

Ressourcenlimitation bei Individuen und
Populationen:
Planktische Rotatorien als Modellorganismen

Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

vorgelegt von
Claus-Peter Stelzer
aus Aalen

Plön 1999

Inhaltsverzeichnis

1	ALLGEMEINE EINLEITUNG	I
2	RESSOURCENLIMITATION BEI INDIVIDUEN: MECHANISMEN UND EVOLUTIONÄRE STRATEGIEN	4
2.1	EINLEITUNG	4
2.2	MATERIAL UND METHODEN	7
2.2.1	Mechanismus der Eireifung bei Rotatorien	7
2.2.2	Kulturmethoden	8
2.2.3	Messungen mit der Bildanalyse	8
2.2.4	Experimente	10
2.2.4.1	Somatisches Wachstum und Ovariumwachstum bei juvenilen <i>Synchaeta</i>	10
2.2.4.2	Ovariumwachstum bei adulten <i>Synchaeta</i>	10
2.2.4.3	Größendynamik des Ovariums im Hungerzustand.....	11
2.2.4.4	Ovariumgröße und Hungertoleranz	11
2.2.4.5	Lebenszyklus bei verschiedenen Futterkonzentrationen	11
2.2.5	Messungen im Freiland.....	11
2.3	ERGEBNISSE	13
2.3.1	Experimente	13
2.3.1.1	Somatisches Wachstum und Ovariumwachstum bei juvenilen <i>Synchaeta</i>	13
2.3.1.2	Ovariumwachstum bei adulten <i>Synchaeta</i>	14
2.3.1.3	Größendynamik des Ovariums im Hungerzustand.....	16
2.3.1.4	Ovariumgröße und Hungertoleranz	17
2.3.1.5	Lebenszyklus bei verschiedenen Futterkonzentrationen	18
2.3.2	Messungen im Freiland.....	23
2.4	DISKUSSION	27
2.4.1	Die Ovariumgröße – ein Maß für die individuell verfügbare Energie.....	27
2.4.2	Der Nachweis von Ressourcenlimitation bei Individuen im Freiland	29
2.4.3	Allokation der verfügbaren Energie: Eigrößen und Reproduktionsaufwand.....	31
2.4.4	Kosten eines hohen Reproduktionsaufwands	34
2.4.5	Sind die für <i>Synchaeta pectinata</i> gefundenen Allokationsmuster Anpassungen an eine Umwelt mit stochastisch fluktuierenden Ressourcen?.....	35

3	RESSOURCENLIMITATION BEI POPULATIONEN: KONKURRENZ BEI	
	VERSCHIEDENEN TEMPERATUREN	38
3.1	EINLEITUNG	38
3.2	MATERIAL UND METHODEN	40
3.2.1	Populationswachstum bei verschiedenen Temperaturen	40
3.2.2	Ingestionsraten bei verschiedenen Temperaturen	41
3.2.3	Hungertoleranz bei verschiedenen Temperaturen.....	42
3.2.4	Test auf allelopathische Effekte	42
3.2.5	Theoretische Vorhersagen nach der mechanistischen Konkurrenztheorie	43
3.2.6	Konkurrenzexperimente.....	44
3.2.6.1	Konkurrenzexperiment Nr.1	45
3.2.6.2	Konkurrenzexperiment Nr.2.....	45
3.3	ERGEBNISSE	46
3.3.1	Populationswachstum bei verschiedenen Temperaturen	46
3.3.2	Ingestionsraten bei verschiedenen Temperaturen	48
3.3.3	Hungertoleranz bei verschiedenen Temperaturen.....	50
3.3.4	Test auf allelopathische Effekte.....	50
3.3.5	Theoretische Vorhersagen nach der mechanistischen Konkurrenztheorie	51
3.3.6	Konkurrenzexperimente.....	53
3.3.6.1	Konkurrenzexperiment Nr.1	53
3.3.6.2	Konkurrenzexperiment Nr.2.....	54
3.3.6.3	Zyklische Schwankungen in den Eiraten (Konkurrenzexperiment Nr.2).....	57
3.4	DISKUSSION	59
3.4.1	Populationswachstum und Futterschwellen	59
3.4.2	Ressourcen-vermittelte "Einnischung" entlang eines Temperaturgradienten.....	60
3.4.3	Konkurrenz bei verschiedenen Temperaturen	62

4	VON INDIVIDUEN ZU POPULATIONEN: EIN VERGLEICH DER VORHERSAGEN STRUKTURIERTER UND AGGREGIERTER POPULATIONSMODELLE.....	67
4.1	EINLEITUNG	67
4.2	MATERIAL UND METHODEN	69
4.2.1	Theoretische Grundlagen zu strukturierten Populationsmodellen	69
4.2.2	Aufbau des IBM.....	72
4.2.3	Ableitung der Parameter für die Leslie-Matrix und das Monod-Model	76
4.2.4	Laborexperiment zu "Übergangssituationen"	77
4.3	ERGEBNISSE	79
4.3.1	Eigenschaften des IBM (Theoretische Aspekte).....	79
4.3.2	Laborexperiment zu "Übergangssituationen"	81
4.4	DISKUSSION	85
4.4.1	Vergleich des <i>Synchaeta</i> -IBM mit anderen strukturierten Populationsmodellen	85
4.4.2	Populationsdynamik in "Übergangssituationen"	87
4.4.3	Fluktuationen in der Altersstruktur	89
4.4.4	Dynamik von Populationen während Hungerperioden	92
4.4.5	Mögliche zukünftige Anwendung von "auf Individuen basierenden Populationsmodellen"	92
5	ZUSAMMENFASSUNG.....	94
6	LITERATURVERZEICHNIS	98
7	ANHANG	106
7.1	AUF INDIVIDUEN BASIERENDES MODELL FÜR <i>SYNCHAETA PECTINATA</i>	106
7.2	PROGRAMM ZUR BERECHNUNG DER LESLIE-MATRIX.....	112
7.3	ZUFALLSZAHLEN-GENERATOR FÜR EXPERIMENT 4.2.4.....	114

1 Allgemeine Einleitung

Ökologie befaßt sich mit drei Ebenen der biologischen Hierarchie – Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften. Traditionell wurden diese drei Ebenen oft getrennt voneinander betrachtet. So wurden Lebensgemeinschaften nicht als eine Ansammlung miteinander interagierender Populationen bzw. Individuen angesehen, sondern in künstliche Einheiten wie z.B. "trophische Ebenen" oder "Gilden" unterteilt. In ähnlicher Weise wurde eine Population als eine für sich stehende Einheit ("black box"), die nur durch die Anzahl der Individuen charakterisiert ist, aufgefaßt. Die Vorgehensweise, ökologische Phänomene auf einer bestimmten Ebene der biologischen Hierarchie dadurch zu untersuchen, indem man die ursächlichen Komponenten auf der gleichen Ebene definiert nennt man *phänomenologisch*. Sie birgt oft Zirkelschlüsse - beispielsweise definiert man Konkurrenzstärke im phänomenologischen Lotka-Volterra Modell mit der "Fähigkeit einer Population, die Wachstumsrate einer konkurrierenden Population zu vermindern" (d.h. durch Konkurrenzstärke). In einem *mechanistischen* Ansatz hingegen werden die ursächlichen Komponenten auf einer tieferen Ebene als das zu untersuchende Phänomen angenommen. So definiert die mechanistische Konkurrenztheorie (Tilman 1982) Konkurrenzstärke durch die "Fähigkeit, aufgenommene Nahrung möglichst effizient in Nachkommen umzuwandeln" (eine Eigenschaft, die in der Physiologie von Individuen begründet ist). Mechanistische Ansätze können sich in der Art und Anzahl der berücksichtigten Mechanismen stark voneinander unterscheiden. Sie alle haben jedoch die Eigenschaft, daß sie verschiedenen Ebenen der biologischen Hierarchie miteinander verbinden.

Die Interaktion zwischen Konsumenten und ihren Ressourcen (= konsumierbare Umweltfaktoren) ist ein zentraler Aspekt vieler mechanistischer Populations- und Konkurrenzmodelle. Die Folge des Verbrauchs von Ressourcen ist *Ressourcenlimitation*, eine Situation deren Folgen für Individuen, Populationen oder Lebensgemeinschaften (sofern diese von einer gemeinsamen Ressource abhängen) wie die eines Umweltfaktors sind: Individuen werden in ihrer Fortpflanzung limitiert oder verhungern, Populationen wachsen langsamer oder sterben aus und Lebensgemeinschaften erfahren Änderungen in ihrer Zusammensetzung. Bei heterotrophen Organismen sind die wichtigsten Ressourcen "Nahrung", Sauerstoff und Raum. Der zusammenfassende Begriff "Nahrung" impliziert, daß in vielen

Fällen mehrere Komponenten (Energie + verschiedene essentielle Baustoffe) in der "Paketform: Beuteorganismus" zur Verfügung stehen. Dies trifft insbesondere für die in dieser Arbeit untersuchten Rotatorien (*Synchaeta pectinata* und *Brachionus calyciflorus*) zu, welche beide mit einer einzigen Algenart (*Cryptomonas erosa*) kultiviert werden konnten. In dieser Arbeit soll ausschließlich die Ressource "Nahrung" betrachtet werden. Zentrale Aspekte waren dabei die Auswirkungen von Ressourcenlimitation auf Konsumenten, betrachtet auf verschiedenen Ebenen der biologischen Hierarchie (Individuen, Populationen), sowie die Verknüpfung dieser Ebenen durch mechanistische Modelle mit unterschiedlich hoher "Auflösung" (= Anzahl betrachteter Mechanismen).

Rotatorien sind für derartige "Hierarchien-übergreifende" Betrachtungen besonders geeignete Modellorganismen. Einerseits verfügen sie über einen ausreichend differenzierten Lebenszyklus, der im Prinzip mit dem, "höher entwickelter" Metazoen vergleichbar ist (überlappende Iteroparität, Begon *et al.* 1991). Andererseits sind die Generationszeiten sehr kurz, was Untersuchungen auf der Ebene von Populationen vereinfacht. Im Gegensatz zu einigen anderen "Modellorganismen" (z.B. *Caenorhabditis elegans*) ist bei den meisten Rotatorienarten auch einiges über die Ökologie in natürlichen Habitaten bekannt. Dies kann für die Interpretation der unter Laborbedingungen gefundenen Muster von erheblichem Nutzen sein. Die parthenogenetische Fortpflanzung, welche bei den meisten monogononten Arten den Regelfall darstellt, ermöglicht zudem eine elegante "Kontrolle" der genetischen Variation (sie ist im Prinzip gleich null). Dadurch ist es möglich phänotypische Plastizität "fehlerfreier" zu messen.

Diese Arbeit gliedert sich inhaltlich in drei Teile:

Der erste Teil befaßt sich mit den Auswirkungen von Ressourcenlimitation auf den Lebenszyklus des planktischen Rotators *Synchaeta pectinata*. Mit Laborexperimenten wurden die Mechanismen der Eiproduktion analysiert und es wurde untersucht, in welcher Weise jene durch die Ressourcenkonzentration beeinflusst wird. Allgemeine Lebenszyklus-Modelle erlauben Vorhersagen über die "optimale Aufteilung der Energie" bei verschiedenen Ressourcenkonzentrationen. Ein weiteres Ziel des ersten Teils war es zu prüfen, ob das Rädertier *Synchaeta pectinata* diese optimalen Muster zeigt und wie diese durch

physiologische Kompromisse ("trade-offs") und Zwänge ("constraints") beeinflusst werden. Dazu wurden mehrere Laborexperimente und eine Freilandstudie durchgeführt.

Der zweite Teil befaßt sich mit Ressourcenlimitation auf der Ebene von Populationen, insbesondere mit der Konkurrenz zwischen zwei Rotatorienarten (*Brachionus calyciflorus* und *Synchaeta pectinata*) um eine limitierende Ressource (die Alge *Cryptomonas erosa*). Literaturdaten über Freilandabundanzen legten nahe, daß die beiden Rotatorienarten an verschiedene Temperaturbereiche angepaßt sein könnten. Die Ausgangshypothese war daher, daß jede Art in ihrem "Temperaturoptimum" Ressourcen besonders effizient nutzen kann und so die andere Art zu verdrängen vermag. Diese Hypothese wurde sowohl durch ökophysiologische Messungen an einzelnen Populationen als auch durch Konkurrenzexperimente überprüft.

Im dritten Teil dieser Arbeit sollte eine Verbindung zwischen ressourcen-limitierten Individuen und Populationen hergestellt werden. Dazu wurde, basierend auf den Ergebnissen des ersten Teils dieser Arbeit, ein "auf Individuen basierendes Modell" ("individual-based model", IBM) entwickelt. Dieses Modell simuliert die Dynamik einer Population aus diskreten Individuen bei verschiedenen Futterkonzentrationen. Es berücksichtigt sowohl Änderungen in der Altersstruktur der Population als auch solche im physiologischen Zustand von Individuen (durch Modellierung von Speicherdepots). Ziel des dritten Teils war es, die wesentlichen Unterschiede zwischen strukturierten Populationsmodellen (IBM) und aggregierten bzw. unstrukturierten Populationsmodellen (Monod-Modell) theoretisch und experimentell zu analysieren.

2 Ressourcenlimitation bei Individuen: Mechanismen und evolutionäre Strategien

2.1 Einleitung

Individuen in einer ressourcen-limitierten Umwelt können sich nicht mit den maximalen, physiologisch möglichen Raten fortpflanzen. Sie befinden sich in einer Konfliktsituation, da ihnen nur eine begrenzte Menge assimilierter Ressourcen für zahlreiche konkurrierende Prozesse zur Verfügung steht. Beispiele für solche Prozesse sind die Erzeugung von Nachkommen, somatisches Wachstum oder die Aufrechterhaltung der grundlegenden Stoffwechselprozesse. Oft ist es auch vorteilhaft einen Teil der assimilierten Ressourcen nicht sofort zu verbrauchen, sondern vorübergehend zu speichern. Wenn zu einem bestimmten Zeitpunkt des Lebens mehr Energie in die Produktion von Nachkommen investiert wird, so bleibt zwangsläufig weniger für die übrigen Prozesse. Häufig wird angenommen, daß Organismen im Laufe ihrer Evolution in Richtung eines optimalen Lebenszyklus¹ selektiert wurden (Roff 1992; Stearns 1992). Organismen müßten also, zu jedem Zeitpunkt ihres Lebens, die assimilierten Ressourcen so zwischen den Prozessen Wachstum, Reproduktion und Speicherdepots aufteilen, daß sie die maximal mögliche Fitneß (entsprechend den Erfordernissen ihres Habitats) erreichen.

Die theoretische Analyse dieses Optimierungsproblems wurde in zahlreichen "Lebenszyklus-Modellen" durchgeführt (Gadgil & Bossert 1970; Michod 1979; Schaffer 1983; Shine & Schwarzkopf 1992). Die abhängige Variable in diesen Modellen ist meist der Reproduktionsaufwand (d.h. der Anteil der Energie, der über einen bestimmten Zeitraum in die Produktion von Nachkommen investiert wird). Die in Reproduktion investierte Energie kann ihrerseits unter verschiedenen Nachkommen aufgeteilt werden. Dadurch ergibt sich ein weiterer Konflikt - der zwischen vielen kleinen oder wenigen großen Nachkommen. Da große Nachkommen häufig eine höhere Fitneß besitzen kann auch dieser Konflikt mit Optimierungsmodellen untersucht werden (Smith & Fretwell 1974). Die unabhängige Variable in den "Lebenszyklus-Modellen" ist der Selektionsdruck, der auf

¹ optimal, i.d.S. was innerhalb bestimmter phylogenetischer und energetischer Rahmenbedingungen möglich ist.

verschiedene Abschnitte des Lebenszyklus unterschiedlich stark wirken kann. Ein Beispiel hierfür wäre ein Habitat, in dem adulte Tiere ab einer bestimmten Alters- bzw. Größenklasse eine besonders hohe Mortalität erfahren (größenselektiver Prädator). In diesem Fall wäre die Vorhersage von Lebenszyklus-Modellen, daß der Reproduktionsaufwand vor Erreichen dieser Altersklasse ansteigen sollte (Gadgil & Bossert 1970; Michod 1979). Es gibt in der Literatur schon zahlreiche empirische Belege für einen Anstieg des Reproduktionsaufwands in Situationen, in denen das Überleben der Adulten reduziert ist. Beispiele hierfür wären die Anwesenheit von Prädatoren (Boersma *et al.* 1999; Reznick & Bryga 1996; Stibor 1992) oder sich plötzlich verschlechternde abiotische Bedingungen (Roitberg *et al.* 1993). Auch Phänomene wie "terminal investment" (Anstieg des Reproduktionsaufwands im hohen Alter) können auf diese Weise erklärt werden (Clutton-Brock 1984; Part *et al.* 1992)².

Ressourcenlimitation kann in ähnlicher Weise als Selektionsfaktor wirken. Sie kann die Überlebenswahrscheinlichkeit von adulten Tieren vermindern, zum Beispiel weil die Gefahr zu verhungern bei niedrigen Ressourcenabundanzen größer ist oder, weil die Reproduktionsintervalle länger werden und die Adulten so für eine längere Zeit "normalen" Mortalitätsrisiken ausgesetzt sind. Bei Rotatorien sind die Eiablageintervalle bei niedrigen Futterkonzentrationen länger als bei hohen (Schmid-Araya 1991). Folglich wäre zu erwarten, daß der Reproduktionsaufwand bei niedrigen Futterkonzentrationen ansteigt. Ressourcenlimitation wirkt sich auch auf andere Abschnitte des Lebenszyklus aus. So ist das somatische Wachstum bei juvenilen Tieren langsamer, wenn diese bei niedrigen Futterkonzentrationen kultiviert werden. Lebenszyklus-Modelle sagen unter solchen Bedingungen voraus, daß die optimale Größe der Nachkommen ansteigen sollte (Perrin 1988). Dies ist auch intuitiv leicht verständlich, da Nachkommen, die schon sehr groß sind, nicht mehr so lange wachsen müssen. Ein weiterer Grund wäre, daß große Nachkommen möglicherweise länger hungern können (Kirk 1997a; Tessier & Consolatti 1991). Trotz allem ist es wahrscheinlich, daß die Größe der Nachkommen bei sehr niedrigen Futterkonzentrationen aufgrund von Energiemangel wieder abfällt. Insgesamt wäre also ein unimo-

² Bei "terminal investment" besteht allerdings die Gefahr eines Zirkelschlusses: Ein hoher Reproduktionsaufwand kann sowohl die Ursache als auch die Konsequenz einer erhöhten Mortalität im hohen Alter sein.

dales Verhältnis der Größe der Nachkommen gegen die Futterkonzentration zu erwarten (Glazier 1992).

Ziel dieses Teils war es, die Reproduktionsweise des Rotators *Synchaeta pectinata* zu charakterisieren und zu untersuchen, in welcher Weise sie durch verschiedene Ressourcenkonzentrationen beeinflusst wird. Dazu wurden verschiedene Laborexperimente durchgeführt. Eine Freilandstudie sollte überprüfen, ob die gefundenen Muster auch in natürlichen Systemen von Bedeutung sind. Ferner sollten zwei Hypothesen über mögliche Lebenszyklus-Anpassungen an Ressourcenlimitation überprüft werden:

- 1) Der Reproduktionsaufwand bei *Synchaeta pectinata* steigt bei niedrigen Futterkonzentrationen an.
- 2) Die Eigröße von *Synchaeta pectinata* zeigt ein unimodales Verhältnis zur Futterkonzentration, mit einem Maximum bei Futterkonzentrationen, die nur reduziertes Juvenilwachstum zulassen.

