

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

III. Reproduktion, Geschlechtsverhältnis, Entwicklungsdauer und Überlebenszeit

M. HOPPENHEIT

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

ABSTRACT: On the dynamics of exploited populations of *Tisbe holothuriae* (Copepoda, Harpacticoida). III. Reproduction, sex ratio, rate of development and survival time. In weekly exploited populations of the harpacticoid copepod *Tisbe holothuriae* HUMES, effects of exploitation rate on production of eggs, embryos, nauplii and adults, as well as frequency of egg-sac formation, rate of development of embryos and nauplii and survival time of adult females were studied under conditions of surplus food supply at 22° and 30 ‰ S. Three classes of egg sacs could be distinguished: (a) Egg sacs in which all eggs developed until hatching of the nauplii, (b) egg sacs in which only part of the eggs developed, and (c) egg sacs with eggs that did not hatch at all. The fraction of egg sacs giving rise to no adult individual is larger at all exploitation rates than the fraction of egg sacs giving no nauplius. This difference is caused by the fact that some egg sacs produce nauplii, all of which die shortly after hatching. The mean number of eggs, nauplii and adults produced per egg sac depends on the mean average population densities between exploitations. In general, the mean average population densities between exploitations are considered to be a more immediate causal agent than the removal rate. At a higher removal rate or a lower density between exploitations, more eggs, nauplii and adults are produced per egg sac than at a lower removal rate or at a higher density. There seems to be a tendency to reach and to keep constant a set point of biomass, rather than population size, the culture conditions being the controlling variable. Death rate of nauplii is lowered at the exploitation rate of 0.90, and even at this highest removal rate only half of the eggs gave rise to adult individuals. Except at the exploitation rate of 0.90, more embryos per egg sac are found on the average than hatched nauplii, implying death of a certain number of embryos during development. The relative frequency of eggs and egg sacs in which no embryos could be detected shows no dependency upon the removal rate or mean population density between exploitations. In isolated females, an inverse relationship has been found between the frequency of egg-sac formation and the average population density between exploitations shortly after isolation. There seems to be some "imprinting" by the populations in which the specimens are living. Sex ratio is influenced by the removal rate or the average population density between exploitations in such a way that at the removal rate of 0.90 there is a surplus of males while at the rate of 0.10 a surplus of females is found. In isolated broods an inverse relationship between embryonic developmental rate and average population density between exploitation could be established. No influence of population density on rate of development of juvenile stages and survival time of adult females could be observed in equally isolated broods. The average weight of an individual in the adult or copepodid stage, and the average length of an adult female are inversely related to the average population density between exploitations.

EINLEITUNG

In vorhergehenden Veröffentlichungen ist dargelegt worden (HOPPENHEIT 1975a, b), daß die Untersuchungen an *Tisbe holothuriae* auf das Ziel gerichtet sind, die Wirkung wasserverunreinigender Stoffe auf dem Populationsniveau zu erfassen. Im Vordergrund dieser Arbeiten stand die Frage nach der Abhängigkeit des Populationswachstums, der Populationsdichte, der Alterszusammensetzung und der Ausbeute von der Exploitationsrate. Durch regelmäßige Entnahmen bestimmter Prozentsätze von Individuen aus den Kulturen sind die natürlicherweise auftretenden Verluste nachgeahmt worden, um dadurch die Versuche „realistischer“ im Hinblick auf das Geschehen im Freiland zu gestalten.

Die bisherigen Arbeiten sind als Grundlage für in Angriff genommene beziehungsweise geplante Untersuchungen über die Wirkungen von verschiedenen Schadstoffen auf die Populationsdynamik dieses Copepoden konzipiert worden. Auch der vorliegende Beitrag stellt ein Glied innerhalb dieser Untersuchungsreihe dar, die sich mit der Veränderung der Populationsstruktur und Populationsdynamik in Abhängigkeit von der Exploitationsrate – zunächst unbeeinflusst durch Schadstoffe – auseinandersetzt.

Gegenstand dieser Arbeit bilden die Komponenten der Reproduktionsleistung von *T. holothuriae*. Sie umfaßt an Laborpopulationen gewonnene Ergebnisse zur Produktion an Eiern, Nauplien und geschlechtsreifen Individuen sowie Befunde über den Einfluß der Exploitationsrate auf die Entwicklungsdauer, das Geschlechtsverhältnis und die Überlebenszeiten.

MATERIAL UND METHODE

Das Ausgangsmaterial wurde von UHLIG (1965) dem mit Seewasser gespeisten Becken des Freibades auf Helgoland entnommen. Die Populationen von *Tisbe holothuriae* HUMES befanden sich während der Versuche in 200 ml Wasser in weithalsigen 500-ml-Stehkolben. Die Temperatur betrug $22^{\circ} \pm 1^{\circ} \text{C}$, der Salzgehalt lag bei etwa 30 ‰, und in den Kulturräumen herrschte Normaltag (LD 12:12). Die Beleuchtungsstärken lagen je nach Aufstellungsort der Kulturgefäße zwischen 40 und 600 Lux. Nach SPINDLER (1971) hat bei *Cyclops vicinus* die Lichtintensität einen Einfluß auf die Sterblichkeit und die Dauer der Nauplius- und Copepoditphase, wobei im Bereich von 40 bis 600 Lux die Beeinflussung allerdings gering ist. Entsprechende Untersuchungen sind bei *T. holothuriae* nicht durchgeführt worden.

In Abständen von einer Woche wurden aus den Kulturen 10, 30, 50, 70 oder 90 ‰ der Individuen entnommen und in jeweils vor den Exploitationen gezogenen Stichproben von 10 ml die Anzahlen der Nauplien und der Adulten zuzüglich der Copepoditen bestimmt. Bei den Entnahmeraten von 0,10; 0,30 und 0,50 wurden zum Zeitpunkt der Entnahme 50, bei den Entnahmeraten von 0,70 und 0,90 aber 70 beziehungsweise 90 ‰ des Kulturwassers erneuert. Der Einfluß der Rate der Wassererneuerung auf die Populationsdichte und die Alterszusammensetzung (vgl. HOPPENHEIT, 1975a) war bei der Durchführung der Versuche noch nicht bekannt. Wegen geplanter strahlenbiologischer Untersuchungen ist im Hinblick auf den Anfall an radioaktiv kon-

taminierem Wasser ursprünglich versucht worden, den erneuerten Anteil des Kulturwassers möglichst gering zu halten. Überhaupt sind die Versuche so gestaltet worden, daß sie, insbesondere bei der Prüfung der Wirkung von Schadstoffen, mit einem vertretbaren Aufwand an Zeit und Arbeitskraft durchgeführt werden können.

Gefüttert wurde wöchentlich nach der Entnahme mit gekochtem, dann tiefgefrorenem und vor der Verwendung bei 110° C getrocknetem und im Mörser grob zerkleinertem Miesmuschelfleisch (Mantel). Die Futtermenge wurde so bemessen, daß nach einer Woche noch einige Futterstückchen vorhanden waren. VAN DER STEEN et al. (1973), MOOIJ-VOGELAAR & VAN DER STEEN (1973) und MOOIJ-VOGELAAR et al. (1973) haben bei *Lymnaea stagnalis* zeigen können, daß der Einfluß des Faktors Nahrungsmenge nicht dadurch eliminiert werden kann, daß „im Überschuß“ gefüttert wird. ELGMORK & HALVORSEN (1976) beobachteten im Experiment bei *Cyclops strenuus strenuus* eine Beeinflussung der Körpergröße, der Entwicklungsrate und der Zahl der Eier pro Eisack durch die Menge an Nahrung nur bei geringen Futterangeboten. Im Bereich mittlerer und großer Futtergaben trat eine Abhängigkeit nicht auf. Es ist bei *T. holothuriae* nicht geprüft worden, ob ein größerer als der gebotene Überschuß an Nahrung zu erhöhter Nahrungsaufnahme, erhöhter Reproduktion und größeren Individuen führt. Der Überschuß an Futter ist gering gehalten worden, um eine unnötige Verschmutzung und damit Belastung des Wassers durch Futterreste zu vermeiden. Frühere Versuche haben gezeigt (HOPPENHEIT, 1975a, b), daß die Populationen in ihrer Dichte um einen gleichbleibenden mittleren Wert schwanken und die durch die Exploitation entstehenden Verluste auszugleichen vermögen, die Tiere also so viel Nahrung finden und aufnehmen wie für den Erhalt der Populationen erforderlich ist. Aus diesem Grunde wurden Experimente mit einem höheren als dem gebotenen Nahrungsüberschuß nicht durchgeführt. Weitere Hinweise auf die Art des Materials und die Versuchsdurchführung können dem ersten Teil dieser Publikationsreihe (HOPPENHEIT, 1975a) entnommen werden.

UNTERSUCHUNGSERGEBNISSE

Der Einfluß der Exploitationsrate auf die Produktion von Eiern, Nauplien und geschlechtsreifen Individuen

Zur Erfassung der pro Eisack produzierten Eier, Nauplien und geschlechtsreifen Individuen wurden drei Versuchsgruppen mit je fünf Populationen gebildet, so daß für jede Exploitationsrate eine Population pro Versuchsgruppe zur Verfügung stand. Jeweils zum Zeitpunkt der in Abständen von sieben Tagen erfolgten Exploitationen wurden bis zu 20 einen Eisack tragende ♀♀ isoliert. In der Regel konnte eine ausreichende Zahl von ♀♀ in den exploitiereten Teilen der Populationen gefunden werden.

Bei der Bestimmung der Zahl der Eier pro Eisack wurden die isolierten ♀♀ zusammen mit ihren Eisäcken in einen Tropfen 40 %iger KOH gebracht und in einem Wärmeschrank bei 60° C etwa 15 min lang aufbewahrt. Nach dieser Behandlung lie-

ßen sich die Eisäcke mit Hilfe zweier Nadeln zumeist so zerzupfen, daß die Eier gezählt werden konnten. Die prozentuale relative Häufigkeit der Eisäcke, bei denen in Abhängigkeit von der Entnahmerate eine Isolierung der Eier nicht gelang, weil diese bei der Manipulation zerfielen, lag zwischen 8,6 und 13,2 bei den Entnahmeraten von 0,90 beziehungsweise 0,30. Da sich der Versuch über 14 Wochen erstreckte, konnten maximal 280 Eisäcke pro Entnahmerate untersucht werden. Die prozentuale relative Häufigkeit der Eisäcke, bei denen die Eier nicht isoliert werden konnten, nimmt mit steigender Entnahmerate geringfügig ab.

Zur Bestimmung der Zahl der im Mittel pro Eisack schlüpfenden Nauplien wurden die einen Eisack tragenden ♀♀ einzeln in kleine Schalen gesetzt und nach Abwurf des Eisacks oder dessen Reste aus diesen entfernt. Die Eisäcke wurden 1 Woche lang beobachtet, die geschlüpften Nauplien täglich gezählt und aus den Schalen herausgenommen. Da ♀♀ über einen Zeitraum von 15 Wochen isoliert wurden, hätten pro Entnahmerate maximal 300 Eisäcke untersucht werden können. Doch ließ es sich trotz aller Sorgfalt nicht vermeiden, daß einzelne Tiere bei den notwendigen Manipulationen verloren gingen.

Es ließen sich drei Kategorien von Eisäcken unterscheiden: (a) Eisäcke mit Entwicklung aller Eier bis zum schlüpfenden Nauplius, (b) Eisäcke mit Entwicklung nur eines Teils der Eier und (c) Eisäcke, aus denen keine Nauplien hervorgehen. Der Tabelle 1 ist der Anteil der einzelnen Kategorien an der Gesamtzahl der untersuchten Eisäcke zu entnehmen. Allerdings mußte bei der Bestimmung der prozentualen relativen Häufigkeiten der Eisäcke mit Entwicklung aller Eier oder Entwicklung nur eines

Tabelle 1

Prozentuale relative Häufigkeiten der Eisäcke mit Entwicklung aller Eier, nur eines Teils der Eier und keines Eies bis zum schlüpfenden Nauplius bei exploitierten Populationen von *Tisbe holothuriae*

Entnahmerate	Zahl der untersuchten Eisäcke	Entwicklung aller Eier (%)	Entwicklung nur eines Teils der Eier (%)	Entwicklung keines Eies (%)
0,10	271	30	30	40
0,30	296	30	30	40
0,50	299	32	28	40
0,70	299	47	32	21
0,90	299	69	20	11

Teils der Eier bis zum schlüpfenden Nauplius ein Fehler unbekannter Größe in Kauf genommen werden, der darauf zurückzuführen ist, daß die Reste von Eisäcken, aus denen keine Nauplien hervorgehen, schnell zerfallen oder leicht übersehen werden können. Es kann daher nicht ausgeschlossen werden, daß der Anteil an Eisäcken mit Entwicklung aller Eier geringer und der Anteil mit Entwicklung nur eines Teils der Eier höher als ermittelt ist. Es zeigt sich jedoch eine deutliche Beeinflussung des Anteils an Eisäcken, bei denen aus allen Eiern Nauplien hervorgehen. Bei der hohen Entnahmerate von 0,90 ist der Anteil an Eisäcken, bei denen nur aus einem Teil der Eier Nauplien hervorgehen, herabgesetzt.

