoida) species from the Lagoon of Venice. I. Seasonal fluctuations and ecology. Mar. Biol. **30**, 151–165.
- HAQ, S. M., 1972. Breeding of *Enterpina acutifrons*, a harpacticoid copepod, with special reference to dimorphic males. Mar. Biol. **15**, 221–235.
- HARDING, G. C. H., 1973. Decomposition of marine copepods. Limnol. Oceanogr. **18**, 670–673.
- HEINLE, D. R., 1970. Population dynamics of exploited cultures of calanoid copepods. Helgoländer wiss. Meeresunters. **20**, 360–372.
- KÜHL, H. & MANN, H., 1956. Unperiodische Änderungen im Stoffhaushalt von Seewasser-aquarien. Hydrobiologia **8**, 66–78.
- MARSHALL, J. S., 1966. Population dynamics of *Daphnia pulex* as modified by chronic radiation stress. Ecology **47**, 561–571.
- NEUNES, H. W. & PONGOLINI, G.-F., 1965. Breeding a pelagic copepod, *Enterpina acutifrons* (DANA), in the laboratory. Nature, Lond. **208**, 571–573.
- SACHS, L., 1968. Statistische Auswertungsmethoden. Springer, Berlin, 671 pp.
- 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.
- SPRAGUE, J. B., 1971. Measurement of pollutant toxicity to fish. III. Sublethal effects and "safe" concentrations. Wat. Res. **5**, 245–266.
- UHLIG, G., 1965. Die mehrgliedrige Kultur litoraler Folliculiniden. Helgoländer wiss. Meeresunters. **12**, 52–60.
- & NOODT, W., 1966. *Tisbe helgolandica* n. sp. aus dem Seewasser-Freibad Helgoland (Crustacea, Copepoda). Kieler Meeresforsch. **22**, 133–137.
- VOLKMANN-ROCCO, B., 1971. Some critical remarks on the taxonomy of *Tisbe* (Copepoda, Harpacticoida). Crustaceana **21**, 127–132.

- & FAVA, G., 1969. Two sibling species of *Tisbe* (Copepoda, Harpacticoida): *Tisbe reluctantans* and *T. persimilis* n. sp. Research on their morphology and population dynamics. Mar. Biol. **3**, 159–164.
- WILBERT, H., 1962. Über die Festlegung und Einhaltung der mittleren Dichte von Insektenpopulationen. Z. Morph. Okol. Tiere **50**, 576–615.
- 1970. Cybernetic concepts in population dynamics. Acta biotheor. **19**, 54–81.

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