2.2 Material und Methoden

2.2.1 Mechanismus der Eireifung bei Rotatorien

Rotatorien sind iteropare Organismen die ihre Eier einzeln und nacheinander ablegen. Die Reifung der einzelnen Eizellen erfolgt jeweils zwischen den Eiablagen. Dabei strömt Zellplasma aus dem syncytialen Vitellarium ("Dotterstock") über einen, nur wenige Mikrometer breiten Porus in die reifende Eizelle (**Abb. 1**).

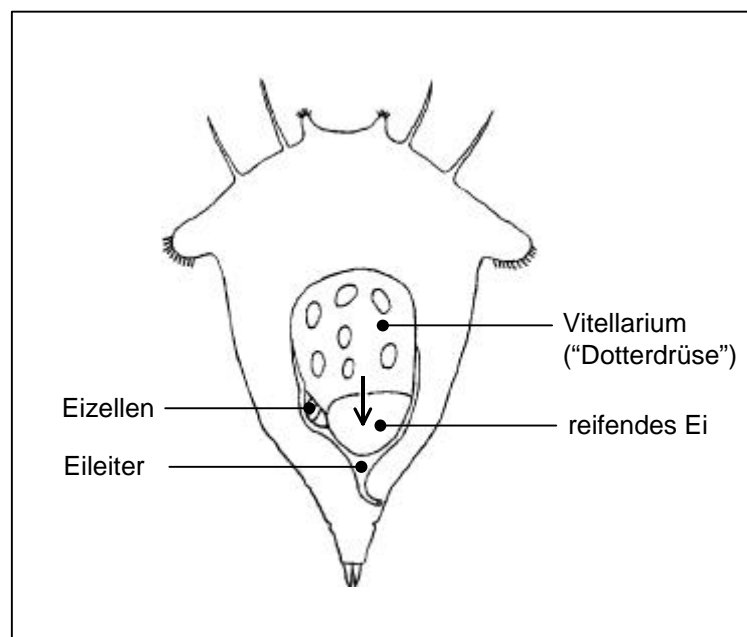


Abb. 1: Schema der Reproduktionsorgane von *Synchaeta pectinata*, gezeichnet nach den Beschreibungen von Bentfeld (1971a) und Lehmensick (1925). Das "Ovarium" besteht aus dem Vitellarium und der Gesamtheit der Eizellen. Der Pfeil zeigt die Flußrichtung des Vitellariumplasmas an (näheres siehe Text).

Da bei diesem Prozeß keine Materialumwandlungen, wie z.B. die Produktion von Dotterproteinen, stattfinden, ist der Inhalt eines Eis derselbe wie der des Vitellariums, nämlich Zellplasma (Bentfeld 1971b). Aus diesem Grund kann man den Energiegehalt von Eiern bzw. einzelner Ovarien (= Vitellarium + reifendes Ei + unreife Eizellen) auf der Basis ihrer Volumina quantifizieren. Unter bestimmten vereinfachenden Annahmen hinsichtlich des Allokationsmusters³ repräsentiert die Ovariumgröße die individuell verfügbare Energie

³ für eine detaillierte Darstellung dieser Annahmen und deren Rechtfertigung siehe 2.4.1.

("surplus power", nach der Definition von Ware 1982) einzelner *Synchaeta pectinata*. Daher läßt sich der Reproduktionsaufwand (RE) bei jeder einzelnen Eiablage wie folgt ausdrücken:

$$RE = \frac{EV}{EV + OV}$$

wobei: EV = Eivolumen

OV = Ovariumvolumen nach einer Eiablage

2.2.2 Kulturmethoden

In allen Experimenten des zweiten Teils wurde ein rein parthenogenetischer Klon des Rädertieres *Synchaeta pectinata* verwendet, welcher im Frühjahr 1996 aus dem Schöhsee, einem meso-eutrophen See in Norddeutschland isoliert wurde. Als Kulturmedium diente das künstliche Süßwasser-Medium ADaM (Klüttgen *et al.* 1994), welches zur Verbesserung der Wachstumsbedingungen für die Futteralgen im Verhältnis 9:1 mit MBL-Medium (Guillard 1975) versetzt wurde. Die Stammkulturen von *Synchaeta* wurden bei 12°C, konstantem Schwachlicht und hohen Futterkonzentrationen ($\sim 2-3 \text{ mg C l}^{-1}$) in 1-Liter Glasflaschen kultiviert. Diese rotierten mit langsamer Geschwindigkeit (~ 0.2 Umdrehungen pro Minute) auf einer Drehvorrichtung ("plankton wheel"). Jeden zweiten Tag wurden 30-50% des Inhalts durch frische Futtersuspension ersetzt. Diese Stammkulturen dienten zur Rekrutierung der Kohorten für die Experimente. In den Experimenten wurden die Tiere einzeln, pro Individuum in 3 ml Futtersuspension, in 12-Loch-Gewebekulturschalen kultiviert.

2.2.3 Messungen mit der Bildanalyse

In zahlreichen Experimenten dieser Arbeit wurden morphometrische Messungen an Einzeltieren durchgeführt. Hierzu wurden Körpergröße, Ovariumgröße und Eigröße einzelner *Synchaeta* durch Strecken- bzw. Flächenmessungen erfaßt und anschließend in Volumeneinheiten umgerechnet. Alle Messungen wurden an einem Umkehrmikroskop, welches an ein digitales Bildverarbeitungssystem (SIS = Soft Imaging Software) gekoppelt war, bei 160-facher Vergrößerung durchgeführt. Für die Vermessung von lebenden Tieren wurde eine Plankton-Kompressionskammer nach Uhlig (HYDROBIOS®, Kiel) verwendet. Hierbei wurden einzelne Tiere in einen kleinen Wassertropfen ins Zentrum der

Kammer plaziert. Durch Senken der oberen Deckscheibe ließ sich die Höhe der Kammer soweit reduzieren bis ein Individuum ausreichend in seiner Bewegungsfähigkeit eingeschränkt war. Sobald sich das Versuchstier in ausgestreckter Position befand, wurde mit der Option "Einfrieren" ein Bild aufgenommen. Der Vorgänge vom Einsetzen bis zur Fixierung eines Versuchstieres dauerten im Allgemeinen nicht länger als eine Minute und hatte keine negativen Auswirkungen auf Wachstum, Überleben oder Reproduktion. Daher konnten dieselben Tiere mehrmals, d.h. über ihren gesamten Lebenszyklus, vermessen werden. Die Form eines Ovariums kann näherungsweise als Rotationsellipsoid (mit einem Länge/Breite-Verhältnis von 1.5) angesehen werden. Daher ließ sich das Volumen eines Ovariums nach folgender Gleichung aus der Flächenmessung berechnen:

$$V = \frac{4}{4,5} A \sqrt{\frac{1,5 \cdot A}{p}}$$

wobei: $V = \text{Ovariumgröße in } [\mu\text{m}^3]$
 $A = \text{Fläche des Ovariums in } [\mu\text{m}^2]$

Diese Annäherung war in den meisten Fällen ausreichend. Bei Tieren, die bei sehr niedrigen Futterkonzentrationen kultiviert wurden und kurz vor der Eiablage waren, war die Annäherung an eine Kugel realistischer. Diese "Sonderfälle" waren leicht vom Normalfall zu unterscheiden und wurden daher nach folgender Gleichung berechnet:

$$V = \frac{4}{3} A \sqrt{\frac{A}{p}}$$

Das Körpervolumen wurde aus Messungen der Länge und der Breite berechnet (Ruttner-Kolisko 1977). Das Volumen eines Eis wurde aus der Messung seines Durchmessers berechnet (Kugelform).

2.2.4 Experimente

2.2.4.1 Somatisches Wachstum und Ovariumwachstum bei juvenilen

Synchaeta

In diesem Experiment wurde der Einfluß von niedrigen (0.1 mg C l^{-1}) und hohen Futterkonzentrationen (1 mg C l^{-1}) auf das somatische Wachstum und das Ovariumwachstum bei juvenilen *Synchaeta pectinata* untersucht. Dazu wurden Kohorten, die innerhalb eines 6-h-Intervalls geschlüpft waren, verwendet. Von der Geburt bis zum siebten Tag wurden, alle 12 Stunden, die Körpergröße sowie die Ovariumgröße der Tiere gemessen.

2.2.4.2 Ovariumwachstum bei adulten *Synchaeta*

In diesem Experiment wurde der Einfluß verschiedener Futterkonzentrationen auf die Größendynamik des Ovariums (Wachstum zwischen zwei Eiablagen und Verkleinerung aufgrund von Eiablagen) untersucht. Dazu wurden neugeborene Tiere bis zum sechsten Tag bei drei verschiedenen Futterkonzentrationen (0.1 , 0.2 und 1 mg C l^{-1}) kultiviert. Anschließend wurden sie in sechs verschiedene Futterkonzentrationen aufgeteilt (0.1 , 0.2 , 0.3 , 0.5 , 1 und 3 mg C l^{-1}) und für $3\frac{1}{2}$ Tage alle acht Stunden (0.5 , 1 und 3 mg C l^{-1}) bzw. zwölf Stunden (0.1 , 0.2 und 0.3 mg C l^{-1}) vermessen. Die bei 0.1 mg C l^{-1} vorkultivierten Tiere wurden nur bei 0.3 und 3 mg C l^{-1} weiterkultiviert. Für alle Zeitintervalle, in denen kein Ei abgelegt wurde, wurde die Wachstumsrate des Ovariums nach der folgenden Formel berechnet:

$$OR = \frac{\ln O_{t+1} - \ln O_t}{T}$$

wobei: OR = Wachstumsrate des Ovariums in [d^{-1}]

T = Zeitintervall (0.33 oder 0.5 d)

O = Ovariumgröße in [μm^3]

Anschließend wurde für jedes Tier das arithmetische Mittel der Werte für OR berechnet.

2.2.4.3 Größendynamik des Ovariums im Hungerzustand

In diesem Experiment wurde die Größendynamik des Ovariums bei hungernden *Synchaeta* untersucht. Sechs neugeborene Tiere wurden sechs Tage lang bei 0.3 mg C l^{-1} kultiviert und anschließend in Kulturmedium ohne Algen überführt. Von Beginn der Hungerperiode bis zum Tod wurden alle sechs Stunden Körpergröße und Ovariumgröße gemessen.

2.2.4.4 Ovariumgröße und Hungertoleranz

In diesem Experiment wurde die Hypothese getestet, daß Tiere mit größerem Ovarium länger hungern können als solche mit kleinerem Ovarium. Dazu wurde eine Kohorte von 54 Tieren sechs Tage lang bei 0.3 mg C l^{-1} , zusätzlich einen Tag bei 0.05 mg C l^{-1} kultiviert und anschließend in futterfreies Medium gesetzt. Die niedrige Futterkonzentration sollte sicherstellen, daß die Tiere vor der Hungerperiode keine nennenswerten Mengen an Algen im Magen hatten. Zu Beginn der Hungerperiode wurden die Körpergröße und die Ovariumgröße der Tiere gemessen. Anschließend wurden alle acht Stunden bis zum Tod Kontrollen auf Überleben der Versuchstiere durchgeführt. Der Einfluß der Ovariumgröße bzw. der Körpergröße auf die Hungertoleranz wurde mit einer multiplen Regressionsanalyse überprüft.

2.2.4.5 Lebenszyklus bei verschiedenen Futterkonzentrationen

In diesem Experiment wurde der Einfluß von vier verschiedenen Futterkonzentrationen ($0.1, 0.2, 0.3$ und 1 mg C l^{-1}) auf den Lebenszyklus von *Synchaeta pectinata* untersucht. Dazu wurden sowohl "Life-table"- als auch weitere Lebenszyklus-Parameter (Größe bei der ersten Reproduktion, Reproduktionsaufwand) bestimmt. Zum Test auf maternale Effekte wurden auch die Nachkommen dieser Tiere (erstes abgelegtes Ei) bis zur ersten Reproduktion weiterkultiviert (alle bei 0.2 mg C l^{-1}). Für jede Futterkonzentration wurde eine Kohorte von 24 Tieren verwendet (6-h-Schlüpfintervall).

2.2.5 Messungen im Freiland

Mit einer Freilanduntersuchung im meso-eutrophen Schöhsee wurde überprüft, ob auch natürliche Populationen von *Synchaeta pectinata* Ressourcenlimitation erfahren und ob sich die in den Laborexperimenten gefundenen Muster dort wiederfinden lassen. Die

Probenahme erfolgte in fünftägigem Rhythmus vom 6. März bis zum 21. April 1999, also ca. zwei Wochen nach Abschmelzen der Eisbedeckung bis einen Monat vor Eintritt des "Klarwasserstadiums". Frühere Untersuchungen im Schöhsee haben gezeigt, daß *Synchaeta pectinata* zu dieser Zeit regelmäßig ein Populationsmaximum entwickelt (Fußmann 1996). An einer durch eine Boje markierten Stelle (Tiefe ca. 12.5 m), ungefähr 300 m vom Ufer entfernt, wurden folgende Proben entnommen bzw. Parameter bestimmt:

- Wassertemperatur und Sauerstoffgehalt (0, 1, 2, 3, 4, 5, 7, 10 m) wurden mit einer membranbedeckten Sauerstoffelektrode gemessen (Oximeter 191, WTW; Elektrode: EO 190).
- Planktonproben wurden in 1 und 5m Tiefe mit einem Ruttner-Schöpfer entnommen. Kurz nach der Probenahme wurde das darin befindliche Biovolumen der Partikel mit einem kugeläquivalenten Durchmesser von 0-30 μm mit einem elektronischen Partikelzählgerät (CASY 2) bestimmt. Je 100 ml der Probe wurden mit 5 Tropfen essigsaurer Lugol'scher Lösung fixiert. Zu einem späteren Zeitpunkt wurden diese Proben in 50-ml-Utermöhl-Kammern überführt und die Abundanz und das Biovolumen aller darin befindlichen Cryptomonaden an einem umgekehrten Mikroskop (250- und 400-fache Vergrößerung) ermittelt.
- *Synchaeta pectinata* wurde durch Vertikalzüge (12-0 m) mit einem 30- μm -Planktonnetz (mit Konus) gefangen. Zur Bestimmung der Abundanz der Tiere wurde ein Netzzug mit einer Geschwindigkeit von $\sim 10 \text{ cm s}^{-1}$ durchgeführt (Schwoerbel 1986). Der Inhalt wurde in 50 ml Seewasser aufkonzentriert und sofort in 4%-iger Formaldehyd-Lösung fixiert. Später wurde die gesamte Probe in eine 50-ml-Utermöhl-Kammer überführt und nach Sedimentation bei 63-facher Vergrößerung mit einem umgekehrten Mikroskop ausgezählt. Außerdem wurden 2-3 Netzzüge Lebendmaterial entnommen, in ca. 200 ml Seewasser aufkonzentriert, mit Hilfe einer 500- μm -Gaze von größerem Zooplankton getrennt und bis zur weiteren Analyse (ca. 2 h später) bei 4°C aufbewahrt. Aus dieser Probe wurden 30 adulte *Synchaeta pectinata* und 10 Eier entnommen und mit dem computerunterstützten Bildanalysesystem vermessen.

2.3 Ergebnisse

2.3.1 Experimente

2.3.1.1 Somatisches Wachstum und Ovariumwachstum bei juvenilen *Synchaeta*

Die zeitliche Veränderung der Körpergröße bei *Synchaeta pectinata* entsprach dem Verlauf einer typischen Wachstumskurve (**Abb. 2a**). Tiere, die bei niedrigen Futterkonzentrationen (0.1 mg C l^{-1}) kultiviert wurden wuchsen deutlich langsamer und erreichten eine geringere Körpergröße als solche, die bei hohen Futterkonzentrationen (1 mg C l^{-1}) kultiviert wurden. Bei beiden Futterkonzentrationen war das somatische Wachstum der adulten Tiere sehr gering.

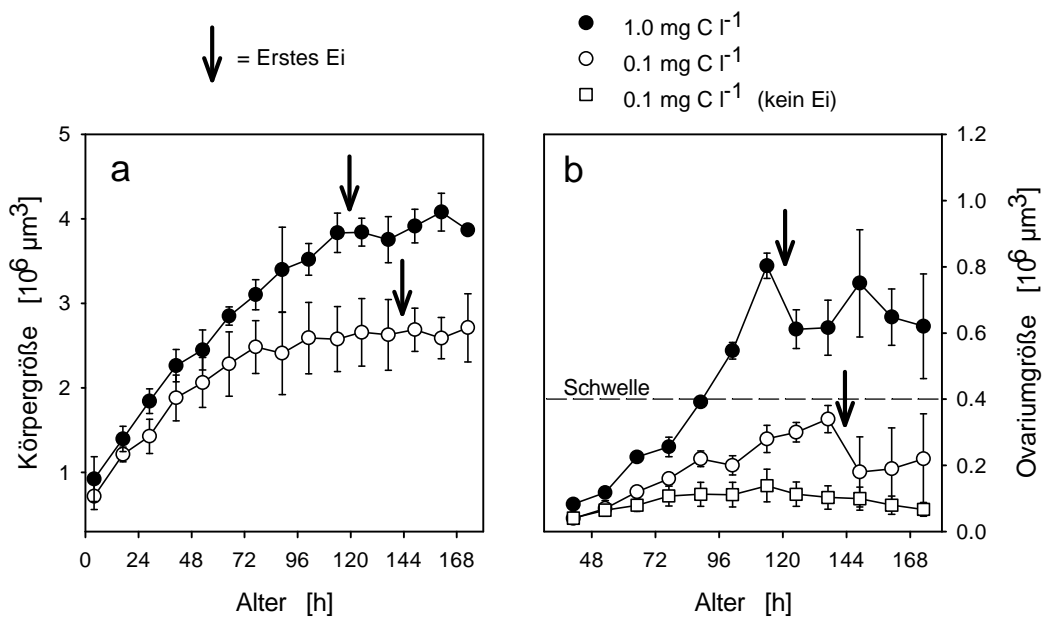


Abb. 2: **a)** Somatisches Wachstum und **b)** Ovariumwachstum bei *Synchaeta pectinata*. Kreise = 0.1 mg C l^{-1} , Punkte = 1 mg C l^{-1} , Quadrate = 0.1 mg C l^{-1} (nicht-reproduzierende Tiere). Die Pfeile zeigen den Zeitpunkt der ersten Reproduktion an. Die gestrichelte Linie in **b)** stellt die Schwellen-Ovariumgröße dar (siehe Text).