Abbildung 1 zeigt die durchschnittlich pro Eisack schlüpfende Zahl an Nauplien bei Eisäcken mit vollständiger Entwicklung aller und vollständiger Entwicklung nur eines Teils der Eier. Zur Veranschaulichung der Trends sind das Polynom 2. Grades beziehungsweise die Ausgleichsgerade eingezeichnet worden, die beide nach der Methode der kleinsten Quadrate ermittelt worden sind.

Die Streuung der Einzelwerte war in allen durchgeführten Versuchen sehr hoch. Bei der Abbildung 1 liegen die Variationskoeffizienten für die Werte der oberen Kurve zwischen 0,47 und 0,63 und für die Werte der unteren Kurve zwischen 0,80 und 1,10.

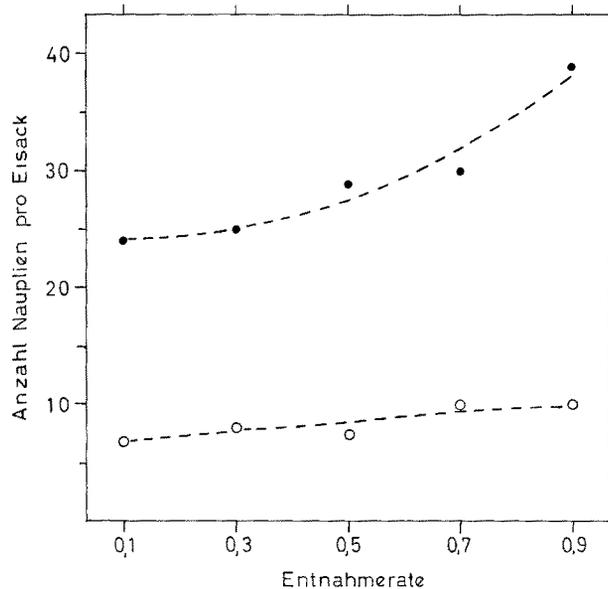


Abb. 1: *Tisbe holothuriae*. Zahl der im Mittel pro Eisack schlüpfenden Nauplien bei Eisäcken mit Entwicklung aller Eier bis zum schlüpfenden Nauplius (●) und Entwicklung nur eines Teils der Eier bis zum schlüpfenden Nauplius (○) in Abhängigkeit von der Entnahmerate. Eingezeichnet die Ausgleichsgerade beziehungsweise das Polynom 2. Grades

Der höchste Einzelwert von 87 Nauplien pro Eisack wurde bei der Entnahmerate von 0,90 gefunden. Auf die Anwendung statistischer Prüfverfahren mußte wegen der nicht normalverteilten Werte und des Umfangs des Materials in dieser Arbeit in der Mehrzahl der Fälle verzichtet werden.

Auch der Versuch zur Feststellung der pro Eisack im Mittel produzierten adulten Individuen lief über 15 Wochen mit wöchentlicher Isolierung von bis zu 20 einen Eisack tragenden ♀♀. Die geschlüpften Nauplien wurden bis zur Geschlechtsreife großgezogen. Der Anteil an Eisäcken, aus denen keine Adulten hervorgehen (Tab. 2) ist deutlich höher als der Anteil, aus denen keine Nauplien hervorgehen (vgl. Tab. 1). Die Differenzen zeigen keine Abhängigkeit von der Entnahmerate und liegen zwischen 14 % bei 30 % Entnahme und 19 % bei 50 % Entnahme der Individuen pro Woche. Der Unterschied entsteht durch Eisäcke, bei denen unmittelbar nach dem Schlupf sämtliche Nauplien sterben.

Tabelle 2

Prozentuale relative Häufigkeiten der Eisäcke, aus denen keine Adulten hervorgehen, bei exploitierten Populationen von *Tisbe holothuriae*

Entnahmerate	Zahl der untersuchten Eisäcke	Anteil der Eisäcke (%), aus denen keine Adulten hervorgehen
0,10	252	55
0,30	269	54
0,50	293	59
0,70	297	39
0,90	295	27

Abbildung 2 veranschaulicht, wie viele Eier, Nauplien und adulte Individuen im Mittel pro Eisack in Abhängigkeit von der Entnahmerate produziert werden. Die Streuung der Einzelwerte ist sehr groß (Tab. 3). Für die Mittelwerte der pro Eisack hervorgebrachten Eier liegen die Variationskoeffizienten zwischen 0,29 und 0,36. Erheblich höhere Variationskoeffizienten treten bei der Bestimmung der durchschnittlich

Tabelle 3

Variationskoeffizienten der Bestimmung der Zahl der im Mittel pro Eisack produzierten Eier (A), Nauplien (B) und adulten Individuen (C) bei exploitierten Populationen von *Tisbe holothuriae*

Entnahmerate	(A)	(B)	(C)
0,10	0,36	1,49	1,99
0,30	0,29	1,41	1,98
0,50	0,29	1,36	1,85
0,70	0,36	0,96	1,37
0,90	0,35	0,77	1,09

pro Eisack hervorgebrachten Nauplien und produzierten Adulten auf, wobei die Variabilität mit steigender Entnahmerate deutlich abnimmt. Die hier gefundene Abnahme der Variabilität korrespondiert gut mit der früher gefundenen Abnahme der Variabilität der spezifischen Wachstumsrate und der Alterszusammensetzung (HOPPENHEIT, 1975b).

Die höchsten Einzelwerte betragen 96 Eier pro Eisack bei 90 % Entnahme und 87 Adulte pro Eisack bei 30 % Entnahme der Individuen pro Woche.

Die in die Abbildung 2 eingezeichneten Polynome 2. Grades zeigen, daß bei der Entnahmerate von 0,30 die Werte vom vorherrschenden Trend abweichen: Die Produktion an Eiern, Nauplien und Adulten pro Eisack liegt über den zu erwartenden Werten. Zu den bei dieser Entnahmerate erzielten Resultaten ist anzumerken, daß die Korrespondenzen zwischen den verschiedenen in unabhängigen Versuchen erhobenen Befunden das Wirken allein zufälliger Einflüsse unwahrscheinlich erscheinen lassen. So wurde „irreguläres“ Verhalten bei der Entnahmerate von 0,30 auch bei der Ermittlung der mittleren Populationsdichte vor der wöchentlichen Exploitation gefunden (HOPPENHEIT, 1975b). Die Populationsdichte hat sich bei der Entnahmerate von 0,30 als

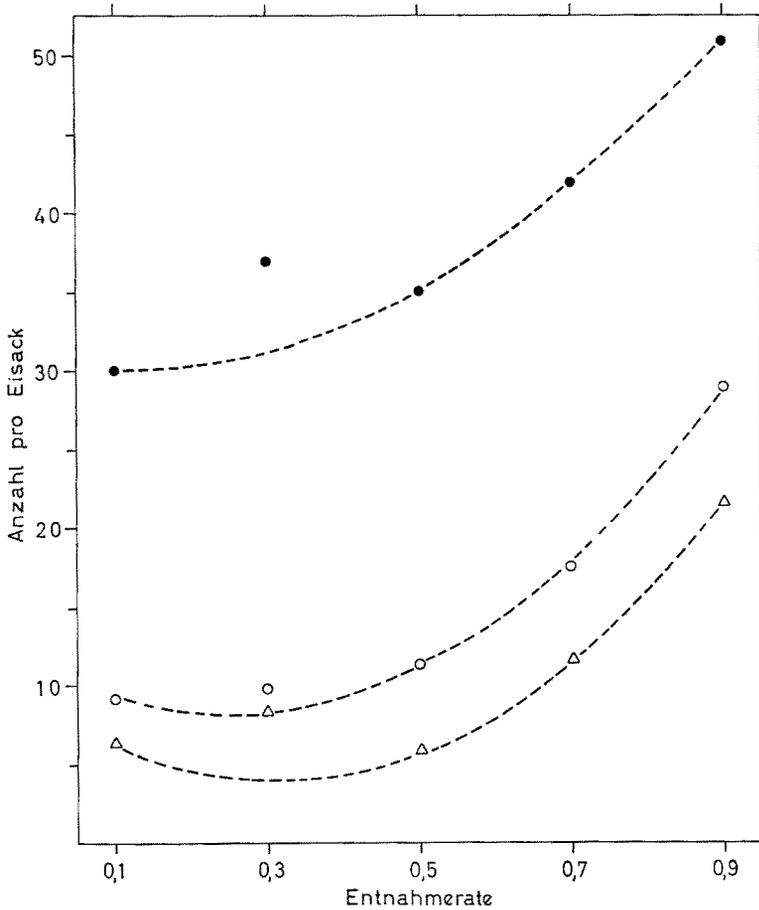


Abb. 2: *Tisbe holothuriae*. Zahl der im Mittel pro Eissack produzierten Eier (●), Nauplien (○) und Adulten (△) in Abhängigkeit von der Entnahmerate. Eingezeichnet die Polynome 2. Grades für die Werte bei 10, 50, 70 und 90 % Entnahme

signifikant niedriger erwiesen als bei den benachbarten Entnahmeraten von 0,10 und 0,50.

Zur Prüfung des Zusammenhangs zwischen der Populationsdichte und der Reproduktionsleistung wurden für die 15 untersuchten Populationen der Abbildung 2 die mittleren Populationsdichten zwischen den Entnahmen ermittelt. Wenn das Wachstum der Populationen zwischen den Entnahmen nach

$$N_{(t-t_0)} = N_0 e^{r(t-t_0)}$$

exponentiell erfolgt, ist die mittlere Populationsdichte zwischen zwei Entnahmen gleich

$$\bar{N}_{(t-t_0)} = \frac{N_t - N_0}{r(t-t_0)},$$

wobei N_0 die Populationsdichte nach der Entnahme, N_t die Populationsdichte vor

der nächsten Entnahme und r die spezifische Wachstumsrate (intrinsic rate of natural increase) ist. Die Differenz $t - t_0$ ist das Zeitintervall zwischen den Exploitationen. Auf diese Weise können die mittleren Populationsdichten zwischen den Entnahmen allerdings nur angenähert bestimmt werden, da die Voraussetzungen für die Anwendung der Exponentialfunktion, wie gleichbleibende Alterszusammensetzung und unbegrenzter Raum, nicht erfüllt sind. Doch sind die so erhaltenen Werte, weil repräsentativ für das Geschehen zwischen den Exploitationen, besser für den Vergleich der Populationen geeignet als die Werte vor oder nach den wöchentlichen Entnahmen.