Die Ovariumgröße stieg bei juvenilen Tieren bis zur ersten Reproduktion stetig an (**Abb. 2b**). Bei 1 mg C l^{-1} war diese Größenzunahme deutlich stärker ausgeprägt als bei 0.1 mg C l^{-1} . Bei 0.1 mg C l^{-1} konnten sich mehrere Tiere während der Versuchszeit gar nicht reproduzieren. Alle sich reproduzierenden Tiere hatten bis zum Alter von fünf bis sieben Tagen

deutlich größere Ovarien. Diese "Schwellen-Ovariumgröße" für Reproduktion lag bei ca. $0.4 \cdot 10^6 \mu\text{m}^3$ und konnte auch in anderen Experimenten bestätigt werden. Fast alle in dieser Arbeit untersuchten Tiere reproduzierten sich erst nachdem ihr Ovarium auf diese Größe angewachsen war bzw. diese Größe überschritten hatte. In einigen Fällen kam es trotz noch niedrigerer Ovariumgrößen zu einer Eiablage. Die daraus resultierenden Subitaneier waren jedoch meist extrem klein und hatten zeigten keinen Schlüpfertag⁴. Die "Schwellen-Ovariumgröße" entspricht der Summe der durchschnittlichen Eigröße ($\sim 0.34 \cdot 10^6 \mu\text{m}^3$) und der minimalen Ovariumgröße adulter Tiere ($\sim 0.06 \cdot 10^6 \mu\text{m}^3$).

2.3.1.2 Ovariumwachstum bei adulten *Synchaeta*

Die Größendynamik des Ovariums bei adulten Tieren ließ sich durch ein Sägezahnmuster beschreiben (**Abb. 3**).

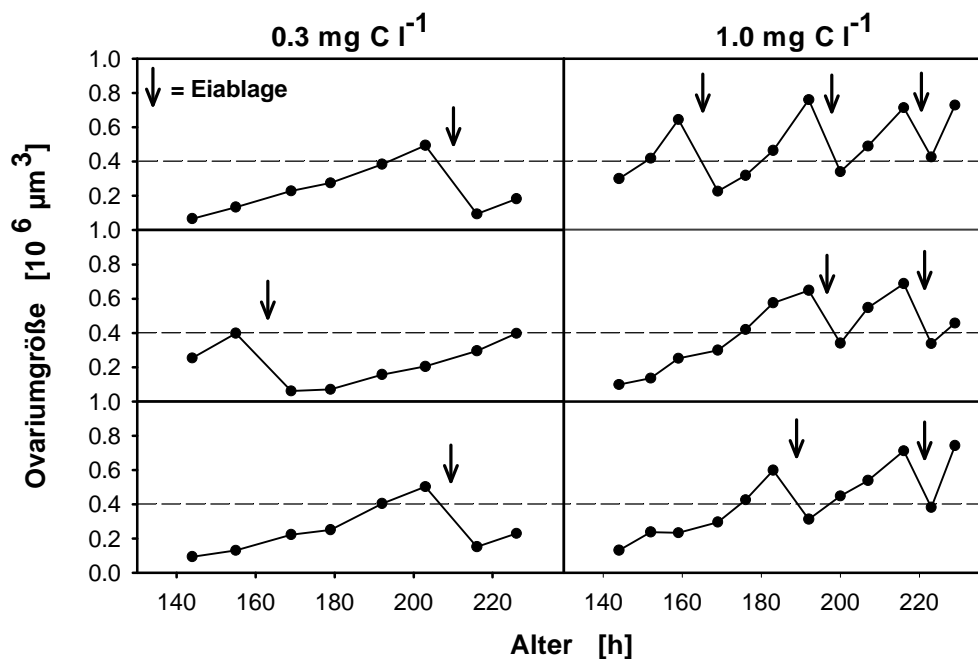


Abb. 3: Größendynamik des Ovariums einzelner adulter *Synchaeta* bei 0.3 mg C l^{-1} und 1 mg C l^{-1} . Alle Tiere wurden zuvor bei 0.2 mg C l^{-1} kultiviert. Die gestrichelte Linie stellt die "Schwellen-Ovariumgröße" dar (siehe 2.3.1.1).

⁴ Die Möglichkeit, daß es sich dabei um die von Gilbert (1995) beschriebenen asexuellen Dauereier handelte kann ausgeschlossen werden: fast alle Eier wiesen nach ca. einer Woche deutliche Anzeichen von Zersetzung auf; ferner zeigten sie keine morphologischen Besonderheiten (z.B. eine dickere Schale).

Bei jeder Eiablage kam es zu einem starken Abfall in der Ovariumgröße. Zwischen zwei Eiablagen nahm das Volumen des Ovariums wieder (exponentiell) zu. Dieser Anstieg war bei der höheren Futterkonzentration (1 mg C l^{-1}) stärker, was zu kürzeren Eiablageintervallen führte.

Der Größenzuwachs des Ovariums bei 0.3 mg C l^{-1} (**Abb. 4**) wurde nicht von den verschiedenen Vorbehandlungen beeinflusst (ANCOVA, $df = 2,64$, $F = 1.3$, $P > 0.05$). Er war jedoch positiv mit der Größe des Ovariums korreliert ($P < 0.001$).

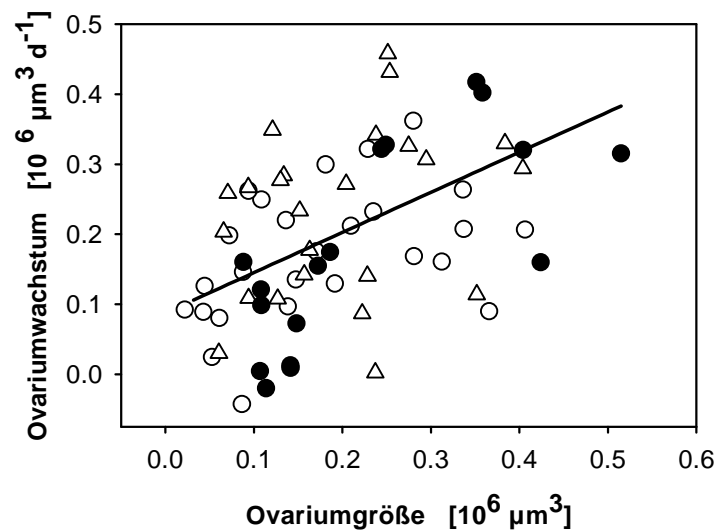


Abb. 4: Beziehung zwischen Ovariumwachstum und Ovariumgröße bei einer Futterkonzentration von 0.3 mg C l^{-1} . Die verschiedenen Symbole stehen für die Futterkonzentrationen, bei denen die Tiere vorher kultiviert wurden (Kreise = 0.1 mg C l^{-1} , Dreiecke = 0.2 mg C l^{-1} , Punkte = 1 mg C l^{-1}).

Die Beziehung zwischen der Wachstumsrate des Ovariums und der Futterkonzentration ließ sich durch eine hyperbolische Sättigungsfunktion beschreiben (**Abb. 5**). Folgendes, für eine Futterschwelle modifiziertes Monod-Modell, wurde an die Daten angepaßt:

$$OR = OR_{\max} \frac{(S - S_0)}{(S - S_0 + k_S)}$$

wobei: OR = Wachstumsrate des Ovariums [d^{-1}]

OR_{\max} = maximale Wachstumsrate des Ovariums [d^{-1}]

S_0 = Futterschwelle für positives Ovariumwachstum	[mg C l ⁻¹]
k_s = Halbsättigungskonstante	[mg C l ⁻¹]
S = Futterkonzentration	[mg C l ⁻¹]

Die für *Synchaeta pectinata* ermittelten Parameter waren: $OR_{max} = 1.192 \text{ d}^{-1}$, $S_0 = 0.133 \text{ mg C l}^{-1}$ und $k_s = 0.216 \text{ mg C l}^{-1}$.

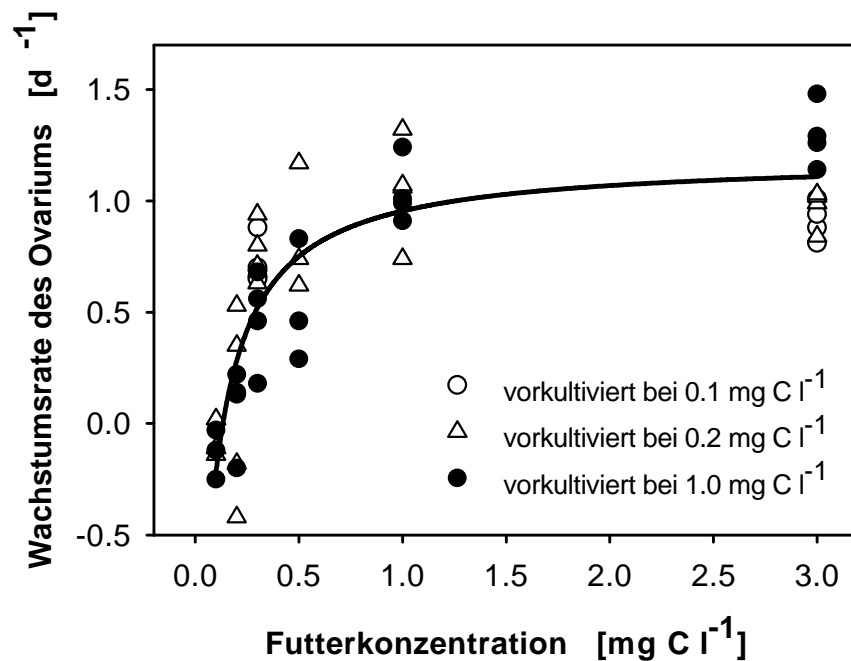


Abb. 5: Beziehung zwischen der Wachstumsrate des Ovariums und der Futterkonzentration. Die verschiedenen Symbole stehen für die Futterkonzentrationen, bei denen die Tiere vorher kultiviert wurden (Kreise = 0.1 mg C l⁻¹, Dreiecke = 0.2 mg C l⁻¹, Punkte = 1 mg C l⁻¹). Jedes Symbol stellt den Mittelwert der Messungen an einem Individuum über einen Zeitraum von 3½ Tagen dar.

2.3.1.3 Größendynamik des Ovariums im Hungerzustand

Bei sich nicht reproduzierenden Tieren verringerte sich die Größe des Ovariums um einen relativ konstanten Betrag pro Zeit bis zu einer Minimalgröße von $0.02\text{-}0.1 \cdot 10^6 \mu\text{m}^3$, worauf die Tiere starben (**Abb. 6**). Da die Versuchstiere maximal 10 Tage alt waren, kann Mortalität durch hohes Alter nicht von Bedeutung gewesen sein. *Synchaeta*, bei denen das Ovarium zu Beginn größer als $0.4 \cdot 10^6 \mu\text{m}^3$ war, reproduzierten sich während der Hungerperiode und erfuhren dadurch eine rapide Verkleinerung des Ovariums (**Abb. 6**). Repro-

duzierende Tiere starben ca. 1½ Tage vor den nicht reproduzierenden Tieren. Die Körpergröße zeigte keine Veränderungen während der Hungerperiode, abgesehen von den letzten 6-12 Stunden vor dem Tod. Zu diesem Zeitpunkt waren die Tiere meist deutlich aufgebläht und schwammen sehr langsam. Vermutlich konnten solche Tiere ihren osmotischen Druck nicht mehr regulieren.

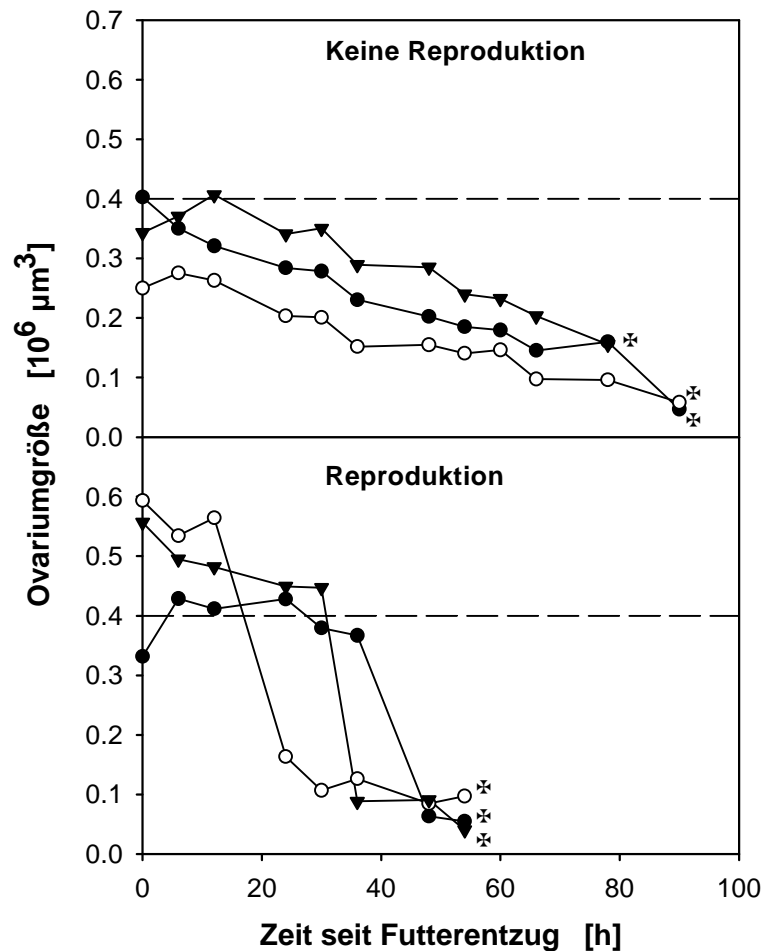


Abb. 6: Größendynamik des Ovariums im Hungerzustand. Nicht reproduzierende Tiere (oben) und reproduzierende Tiere (unten). Die gestrichelte Linie ist die "Schwellen-Ovariumgröße" (siehe 2.3.1.1). Jedes Symbol repräsentiert ein einzelnes Tier, das bis zu seinem Tod (*) vermessen wurde. Aus Gründen der Übersichtlichkeit sind jeweils nur drei Tiere dargestellt.

2.3.1.4 Ovariumgröße und Hungertoleranz

Die Hungertoleranz einzelner Tiere (Zeit vom Beginn der Hungerperiode bis zum Tod) lag zwischen 12 und 84 Stunden (**Abb. 7**). Ein großer Teil dieser Variation (88.7% nach Ausschluß der drei "Ausreißer") konnte durch die Größe des Ovariums, mit der ein Tier in

die Hungerperiode startete, erklärt werden. Das Verhältnis zwischen Ovariumgröße und Hungertoleranz ließ sich am besten durch eine hyperbolische Sättigungsfunktion beschreiben. Eine multiple Regressionsanalyse zeigte einen signifikanten Effekt der Ovariumgröße auf die Hungertoleranz ($n = 54$, $P < 0.001$). Die Körpergröße (nicht abgebildet) hatte dagegen keinen signifikanten Effekt ($P > 0.05$).

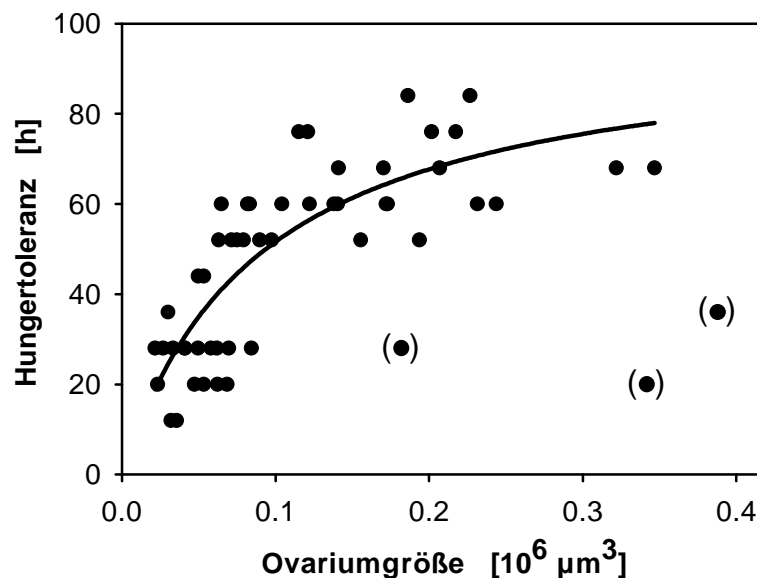


Abb. 7: Beziehung zwischen Hungertoleranz und Größe des Ovariums. Die eingeklammerten Punkte sind "Ausreißer" welche nicht in der Regression berücksichtigt wurden.

2.3.1.5 Lebenszyklus bei verschiedenen Futterkonzentrationen

Die Überlebenskurven von *Synchaeta* waren sich bei allen getesteten Futterkonzentrationen sehr ähnlich (**Abb. 8**). Die Mortalität juveniler Tiere war sehr gering, stieg aber nach der ersten Reproduktion (6.-8. Tag) deutlich an. Es gab keine signifikanten Unterschiede in der Mortalität der Tiere bei verschiedenen Futterkonzentrationen (Gehans Wilcoxon Test, $n = 96$, $P > 0.05$). Die Fruchtbarkeit der Tiere nahm bei höheren Futterkonzentrationen sehr stark zu (**Abb. 8**). Dies lag daran, daß bei höheren Futterkonzentrationen die Eiablageintervalle sehr stark verkürzt waren. So legten Tiere bei 1 mg C l⁻¹ im Laufe ihres Lebens bis zu 23 Eier, während Tiere bei 0.1 mg C l⁻¹ entweder nur ein Ei legten oder sich überhaupt nicht reproduzierten. Tiere, die sich bei 0.1 mg C l⁻¹ reproduzierten, starben oft kurze Zeit nach der Eiablage und hatten daher eine niedrigere Lebens-

erwartung als sich nicht reproduzierende Tiere (Gehans Wilcoxon Test, $P < 0.05$; Mortalität von Tieren, die jünger als sechs Tage alt waren, wurde nicht berücksichtigt).

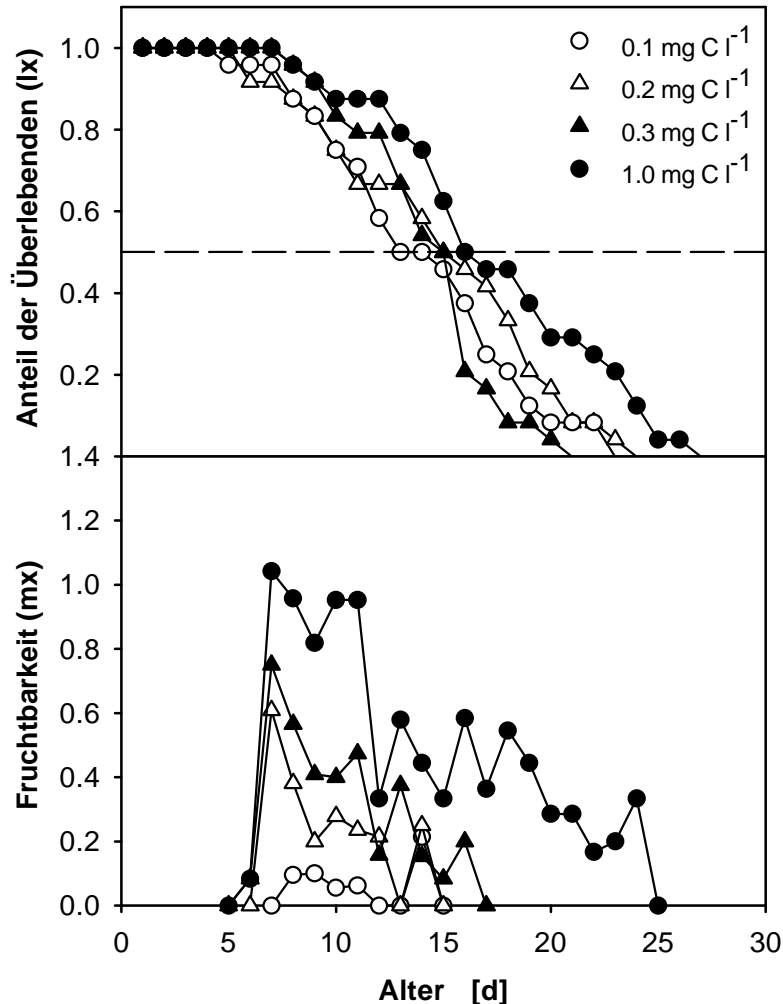


Abb. 8: Überlebenskurven und Fruchtbarkeitskurven von *Synchaeta pectinata* bei unterschiedlichen Futterkonzentrationen (Kreise = 0.1 mg C l^{-1} , leere Dreiecke = 0.2 mg C l^{-1} , gefüllte Dreiecke = 0.3 mg C l^{-1} , Punkte = 1 mg C l^{-1})

Alle Lebenszyklus-Parameter der ersten Generation der Versuchstiere ("Mütter") wurden signifikant von der Futterkonzentration beeinflusst (**Tab. 1**). Es konnten im wesentlichen zwei Reaktionen unterschieden werden. Die Körpergröße bei der ersten Reproduktion (GER), die Ovariumgröße nach der ersten Reproduktion (OER) und die natürliche Wachstumsrate "r" stiegen über den gesamten Bereich der Futterkonzentration an. Dagegen gab es keine signifikanten Unterschiede im Alter bei der ersten Reproduktion (AER) und in der Eigröße bei Futterkonzentrationen von 0.2 mg C l^{-1} bis 1 mg C l^{-1} (siehe

homogene Gruppen im Tukey-Test, siehe **Tab. 1**). Nur die Werte für 0.1 mg C l⁻¹ wichen signifikant davon ab ($P < 0.05$, im Tukey-Test).