Die Variablen der Abbildung 3 sind das Mittel der mittleren Populationsdichten zwischen den Entnahmen $\left[\bar{N}_{(t-t_0)} \right]$ und die Zahl der im Mittel pro Eisack produzierten Eier, Nauplien und adulten Individuen. Es ist eine deutliche Abhängigkeit der Reproduktionsleistung von dem Mittel der mittleren Populationsdichten zu erkennen. Die Entnahmerate hat demnach nur einen mittelbaren Einfluß auf die Reproduktions-

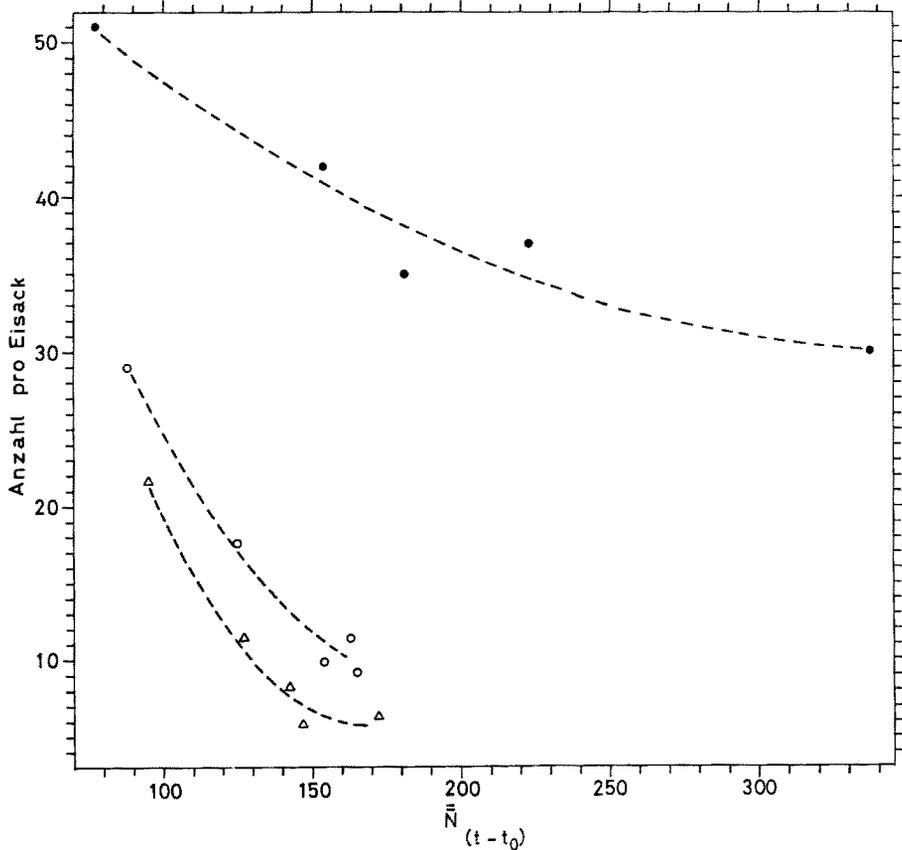


Abb. 3: *Tisbe holothuriae*. Zahl der im Mittel pro Eisack produzierten Eier (●), Nauplien (○) und Adulten (△) in Abhängigkeit von dem Mittel der mittleren Populationsdichten zwischen den Entnahmen $\bar{N}_{(t-t_0)}$. Eingezeichnet die Polynome 2. Grades

leistung: Als unmittelbare Einflußgröße muß die mittlere Populationsdichte betrachtet werden. Diese Auffassung wird gestützt durch Untersuchungen von ELGMORR & HALVORSEN (1976), die bei *Cyclops strenuus strenuus* eine deutliche Abhängigkeit der Zahl der Eier pro Eisack von der Populationsdichte gefunden haben.

Der Tabelle 4 ist zu entnehmen, wie viele Eier, Nauplien und adulte Individuen im Mittel pro 100 gebildeter Eisäcke produziert werden. Aus den Zahlen dieser Tabelle könnte für die jeweilige Entnahmerate errechnet werden, wie groß die prozentuale relative Häufigkeit der Eier ist, aus denen keine Nauplien oder Adulte hervorgehen, und wie groß die Sterberate der Nauplien ist. Wegen der Abhängigkeit der Reproduktionsleistung von der mittleren Populationsdichte zwischen den Entnahmen ist dieser

Tabelle 4

Zahl der im Mittel pro 100 Eisäcke produzierten Eier (A), Nauplien (B) und adulten Individuen (C) bei exploitieren Populationen von *Tisbe holothuriae*

Entnahmerate	Zahl der untersuchten Eisäcke	(A)	Zahl der untersuchten Eisäcke	(B)	Zahl der untersuchten Eisäcke	(C)
0,10	245	3040	271	915	252	632
0,30	243	3659	296	977	269	826
0,50	250	3526	299	1144	293	583
0,70	247	4183	299	1756	297	1137
0,90	256	5088	299	2904	295	2164

Tabelle 5

Aus den Polynomen der Abbildung 3 errechnete Zahlen der im Mittel pro 100 Eisäcke produzierten Nauplien (A) und Eier (B) und prozentuale relative Häufigkeit der Eier (C), aus denen keine Nauplien hervorgehen. Exploitierte Populationen von *Tisbe holothuriae*. ($\bar{N}_{(t-t_0)}$ Mittel der mittleren Populationsdichten zwischen den Entnahmen beim Versuch zur Bestimmung der Zahl der durchschnittlich pro Eisack produzierten Nauplien; Exploitationsrate in Klammern)

$\bar{N}_{(t-t_0)}$		(A)	(B)	(C)
165	(0,10)	970	3980	76
163	(0,50)	990	4000	75
154	(0,30)	1110	4090	73
125	(0,70)	1710	4430	61
88	(0,90)	2900	4920	41

Weg jedoch nicht beschränkt worden, sondern die benötigten Werte wurden aus den Polynomen der Abbildung 3 errechnet (Tab. 5 und 6). Nach Tabelle 5 ist die relative Häufigkeit der Eier, aus denen keine Nauplien hervorgehen, deutlich abhängig von dem Mittel der mittleren Populationsdichten zwischen den Entnahmen. Da die Differenz zwischen den Werten für die relative Häufigkeit der Eisäcke mit Entwicklung eines Eies (vgl. Tab. 1) und den Werten für die relative Häufigkeit der Eier, aus denen keine Nauplien hervorgehen (vgl. Tab. 5), keine deutliche Abhängigkeit von der Entnahmerate zeigt, kann angenommen werden, daß die Unterschiede zwischen den

relativen Häufigkeiten der Eier, aus denen keine Nauplien schlüpfen, im wesentlichen bestimmt werden durch die von der Entnahmerate abhängige relative Häufigkeit der Eisäcke, aus denen keine Nauplien hervorgehen.

Tabelle 6 gibt an, daß bei der Entnahmerate von 0,90 und der mittleren Populationsdichte zwischen den Entnahmen von 95 Individuen pro 10 ml im Mittel nur aus 45 % der abgelegten Eier adulte Individuen hervorgehen, das Reproduktionspotential also noch nicht zur Hälfte ausgeschöpft wird. Die Sterberate der Nauplien ist bei der Entnahmerate von 0,90 geringer als bei den übrigen Entnahmeraten.

Tabelle 6

Aus den Polynomen der Abbildung 3 errechnete Zahlen der im Mittel pro 100 Eisäcke produzierten adulten Individuen (A), Nauplien (B) und Eier (C) und prozentuale relative Häufigkeiten der Nauplien (D) und Eier (E), aus denen keine adulten Individuen hervorgehen. Exploitierte Populationen von *Tisbe holothuriae*. ($\bar{N}(t - t_0)$ Mittel der mittleren Populationsdichten zwischen den Entnahmen beim Versuch zur Bestimmung der Zahl der durchschnittlich pro Eisack produzierten adulten Individuen; Exploitationsrate in Klammern)

$\bar{N}(t - t_0)$		(A)	(B)	(C)	(D)	(E)
172	(0,10)	600	890	3910	33	85
147	(0,50)	700	1220	4170	43	83
143	(0,30)	760	1300	4210	42	82
127	(0,70)	1060	1650	4400	36	76
95	(0,90)	2170	2640	4820	18	55

Tabelle 7

Zahl der pro 100 Eisäcke gefundenen Embryonen (A), prozentuale relative Häufigkeiten der Embryonen, aus denen keine Nauplien hervorgehen (B), und der Eier (C) und Eisäcke (D), in denen keine Embryonen gefunden werden. Exploitierte Populationen von *Tisbe holothuriae*. ($\bar{N}(t - t_0)$ Mittel der mittleren Populationsdichten zwischen den Entnahmen; Exploitationsrate in Klammern)

$\bar{N}(t - t_0)$		Zahl der unter- suchten Eisäcke	(A)	(B)	(C)	(D)
318	(0,10)	100	1829	50	40	16
254	(0,30)	100	2499	61	32	10
159	(0,50)	100	2457	53	30	17
110	(0,70)	100	2195	20	48	18
52	(0,90)	100	2995	3	41	16

Werden aus den Populationen ♀♀ mit reifen Eiern in den Ovidukten isoliert und die am folgenden Tag vorgefundenen Eisäcke mit Karminessigsäure gefärbt, so können die in einem frühen Stadium der Entwicklung befindlichen Embryonen nach Zerzupfen der Eisäcke gezählt werden (Tab. 7). Bei der Entnahmerate von 0,90 stimmt die Zahl der pro 100 Eisäcke gezählten Embryonen gut überein mit der Zahl der schlüpfenden Nauplien (vgl. Tab. 4). Die Zahlen für die übrigen Entnahmeraten liegen zum Teil weit über den Zahlen der geschlüpften Nauplien. Es muß daraus geschlossen werden, daß die Embryonalsterblichkeit bei der Regulation der Populations-

dichte eine Rolle spielt. Unter (B) enthält die Tabelle 7 die auf die Werte der 5. Spalte der Tabelle 4 bezogenen prozentualen relativen Häufigkeiten der Embryonen, aus denen keine Nauplien hervorgehen. Bei den Entnahmeraten von 0,50 und 0,70 sind die Werte $\bar{N}_{(t-t_0)}$ bei der Feststellung der Zahl der Embryonen und der schlüpfenden Nauplien (vgl. Tab. 5) etwa gleich, die prozentualen relativen Häufigkeiten der Embryonen, aus denen keine Nauplien hervorgehen, aber deutlich verschieden (53 beziehungsweise 20 %).

Da die Werte $\bar{N}_{(t-t_0)}$ bei der Bestimmung der pro 100 Eisäcke abgelegten Eier eine ähnlich große Spannweite wie bei dem Versuch zur Bestimmung der Zahl der Embryonen zeigen (vgl. Abb. 3), mag der Vergleich der pro 100 Eisäcke gefundenen Embryonen mit der Zahl der produzierten Eier gestattet sein. Die Spalte (C) der Tabelle 7 gibt bezogen auf die Werte der Spalte (A) der Tabelle 4 an, in welchem Prozentsatz der produzierten Eier keine sich entwickelnden Embryonen gefunden wurden. Unter (D) ist die prozentuale relative Häufigkeit der Eisäcke aufgeführt, in denen keine Embryonen entdeckt werden konnten. Sollte es sich bei den Eiern und Eisäcken, in denen keine Embryonen erkennbar waren, um solche Eier und Eisäcke handeln, die nicht befruchtet worden sind, so wäre deren relative Häufigkeit unabhängig von der Entnahmerate.

Der Einfluß der Exploitationsrate auf die Frequenz der Eisackbildung

Durch einen weiteren Versuch konnte geklärt werden, ob auch die Frequenz der Eisackbildung durch die Entnahmerate beeinflusst wird. Aus je einer Population mit den Entnahmeraten von 0,10; 0,30; 0,50; 0,70 oder 0,90 wurden 14 Wochen lang jeweils zum Zeitpunkt der Entnahme bis zu 20 einen Eisack tragende ♀♀ entnommen und isoliert. Täglich zur gleichen Zeit wurde geprüft, ob ein neuer Eisack gebildet worden war. Abgeworfene Eisäcke wurden entfernt. Das Beobachtungsintervall von einem Tag läßt nur die Ermittlung eines angenäherten Wertes für das Zeitintervall zwischen den Eisackbildungen zu. Die Variabilität ist wohl auch aus diesem Grunde sehr hoch (Variationskoeffizient $\geq 0,50$).

Die Abbildung 4 zeigt eine Verkürzung des mittleren Intervalls bei der Rate von 0,90 und eine Verlängerung bei der Rate von 0,10, wenn nur die Intervalle zwischen den Bildungen der ersten drei Eisäcke nach Isolierung der ♀♀ in Betracht gezogen werden. Die Intervalle zwischen den Bildungen der weiteren Eisäcke (bis zum 5. Eisack) sind bei den höheren Entnahmeraten, insbesondere bei der Rate von 0,90, im Mittel länger als zwischen den Bildungen der ersten drei Eisäcke. Nennenswerte Differenzen zwischen den Intervallen in Abhängigkeit von der Entnahmerate treten bei der Bildung des 3. bis 5. Eisacks nicht auf (Abb. 4). Das Intervall hat im Mittel eine Größe von 2,5 Tagen. Wegen der für eine statistische Betrachtung zu geringen Zahl der nach dem 5. Eisack von den in jeglichem Alter isolierten ♀♀ noch produzierten Eisäcke wurden die Intervalle zwischen deren Bildungen nicht in die Betrachtung einbezogen.