Tab. 1: Lebenszyklus-Parameter von *Synchaeta pectinata* bei verschiedenen Futterkonzentrationen. GER = Körpergröße bei der ersten Reproduktion, AER = Alter bei der ersten Reproduktion, OER = Ovariumgröße nach der ersten Reproduktion.

Futterkonzentration		GER [10 ⁶ µm ³]	AER [d]	Eigröße [10 ⁶ µm ³]	OER [10 ⁶ µm ³]	"r"
a =	0.1 mg C l ⁻¹	2.36	9.4	0.273	0.039	-0.098
b =	0.2 mg C l ⁻¹	2.67	5.9	0.345	0.246	0.067
c =	0.3 mg C l ⁻¹	2.93	5.6	0.323	0.278	0.129
d =	1.0 mg C l ⁻¹	3.27	5.5	0.348	0.462	0.213
ANOVA	<i>F</i>	14.91	40.91	10.84	30.92	
	<i>P</i>	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	
TUKEY	Gruppen	a-b b-c d	a b-d	a b-d	a-b b-c d	

Tab. 2: Lebenszyklus-Parameter der Nachkommen, der in Tab. 1 aufgeführten Tiere. Alle Tiere wurden bei derselben Futterkonzentration kultiviert (0.2 mg C l⁻¹). GER = Körpergröße bei der ersten Reproduktion, AER = Alter bei der ersten Reproduktion, OER = Ovariumgröße nach der ersten Reproduktion, RE = Reproduktionsaufwand.

Mütter wurden kultiviert bei:		GER [10 ⁶ µm ³]	AER [d]	Eigröße [10 ⁶ µm ³]	OER [10 ⁶ µm ³]	RE
a =	0.1 mg C l ⁻¹	2.20	6.1	0.327	0.172	0.66
b =	0.2 mg C l ⁻¹	2.65	6.0	0.349	0.248	0.58
c =	0.3 mg C l ⁻¹	2.66	6.1	0.348	0.236	0.60
d =	1.0 mg C l ⁻¹	2.74	5.5	0.333	0.236	0.59
ANOVA	<i>F</i>	5.36	3.08	3.08	0.72	
	<i>P</i>	0.002	0.034	0.034	0.541	
TUKEY	Gruppen	a b-d	a-c d	a-d		

Die in **Tab. 2** dargestellten Tiere waren Nachkommen der zuvor bei unterschiedlichen Futterkonzentrationen kultivierten Tiere. Alle wurden bei einer Futterkonzentration von 0.2 mg C l^{-1} kultiviert, d.h. jegliche Unterschiede zwischen den Gruppen sind auf maternale Effekte zurückzuführen. Der deutlichste Unterschied war, daß die Nachkommen der bei 0.1 mg C l^{-1} kultivierten Tiere eine geringere Körpergröße hatten. Aufgrund des etwas höheren Reproduktionsaufwands erzeugten diese Tiere jedoch fast ebenso große Eier wie die Nachkommen der Konzentrationen 0.2 bis 1 mg C l^{-1} .

Der Einfluß der Eigröße auf die Größe bei der ersten Reproduktion und die Entwicklungsgeschwindigkeit ist in **Abb. 9** dargestellt. Sowohl die Größe der Adults als auch die Entwicklungsgeschwindigkeit zeigte einen Anstieg mit der Eigröße. Die Steigung der Regressionsgeraden durch die abgebildeten Punkte war in beiden Fällen signifikant positiv ($P < 0.001$). Das Verhältnis zwischen den Variablen war jedoch nicht völlig linear; bei Eigrößen oberhalb von $\sim 0.34 \cdot 10^6 \mu\text{m}^3$ deutete sich in beiden Fällen eine Sättigung an.

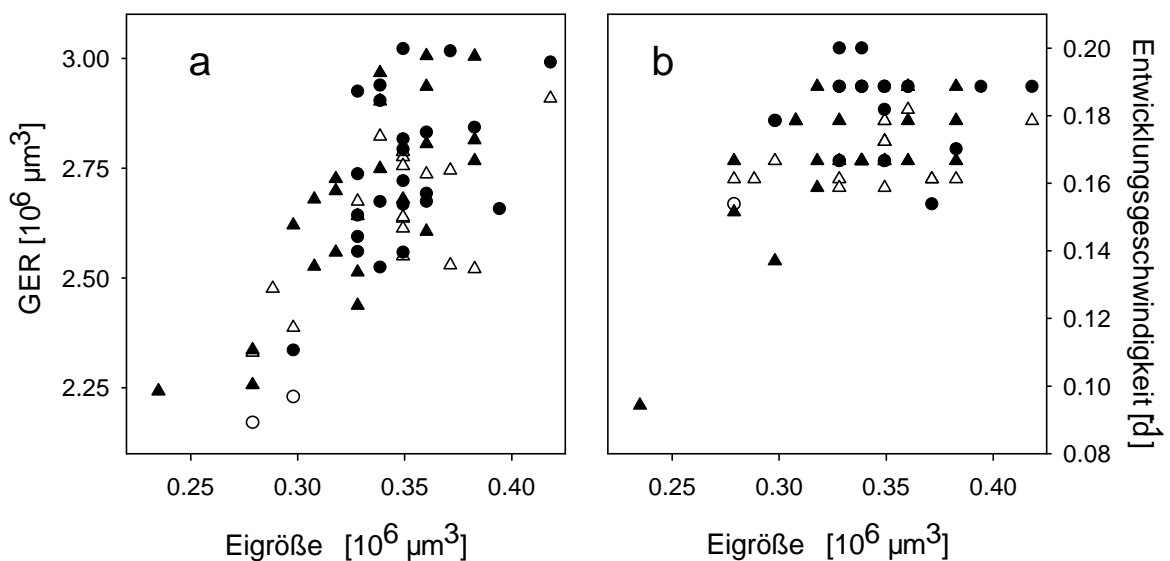


Abb. 9: Zusammenhang zwischen der Eigröße und zwei Lebenszyklus-Parametern: GER (= Größe bei der ersten Reproduktion) und Entwicklungsgeschwindigkeit (= Kehrwert von Eientwicklungszeit + Juvenilzeit). Die unterschiedlichen Symbole repräsentieren die Futterbedingungen, unter denen die Mütter der Eier kultiviert wurden (Kreise = 0.1 mg C l^{-1} , leere Dreiecke = 0.2 mg C l^{-1} , gefüllte Dreiecke = 0.3 mg C l^{-1} , Punkte = 1 mg C l^{-1}).

Die Beziehung zwischen Reproduktionsaufwand und Futterkonzentration ist in **Abb. 10** dargestellt. In dieser Grafik sind die Ergebnisse von 2.2.4.2 und 2.2.4.5 zusammengefasst. Der Reproduktionsaufwand lag zwischen 0.36 und 0.92 und war am höchsten bei den niedrigen Futterkonzentrationen. Bei allen drei Datenreihen ergab sich eine signifikant negative Korrelation zwischen dem Reproduktionsaufwand und der Futterkonzentration ($P < 0.001$).

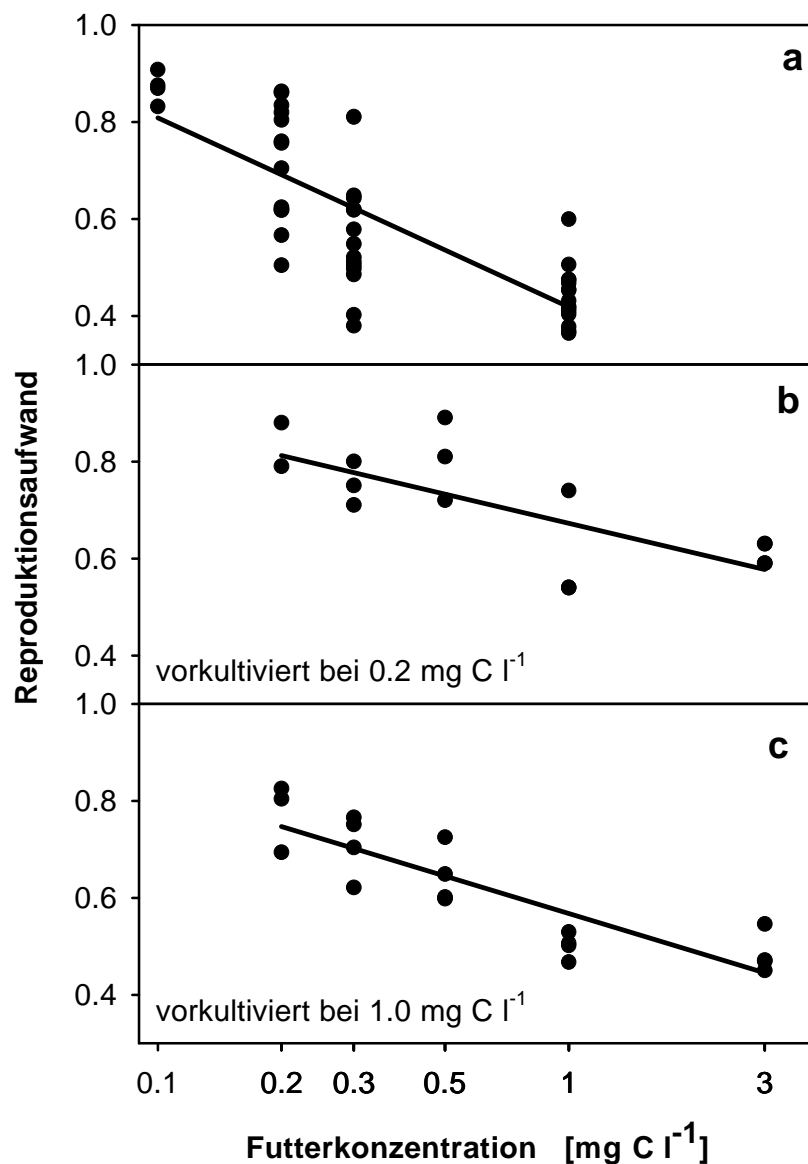


Abb. 10: Reproduktionsaufwand von *Synchaeta pectinata* bei verschiedenen Futterkonzentrationen. Die Tiere in **a)** wurden während des gesamten Experiments bei derselben Futterkonzentration kultiviert. Jeder Punkt repräsentiert die Messung an einem Individuum. Die Tiere in **b)** und **c)** wurden während der juvenilen Phase bei 0.2 bzw. 1 mg C l^{-1} kultiviert und erst kurz vor der Messung des Reproduktionsaufwands in die entsprechenden Futterkonzentrationen gesetzt.

2.3.2 Messungen im Freiland

Im Frühjahr 1999 wurden Messungen an einer im Schöhsee lebenden Freilandpopulation von *Synchaeta pectinata* vorgenommen. Die Wassertemperaturen lagen zu dieser Zeit zwischen 4 und 8°C, die Sauerstoffkonzentrationen zwischen 70 und 130%. Während den Probenahmen war noch keine ausgeprägte Schichtung des Wasserkörpers zu verzeichnen. Im Beobachtungszeitraum waren vier verschiedene, potentiellen Futteralgen abundant (**Abb. 11a**): *Rhodomonas minuta* (mittleres Zellvolumen = 120 μm^3), eine nicht näher identifizierte *Cryptomonas* sp. (432 μm^3), *Cryptomonas erosa* und *Cryptomonas ovata* (2229 μm^3 ; letztere wurden als "große Cryptomonaden" zusammengefaßt). *Cryptomonas* sp. erreichte von allen Cryptomonaden hinsichtlich des Biovolumens die höchste Abundanz (**Abb. 11b**).

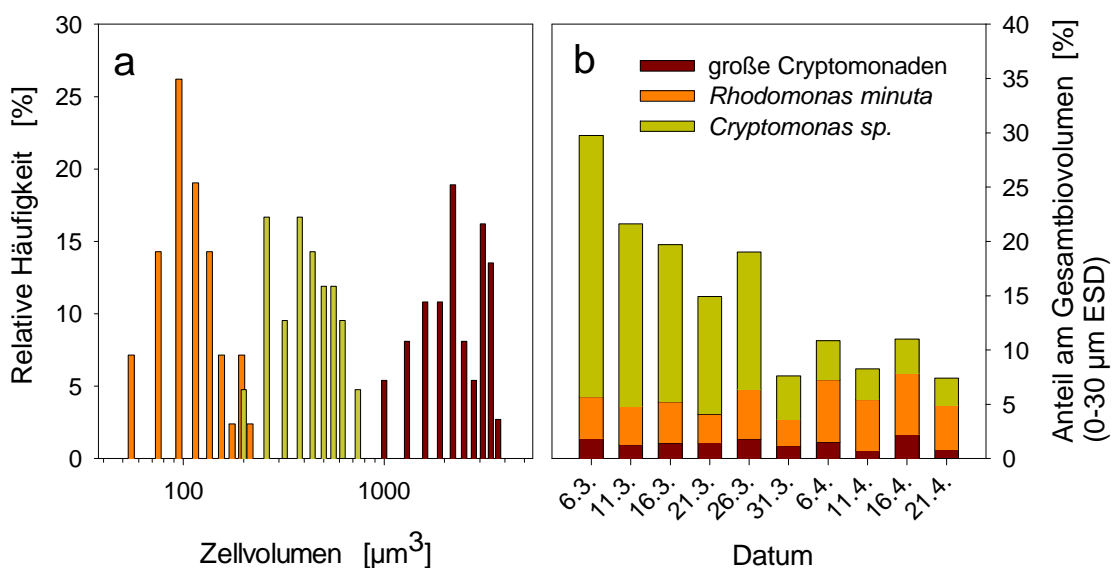


Abb. 11: Zellgrößen (a) und Anteil am Gesamtbiovolumen (b) der während der Freilandstudie vorkommenden Cryptomonaden. *Cryptomonas erosa* und *Cryptomonas ovata* wurden als „große Cryptomonaden“ zusammengefaßt.

Während den Probenahmen war eine stetige Abnahme der Cryptomonaden zu verzeichnen. Die Abundanzen in 1 und 5 m Tiefe waren sich innerhalb eines Probenahmezeitpunkts sehr ähnlich, was sich in den sehr geringen Standardabweichungen bei **Abb. 12** widerspiegelt. Die Population von *Synchaeta* zeigte in den ersten drei Wochen einen starken Anstieg (natürliche Wachstumsrate: $\sim 0.1 \text{ d}^{-1}$) und erreichte am 31.3. einen Spitzenwert von $2.3 \cdot 10^5$

Individuen pro m^2 . In den folgenden drei Wochen nahm die Population stetig ab und erreichte am 21.4. einen Minimalwert von $7.6 \cdot 10^3$ Individuen pro m^2 . Die Größe der Subitaneier blieb über lange Zeit konstant bei $0.55 \cdot 10^6 \mu m^3$. Erst am dem 11.4. nahm sie deutlich ab und sank am 16.4. auf $0.4 \cdot 10^6 \mu m^3$. Am 21.4. konnten keine Subitaneier mehr gefunden werden. Die Größenverteilung der Ovarien blieb über die ersten drei Probenahmezeitpunkte relativ konstant und zeigte danach eine stetige Abnahme der Ovariengrößen, verbunden mit einer immer geringer werdenden Streuung. Die Anzahl der Tiere mit einer Ovariumgröße, unterhalb der zu diesem Zeitpunkt vorherrschenden Eigröße, nahm ab dem 31.3. stark zu. Zu den letzten beiden Probenahme-Terminen war das Ovarium bei fast allen Tieren kleiner als die durchschnittliche Eigröße.

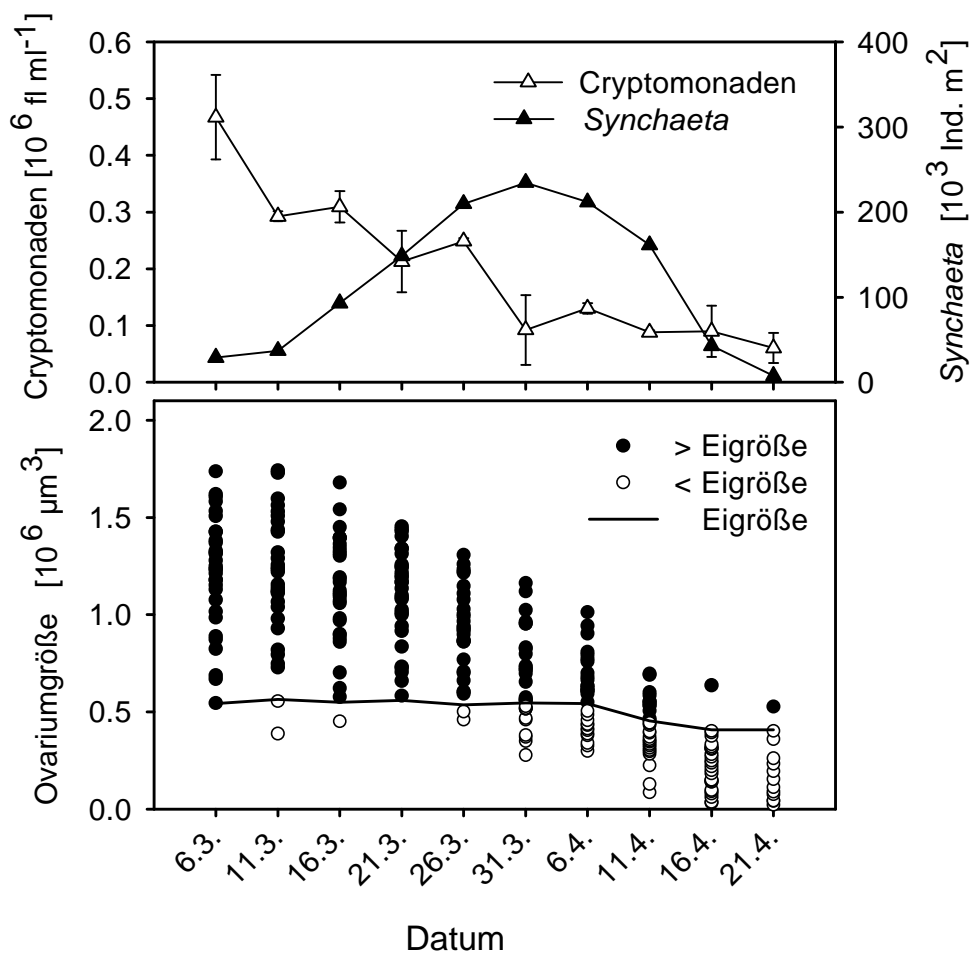


Abb. 12: Veränderungen der *Synchaeta*-Population während der Freilandstudie. Das obere Bild zeigt den Verlauf der Abundanzen der Rotatorien und des Gesamt-Biovolumens der Cryptomonaden. Das untere Bild zeigt die Ovariumgrößen von 30 zufällig ausgewählten Adulten und die mittlere Größe der vorgefundenen Subitaneier. Punkte: Ovariumgröße > durchschnittliche Eigröße; Kreise: Ovariumgröße < durchschnittliche Eigröße.