Es scheint, als erführen die ♀♀ bei höheren Entnahmeraten durch die Popula-

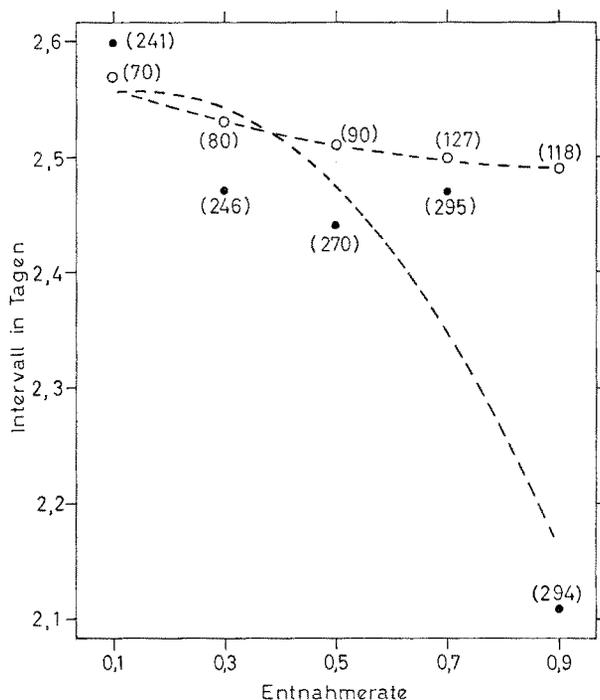


Abb. 4: *Tisbe holothuriae*. Intervall in Tagen zwischen den Bildungen der ersten drei (●) und weiterer zwei Eisäcke (○) nach Isolierung der Weibchen in Abhängigkeit von der Entnahmerate. Eingezeichnet die Polynome 2. Grades, Zahl der erfaßten Intervalle in Klammern

tionen, aus denen sie stammen, eine „Prägung“, die in der Isolation nach einiger Zeit verlorengeht. Es kann allerdings nicht ausgeschlossen werden, daß die beobachteten Unterschiede zwischen den Intervallen vor und nach der Bildung des 3. Eisacks auch oder ausschließlich durch das Alter der ♀♀ bedingt sind. Diese Alternative bedarf der Prüfung.

Auch nach Abbildung 5, in der die Abhängigkeit des Zeitintervalls zwischen den Eisackbildungen von dem Mittel der mittleren Populationsdichten zwischen den Entnahmen dargestellt worden ist, wirkt der Mechanismus, der die Frequenz der Eisackbildung steuert, nur bei extremen Werten der unabhängigen Variablen. Sollte die unmittelbar nach der Isolierung auftretende Abhängigkeit der Frequenz der Eisackbildung von dem Mittel der mittleren Populationsdichten auf die Alterszusammensetzung der Populationen zurückzuführen sein, so müßte die Populationsdichte als ein nur mittelbar wirkender Faktor, als unmittelbare Ursache für die höhere Frequenz der Eisackbildung bei geringer Populationsdichte die Altersstruktur angesehen werden.

Der Spalte (B) der Tabelle 8 ist zu entnehmen, wie groß die prozentualen relativen Häufigkeiten der ♀♀ sind, die nach der Isolierung keine Eisäcke gebildet haben. Es zeigt sich, daß ihr Anteil an der Zahl der isolierten ♀♀ bei 30 % Entnahme der Individuen am höchsten ist. Bei dieser Entnahmerate ist auch zugleich die mittlere Überlebenszeit der isolierten ♀♀ am geringsten [Spalte (C)]. Werden die mittleren

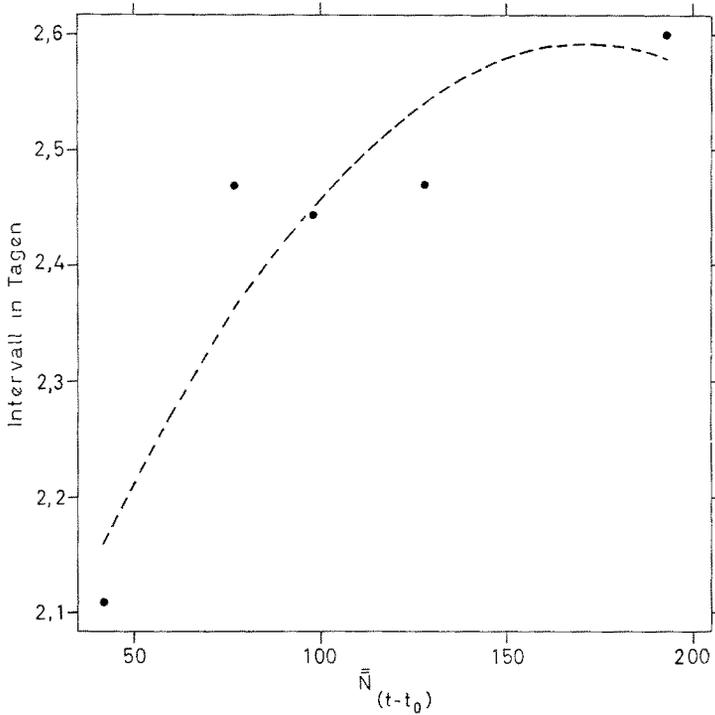


Abb. 5: *Tisbe holothuriae*. Intervall in Tagen zwischen den Bildungen der ersten drei Eisäcke nach Isolierung der Weibchen in Abhängigkeit von dem Mittel der mittleren Populationsdichten zwischen den Entnahmen $\bar{N}(t-t_0)$. Eingezeichnet das Polynom 2. Grades

Überlebenszeiten getrennt für ♀♀ mit und ohne Produktion von Eisäcken ermittelt, so ergeben sich Zeiten von 9,5 beziehungsweise 4,4 Tagen (Variationskoeffizient 0,45 beziehungsweise 0,63). Es dürfte sich daher bei den ♀♀, die keine Eisäcke nach der Isolierung produzieren, wohl überwiegend um ältere Tiere handeln. So ist auch die

Tabelle 8

Zahl der nach der Isolierung pro 100 ♀♀ produzierten Eisäcke (A), prozentuale relative Häufigkeit der ♀♀, die nach der Isolierung keinen Eisack bilden (B) und mittlere Überlebenszeit der isolierten ♀♀ in Tagen (C). Exploitierte Populationen von *Tisbe holothuriae*. ($\bar{N}(t-t_0)$) Mittel der mittleren Populationsdichten zwischen den Entnahmen beim Versuch zur Bestimmung der Frequenz der Eisackbildung; Exploitationsrate in Klammern)

$\bar{N}(t-t_0)$	Zahl der isolierten ♀♀	(A)	(B)	(C)
194 (0,10)	276	196	21	8,5
128 (0,30)	271	198	27	8,1
98 (0,50)	273	221	18	8,8
77 (0,70)	268	246	20	10,0
42 (0,90)	278	244	18	9,3

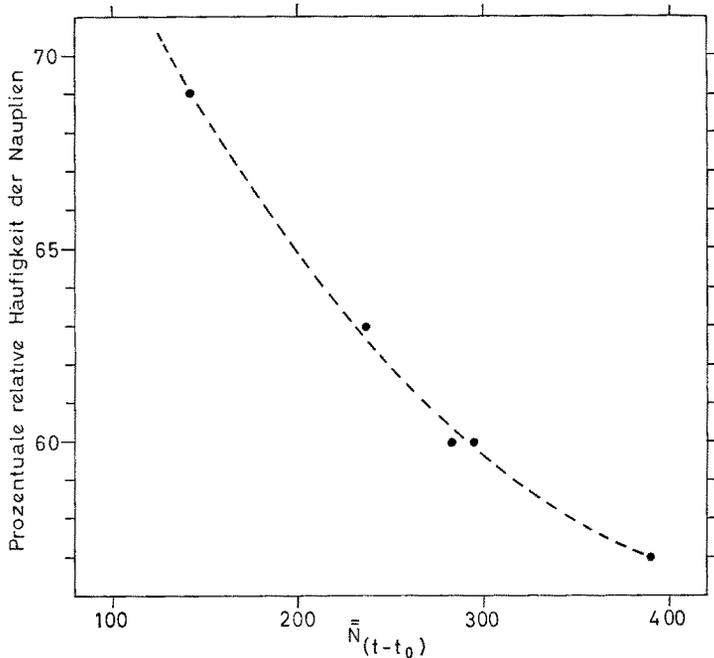


Abb. 6: *Tisbe holothuriae*. Mittlere prozentuale relative Häufigkeit der Nauplien zum Zeitpunkt der wöchentlichen Exploitation in Abhängigkeit von dem Mittel der mittleren Populationsdichten zwischen den Entnahmen $\bar{N}(t-t_0)$. Mittlere prozentuale relative Häufigkeiten von je 18 Populationen, die 20 Wochen lang beobachtet worden sind. Eingezeichnet das Polynom 2. Grades

mittlere Überlebenszeit bei den im Mittel geringeren mittleren Populationsdichten zwischen den Entnahmen größer als bei den höheren, was bei der unterschiedlichen Alterszusammensetzung zu erwarten ist. Die Abbildung 6 weist auf den engen Zusammenhang zwischen dem Mittel der mittleren Populationsdichten zwischen den Entnahmen und der Altersstruktur hin (vgl. HOPPENHEIT, 1975b; Abb. 8).

Wie nach der unterschiedlichen Frequenz der Eisackbildung und den Unterschieden in der Überlebenszeit zu erwarten ist, erweist sich die Zahl der im Durchschnitt pro ♀ nach der Isolierung bei den verschiedenen Entnahmeraten produzierten Eisäcke als abhängig von dem Mittel der mittleren Populationsdichten zwischen den Entnahmen (Tab. 8 und Abb. 7). Die höchste Zahl an produzierten Eisäcken wurde bei einem ♀ aus der mit der Rate von 0,30 exploitierten Population gefunden. Dieses ♀ hat in einem Zeitraum von 21 Tagen 10 Eisäcke hervorgebracht. Da es aber zum Zeitpunkt der Isolierung bereits einen Eisack trug, muß es im Verlauf seines Lebens mindestens 11 Eisäcke produziert haben.

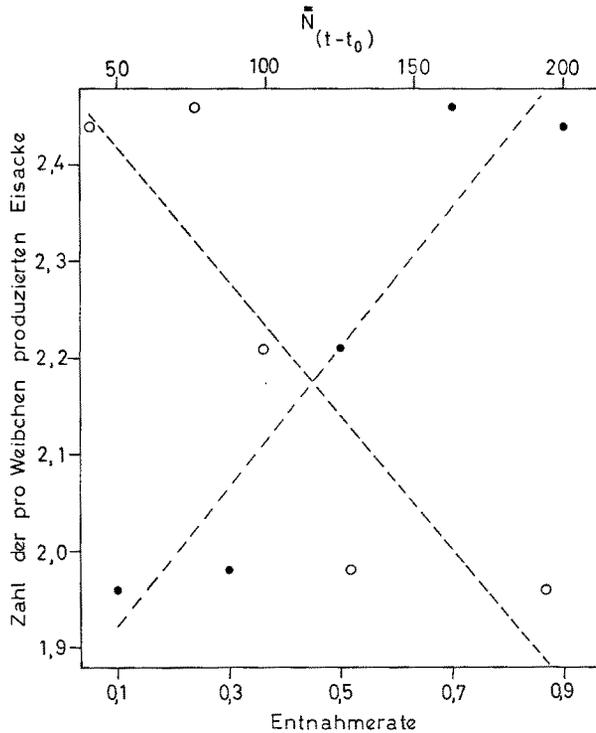


Abb. 7: *Tisbe holothuriae*. Zahl der im Mittel pro Weibchen nach der Isolierung produzierten Eissacke in Abhängigkeit von der Entnahmerate (●) und dem Mittel der mittleren Populationsdichten zwischen den Entnahmen $\bar{N}_{(t-t_0)}$ (○). Eingezeichnet die Ausgleichsgeraden

Das Geschlechtsverhältnis in Abhängigkeit von der Entnahmerate

Bei der Bestimmung der pro Eissack produzierten Adulten konnte auch das Geschlechtsverhältnis erfaßt werden (Tab. 9). Es zeigt sich eine lineare Abhängigkeit dieses Verhältnisses sowohl von der Entnahmerate als auch von der durch diese beeinflussten mittleren Populationsdichte zwischen den Entnahmen (Abb. 8), wobei der Zusammenhang zwischen dem Mittel der mittleren Populationsdichten zwischen den Entnahmen und dem Geschlechtsverhältnis enger ist ($r = -0,91$) als zwischen diesem und der Entnahmerate ($r = 0,84$).

Die Prüfung der Daten der Tabelle 9 auf Homogenität mit dem $k \cdot 2$ -Felder- χ^2 -Test nach BRANDT-SNEDECOR (vgl. SACHS, 1968; p. 448 ff.) ergab eine Sicherung des Unterschiedes zwischen den Häufigkeiten der ♀♀ und der ♂♂ mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $\alpha \ll 0,001$. Da eine lineare Änderung der relativen Häufigkeiten erkennbar ist, wurde geprüft, welchen Anteil die lineare Regression an der Gesamtvariation hat (vgl. SACHS, 1968; p. 458 ff.). Wie die Tabelle 10 zeigt, entfällt auf die lineare Regression der größere Teil der Gesamtvariation.

Tabelle 9

Geschlechtsverhältnis in Abhängigkeit von der Entnahmerate bei exploitierten Populationen von *Tisbe holothuriae*

Entnahmerate	Zahl der untersuchten Eisäcke	Zahl der Eisäcke, aus denen Adulte hervorgegangen sind	Zahl der ♀♀	Zahl der ♂♂	♂♂ : ♀♀
0,10	252	114	873	720	0,82
0,30	269	124	1129	1094	0,97
0,50	293	120	854	854	1,00
0,70	297	180	1738	1640	0,94
0,90	295	215	2923	3460	1,18
Σ	1406	753	7517	7768	1,03

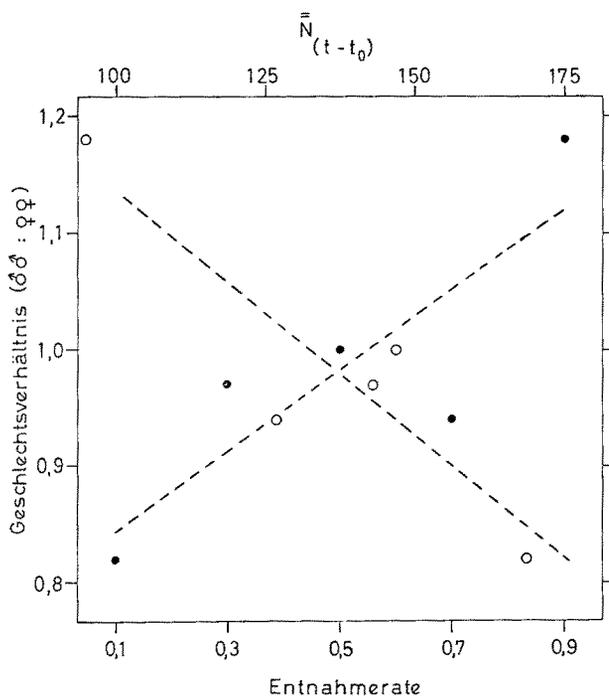


Abb. 8: *Tisbe holothuriae*. Geschlechtsverhältnis in Abhängigkeit von der Entnahmerate (●) und dem Mittel der mittleren Populationsdichten zwischen den Entnahmen $\bar{N}(t-t_0)$ (○). Ein-gezeichnet die Ausgleichsgeraden

Tabelle 10

Zerlegung von χ^2 bei der Prüfung auf lineare Änderung der relativen Häufigkeit der ♂♂ bei exploitierten Populationen von *Tisbe holothuriae*. (ν Freiheitsgrade)

Variationsursache	χ^2	ν	Signifikanzniveau
Lineare Regression	46	1	$\alpha \ll 0,001$
Abweichungen von der Regression	13	3	$0,01 > \alpha > 0,001$
Σ	59	4	$\alpha \ll 0,001$

Die Dauer der Entwicklung und die Überlebenszeit in Abhängigkeit von der Entnahmerate

Zur Bestimmung der Dauer der Embryonalentwicklung wurden im Verlauf von 16 Wochen je einer Population mit der Entnahmerate von 0,10; 0,30; 0,50; 0,70 oder 0,90 wöchentlich zum Zeitpunkt der Entnahme bis zu 25 ♀♀, bei denen erkennbar war, daß sie in nächster Zeit einen Eisack produzieren werden, entnommen und isoliert. Die Exploitationen erfolgten montags, und es schieden die Tiere aus dem Versuch aus, die am Dienstag noch keinen Eisack gebildet hatten. Nach dem Abwurf der Eisäcke

Tabelle 11

Anzahl der täglich nach Bildung der Eisäcke schlüpfenden Nauplien in Abhängigkeit von der Entnahmerate. Exploitierte Populationen von *Tisbe holothuriae*. (Angaben in Prozent kumulativ)

Ent- nahme- rate	Zahl der unter- suchten Eisäcke	Anzahl der täglich schlüpfenden Nauplien nach Bildung der Eisäcke						Σ der pro- duzierten Nauplien
		1. Tag		2. Tag		3. Tag		
		Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	
0,10	221	2298	35,1	4223	99,5	28	100	6549
0,30	223	3349	51,5	3068	98,6	90	100	6507
0,50	244	4201	57,1	2939	97,1	217	100	7357
0,70	255	5158	65,2	2712	99,4	45	100	7915
0,90	232	6114	71,9	2314	99,1	75	100	8503
Σ	1175	21120	57,3	15256	98,8	455	100	36831

wurden die ♀♀ aus den Schalen entfernt. Die Zahl der nach Bildung der Eisäcke täglich schlüpfenden Nauplien ist in Tabelle 11 wiedergegeben. Die 2. Spalte enthält die Zahl der Eisäcke, die am Tage nach der Isolierung der ♀♀ gebildet worden waren, und aus denen Nauplien hervorgegangen sind. Wie der Tabelle entnommen werden kann, schlüpft die Mehrzahl der Nauplien innerhalb von 2 Tagen nach der Bildung eines Eisacks. Eine Beziehung zur Entnahmerate und dem Mittel der mittleren Populationsdichten zwischen den Entnahmen besteht bei dem Prozentsatz der am Tage nach der Eisackbildung geschlüpften Nauplien (Abb. 9). Die Embryonalentwicklung verläuft nach dieser Beziehung bei hohen Entnahmeraten oder niedrigen Werten von $\bar{N}_{(t-t_0)}$ im Mittel schneller als bei niedrigen Entnahmeraten beziehungsweise hohen Werten von $\bar{N}_{(t-t_0)}$.

Wird die Entwicklung von der Bildung des Eisacks bis zur Geschlechtsreife verfolgt, zeigen sich keine vergleichbar deutlichen Unterschiede mehr zwischen den Entwicklungszeiten. Bei der Untersuchung ist wie im vorhergehenden Versuch verfahren worden, wobei täglich – außer am Wochenende – die Zahl der ♀♀ festgestellt worden ist, bei denen reife Eier in den Ovidukten sichtbar wurden. Diese ♀♀ wurden aus den Schalen entfernt. Da zwischen den Versuchen mit den Entnahmeraten von 0,10 beziehungsweise 0,30 wie auch zwischen den Versuchen mit den Entnahmeraten von 0,50; 0,70 beziehungsweise 0,90 keine erkennbaren Unterschiede in den Entwicklungszeiten auftraten, wurden die Ergebnisse zu zwei Gruppen zusammengefaßt (Tab. 12).

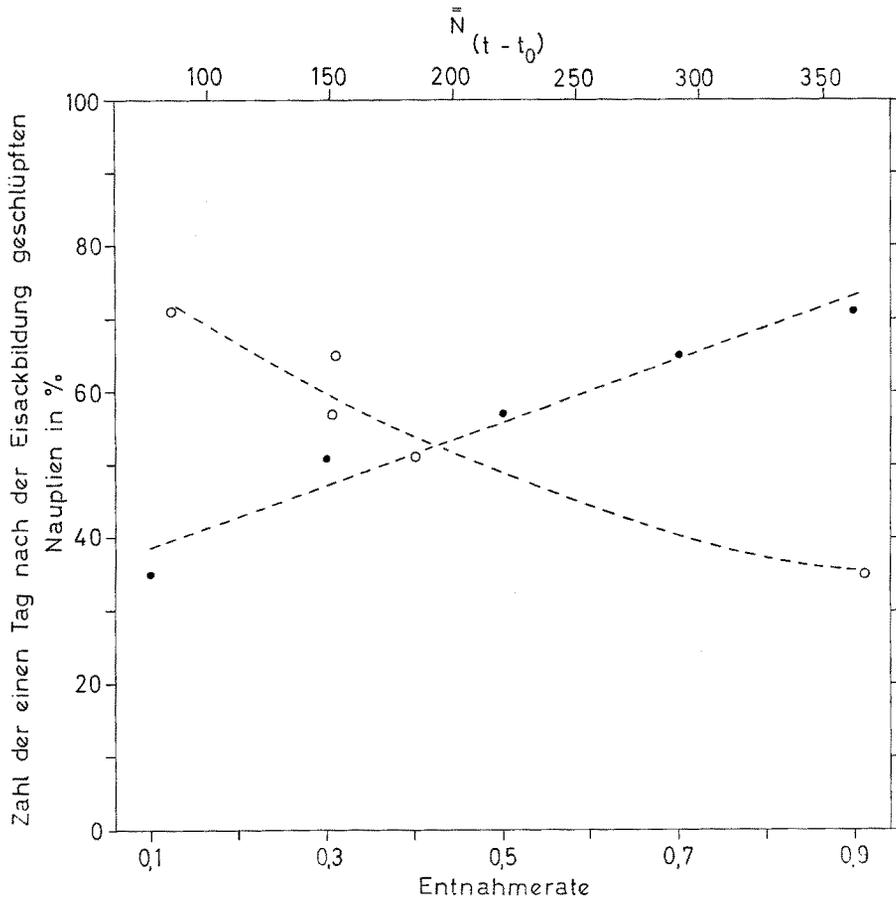


Abb. 9: *Tisbe holothuriae*. Prozentuale relative Häufigkeit der einen Tag nach der Eisackbildung geschlüpften Nauplien in Abhängigkeit von der Entnahmerate (●) und dem Mittel der mittleren Populationsdichten zwischen den Entnahmen $\bar{N}(t-t_0)$ (○). Eingezeichnet die Ausgleichsgerade beziehungsweise das Polynom 2. Grades

In Abbildung 10 sind die kumulativen relativen Häufigkeiten der täglich die Geschlechtsreife erreichenden weiblichen Nachkommen bis zum 8. beziehungsweise 9. Tag aufgetragen. Der Vergleich der Verteilungen der Häufigkeitsdaten bis zum 8. Tag nach BRANDT-SNEDECOR (vgl. SACHS, 1968; p. 453) ergibt eine signifikante Inhomogenität ($\alpha \ll 0,001$).

Die graphische Auswertung im Wahrscheinlichkeitsnetz liefert keine nennenswerten Unterschiede zwischen den Entwicklungszeiten vom geschlüpften Nauplius bis zum geschlechtsreifen Individuum. Die in der Abbildung 10 sichtbare Differenz kann daher nur auf die unterschiedliche embryonale Entwicklungsgeschwindigkeit zurückgeführt werden. Da die Befunde an isolierten Brutsätzen erhoben worden sind, kann nicht davon ausgegangen werden, daß Unterschiede in der Geschwindigkeit der Entwicklung vom Nauplius zum geschlechtsreifen Individuum in Abhängigkeit von der Entnahme-

rate oder mittleren Populationsdichte auftreten müssen. Sollten die Individuen – wie die Versuche zur Frequenz der Eisackbildung nahelegen – durch ihre Population eine „Prägung“ erfahren, die bereits nach wenigen Tagen verschwindet, so werden sich eventuelle Unterschiede in den Entwicklungszeiten bei isolierten Brutsätzen nicht nachweisen lassen. ELGMORK & HALVORSEN (1976) fanden bei *Cyclops strenuus strenuus* eine deutliche Abhängigkeit der Entwicklungsgeschwindigkeit von der Populationsdichte bei nichtisolierten Copepoditen.