Die Beziehung zwischen der mittleren Ovariumgröße und dem Cryptomonaden-Biovolumen ließ sich durch eine Monod-Funktion (siehe Seite 15) beschreiben (**Abb. 13**). Die maximalen Ovariumgrößen von ca. $1.2 \cdot 10^6 \mu\text{m}^3$ waren bei Cryptomonaden-Biovolumina von $0.3\text{-}0.5 \cdot 10^6 \text{ fl ml}^{-1}$ zu finden. Unter Annahme eines Kohlenstoffgehalts von $\sim 0.2 \text{ pg C } \mu\text{m}^{-3}$ (Rocha & Duncan 1985) entspricht dies einer Konzentration von $0.06\text{-}0.1 \text{ mg C l}^{-1}$.

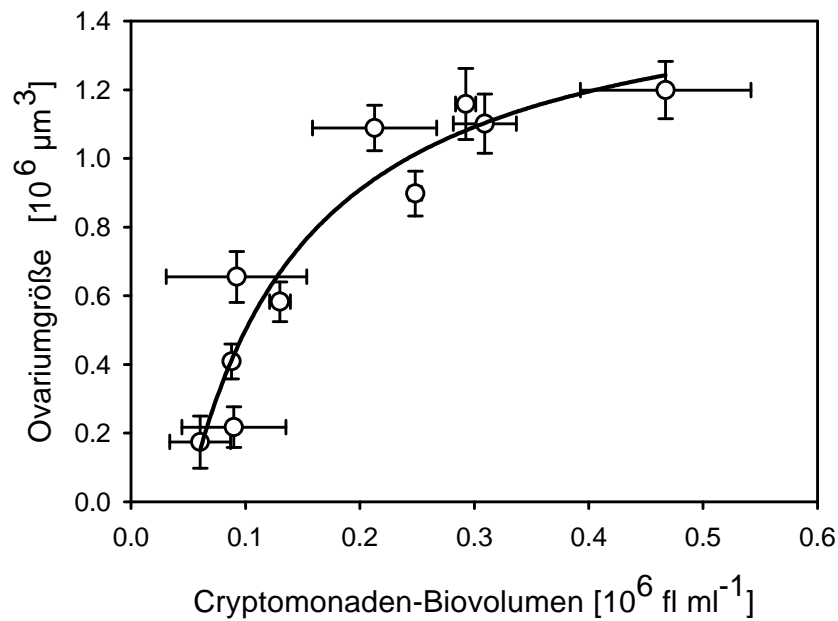


Abb. 13: Die Beziehung zwischen der Ovariumgröße und der Abundanz von Cryptomonaden zu verschiedenen Zeitpunkten der Freilandstudie. Mittelwerte und Standardabweichungen.

Die Eigröße war über weite Bereiche konstant, fiel jedoch bei sehr niedrigen Futterkonzentrationen ab (**Abb. 14**). Der "Reproduktionsaufwand" wurde hier berechnet als: "mittlere Eigröße / mittlere Ovariumgröße" der Tiere, deren Ovarium größer als die mittlere Eigröße war⁵. Ein präziseres Maß für den Reproduktionsaufwand war in diesem Fall nicht möglich, da die vorgefundenen Eier nicht einzelnen Tieren zugeordnet werden konnten. Es zeigte sich aber auch hier, daß der "Reproduktionsaufwand" bei niedrigen Futterkonzentrationen am höchsten war (signifikant negativer Korrelationskoeffizient, $P < 0.01$).

⁵ i.e. die Ovariumgröße der "reproduktionsfähigen" Tiere.

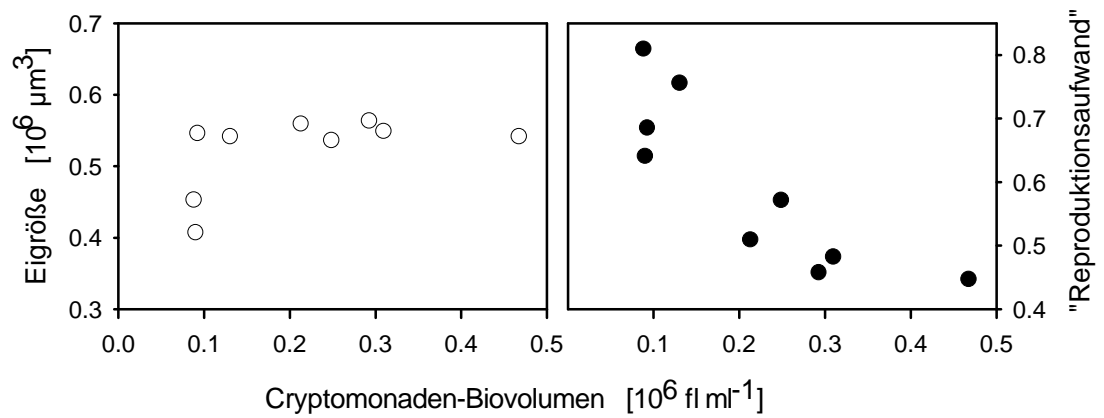


Abb. 14: Eigröße und „Reproduktionsaufwand“ (Definition siehe Text) bei den, zu verschiedenen Zeiten vorherrschenden Cryptomonaden-Konzentrationen.

2.4 Diskussion

Ziel dieses Teils war es, die Auswirkungen von Ressourcenlimitation auf individueller Ebene zu charakterisieren und zwei Hypothesen über mögliche Anpassungen des Lebenszyklus an Ressourcenlimitation zu testen: Erstens, der Reproduktionsaufwand nimmt bei niedrigen Futterkonzentrationen zu und zweitens, die Größe der Nachkommen (= Eier) nimmt bei niedrigen Futterkonzentrationen zu (evolutionäre Strategie) und bei extrem niedrigen Futterkonzentrationen wieder ab (Energemangel). Als Ausgangspunkt für den Test dieser Hypothesen war es erforderlich, ein einfaches Maß für die "individuell verfügbare Energie" zu finden.

2.4.1 Die Ovariumgröße – ein Maß für die individuell verfügbare Energie

Individuell verfügbare Energie ("surplus power") ist nach der Definition von Ware (1982) der Anteil der assimilierten Energie, der nach Abzug der Kosten des Ruhe- und Aktivitätsmetabolismus übrig bleibt und somit für die Prozesse "Wachstum, Reproduktion und Speicherung" eingesetzt werden kann. Eine wichtige Annahme dieser Arbeit bestand darin, daß die individuell verfügbare Energie bei *Synchaeta* im wesentlichen in der Größe des Ovariums (= Vitellarium + Eizellen) repräsentiert ist. Im Folgenden soll die Richtigkeit dieser Annahme belegt werden.

Da adulte *Synchaeta* kein somatisches Wachstum zeigten, muß bei ihnen die Allokation zum Prozeß "Wachstum" gleich null gewesen sein. Folglich kann individuell verfügbare Energie nur zwischen den Prozessen "Reproduktion" und "Speicherung" aufgeteilt worden sein. Das Ovarium scheint dabei das wichtigste Speicherorgan zu sein. Weitere Möglichkeiten für Speicherorte wären Fetttropfchen (welche manchmal an der Magenwand gefunden wurden) und im Pseudocöl gelöste Substanzen. Fetttropfchen fanden sich allerdings nur bei sehr hohen Futterkonzentrationen ($> 1 \text{ mg C l}^{-1}$) in nennenswerten Mengen. Das Pseudocöl kommt auch nicht als Speicherorgan nicht in Frage, da größere Mengen an gelösten Substanzen (z.B. Zucker) hohe energetische Kosten bei der Osmoregulation nach sich ziehen würden. Außerdem wäre in diesem Fall ein positiver Einfluß der Körpergröße auf die Hungertoleranz zu erwarten gewesen, was jedoch nicht zutrif (siehe 2.3.1.4). Aus diesem Grund scheint Vitellarplasma (der Inhalt des Ovariums) tatsächlich die einzig bedeutsame Speichersubstanz im Körper von *Synchaeta* zu sein.

Ob die Größe des Ovariums auch bei anderen Rotatorien ein Maß für die individuell verfügbare Energie darstellt, kann derzeit nicht eindeutig beantwortet werden. Der Modus des Oocytenwachstums scheint allerdings für alle monogononten Rotatorien gültig zu sein. Cytoplasmatische Brücken zwischen Eiern und dem Vitellarium wurden sogar bei bdelloiden Rotatorien gefunden (Amsellem & Ricci 1982). Auf die juvenile Phase beschränktes somatisches Wachstum wurde auch für einige andere monogononte Rotatorien berichtet (King 1967; Ruttner-Kolisko 1972), was nahelegt, daß auch hier die verfügbare Energie nur unter den Prozessen "Reproduktion" und "Speicher" aufgeteilt wird. Dies scheint jedoch nicht allgemeingültig zu sein. So zeigte ein Laborstamm des bdelloiden Rotators *Macrotrachela quadricornifera* nach dem Zeitpunkt der ersten Reproduktion einen Anstieg von über 100% im Körpervolumen (Ricci 1995). In der Studie von Robertson & Salt (1981) zeigte *Asplanchna girodi* nach der ersten Reproduktion einen 30%igen Anstieg im Körpervolumen bei der höchsten Futterkonzentration, wohingegen bei der niedrigsten Futterkonzentration das somatische Wachstum auf die juvenile Phase beschränkt war. Über die Bedeutung von Lipidtröpfchen oder anderen möglichen Speichersubstanzen bei Rotatorien ist noch nichts bekannt.

Der Einfluß von Ressourcenlimitation auf die Reproduktion bei Rotatorien wurde bisher meist auf der Ebene von Populationen untersucht. Etwas detailliertere Studien zum Einfluß auf die individuelle Reproduktion stellen die Arbeiten von Robertson & Salt (1981) und Schmid-Araya (1991) dar. Robertson & Salt (1981) konnten zeigen, daß der Zeitpunkt der ersten Reproduktion bei *Asplanchna girodi* bei den meisten Futterkonzentrationen relativ konstant blieb (2.5 bis drei Tage) und nur bei der niedrigsten Futterkonzentration stark anstieg (6 Tage). Die Eiablage-Intervalle zeigten eine deutliche Abhängigkeit von der Futterkonzentration und waren bei hohen Futterkonzentrationen am kürzesten. Innerhalb einer Futterkonzentration blieben die Intervalle jedoch über die gesamte Lebenszeit konstant. Dieselben Muster wurden von Schmid-Araya (1991) für Rotatorien *Brachionus plicatilis* und *Encentrum linnhei* beschrieben.

Die Ergebnisse für *Synchaeta pectinata* stimmen gut mit den oben genannten Arbeiten überein. Darüber hinaus bot die detailliertere Betrachtung der Größendynamik des Ovariums eine mechanistische Basis für die Verzögerung des Alters der ersten Reproduktion sowie die Ausdehnung der Eiablage-Intervalle bei niedrigen Futterkonzentrationen. Beide Phänomene lassen sich durch langsames Ovariumwachstum bei niedrigen Futterkonzentrationen erklären.

trationen und durch die Existenz einer "Schwellen-Ovariumgröße" erklären. Bei niedrigen Futterkonzentrationen und eng synchronisierten Kohorten sind daher charakteristische Reproduktionspulse in den altersabhängigen Fruchtbarkeitskurven (m_x - bzw. F_x -Kurven) zu erwarten. Solche Reproduktionspulse sind insbesondere in den Daten von Robertson & Salt (1981) erkennbar.

2.4.2 Der Nachweis von Ressourcenlimitation bei Individuen im Freiland

Der Einfluß der Ressourcenmenge auf das Populationswachstum läßt sich am deutlichsten in Laborexperimenten demonstrieren. In der bisherigen Literatur wurden hierzu entweder direkte Messungen der Populationswachstumsrate (Rothhaupt 1990c) oder Life-tables (Halbach & Halbach-Keup 1974) verwendet. Beide Ansätze bestätigten im wesentlichen den kurvilinearen Zusammenhang zwischen Reproduktion und Ressourcenabundanz (Monod-Kinetik). Der Übertragbarkeit solcher Ergebnisse auf Freilandsituationen sind allerdings Grenzen gesetzt, da die im Labor benutzten, meist aus einer Algenart bestehenden Kulturen nicht die Ressourcensituation im Freiland wiedergeben können. Zudem ist für die meisten Rotatorien das Nahrungsspektrum unzureichend charakterisiert. Viele Arten zeigen selektives Freßverhalten und nutzen daher nur einen Bruchteil des Phytoplanktons im Freiland. Die Selektivität für bestimmte Futteralgen kann sich sogar bei derselben Rotatorienart im Jahresverlauf ändern, indem sie durch die Anwesenheit anderer Futterpartikel beeinflusst wird (Sierszen 1990). Für andere Arten mußte das potentielle Nahrungsspektrum erweitert werden: so zeigte sich z.B., daß das vermeintlich makrophage Rotator *Asplanchna priodonta* auch ausschließlich mit Nanoplanktern (*Cryptomonas sp.*) kultiviert werden konnte. Weitere Laborexperimente ergaben, daß Rotatorien oft besseres Wachstum zeigen, wenn sie mit Isolaten von Algenstämmen aus "ihrem See" kultiviert wurden (im Vergleich zu äquivalenten Algenstämmen aus Kultursammlungen, Stemberger 1981). Aus diesem Grund ist es bei Rotatorien nicht möglich allein anhand der Abundanz verschiedener "potentieller" Futteralgen, bzw. noch allgemeinerer Parameter (z.B. Chlorophyll a), zu entscheiden, ob Ressourcenlimitation vorliegt, wie es zum Beispiel bei Daphnien prinzipiell möglich ist (Lampert & Schober 1980). Es bedarf daher, zusätzlich, eines Maßes für den Ernährungszustand von Individuen.

Eine "klassische" Methode Ressourcenlimitation im Freiland nachzuweisen besteht in der Korrelation von Eiraten mit Maßen für Ressourcenabundanz (z.B. Chlorophyll a, partikulä-

rer Kohlenstoff oder die Abundanz von "gut freißbaren" Algen). Solche Korrelationen zeigen einen linearen bzw. kurvilinearen (hyperbolisch sättigenden) Anstieg der betrachteten Parameter mit zunehmender Ressourcenabundanz (z.B. Fußmann 1996). Extrem niedrige Eiraten sind ein Indiz für starke Ressourcenlimitation (Baker 1979; Gonzalez & Frost 1992). Unter Kenntnis der Temperaturabhängigkeit der Eientwicklungszeit lassen sich auch die zu erwartenden Geburtenraten berechnen (Paloheimo 1974). Diese Methode läßt sich im Grunde genommen auf alle ei-tragenden Rotatorien anwenden. Bei Arten, die ihre Eier direkt ins Wasser ablegen (z.B. *Synchaeta*, *Ascomorpha*) ist dies jedoch nicht möglich und Ressourcenlimitation konnte oft nur durch experimentelle Manipulation nachgewiesen werden (z.B. durch zusätzliche Fütterung mit einer potentiellen Futteralge in Enclosures, Fußmann 1996).

Der enge Zusammenhang zwischen Ovariumwachstum, Ovariumgröße und individueller Reproduktion bei *Synchaeta* erlaubte es, Ressourcenlimitation auf individueller Ebene auch im Freiland nachzuweisen. Augenblickliche Reproduktion bei einzelnen Tieren war nur dann möglich, wenn das Ovarium mindestens die Größe eines Eis hatte. Individuen bei denen dies nicht zutraf, konnten sich zumindest innerhalb der folgenden Zeit nicht fortpflanzen. Die Freilandstudie zeigte deutlich, daß *Synchaeta* im Schöhsee futterlimitiert war. Die extrem niedrigen Ovariumgrößen Anfang April sowie deren Korrelation mit der Cryptomonaden-Abundanz deuteten darauf hin, daß der Rückgang der Population auf starke Ressourcenlimitation zurückzuführen war. Dies ist im Einklang mit anderen Freilandstudien, welche Korrelationen zwischen den Abundanzen von *Synchaeta pectinata* und Cryptomonaden fanden (z.B. Zimmermann 1974). Daß andere Faktoren, z.B. Prädation, zum Rückgang der *Synchaeta*-Population im April beigetragen haben, kann prinzipiell nicht ausgeschlossen werden. *Asplanchna priodonta* kommt jedoch dafür nicht in Frage, da deren Abundanzen während der Untersuchungsperiode durchweg sehr niedrig waren (~ 5 Tiere pro Vertikalzug, Daten nicht abgebildet). Möglich wäre allerdings, daß Prädation durch cyclopoide Copepoden mitverantwortlich für den Rückgang der *Synchaeta*-Population war. Über deren Abundanz konnten keine Daten erhoben werden. Verschiedene experimentelle Studien zeigten jedoch, daß vor allem unbepanzerte Rotatorien wie *Synchaeta* für cyclopoide Copepoden eine leichte Beute darstellen (Karabin 1978; Roche 1990; Stemberger 1985). Interferenz-Konkurrenz mit Daphnien kann dagegen praktisch ausgeschlossen werden, da die im Schöhsee vorkommenden Daphnien zu klein waren und zur Zeit der Freilandstudie nur in äußerst geringer Anzahl vorhanden waren.

Da die Prozesse des Oocytenwachstums vermutlich bei allen Rotatorien ähnlich sind müßte sich das hier dargestellte Prinzip, Ressourcenlimitation über die Ovariumgröße zu messen, auch auf andere Arten übertragen lassen. Dazu wären lediglich Messungen der Ovariumgröße und einiger, zur gleichen Zeit abgelegter Subitaneier nötig. Auf letztere kann nicht verzichtet werden, da sehr starke Unterschiede in den Eigrößen, sowohl zwischen Laborkulturen und Freilandpopulationen als auch innerhalb der Freilandpopulation (zu verschiedenen Probenahmezeitpunkten), zu beobachten waren. Diese Unterschiede waren vermutlich durch die Temperatur bedingt: In einem, in dieser Arbeit nicht aufgeführten Laborexperiment erreichten *Synchaeta pectinata* (die zuvor alle gleich kultiviert wurden) bei 4°C (~ Temperatur zu Beginn der Probenahme) und 12°C (= Temperatur in allen anderen Laborexperimenten) zwar dieselbe Körpergröße, legten jedoch bei 4°C im Schnitt 20% größere Eier. Dies ist im Einklang mit anderen Arbeiten, welche eine negative Korrelation zwischen der Temperatur und der Größe der Nachkommen bei verschiedenen Zooplanktern fanden (z.B. Green 1998; Perrin 1988). Ein Vorteil der "Ovarium-Methode" gegenüber der "Eiraten-Methode" ist, daß ihre Anwendbarkeit nicht auf ei-tragende Rotatorienarten beschränkt ist. Ferner erfaßt sie auch die Variation in der Fruchtbarkeit zwischen verschiedenen Individuen einer Population, was z.B. die Anwendung von statistischen Tests ermöglicht.