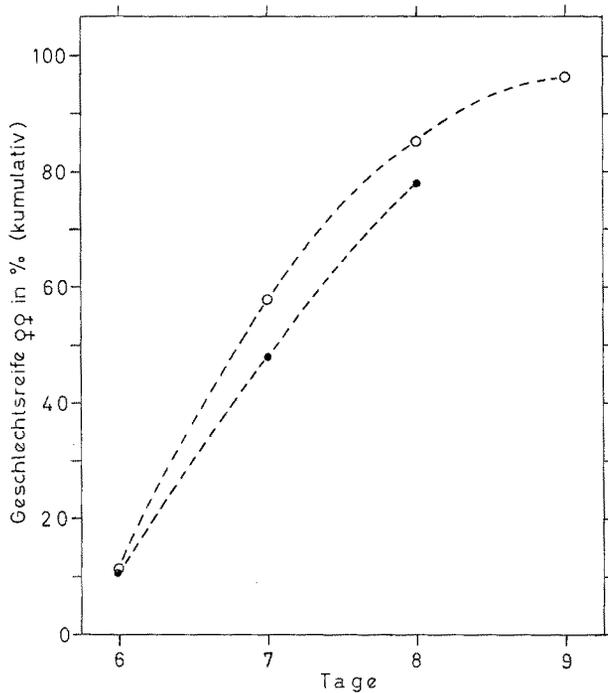


Abb. 10: *Tisbe holothuriae*. Kumulative prozentuale relative Häufigkeiten der täglich nach Bildung eines Eisacks die Geschlechtsreife erreichenden weiblichen Nachkommen isolierter ♀♀ bei den Entnahmeraten von 0,10 und 0,30 (●) und den Raten von 0,50, 0,70 und 0,90 (○). Eingezeichnet die Polynome 2. Grades

Werden die Ergebnisse aller fünf Versuche zur Ermittlung der Geschwindigkeit der Entwicklung vom Ei bis zum geschlechtsreifen Individuum zusammengefaßt und mit Hilfe von Wahrscheinlichkeitspapier graphisch ausgewertet, so ergibt sich für die Entwicklung bis zum weiblichen Individuum mit reifen Eiern in den Ovidukten eine mittlere Zeitspanne von 6,9 Tagen. Da ♀♀ einen Tag vor Bildung des Eisacks mit reifen Eiern in den Ovidukten isoliert worden sind, liegt zwischen dem Erscheinen von reifen Eiern in den Ovidukten des Elterntieres und seiner Nachkommen eine mittlere Zeitspanne von 7,9 Tagen, womit ein Wert gewonnen ist für die mittlere Generationszeit bei der gewählten Versuchstemperatur von 22° C.

Zur Bestimmung der Überlebenszeit geschlechtsreifer ♀♀ wurden Nauplien großgezogen und die ♀♀ beim Eintritt der Geschlechtsreife (reife Eier in den Ovidukten)

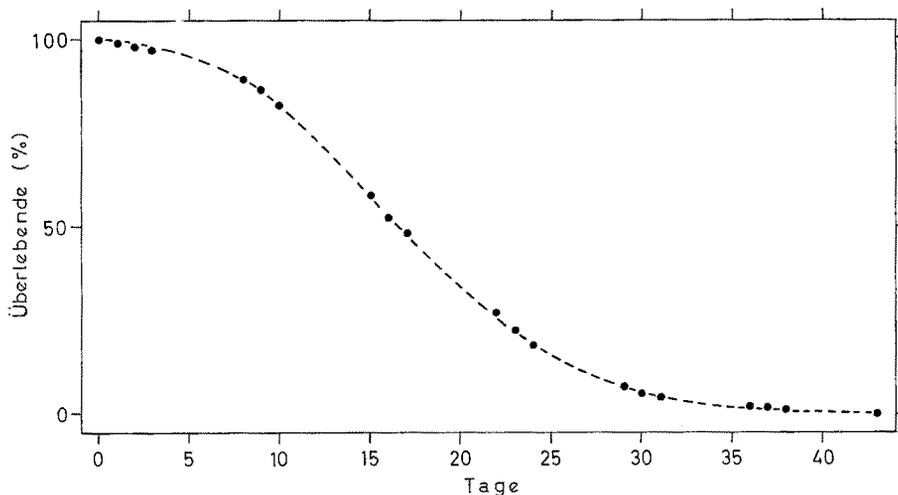


Abb. 11: *Tisbe holothuriae*. Überlebenskurve isolierter Weibchen nach Eintritt der Geschlechtsreife für alle Entnahmeraten. Anzahl der beobachteten Individuen: 1388

isoliert und bis zum Tode beobachtet. Unterschiede zwischen den Individuen aus den unterschiedlich exploitierten Populationen traten nicht auf. Die Überlebenskurven sind so weitgehend identisch, daß ihre Darstellung in einer Abbildung nicht möglich ist. Es wurden daher alle Werte zusammengefaßt (Abb. 11). Die mittlere Überlebenszeit wurde graphisch im Wahrscheinlichkeitsnetz mit 17 Tagen ermittelt. Unter der Annahme, daß Überlebenszeit und Fortpflanzungsperiode identisch sind, und die Frequenz der Eisackbildung in der oben geschilderten Weise von der Entnahmerate abhängt (vgl. Abb. 4), werden in dieser Zeit im Mittel zwischen 6,5 (Entnahmerate 0,10) und 8,1 (Entnahmerate 0,90) Eisäcke produziert, was einer Produktion von im Mittel 198 beziehungsweise 412 Eiern pro ♀ entspricht.

Tabelle 12

Anzahlen (kumulativ) der täglich nach Bildung der Eisäcke die Geschlechtsreife erreichenden weiblichen Nachkommen bei exploitierten Populationen von *Tisbe holothuriae*

Tag	Σ aus Versuchen mit 10 oder 30 % Entnahme		Σ aus Versuchen mit 50, 70 oder 90 % Entnahme	
	Zahl der ♀♀	%	Zahl der ♀♀	%
5	0	0	0	0
6	423	10,5	1050	11,7
7	1957	48,6	5189	57,9
8	3141	78,1	7672	85,6
9	.	.	8641	96,4
10
11	4023	100	.	.
12	.	.	8966	100
Zahl der untersuchten Eisäcke	387		635	

Die an isolierten Individuen erzielten Ergebnisse lassen aus den bereits oben angeführten Gründen nicht den Schluß zu, daß unterschiedliche Sterberaten in Abhängigkeit von der Entnahmerate beziehungsweise dem Mittel der mittleren Populationsdichten zwischen den Entnahmen nicht existieren. Die längste beobachtete Überlebenszeit betrug 43 Tage bei einem Individuum aus einer mit der Rate von 0,50 exploitieren Population.

Körperlänge und Gewicht in Abhängigkeit von der mittleren Populationsdichte zwischen den Entnahmen

Die mittlere Länge (ohne Furcalborsten) eines adulten ♀ reicht in Abhängigkeit von der Entnahmerate von 0,92 (Rate 0,10) bis 0,94 mm (Raten 0,70 und 0,90) (HOPPENHEIT, 1975b; Abb. 11). Diese Befunde ergänzend zeigt Abbildung 12 zusätz-

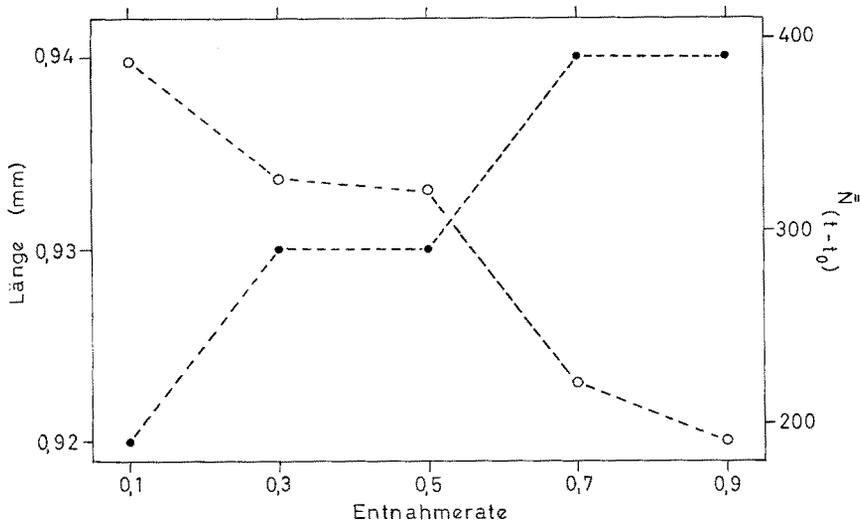


Abb. 12: *Tisbe holothuriae*. Mittlere Länge (ohne Furcalborsten) eines adulten Weibchens (●) und das Mittel der mittleren Populationsdichten zwischen den Entnahmen $\bar{N}(t-t_0)$ (○) in Abhängigkeit von der Entnahmerate

lich das Mittel der mittleren Populationsdichten zwischen den Entnahmen in Abhängigkeit von der Exploitationsrate. Es besteht ein enger Zusammenhang zwischen der mittleren Länge eines ♀ und dem Mittel der mittleren Populationsdichten zwischen den Entnahmen (Abb. 13). Eine Herab- oder Heraufsetzung von $\bar{N}(t-t_0)$ um 100 Individuen bewirkt eine Veränderung der mittleren Länge eines ♀ um etwa $1/100$ mm.

Das mittlere Gewicht (Feuchtgewicht) eines Individuums im adulten oder Copepoditstadium zeigt bei der Entnahmerate von 0,50 eine Abweichung vom vorherrschenden Trend (Abb. 14; vgl. HOPPENHEIT, 1975b; Abb. 10). Mit diesem Befund korrespondiert eine Abweichung des zugehörigen Mittels der mittleren Populationsdichten zwi-

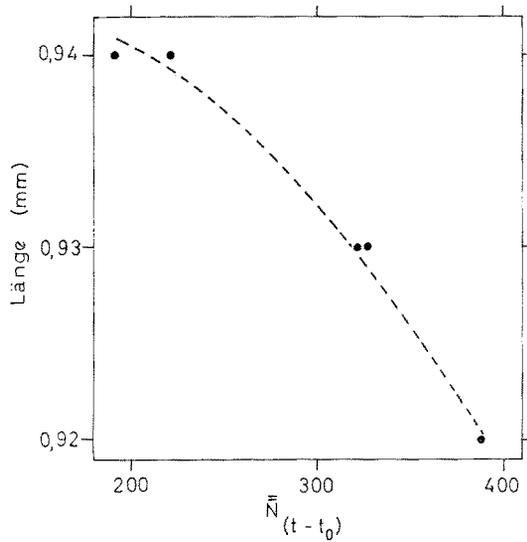


Abb. 13: *Tisbe holothuriae*. Mittlere Länge (ohne Furcalborsten) eines adulten Weibchens in Abhängigkeit von dem Mittel der mittleren Populationsdichten zwischen den Entnahmen $\bar{N}(t-t_0)$. Eingezeichnet das Polynom 2. Grades

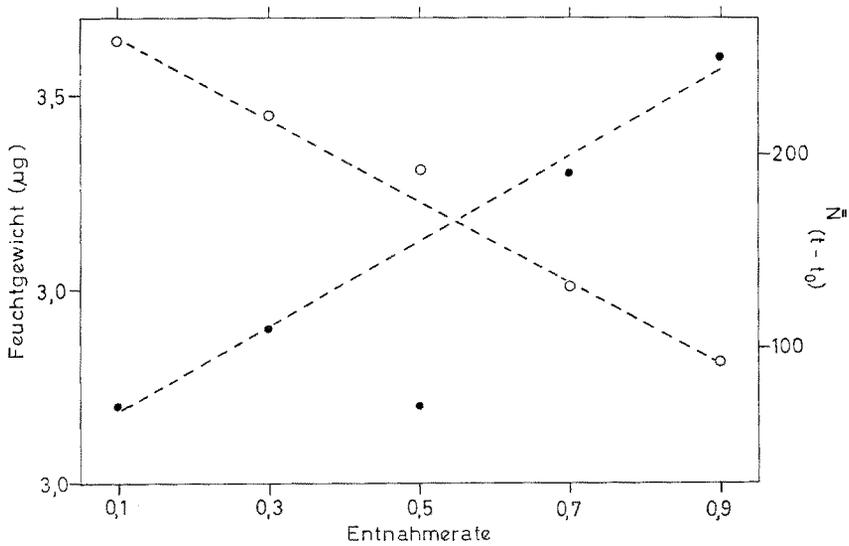


Abb. 14: *Tisbe holothuriae*. Mittleres Gewicht (Feuchtwicht) eines Individuums im adulten oder Copepoditstadium (●) und das Mittel der mittleren Populationsdichten zwischen den Entnahmen $\bar{N}(t-t_0)$ (○) in Abhängigkeit von der Entnahmerate. Eingezeichnet die Ausgleichsgeraden für die Werte bei 10, 30, 70 und 90 % Entnahme

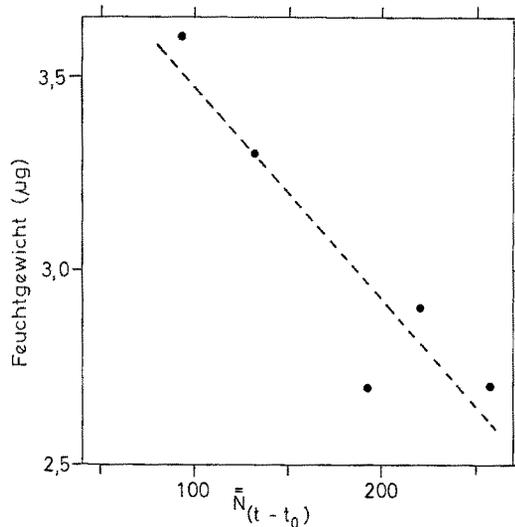


Abb. 15: *Tisbe holothuriae*. Mittleres Gewicht (Feuchtgewicht) eines Individuums im adulten oder Copepoditstadium in Abhängigkeit von dem Mittel der mittleren Populationsdichten zwischen den Entnahmen $\bar{N}(t-t_0)$. Eingezeichnet die Ausgleichsgerade

schen den Entnahmen vom gleichfalls linearen Trend. Doch ist die Abweichung des mittleren Gewichts größer als die der mittleren Populationsdichte. Die Abbildung 15 veranschaulicht den Zusammenhang zwischen dem Mittel der mittleren Populationsdichten zwischen den Entnahmen und dem mittleren Feuchtgewicht in μg .

DISKUSSION

Eingangs ist darauf hingewiesen worden, daß bei den Entnahmeraten von 0,10; 0,30 und 0,50 wöchentlich 50 %, bei den Entnahmeraten von 0,70 und 0,90 aber 70 beziehungsweise 90 % des Kulturwassers erneuert worden sind. Wie in einer früheren Arbeit ausgeführt worden ist (HOPPENHEIT, 1975a), hat die Rate der Wassererneuerung einen Einfluß auf die Populationsdichte: eine Verringerung der Rate bewirkt eine Herabsetzung der Populationsdichte. Da sich aus den vorstehend geschilderten Versuchen ergeben hat, daß die Entnahmerate nur einen mittelbaren Einfluß auf die beobachteten Komponenten der Populationsdynamik ausübt, und ein unmittelbarer Einfluß von der mittleren Populationsdichte zwischen den Entnahmen ausgeht, und alle beobachteten Phänomene in Abhängigkeit von $\bar{N}(t-t_0)$ dargestellt worden sind, braucht die Beeinflussung der Populationsdichte durch die unterschiedlichen Raten der Erneuerung des Kulturwassers nicht besonders in Betracht gezogen zu werden.

Da in einem limitierten Lebensraum Sterbe-, Geburts- und Wachstumsraten einer wachsenden Population nicht zu jeder Zeit gleich sind, und die Individuen je nach Alter und Größe unterschiedlich zu bewerten sind, sehen FRANK et al. (1957) in der Biomasse ein besseres Maß für die Bevölkerungsdichte als in der Zahl der Individuen pro Volu-

meneinheit. Bei den Populationen von *Tisbe holothuriae* ist die Alterszusammensetzung zwischen den Entnahmen nicht bekannt, so daß die mittleren Biomassen zwischen den Entnahmen als Maß für die Bevölkerungsdichte nicht ermittelt werden können. Einen Hinweis auf die Biomasse als das geeignetere Maß gibt die Abbildung 16, die die mittlere Biomasse in mg Feuchtgewicht vor der wöchentlichen Exploitation in Abhängigkeit von den Entnahmerate zeigt. Das Mittel der Biomasse streut etwas weniger als das Mittel der Zahl der Individuen pro Volumeneinheit (vgl. HOPPENHEIT, 1975b; Abb. 2). Besonders fällt auf, daß in der Biomasse nur geringfügige Unterschiede zwischen den Populationen mit den Entnahmeraten von 0,10 und 0,50 einerseits und der Entnahmerate von 0,30 andererseits bestehen. Die bei 30 % Entnahme der Individuen pro Woche auftretende Abweichung der Populationsdichte von den Populationsdichten bei 10 oder 50 % Entnahme (vgl. HOPPENHEIT, 1975b) und die Befunde über die Bio-

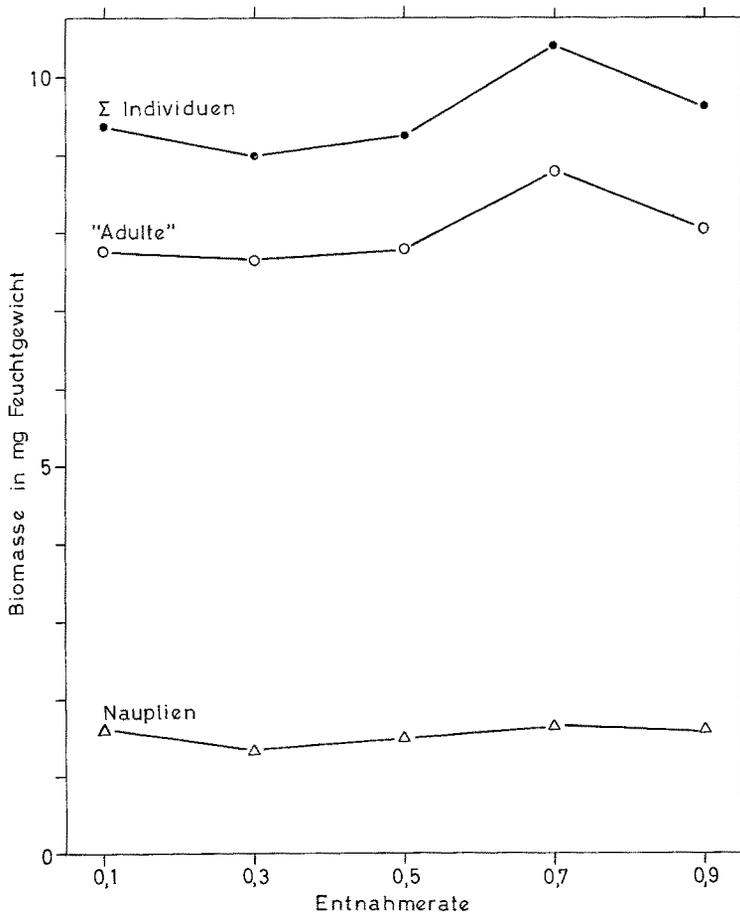


Abb. 16: *Tisbe holothuriae*. Mittel der Biomasse in mg Feuchtgewicht vor der wöchentlichen Exploitation in Abhängigkeit von der Entnahmerate. „Adulte“ = adulte Individuen zuzüglich der Copepoditen

masse lassen den Schluß zu, daß die Tendenz besteht, unabhängig von der Verlustrate nicht die Populationsdichte, sondern einen durch die Kulturbedingungen als Führungsgröße vorgegebenen Sollwert der Biomasse zu erreichen und konstant zu halten.

Von den hier aufgezeigten Beziehungen zwischen der Entnahmerate beziehungsweise der mittleren Populationsdichte zwischen den Entnahmen und den diversen anderen Komponenten der Populationsdynamik müßten weitere Untersuchungen vorstoßen zu den mit der Populationsdichte in Beziehung stehenden und vermutlich unmittelbarer wirkenden Faktoren wie die Größe der Biomasse und die Größen der Stoffumsätze (vgl. FRANK et al., 1957). Ließe sich eine Hierarchie von Einflußgrößen an Hand einer zunehmend enger werdenden Relation zu den diversen Komponenten der Populationsdynamik finden, gewönne man eine bessere Einsicht in die Regulationsmechanismen und käme zu einer realistischeren Vorstellung über die in dem geregelten System tatsächlich effektiven Glieder.

Wiederholt ist mit Erfolg versucht worden, Copepoden im Laboratorium zu halten und zu züchten. Als wesentliche Faktoren haben sich dabei Art und Menge des Futters erwiesen (vgl. CORKETT & URRY, 1968; NASSOGNE, 1969, 1970; PAFFENHÖFER, 1970; TAKANO, 1971; BETOUHIM-EL & KAHAN, 1971, und andere). UHLIG (mündliche Mitteilung) mag nach eigenen Untersuchungen nicht ausschließen, daß unter den gewählten Versuchsbedingungen ein Mangel an Nahrung herrscht, und zwischen der Entnahmerate beziehungsweise der mittleren Populationsdichte zwischen den Entnahmen und der Reproduktionsleistung eine Gemeinsamkeitskorrelation besteht, deren Basis die mit der Populationsdichte sich ändernde Nahrungskonkurrenz ist.

Bei Versuchen mit *Cyclops strenuus strenuus* trat unabhängig von der angebotenen Nahrungsmenge (kalorischer Wert: 0 bis 600 cal; Populationsdichten: 4, 20 und 80 Individuen l^{-1} ; Versuchsdauer 12 Tage) bei der höchsten Populationsdichte eine deutliche Retardation der Entwicklung vom Copepoditen zum adulten Tier auf. Auch die Zahl der pro Eisack produzierten Eier – wenngleich geringer bei geringem Futterangebot – erwies sich bei jeder angebotenen Futtermenge als abhängig von der Populationsdichte (ELGMORK & HALVORSEN, 1976). SILLIMAN (1968) und SLOBODKIN & RICHMAN (1956) fanden bei exploitiererten Populationen von *Lebistes reticulatus* beziehungsweise *Daphnia pulex* keine Abhängigkeit der Entnahmerate, bei der die optimale Ausbeute erzielt werden konnte, von der Menge an gebotener Nahrung. Wird das Nahrungsangebot allerdings stark reduziert, so tritt bei *Folsomia candida* keine Abhängigkeit der Produktion an Biomasse von der Exploitationsrate mehr auf (USHER et al., 1971). HOPPENHEIT (1975b) fand bei *T. holothuriae* unter den gewählten Versuchsbedingungen eine angenähert lineare Beziehung zwischen Ausbeute an Biomasse und Entnahmerate. Es wird daher davon ausgegangen, daß durch eine Änderung der Art und der Menge des Futters wohl höhere Populationsdichten und damit höhere Ausbeuten erzielt werden können, die hier aufgezeigten Abhängigkeiten aber bestehen bleiben.

Neben der Art und der Menge des Futters können unter anderem auch im Kulturwasser sich ansammelnde und dieses belastende Stoffe (vgl. HOPPENHEIT, 1975a) sowie der Sauerstoffgehalt des Mediums auf die Entfaltung der Populationen limitierend wirken. FOX et al. (1951) haben bei *Daphnia*-Arten eine positive Korrelation zwischen dem Sauerstoffgehalt des Kulturwassers, der Nahrungsaufnahme und der Geburtsrate

gefunden. Bei den hier zur Diskussion stehenden Versuchen mit *T. holothuriae* konnte nachgewiesen werden, daß der Sauerstoffgehalt des Kulturmediums von der Populationsdichte abhängt (HOPPENHEIT, 1975a).

Nicht ganz auszuschließen ist, daß die erhobenen Befunde beeinflusst worden sind durch die erforderlichen Manipulationen, insbesondere durch die rigorose Prozedur bei der wöchentlichen Exploitation (vgl. HOPPENHEIT, 1975a), doch war jene bei allen Entnahmeraten gleich. Es ist in diesem Zusammenhang zu betonen, daß die vorliegende Untersuchung mehr auf das Auffinden von Relationen überhaupt als auf das Aufstellen möglichst genauer quantitativer Beziehungen zwischen den beobachteten Phänomenen gerichtet war. Wesentlich für alle weiteren Untersuchungen, insbesondere zur Wirkung von Schadstoffen, ist das Ergebnis, daß sich bei *T. holothuriae* die Populationsdichte und die Reproduktionsleistung durch die Exploitationsrate innerhalb weiter Grenzen beeinflussen lassen.

Die gefundene Abhängigkeit des Geschlechtsverhältnisses von der Populationsdichte steht in Übereinstimmung mit Beobachtungen von VOLKMANN-ROCCO (1972) an mehreren *Tisbe*-Arten, nach denen eine verzögerte Befruchtung der ♀♀ zu einem Überschuß an ♂♂ führt. Wenn sich mit steigender Exploitation und damit abnehmender mittlerer Populationsdichte zwischen den Entnahmen die Wahrscheinlichkeit reduziert, daß ein ♀ normal befruchtet wird, kann in der Erhöhung der relativen Häufigkeit der ♂♂ ein kompensatorischer Mechanismus gesehen werden, der zu einer normalen Befruchtung der ♀♀ führt (vgl. VOLKMANN-ROCCO, 1972).