2.4.3 Allokation der verfügbaren Energie: Eigrößen und Reproduktionsaufwand

Allgemein formulierte Lebenszyklus-Modelle machen Vorhersagen auf Allokationsmuster, die unter einem bestimmten Selektionsdruck zu erwarten sind. Die Allokationsmuster, die in dieser Arbeit betrachtet werden sollten, waren die Zuteilung individuell verfügbarer Energie zur Reproduktion (= Reproduktionsaufwand) sowie die Aufteilung der bereits in Reproduktion investierten Energie zwischen verschiedenen Nachkommen. Letztere stellt bei Rotatorien einen Sonderfall dar, da hier keine parallele Aufteilung wie z.B. bei Daphnien vorkommt (Zaffagnini 1987), sondern einzelne Nachkommen immer sequentiell produziert werden. Bei Rotatorien ist daher eher ein Konflikt zwischen kurzen Eiablage-Intervallen *aber* kleinen Nachkommen und langen Eiablage-Intervallen *aber* großen Nachkommen zu erwarten.

Eine Hypothese dieser Arbeit war, daß die Eigrößen bei niedrigen Futterkonzentrationen ansteigen sollten (evolutionäre Strategie) und erst unter extremer Futterlimitation (Energemangel) wieder kleiner werden sollten (Glazier 1992). Verschiedene Studien mit Daphnien konnten belegen, daß die Größe der Nachkommen tatsächlich bei niedrigen Futterkonzentrationen zunahm (Glazier 1992; Tessier & Consolatti 1991; Trubetskova & Lampert 1995). Eine genauere Analyse von Boersma (1997) ergab, daß bei hohen Futterkonzentrationen zwar kleinere Nachkommen erzeugt wurden – deren Körpergröße war jedoch immer noch größer als die "Optimalgröße". Als möglichen Grund für diese Abweichung schlug Boersma (1997) vor, daß unter natürlichen Bedingungen auf Phasen hoher Futterabundanz häufig Hungerphasen folgen (aufgrund des schnellen Wachstums und der hohen Grazing-Raten von Daphnien) und es daher günstiger ist große und hungerresistente Nachkommen zu erzeugen.

Bei *Synchaeta* blieb die Eigröße über einen großen Bereich von Futterkonzentrationen konstant (**Tab. 1, Abb. 14**). Nur bei sehr niedrigen Futterkonzentrationen (0.1 mg C l^{-1}) war eine signifikante Abnahme in der Eigröße zu verzeichnen, was vermutlich auf starke Limitierung an Vitellarium-Plasma zurückzuführen war. Insgesamt konnte also die Hypothese einer maximalen Eigröße bei niedrigen Futterkonzentrationen nicht bestätigt werden. *Synchaeta* scheinen auch bei hohen Futterkonzentrationen Eier von nahezu maximaler Größe zu produzieren. Konstante Eigrößen wurden auch in der Arbeit von Kirk (1997a) gefunden. Allerdings waren die von ihm getesteten Futterkonzentrationen relativ hoch ($2\text{-}16 \text{ mg TG l}^{-1}$), so daß er den Bereich der Energielimitation nicht nachweisen konnte. Aus seinen Ergebnissen ging also nicht klar hervor, ob *Synchaeta* konstant große oder konstant kleine Nachkommen produziert. Aufgrund ihrer hohen Populationswachstumsraten und ihrer hohen Futterkonzentrationen für Null-Populationswachstum wurde *Synchaeta pectinata* als "r - Strategie" aufgefaßt (Walz 1995). Vermutlich verleitete dies Green (1998) zu seiner Annahme, daß *Synchaeta* konstant *minimale* Eigrößen produzieren müßte. Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigten jedoch, daß das Gegenteil der Fall ist.

Zum Test der Hypothese, daß der Reproduktionsaufwand bei niedrigen Futterkonzentrationen ansteigt, gibt es meines Wissens noch keine experimentellen Studien. Die Schwierigkeit liegt in der Tatsache, daß bei hohen Futterkonzentrationen die individuell verfügbare Energie zunimmt. Daher sind hier die meisten Maße für den Reproduktionsaufwand unge-

eignet, denn diese messen eher die Menge der Energie, die in Reproduktion gesteckt wird, und nicht den Anteil (z.B. Gelegegröße/Größe bei der ersten Reproduktion bei iteroparen Organismen). In ihrer Freilandstudie über das Reproduktionsverhalten von *Liasis fuscus* (Australische Wasser-Python) umgingen Madsen & Shine (1999) dieses Problem durch die Verwendung eines "body condition index" (= Abweichung einzelner Tiere von der In-transformierten Länge/Gewicht-Gerade). Der "body condition index" ist, wie die Größe des Ovariums bei *Synchaeta*, ein Maß für die augenblicklich verfügbare Energie. Madsen & Shine (1999) konnten zeigen, daß *Liasis* in Jahren niedriger Ressourcenabundanz (Ratten) im Durchschnitt bei einem niedrigeren "body condition index" reproduzierten als in Jahren hoher Ressourcenabundanz. Durch Markierung einzelner Individuen konnten sie sicherstellen, daß dieses Muster aufgrund eines individuell plastischen Reproduktionsverhaltens und nicht durch Änderungen in der Häufigkeit bestimmter Genotypen zustande kam. Die Studie von Madsen & Shine (1999) ist jedoch rein deskriptiv, d.h. andere beeinflussende Faktoren können nicht ausgeschlossen werden. Ferner war die Variabilität der Ressourcenabundanz durch die Schwankungen der Rattenpopulationen während der Freilanduntersuchung extern vorgegeben.

Die Hypothese, daß *Synchaeta* ihren Reproduktionsaufwand bei niedrigeren Futterkonzentrationen erhöhen, konnte bestätigt werden. Bei dem Life-table-Experiment (2.2.4.5, **Abb. 10a**) könnte man jedoch einwenden, daß die Tiere, die einen hohem Reproduktionsaufwand zeigten auch eine geringere *Körpergröße* hatten (da sie bei niedrigen Futterkonzentrationen aufgewachsen waren). Folglich konnten sie nicht ebenso große Ovarien wie die bei höheren Futterkonzentrationen kultivierten Tiere erreichen. Bei einer konstanten Eiggröße wäre ein höherer Reproduktionsaufwand die unausweichliche Folge. Es ist sicherlich richtig, daß die maximale Größe des Ovariums letztendlich durch die Körpergröße der Tiere eingeschränkt wird. Dieser Mechanismus kann jedoch nicht für das beobachtete Muster des Reproduktionsaufwands verantwortlich sein. Erstens erreichten *Synchaeta*, die bei hohen Futterkonzentrationen kultiviert wurden, eine Ovariumgröße von bis zu 30% des Körpervolumens, während die bei 0.1 und 0.2 mg C l⁻¹ kultivierten Tiere nur 12 bzw. 22% erreichten. Zweitens zeigten auch Tiere, die in ihrer juvenilen Phase bei konstanten Futterkonzentrationen aufgewachsen waren (und somit die gleiche Körpergröße hatten), einen Anstieg des Reproduktionsaufwands bei niedrigen Futterkonzentrationen. Auch die Ergebnisse der Freilandmessungen sind in Einklang mit der Hypothese. Die Berechnung des Reproduktionsaufwands stützte sich hier allerdings

auf die Annahme, daß sich die meisten Tiere bei der vorherrschenden "mittleren Ovariumgröße" fortpflanzten. Obwohl diese Erklärung naheliegend ist, gibt es keinen Beweis für ihre Gültigkeit da Messungen zu individueller Reproduktion nicht möglich waren.

Insgesamt läßt sich die Reproduktionsweise von *Synchaeta* wie folgt beschreiben. Die abgelegten Eier haben eine konstante Größe. Ein hoher Reproduktionsaufwand (Verhältnis von Eigröße zur Größe des Ovariums vor der Eiablage) ist dadurch charakterisiert, daß ein Ei früh (im Zyklus der Regeneration der Ovariumgröße) abgelegt wurde. Ein hoher Reproduktionsaufwand resultiert somit in einer geringen Ovariumgröße direkt nach der Reproduktion

2.4.4 Kosten eines hohen Reproduktionsaufwands

Lebenszyklus-Modelle zum optimalen Reproduktionsaufwand gehen von der Annahme aus, daß es einen Konflikt ("trade-off") zwischen gegenwärtiger und zukünftiger Reproduktion gibt. Verschiedene Ergebnisse dieser Arbeit zeigten, daß ein hoher Reproduktionsaufwand bei niedrigen Futterkonzentrationen tatsächlich Kosten verursacht, welche die Chancen zukünftiger Reproduktion mindern können.

- 1) Die Geschwindigkeit des Ovariumwachstums war sowohl abhängig von der Futterkonzentration als auch von der gegenwärtigen Größe des Ovariums. Die Gründe für dieses nicht-lineare Ovariumwachstum sind unbekannt, es wäre allerdings denkbar, daß Transportprozesse an den Membranen des Vitellariums dafür verantwortlich sind. Die größere Oberfläche des Vitellariums bei großen Ovarien könnte mehr Transportproteine beherbergen. Daher könnten aus der Nahrung resorbierte Stoffe schneller vom Pseudocöl ins Vitellarium transportiert werden. Eine Konsequenz des nicht-linearen Ovariumwachstums ist, daß ein hoher Reproduktionsaufwand ein kleines, langsam wachsendes Ovarium zur Folge hat.
- 2) Tiere, die über längere Zeit kein Futter bekamen, resorbierten Material aus ihrem Ovarium. Je größer das Ovarium zu Beginn der Hungerperiode war, desto länger konnten die Tiere überleben, vorausgesetzt sie produzierten in dieser Zeit kein Ei. Dies macht deutlich, daß das Ovarium auch ein sehr wichtiges Speicherorgan darstellen

kann. Ein hoher Reproduktionsaufwand hat also auch eine verminderte Hungertoleranz zur Folge, was bei fluktuierenden Futterkonzentrationen ein Überlebensrisiko darstellt.

- 3) Der höchste Reproduktionsaufwand war bei 0.1 mg C l^{-1} zu verzeichnen. Bei dieser Futterkonzentration war die Lebenserwartung der reproduktiven Tiere geringer als die der nicht-reproduktiven Tiere. Die meisten starben kurze Zeit nach der Reproduktion. Ein besonders hoher Reproduktionsaufwand (~ 1) kann also den unmittelbaren Tod zur Folge haben. Dies war auch die Annahme in vielen Lebenszyklus-Modellen.

2.4.5 Sind die für *Synchaeta pectinata* gefundenen Allokationsmuster Anpassungen an eine Umwelt mit stochastisch fluktuierenden Ressourcen?

Lebenszyklus-Strategien können als adaptiv bezeichnet werden wenn sie die Fitneß eines Genotyps maximieren. Das am häufigsten verwendete Maß für Fitneß ist die Populationswachstumsrate "r" (Fisher 1930). Dieses Maß gilt allerdings nur unter konstanten Umweltbedingungen. In einer stochastischen Umwelt ist der geometrische Mittelwert des Populations-Multiplikators λ ($= e^r$), im folgenden als "geometrische mittlere Fitneß" (GMF) bezeichnet, das geeignetere Maß für Fitneß (Cohen 1966). In der Literatur wird die GMF oft in zwei Komponenten unterteilt (z.B. Roff 1992):

$$GMF \cong AMF - \frac{1}{2} \frac{\text{Varianz}}{AMF}$$

wobei *AMF* das arithmetische Mittel von λ darstellt. Fitneß kann daher maximiert werden indem das arithmetische Mittel erhöht bzw. die Varianz reduziert wird. Strategien welche die Varianz reduzieren, werden als "bet hedging strategies" bezeichnet (Slatkin 1974). Diese können sowohl "Risikovermeidung" als auch "Risikostreuung" umfassen (Yoshimura & Clark 1991). Yoshimura & Clark (1991) formulierten das GMF-Prinzip auf der Ebene von Individuen und kamen zu dem Schluß, daß Entscheidungen (im Lebenszyklus, Verhalten) von Individuen hauptsächlich auf die ungünstigsten Umweltbedingungen ("worst case") ausgerichtet sein sollten. Daher würde deren Verhalten unter den meisten beobachtbaren Umweltbedingungen als suboptimal erscheinen. Unter extrem ungünstigen Umweltbedingungen, würde es allerdings einen deutlichen Vorteil gegenüber alternativen Strategien bedeuten und daher das Fortbestehen des Genotyps sichern.

Synchaeta produzierte bei hohen Futterkonzentrationen ebenso große Nachkommen wie bei niedrigen Futterkonzentrationen. Nach Lebenszyklus-Modellen, die von konstanten Umweltbedingungen ausgehen, ist diese Verhaltensweise suboptimal. Solche Modelle nehmen allerdings an, daß die Tiere die gegenwärtigen Futterkonzentrationen als die Bedingungen auffassen können, denen auch ihre Nachkommen ausgesetzt sein werden. Solche Verhältnisse sind für planktische Lebensräume eher unwahrscheinlich, da sich die Futterbedingungen sehr schnell und oft auf unvorhersehbare Weise ändern können. Cryptomonaden, die Hauptnahrung von *Synchaeta*, zeigen sehr starke zeitliche und räumliche Fluktuationen in ihrer Abundanz (Steward & Wetzel 1986). Die konstante Produktion von großen Nachkommen könnte daher als Risikovermeidungsstrategie aufgefaßt werden.

Die Tatsache, daß *Synchaeta* bei niedrigen Futterkonzentrationen den Reproduktionsaufwand erhöhte, mag angesichts der hohen Kosten zunächst verwundern. So war jede Reproduktion mit einem erhöhten Mortalitätsrisiko für das adulte Tier verbunden. Im extremsten Fall (bei 0.1 mg C l^{-1}) wurde *Synchaeta*, ein iteroparer Organismus, auf diese Weise semelpar. Ein Vorteil dieser Strategie ist, daß die adulten Weibchen so sicherstellen zumindest einen Nachkommen in ihrem Leben zu produzieren. Würden sie mit der Reproduktion abwarten so wäre die nächste Reproduktion zwar weniger "riskant", es bestünde allerdings auch die Möglichkeit, daß sie schon vorher sterben. Man könnte einwenden, daß Nachkommen die auf solch selbstmörderische Weise erzeugt wurden ebenfalls geringe Überlebenschancen haben, da die Futterkonzentrationen für einige Zeit niedrig bleiben könnten. Die Eientwicklungszeit von *Synchaeta* lag bei etwa einem Tag (bei 12°C), was in den meisten Fällen zur Überbrückung nicht ausreichen wird. Bei 4°C war die Eientwicklungszeit jedoch deutlich länger, nämlich fünf Tage (eigene Beobachtungen, siehe auch Herzig 1983). Da *Synchaeta* ihre Eier direkt ins Wasser ablegt, könnte diese Situation auch im Freiland von Bedeutung sein, denn dort würden die Eier in tiefere Schichten mit niedrigen Temperaturen absinken. Juvenile Tiere besitzen zudem eine höhere Hungertoleranz als adulte Tiere (Kirk 1997b). Durch die Produktion von Subitaneiern könnte *Synchaeta* also eine Hungerperiode von ungefähr einer Woche überbrücken. Dies würde ihnen auch ermöglichen, über längere Zeit ohne Dauereier zu existieren. Tatsächlich sind *Synchaeta*, obwohl sie nur sporadisch Populationsmaxima ausbilden, in geringer Anzahl über das ganze Jahr zu finden (z.B. Zimmermann 1974).

In jüngster Zeit wurde von einer weiteren Strategie bei *Synchaeta pectinata* berichtet, von der auch angenommen wird, daß sie die GMF maximiert (Gilbert 1995; Gilbert & Schreiber 1995; Gilbert & Schreiber 1998). Diese Autoren zeigten, daß einige *Synchaeta*-Klone bei niedrigen Futterkonzentrationen zur Produktion asexueller Dauereier, mit einer Schlupfzeit von ca. 14 Tagen (bei 20°C), befähigt sind. Einzelne Tiere stellten jedoch nie völlig auf die Produktion von Dauereiern um, sondern legten dazwischen auch normale Subitaneier. Die "Bereitschaft" einen hohen Anteil von Dauereiern abzulegen variierte zwischen Klonen (S.C. Fradkin, eingereicht). Im Schöhsee waren diese Dauereier nicht zu finden – aus allen Eiern, die während der Freilandstudie isoliert und bei 12°C inkubiert wurden, schlüpften nach einem bis zwei Tagen Jungtiere.

Es scheint also bei *Synchaeta pectinata* mehrere Möglichkeiten der Anpassung an Futterlimitation zu geben. Daher stellt sich die Frage, unter welchen Bedingungen die eine oder die andere Anpassung günstiger ist. Eine Möglichkeit wäre, daß die Art des Habitats eine Rolle spielt. Tiefe Seen besitzen ein Hypolimnion, welches auch im Sommer ein Refugium von kaltem Wasser bietet und das, wenn der See nicht stark eutrophiert ist, noch Reste von Sauerstoff enthält. Dies trifft insbesondere für den Schöhsee zu. Cryptomonaden sind zwar oft nur in niedrigen Konzentrationen vorhanden, fehlen jedoch selten völlig (Steward & Wetzel 1986). Unter diesen Umständen könnten *Synchaeta* also auch mit Subitaneiern ganzjährig fortbestehen. Bei flachen Seen wäre dies aufgrund der hohen Temperaturen im Sommer nicht möglich und die Produktion von asexuellen Dauereiern sollte daher vorteilhaft sein. Zur Klärung der Frage, ob es eine derartige "lokale Anpassung" bei *Synchaeta pectinata* gibt, wären weitere Freilandstudien nötig.

3 Ressourcenlimitation bei Populationen: Konkurrenz bei verschiedenen Temperaturen

3.1 Einleitung

Die mechanistische Konkurrenztheorie (Tilman 1982) erlaubt Vorhersagen zum Verlauf einer Konkurrenzsituation, beispielsweise, wenn zwei Konsumenten um dieselbe limitierende Ressource konkurrieren. In diesem Fall gewinnt, laut Theorie, der Konsument, der am wenigsten Ressourcen für den Erhalt einer Population benötigt. Dieses Maß für Konkurrenzstärke wird üblicherweise als R^* (= Ressourcenkonzentration, die zum Erhalt einer Gleichgewichtspopulation benötigt wird) bezeichnet. Sie läßt sich aus Messungen an isolierten Populationen ableiten (**Abb. 15**).

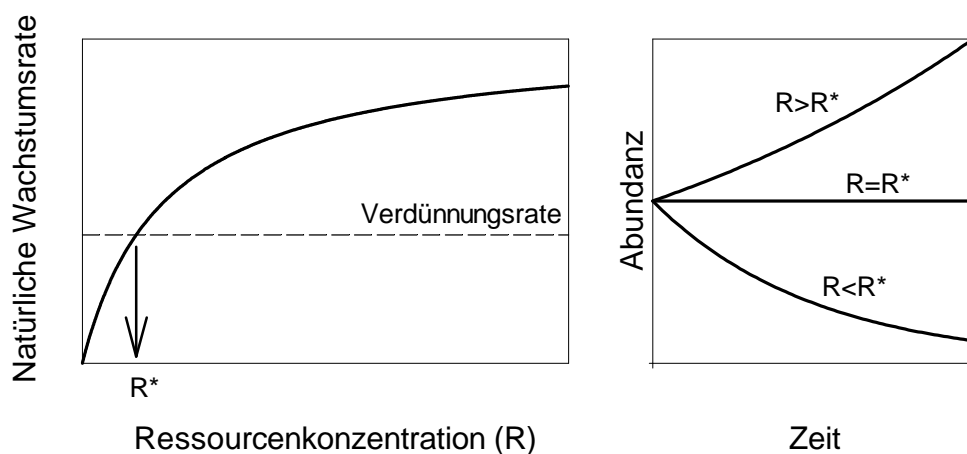


Abb. 15: Das Monod-Modell für ressourcen-limitiertes Populationswachstum. Rechts: Wachstumsrate des Konsumenten in Abhängigkeit von der Ressourcenkonzentration. Links: Zeitliche Veränderung der Abundanz des Konsumenten bei verschiedenen Ressourcenkonzentrationen. Nähere Erläuterungen, siehe Text.

Üblicherweise bezog man sich dabei auf Systeme in denen die Konkurrenten mit einer bestimmten Verdünnungsrate abgeerntet wurden (z.B. Chemostaten oder semi-kontinuierliche Kulturen). Diese Verdünnungsrate simuliert eine zusätzliche Mortalität, welche natürliche Populationen z.B. durch Prädatoren erfahren könnten. In einer prädatoren-freien Umgebung hingegen, ist diese Verdünnungsrate gleich null und die Populationen streben

auf ein Gleichgewicht zu, bei dem sie nur Verluste durch interne Mortalitätsfaktoren (= Altersmortalität) ausgleichen müssen. Die hier erreichte Gleichgewichtskonzentration R^* ist erheblich niedriger als im Fall eines Aberntens und die Individuen sind dementsprechend "näher am Hungertod". Bei heterotrophen Organismen wird diese Gleichgewichtskonzentration auch als "Futterschwelle" ("treshold food level") bezeichnet⁶. In der vorliegenden Arbeit wird die Futterschwelle durch eine bestimmte Konzentration der Alge *Cryptomonas erosa* repräsentiert (gemessen in mg C l^{-1} bzw. Zellen ml^{-1}).

In diesem Abschnitt sollten der Einfluß der Temperatur auf die Futterschwellen zweier Rotatorien und die damit verbundenen Veränderungen in der Konkurrenzstärke untersucht werden. Bei vielen Tierarten gibt es geographische oder saisonale Abundanzmuster, welche auf unterschiedliche Temperaturpräferenzen schließen lassen. Auch für Rotatorien sind derartige Korrelationen beschrieben worden. So wurden maximale Abundanzen von *Synchaeta pectinata* bei 12°C und von *Brachionus calyciflorus* bei 18°C gefunden (Berzins & Pejler 1989; Mikschi 1989). Für dieses Abundanzmuster könnten viele, mit der Temperatur korrelierte Faktoren verantwortlich sein. In planktischen Lebensräumen sind die beiden wichtigsten Faktoren Prädation und Ressourcenlimitation (Gliwicz 1985). Es wäre zum Beispiel denkbar, daß beide Arten in ihrer "Optimaltemperatur" deshalb abundant sind, weil sie hier besonders konkurrenzstark sind. Diese Spezialisierung würde eine besonders effiziente Ressourcennutzung im Bereich der "Optimaltemperatur" erfordern und hätte eine verringerte Konkurrenzstärke in anderen Temperaturbereichen zur Folge. Es wurde daher die Hypothese getestet, daß die "Kalt-Wasser-Art" *Synchaeta pectinata* bei tiefen Temperaturen eine niedrigere Futterschwelle als die "Warm-Wasser-Art" *Brachionus calyciflorus* hat und somit konkurrenzstärker ist. Der umgekehrte Fall wurde für hohe Temperaturen erwartet. Zur Überprüfung dieser Hypothese wurden ökophysiologische Messungen beider Arten in Einzelkultur sowie Konkurrenzexperimente durchgeführt.

⁶ In der Literatur findet sich noch eine weitere Definition, welche sich auf die Futterschwelle von Individuen bezieht. Diese wird als " C_0 " bezeichnet und entspricht der Futterkonzentration, bei der die Verluste durch Respiration gerade durch Assimilation ausgeglichen werden (Lampert 1977).

3.2 Material und Methoden

3.2.1 Populationswachstum bei verschiedenen Temperaturen

In diesem Experiment wurden für beide Rotatorien, *Brachionus calyciflorus* und *Synchaeta pectinata*, Messungen des Populationswachstums bei verschiedenen Temperaturen und verschiedenen Futterkonzentrationen durchgeführt. Die experimentellen Manipulationen umfaßten Futterkonzentrationen von $0.075 \text{ mg C l}^{-1}$ bis 3 mg C l^{-1} bei fünf verschiedenen Temperaturen (12, 16, 20, 24, 28°C). Vor den Experimenten wurden alle Versuchspopulationen für mindestens zwei Wochen bei hohen Futterkonzentrationen (3 mg C l^{-1}) an die unterschiedlichen Temperaturen akklimatisiert.

In den Experimenten wurden die Rotatorien in 100 ml Reagenzgläsern, welche mit Parafilm® (American Can Co.) verschlossen und rotierend auf "Plankton-wheels" gelagert wurden, kultiviert. Die Futtersuspensionen wurden täglich durch vorsichtiges Filtrieren über ein $30\text{-}\mu\text{m}$ -Planktonnetz ausgetauscht. Die Dauer eines Experiments betrug 7-8 Tage. Während der ersten 3-4 Tage konnten sich die Versuchspopulationen, bei Populationsdichten $< 2 \text{ Ind. ml}^{-1}$, auf die verschiedenen Futterkonzentrationen einstellen. In den folgenden 3-4 Tagen wurden die Populationswachstumsraten bestimmt. Dazu wurden pro Replikat 50-100 Tiere (je nach erwartetem Populationswachstum) aus den akklimatisierten Populationen entnommen und in frische Reagenzgläser überführt. In den darauffolgenden Tagen wurde aus jedem Reagenzglas ca. 40 ml Probe, inklusive der darin enthaltenen Rotatorien, entnommen, mit Lugol'scher Lösung fixiert, in 50-ml-Utermöhl-Kammern überführt und nach Sedimentation mit einem umgekehrten Mikroskop ausgezählt (für eine nähere Beschreibung der Methode siehe Seale *et al.* 1993). Bei sehr langsamem Populationswachstum (niedrige Futterkonzentrationen + niedrige Temperaturen) wurden diese Messungen nur alle zwei Tage durchgeführt. Aus der Zu- bzw. Abnahme der Abundanzen zwischen den Probenahmen wurde unter Annahme exponentiellen Wachstums die natürliche Wachstumsrate berechnet. Die "Futterschwelle" war definiert als der Schnittpunkt der Regressionsgerade durch die Wachstumsraten im ansteigenden Bereich der "numerical response" (Populationswachstumsrate gegen Futterkonzentration aufgetragen) mit der x-Achse. Als Maß für die Streuung der Futterschwellen wurden die "95%-fiducial limits" nach Draper & Smith (1980) berechnet (diese entsprechen den Schnittpunkten der 95%-Konfidenzintervalle der Regressionsgeraden mit der x-Achse). Unterschiede zwischen den

Werten zweier Futterschwellen wurden als signifikant betrachtet, wenn sich deren "fiducial limits" nicht überlappten.

In Vortests (bei 20°C) zeigten sich keine Unterschiede zwischen den Messungen mit der oben beschriebenen Methode und denen, mit herkömmlichen Kulturmethode (z.B. Rothhaupt 1990c; Stemberger & Gilbert 1985). Im Laufe der Experimente stellte sich jedoch heraus, daß vor allem bei niedrigen Temperaturen die Wachstumsraten von *Synchaeta* mit dieser Methode unterschätzt wurden. Dies lag vermutlich daran, daß einzelne Subitaneier bei den Filtrationen verlorengegangen waren: die ins Medium abgelegten Eier von *Synchaeta* klebten häufig an den Wänden der Kulturgefäße; es ist anzunehmen, daß sich dieser Effekt bei niedrigen Temperaturen (= lange Eientwicklungszeiten) stärker auswirkte. Daher war es nötig, *Synchaeta* mit einer anderen Methode zu kultivieren. Es wurde die Methode nach Stemberger & Gilbert (1985) verwendet, bei der die Tiere in 8-ml-Gewebekulturplatten kultiviert, und einzeln mit Glaspipetten umgesetzt werden. Um starkes Grazing zu vermeiden, wurden nicht mehr als 30 Tiere pro Fach kultiviert. Falls nötig, wurden die Abundanzen der Tiere unter Beibehaltung der bis dahin erreichten Altersstruktur (= relative Anteile von Eiern, Juvenilen und Adulten) reduziert.

3.2.2 Ingestionsraten bei verschiedenen Temperaturen

Für beide Rotatorienarten wurden die Ingestionsraten in Abhängigkeit von der Futterkonzentration ("functional response") bei den Temperaturen 12°C und 20°C bestimmt. Dazu wurde die "Zellzählmethode" verwendet, bei der Tiere für mehrere Stunden in ein kleines Volumen mit Algensuspension gesetzt wurden und anschließend, aus den Differenzen der Algenkonzentrationen zwischen den Gefäßen mit Tieren und den Kontrollen, Filtrier- und Ingestionsraten berechnet wurden. Futtersuspensionen mit *Cryptomonas*-Konzentrationen von 0.1 bis 1 mg C l⁻¹ wurden in Gewebekulturschalen zu je 8 ml bereitgestellt. Die Anzahl der eingesetzten Tiere war abhängig von den ungefähr erwarteten Ingestionsraten und wurde in mehreren Vortests auf die unterschiedlichen Kombinationen abgestimmt. Sie reichte von vier Tieren (*Brachionus*, 20°C, 0.1 mg C l⁻¹) bis zu 160 Tieren (*Synchaeta*, 12°C, 1 mg C l⁻¹). Die Inkubationszeit betrug 12 Stunden. Die Konzentrationen von *Cryptomonas*, vor und nach der Messung, wurden mit einem Partikelzählgerät (CASY) bestimmt (Meßbereich: 8-15 µm kugeläquivalenter Partikeldurchmesser). Die Filtrier- und Ingestionsrate F wurde nach der Formel von Gauld (1951) berechnet:

$$F = v \frac{(\ln C_0 - \ln C_t)}{t}$$

wobei:

- v = Wasservolumen pro Tier
- C_0 = Konzentration der Algen in den Kontrollen
- C_t = Konzentration der Algen in den Versuchsgefäßen
- t = Inkubationszeit

Die Ingestionsraten f wurden aus den Filtrieraten nach der Formel $f = F \cdot C_m$ berechnet, wobei C_m die mittlere Futterkonzentration im Versuchszeitraum war (berechnet für exponentielle Abnahme).

Um die Temperaturabhängigkeit der Ingestionsraten von *Brachionus* und *Synchaeta* ausführlicher zu charakterisieren, wurde in einem zusätzlichen Experiment, bei einer konstanten Futterkonzentration von $0.328 \text{ mg C l}^{-1}$ (= 1500 Zellen ml^{-1}), die Temperatur über einen größeren Bereich variiert (8, 10, 12, 16, 20, 24°C).

3.2.3 Hungertoleranz bei verschiedenen Temperaturen

Zur Bestimmung der Temperaturabhängigkeit der Hungertoleranz (= durchschnittliche Zeit bis zum Hungertod) wurden Kohorten von adulten *Synchaeta* bzw. *Brachionus* bei verschiedenen Temperaturen (12, 16, 20, 24 °C) in futterfreies Medium eingesetzt. Jede Kohorte bestand aus 24 Tieren, die innerhalb eines 24-h-Intervalles geschlüpft waren. Danach wurde in 12-h-Intervallen das Überleben jedes einzelnen Tieres protokolliert. Für *Brachionus* konnten nur die Hungertoleranzen bei 12, 16 und 20°C ermittelt werden, da die Population bei 24°C kurz vor dem Experiment ausgestorben war.

3.2.4 Test auf allelopathische Effekte

Für den Test auf allelopathische Effekte wurden die Populationswachstumsraten von *Synchaeta pectinata* und *Brachionus calyciflorus* in Hälterungswasser der eigenen bzw. der anderen Art (= konditioniertes Medium) bestimmt. Je drei Populationen (Startdichte: 10 Ind. ml^{-1}) wurden bei 12°C und $0.328 \text{ mg C l}^{-1}$ in *Brachionus*-konditioniertem,

Synchaeta-konditioniertem und unkonditioniertem Medium (Kontrolle) eine Woche lang kultiviert, täglich umgesetzt und gezählt. Die konditionierten Medien wurden aus semi-kontinuierlichen Kulturen beider Arten im "steady state" entnommen (0.328 mg C l⁻¹, vollständiger Austausch der Futtersuspension alle 24 h) und mit 0.2-µm-Celluloseacetat-Filtern partikelfrei filtriert. Um durch die Filtration hervorgerufene Effekte auszugleichen, wurde das Kontrollmedium ebenfalls filtriert.

3.2.5 Theoretische Vorhersagen nach der mechanistischen Konkurrenztheorie

Aus den experimentellen Daten der Wachstumsraten- und Ingestionsraten-Bestimmungen konnten theoretische Vorhersagen zum zeitlichen Verlauf der Ressourcenkonkurrenz zwischen *Synchaeta* und *Brachionus* gemacht werden. Dazu wurde ein Konkurrenzmodell für zwei Konsumenten und eine gemeinsame Ressource verwendet. Es bestand aus drei Differentialgleichungen:

$$\frac{dN_1}{N_1 dt} = \frac{r_{\max 1} (S - S_{01})}{(K_{s1} + S - S_{01})} - D_{pred}$$

$$\frac{dN_2}{N_2 dt} = \frac{r_{\max 2} (S - S_{02})}{(K_{s2} + S - S_{02})} - D_{pred}$$

$$\frac{dS}{dt} = D_{prey} (S_V - S) - \left(\frac{N_1 \cdot f_{\max 1} \cdot S}{K_{F1} + S} \right) - \left(\frac{N_2 \cdot f_{\max 2} \cdot S}{K_{F2} + S} \right)$$

wobei: N = Konzentration der Konsumenten

S = Konzentration der Ressource

r_{\max} = maximale Wachstumsrate des Konsumenten

K_s = Halbsättigungskonstante für Wachstum

S_0 = kritische Ressourcenkonzentration

D_{pred} = Verdünnungsrate der Konsumenten

f_{\max} = maximale Ingestionsrate der Konsumenten

K_F = Halbsättigungskonstante für Konsum

D_{prey} = Verdünnungsrate der Ressource

Dieses Modell entspricht im wesentlichen dem Monod-Modell für zwei Konsumenten und eine Ressource, wie es bei der Modellierung von Konkurrenz zwischen Algen Verwendung findet (z.B. Grover 1990). Ressourcenkonsum und Wachstum sind hier allerdings nicht durch den Ertragskoeffizienten Y miteinander verknüpft, sondern werden durch zwei separate Sättigungsfunktionen ("functional response" und "numerical response") repräsentiert. Ferner enthält die "numerical response" den zusätzlichen Parameter S_0 (kritische Ressourcenkonzentration). Die Differentialgleichungen wurden mit der "Methode nach Euler" numerisch gelöst (Schrittweite: 0.1 d).

3.2.6 Konkurrenzexperimente

Zur Überprüfung der Hypothese, daß die "Kaltwasser-Art" *Synchaeta pectinata* bei tiefen Temperaturen (12°C) die "Warmwasser-Art" *Brachionus calyciflorus* verdrängen kann (und umgekehrt bei 20°C), wurden zwei Konkurrenzexperimente durchgeführt. Im Idealfall würde man für einen solchen Test kontinuierliche Kultursysteme benutzen, bei denen die Algen ständig mit einer konstanten Rate, entweder durch Peristaltikpumpen oder aufgrund eines konstanten Überdrucks im Vorratsgefäß (Siphonprinzip), nachgeliefert werden. In solchen Systemen (Durchflußsysteme, Chemostaten) stellt sich theoretisch nach einiger Zeit ein Gleichgewicht zwischen Konsum und Nachlieferung von Algen ein (konstante Restalgendichte). Chemostaten sind zur Überprüfung dieser Hypothese allerdings nicht geeignet, da bei ihnen die Restalgendichte durch die Anwesenheit von hohen Mengen an Detritus bzw. Bakterien verfälscht wird (Rothhaupt 1988b). Eine Kultivierung in Durchflußsystemen (wie z.B. Kreuzer & Lampert 1999), bei denen nur die Algen ausgetauscht, die Tiere jedoch durch eine Gaze zurückgehalten werden, war aufgrund mehrerer technischer Schwierigkeiten ebenfalls nicht möglich. Daher wurden die Konkurrenzexperimente in semi-kontinuierlichen Systemen durchgeführt. Die beiden Konkurrenzexperimente unterscheiden sich im wesentlichen in der Länge der Intervalle, mit denen die Futteralgen nachgeliefert wurden. Bei beiden Experimenten war die Futterkonzentration der Vorratslösung $0.328 \text{ mg C l}^{-1}$ (entspricht $1500 \text{ Zellen ml}^{-1}$). Die Populationsdichte der Tiere zu Beginn war 1 Ind. ml^{-1} .

3.2.6.1 Konkurrenzexperiment Nr.1

Beim ersten Konkurrenzexperiment wurden die Populationen in Gewebekulturschalen gehältert (8 ml Medium pro Population). Hier wurde die gesamte Population alle 48 h in frische Futtersuspension gesetzt ($D_{prey} \sim 0.5 \text{ d}^{-1}$). Die Populationsgrößen wurden jeweils durch Lebendzählungen erfaßt ($D_{pred} = 0.0 \text{ d}^{-1}$). Die getesteten Temperaturen waren 12°C und 20°C.

3.2.6.2 Konkurrenzexperiment Nr.2

Beim zweiten Konkurrenzexperiment wurde alle acht Stunden 1/3 des Kulturmediums ausgetauscht ($D_{prey} \sim 1 \text{ d}^{-1}$). Zur Bestimmung der Abundanzen der Tiere wurden täglich Stichproben (50 ml aus 1100 ml Gesamtvolumen) aus den Kulturgefäßen entnommen, so daß $D_{pred} \sim 0.05 \text{ d}^{-1}$ war. Wegen des hohen Arbeitsaufwands konnte nur die Konkurrenz bei 12°C überprüft werden. Aufgrund der starken Überlegenheit von *Brachionus* bei Konkurrenzexperiment Nr.1 (siehe Ergebnisse) verlagerte sich die Fragestellung bei Konkurrenzexperiment Nr.2 allerdings auch in die Richtung, ob *Synchaeta* bei der tiefen Temperatur unter etwas "kontinuierlicheren" Futterbedingungen in der Lage war, *Brachionus* durch exploitative Konkurrenz zu verdrängen.