Nicht auszuschließen ist, daß die größere selektive Sterblichkeit eines Geschlechts bei der Verschiebung des Verhältnisses der Geschlechter eine Rolle spielt. Doch konnte bei sehr hoher Variabilität des Verhältnisses von ♂♂ : ♀♀ keine Abhängigkeit der pro ♀ produzierten Zahl an Nachkommen vom Verhältnis der Geschlechter gefunden werden. BATTAGLIA (1958) schließt daraus, daß eine unterschiedliche Sterblichkeit bei der Änderung des Geschlechtsverhältnisses keine bedeutende Rolle spielen kann.

Auch ein von TAKEDA (1950) bei *Tigriopus japonicus* gefundener Mechanismus könnte an der Erhöhung der relativen Häufigkeit der ♂♂ bei niedrigen Populationsdichten beteiligt sein. Nach TAKEDA führt die Heraufsetzung der Entwicklungsgeschwindigkeit zu einer erhöhten Produktion von ♂♂. Wenn die Entwicklungsgeschwindigkeit abhängig von der Populationsdichte ist und bei geringen Dichten schneller als bei hohen abläuft, so muß die Möglichkeit der Beeinflussung des Geschlechtsverhältnisses durch diesen Mechanismus mit in Betracht gezogen werden.

VOLKMANN-ROCCO (1972) fand bei ihren Untersuchungen zur Wirkung einer verzögerten Befruchtung, daß die Veränderung des Geschlechtsverhältnisses zugunsten der ♂♂ mit einer Erhöhung der Zahl der Nachkommen verbunden und die Zahl der weiblichen Nachkommen unabhängig vom Zeitpunkt der Befruchtung ist. Die in der vorliegenden Arbeit geschilderten Versuche erbrachten mit abnehmender mittlerer Populationsdichte zwischen den Entnahmen sowohl eine Zunahme der Zahl der ♂♂ als auch eine Zunahme der Zahl der ♀♀.

Nach den vorgelegten Ergebnissen besteht ein enger Zusammenhang zwischen dem Mittel der mittleren Populationsdichten und der Größe der adulten ♀♀ (vgl. Abb. 13). Da bei den Copepoden die Eizahl eine Funktion der Körpergröße ist (vgl. MARSHALL, 1949; RAVERA & TONOLLI, 1956; SMYLY, 1968; RIPPINGALE & HODGKIN,

1974, und andere) können die Entnahmerate beziehungsweise die durch diese beeinflusste mittlere Populationsdichte zwischen den Entnahmen nur als mittelbar die Produktion an Eiern beeinflussende Faktoren angesehen werden.

ZUSAMMENFASSUNG

1. An wöchentlich mit Raten von 0,10; 0,30; 0,50; 0,70 oder 0,90 exploitieren Populationen des harpacticoiden Copepoden *Tisbe holothuriae* HUMES wurde unter konstanten Bedingungen (22° C, 30 ‰ S) die Abhängigkeit der Reproduktionsleistung, des Geschlechtsverhältnisses, der Entwicklungsdauer und der Überlebenszeit von der Exploitationsrate untersucht.
2. Es lassen sich drei Klassen von Eisäcken unterscheiden: (a) Eisäcke mit Entwicklung aller Eier bis zum schlüpfenden Nauplius, (b) Eisäcke mit Entwicklung nur eines Teils der Eier und (c) Eisäcke, aus denen keine Nauplien hervorgehen. Eine Abhängigkeit von der Entnahmerate besteht bei den Anteilen an Eisäcken, bei denen aus allen Eiern oder aus keinem Ei Nauplien hervorgehen.
3. Der Anteil an Eisäcken, aus denen keine adulten Individuen hervorgehen, ist bei allen Entnahmeraten größer als der Anteil, aus dem keine Nauplien schlüpfen. Der Unterschied entsteht durch Eisäcke, bei denen unmittelbar nach dem Schlupf sämtliche Nauplien sterben.
4. Die Zahl der pro 100 Eisäcke im Mittel produzierten Eier, Nauplien und adulten Individuen ist abhängig von dem Mittel der mittleren Populationsdichten zwischen den Entnahmen.
5. Bei allen Befunden wird die durch die Exploitationsrate beeinflusste mittlere Populationsdichte zwischen den Entnahmen als die unmittelbar wirkende Einflußgröße angesehen.
6. Bei höherer Entnahmerate beziehungsweise geringer mittlerer Populationsdichte zwischen den Entnahmen werden im Mittel pro Eisack mehr Eier, Nauplien und adulte Individuen produziert als bei geringer Entnahmerate beziehungsweise höherer mittlerer Populationsdichte zwischen den Entnahmen. Es scheint die Tendenz zu bestehen, unabhängig von der Entnahmerate einen durch die Kulturbedingungen als Führungsgröße vorgegebenen Sollwert der Biomasse zu erreichen und konstant zu halten.
7. Die Sterberate der Nauplien ist bei der Entnahmerate von 0,90 herabgesetzt. Das Reproduktionspotential wird allerdings selbst bei dieser Entnahmerate nur etwa zur Hälfte ausgenutzt.
8. Außer bei der Entnahmerate von 0,90 werden im Mittel pro Eisack mehr Embryonen gefunden als Nauplien schlüpfen. Die relative Häufigkeit der Eier und Eisäcke, in denen keine Embryonen gefunden werden, zeigt keine Abhängigkeit von der Entnahmerate beziehungsweise der mittleren Populationsdichte zwischen den Entnahmen.
9. Bei isolierten ♀♀ zeigt sich unmittelbar nach der Isolierung eine Abhängigkeit der Frequenz der Eisackbildung von der Entnahmerate beziehungsweise der mittleren Populationsdichte zwischen den Entnahmen. Es scheint, als erführen die Individuen

durch die Populationen, aus denen sie stammen, eine „Prägung“, die in der Isolation allerdings bald verlorengeht.

10. Das Geschlechtsverhältnis ist abhängig von der Entnahmerate beziehungsweise der mittleren Populationsdichte zwischen den Entnahmen. Bei der Entnahmerate von 0,90 überwiegt die Zahl der ♂♂, bei der Entnahmerate von 0,10 die der ♀♀.
11. Bei isolierten Brutsätzen konnte eine Abhängigkeit der embryonalen Entwicklungsdauer von der Entnahmerate beziehungsweise der mittleren Populationsdichte zwischen den Entnahmen beobachtet werden. Eine Beeinflussung der Überlebenszeit adulter ♀♀ sowie der Geschwindigkeit der Entwicklung vom geschlüpften Nauplius bis zum adulten Individuum konnte bei den isolierten Brutsätzen nicht festgestellt werden.
12. Das mittlere Gewicht eines Individuums im adulten oder Copepoditstadium und die mittlere Länge des adulten ♀ stehen in inverser Beziehung zur mittleren Populationsdichte zwischen den Entnahmen.

Danksagungen. Herrn Dr. G. UHLIG, Biologische Anstalt Helgoland, danke ich für kritische Kommentierungen des Manuskriptes, Frau H. RADE, Frau K. BOTE und Herrn N. LOTT für die mir mit Geschick und Ausdauer erwiesene Hilfe bei der Durchführung der Versuche, Herrn J. MARSCHALL für die Anfertigung der Abbildungen.

ZITIERTE LITERATUR

- BATTAGLIA, B., 1958. Sex-ratio in *Tisbe gracilis*, a marine copepod. Rep. Int. Congr. Zool. (Sect. 3) **15** (24).
- 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.
- CORKETT, C. J. & URRY, D. L., 1968. Observations on the keeping of adult female *Pseudocalanus elongatus* under laboratory conditions. J. mar. biol. Ass. U. K. **48**, 97–105.
- ELGMORK, K. & HALVORSEN, G., 1976. Body size of free-living copepods. Oikos **27**, 27–33.
- FOX, H. M., GILCHRIST, B. M. & PHEAR, E. A., 1951. Functions of haemoglobin in *Daphnia*. Proc. R. Soc. London (B) **138**, 514–528.
- FRANK, P. W., BOLL, C. D. & KELLY, R. W., 1957. Vital statistics of laboratory cultures of *Daphnia pulex* DEGEER as related to density. Physiol. Zoöl. **30**, 287–305.
- HOPPENHEIT, M., 1975a. Zur Dynamik exploitierter Populationen von *Tisbe holothuriae* (Copepoda, Harpacticoida). I. Methoden, Verlauf der Populationsentwicklung und Einfluß der Wassererneuerung. Helgoländer wiss. Meeresunters. **27**, 235–253.
- 1975b. Zur Dynamik exploitierter Populationen von *Tisbe holothuriae* (Copepoda, Harpacticoida). II. Populationsdichte, Alterszusammensetzung, Wachstum und Ausbeute. Helgoländer wiss. Meeresunters. **27**, 377–395.
- MARSHALL, S. M., 1949. On the biology of the small copepods in Loch Striven. J. mar. biol. Ass. U. K. **28**, 45–95.
- MOOIJ-VOGELAAR, J. W. & STEEN, W. J. VAN DER, 1973. Effects of density on feeding and growth in the pond snail *Lymnaea stagnalis* (L.). Proc. K. ned. Akad. Wet. (C) **76**, 61–68.
- JAGER, J. C. & STEEN, W. J. VAN DER, 1973. Effects of density levels, and changes in density levels on reproduction, feeding and growth in the pond snail *Lymnaea stagnalis* (L.). Proc. K. ned. Akad. Wet. (C) **76**, 245–256.
- NASSOGNE, A., 1969. La coltura dei Copepodi in Laboratorio. Pubbl. Staz. zool. Napoli **37** (Suppl.), 203–218.
- 1970. Influence of food organisms on the development and culture of pelagic copepods. Helgoländer wiss. Meeresunters. **20**, 333–345.

- PAFFENHÖFER, G.-A., 1970. Cultivation of *Calanus helgolandicus* under controlled conditions. Helgoländer wiss. Meeresunters. **20**, 346–359.
- RAVERA, O. & TONOLLI, V., 1956. Body size and number of eggs in diatoms, as related to water renewal in mountain lakes. Limnol. Oceanogr. **1**, 118–122.
- RIPPINGALE, R. J. & HODGKIN, E. P., 1974. Population growth of a copepod *Gladioferens imparipes* THOMSON. Aust. J. mar. Freshwat. Res. **25**, 351–360.
- SACHS, L., 1968. Statistische Auswertungsmethoden. Springer, Berlin, 671 pp.
- SILLIMAN, R. P., 1968. Interaction of food level and exploitation in experimental fish populations. Fish. Bull. Fish Wildl. Serv. U.S. **66**, 425–439.
- SLOBODKIN, L. B. & RICHMAN, S., 1956. The effect of removal of fixed percentages of the newborn on size and variability in populations of *Daphnia pulicaria* (FORBES). Limnol. Oceanogr. **1**, 209–237.
- SMYLY, W. J. P., 1968. Number of eggs and body-size in the freshwater copepod *Diaptomus gracilis* SARS in the English Lake District. Oikos **19**, 323–338.
- STEEN, W. J. VAN DER, JAGER, J. C. & TIEMERSMA, D., 1973. The influence of food quantity on feeding, reproduction and growth in the pond snail *Lymnaea stagnalis* (L.), with some methodological comments. Proc. K. ned. Akad. Wet. (C) **76**, 47–60.
- TAKEDA, N., 1950. Experimental studies on the effect of external agencies on the sexuality of a marine copepod. Physiol. Zoöl. **23**, 288–301.
- TAKANO, H., 1971. Breeding experiments of a marine littoral copepod *Tigriopus japonicus* MORI. Bull. Tokai reg. Fish. Res. Lab. **64**, 71–79.
- UHLIG, G., 1965. Die mehrgliedrige Kultur litoraler Folliculiniden. Helgoländer wiss. Meeresunters. **12**, 52–60.
- USHER, M. B., LONGSTAFF, B. C. & SOUTHALL, 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.
- VOLKMANN-ROCCO, B., 1972. The effect of delayed fertilization in some species of the genus *Tisbe* (Copepoda, Harpacticoida). Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole **142**, 520–529.

Anschrift des Autors: Dr. M. HOPPENHEIT
Biologische Anstalt Helgoland
(Laboratorium Sülldorf)
Wüstland 2
D-2000 Hamburg 55
Bundesrepublik Deutschland