3.3 Ergebnisse

3.3.1 Populationswachstum bei verschiedenen Temperaturen

Im Gegensatz zu *Brachionus* konnte *Synchaeta* nicht bei 28°C kultiviert werden. Selbst bei einer Futterkonzentration von 3 mg C l⁻¹ starben die Populationen nach kurzer Zeit aus. Bei einer Futterkonzentration von 1 mg C l⁻¹ stieg die Populationswachstumsrate von *Brachionus* stark mit der Temperatur an, wohingegen die von *Synchaeta* nur unwesentlich zunahm (Abb. 16). Bei beiden Arten nahmen die Wachstumsraten bei den höchsten Temperaturen (28°C bzw. 24°C) wieder leicht ab. Diese Abnahme war bei *Synchaeta* jedoch nicht signifikant ($t=1.902$, $P>0.05$).

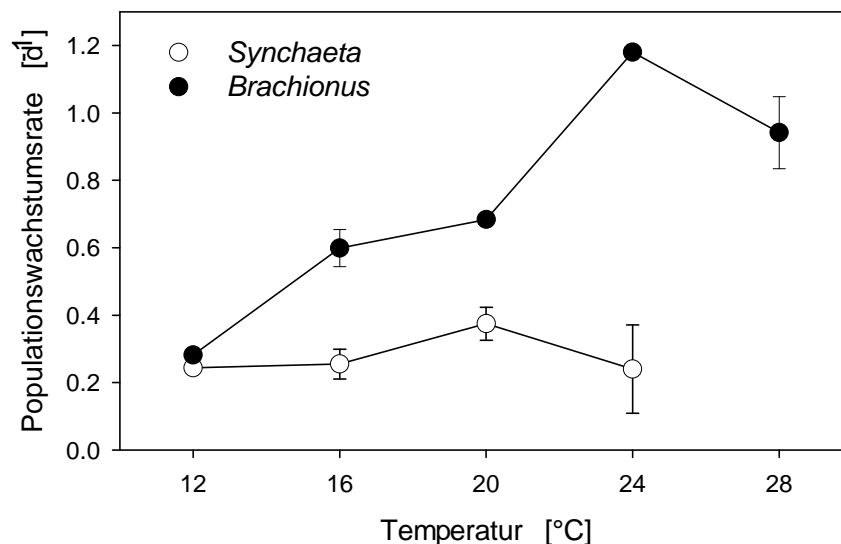


Abb. 16: Populationswachstumsraten von *Synchaeta pectinata* (Kreise) und *Brachionus calyciflorus* (Punkte) bei verschiedenen Temperaturen und einer hohen Futterkonzentrationen (1 mg C l⁻¹). Mittelwerte und Standardabweichungen.

In der Temperaturabhängigkeit der Futterschwelle gab es deutliche Unterschiede zwischen *Synchaeta* und *Brachionus* (Abb. 17 und Abb. 18). Während die Futterschwelle bei *Synchaeta* mit der Temperatur stark anstieg, war sie bei *Brachionus* nahezu unbeeinflusst. Dieser Unterschied war auch in den Wachstumsraten bei etwas höheren Futterkonzentrationen erkennbar. Die verbindende Linie zwischen den Futterschwellen (Abb. 18) wird als Netto-Nullwachstums-Isolinie ("zero net growth isocline" ZNGI, nach Tilman 1982) bezeichnet. Entlang des in diesem Experiment getesteten Temperatur-Gradienten kam es

zu einer Überschneidung der Netto-Nullwachstums-Isolinien von *Synchaeta* und *Brachionus* (bei $\sim 16^\circ\text{C}$). Oberhalb dieser Überschneidung hatte *Brachionus* die niedrigere kritische Futterkonzentration, unterhalb davon *Synchaeta*.

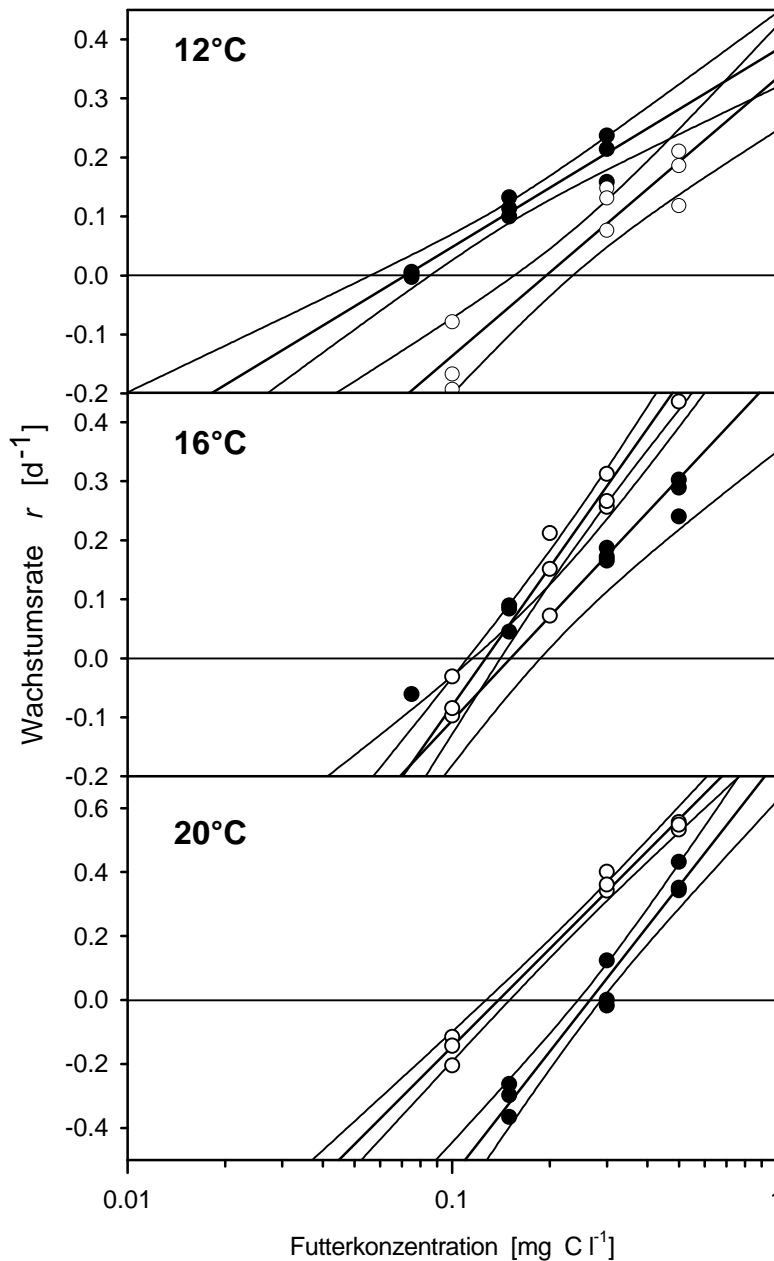


Abb. 17: Populationswachstumsraten in unmittelbarer Nähe der Futterschwellen von *Synchaeta pectinata* (Kreise) und *Brachionus calyciflorus* (Punkte) bei verschiedenen Temperaturen. Symbole repräsentieren die Wachstumsraten einzelner Versuchspopulationen. Die Linien sind lineare Regressionen und deren 95% Konfidenzintervalle. Die x-Achse ist zur besseren Übersichtlichkeit logarithmisch skaliert.

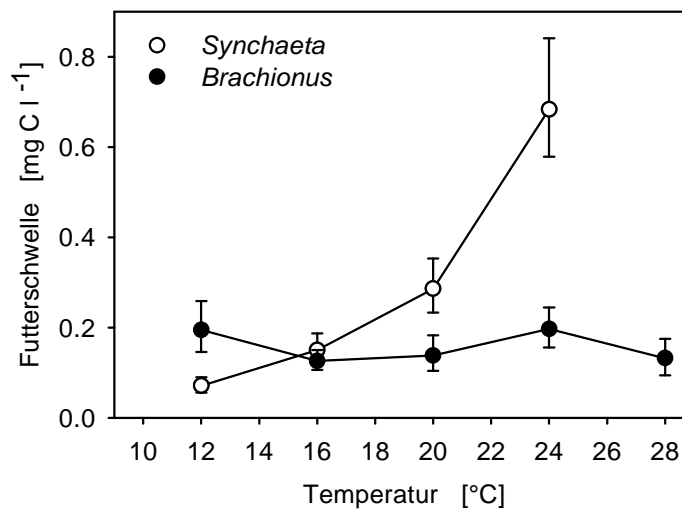


Abb. 18: Beziehung zwischen der Futterschwelle und der Temperatur bei *Synchaeta pectinata* (Kreise) und *Brachionus calyciflorus* (Punkte). Mittelwerte und 95%-"fiducial limits".

3.3.2 Ingestionsraten bei verschiedenen Temperaturen

Die Ingestionsraten von *Brachionus* stiegen stark mit der Temperatur an, wohingegen die von *Synchaeta* relativ unbeeinflusst blieben (Signifikante Interaktion in der 2-faktoriellen ANOVA, **Tab. 3** und **Abb. 19**). Sie waren bei *Brachionus* generell höher als bei *Synchaeta*. Dieser Unterschied war bei 24°C am deutlichsten (> 500%) und wurde bei den niedrigen Temperaturen geringer. Ein ähnliches Bild zeigt der Vergleich der "functional response" beider Arten bei den Temperaturen 12°C und 20°C (**Abb. 20**). Die Ingestionsraten von *Brachionus* waren hier ungefähr drei mal so hoch wie die von *Synchaeta*.

Tab. 3: Zwei-Faktor-ANOVA zu den Ingestionsraten bei verschiedenen Temperaturen in Abb. 19. Faktor 1: Spezies (*Synchaeta* oder *Brachionus*), Faktor 2: Temperatur.

	df	<i>F</i>	<i>P</i>
Spezies	1,55	431.33	<0.001
Temperatur	6,55	51.87	<0.001
Spezies × Temperatur	6,55	37.46	<0.001

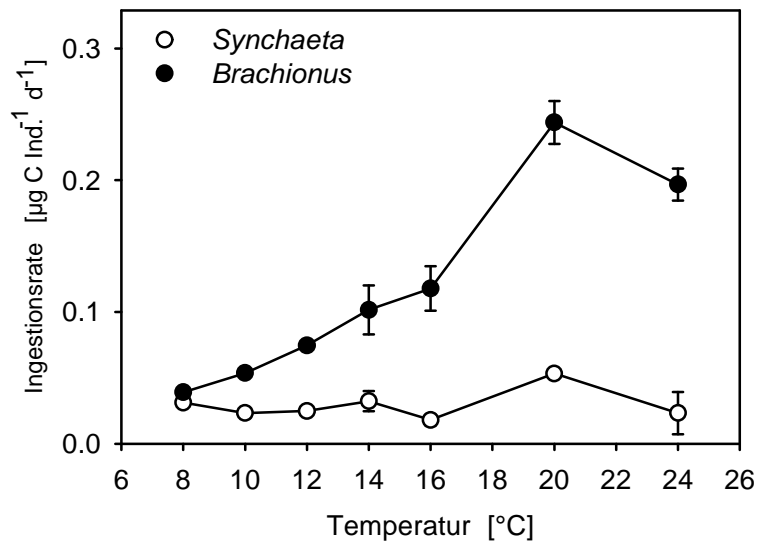


Abb. 19: Ingestionsraten von *Synchaeta pectinata* (Kreise) und *Brachionus calyciflorus* (Punkte) bei verschiedenen Temperaturen und einer Futterkonzentration von $0.328 \text{ mg C l}^{-1}$. Mittelwerte und Standardfehler.

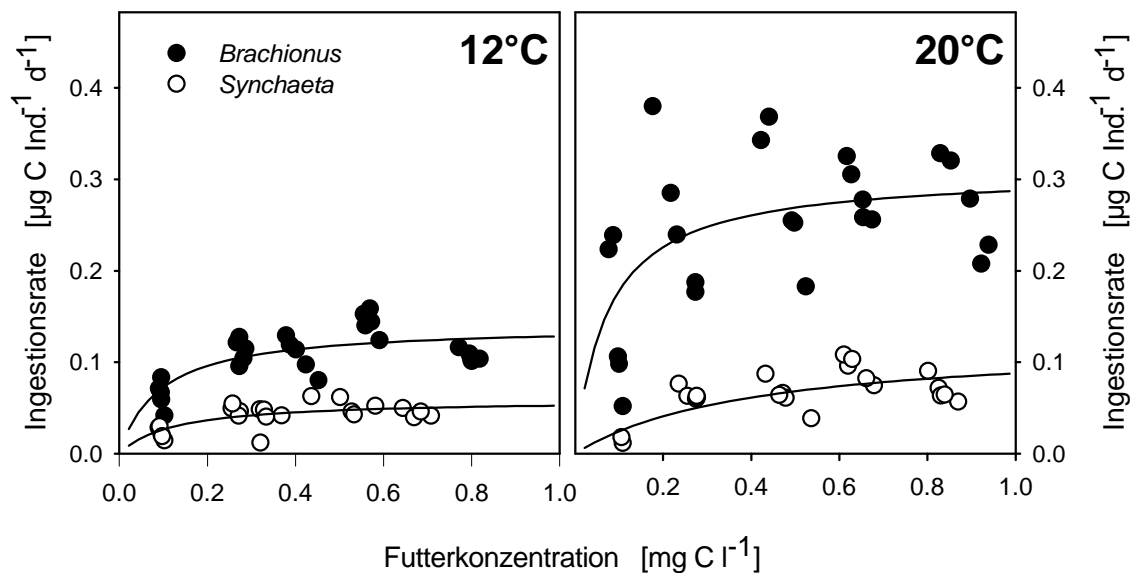


Abb. 20: Beziehung zwischen den Ingestionsraten und den Futterkonzentrationen („functional response“) von *Synchaeta pectinata* (Kreise) und *Brachionus calyciflorus* (Punkte) bei verschiedenen Temperaturen. Dargestellt sind die Meßwerte einzelner Versuchspopulationen und nicht-lineare Regressionen (Michaelis-Menten Kinetik).

3.3.3 Hungertoleranz bei verschiedenen Temperaturen

Die Hungertoleranz (= durchschnittliche Zeit bis zum Hungertod) nahm bei beiden Arten mit der Temperatur ab (**Abb. 21**). Von den Tieren der Kontrollen (1 mg C l^{-1}) überlebten jeweils 80-100% bis zum Ende (nicht abgebildet). Daher können andere Todesursachen, wie Überalterung, ausgeschlossen werden. Bei 12°C konnte *Brachionus* fast dreimal so lange hungern wie *Synchaeta*. Bei 20°C war dieser Unterschied deutlich geringer. Alle Unterschiede zwischen den beiden Arten waren signifikant (Gehan's Wilcoxon-Test für paarweise Vergleiche der Überlebenskurven, $P < 0.001$).

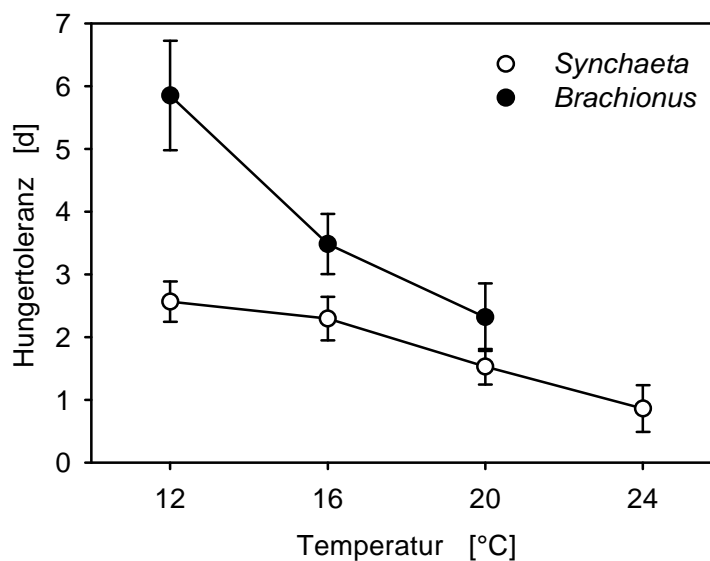


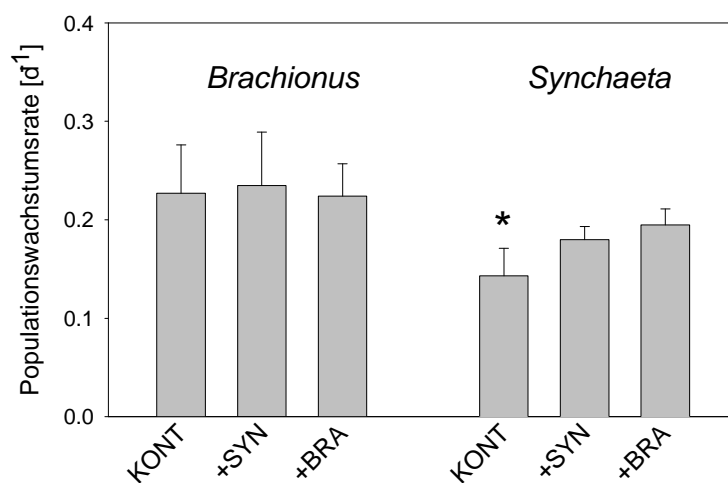
Abb. 21: Hungertoleranz (= durchschnittliche Zeit bis zum Hungertod) von *Synchaeta pectinata* (Kreise) und *Brachionus calyciflorus* (Punkte) bei verschiedenen Temperaturen. Mittelwerte und Standardabweichungen.

3.3.4 Test auf allelopathische Effekte

Es konnten keine allelopathischen Effekte nachgewiesen werden. Weder *Synchaeta* noch *Brachionus* wurden von Medium, das von der jeweils anderen Art konditioniert wurde, negativ beeinflusst. *Synchaeta* wuchs allerdings in beiden konditionierten Medien signifikant besser als in den Kontrollen (ANOVA mit anschließendem Tukey-Test $P < 0.05$; siehe **Tab. 4** und **Abb. 22**).

Tab. 4: Ein-Faktor-ANOVAs für *Synchaeta* bzw. *Brachionus* beim Test auf allelopathische Effekte.

	df	F	P
<i>Brachionus</i>	2,6	0.425	0.958
<i>Synchaeta</i>	2,6	5.31	<0.05

**Abb. 22:** Test auf allelopathische Effekte. Dargestellt sind die Messungen der Populationswachstumsrate bei $0.328 \text{ mg C l}^{-1}$ in den Kontrollen (KONT), in *Synchaeta*-konditioniertem Medium (+SYN) und in *Brachionus*-konditioniertem Medium (+BRA). Mittelwerte und Standardabweichungen.

3.3.5 Theoretische Vorhersagen nach der mechanistischen Konkurrenztheorie

Unter Verwendung der experimentell bestimmten Parameter des Populationswachstums und der individuellen Futteraufnahme beider Rotatorien (**Tab. 5**) wurden numerische Simulationen der Konkurrenz durchgeführt.

Tab. 5: Parameter des Konkurrenzmodells für *Synchaeta* und *Brachionus*. Zusammengestellt aus den Ergebnissen von 3.3.1 und 3.3.2.

	12 °C		20 °C	
	<i>Synchaeta</i>	<i>Brachionus</i>	<i>Synchaeta</i>	<i>Brachionus</i>
<u>Wachstum</u>				
r_{\max} [d ⁻¹]	0.248	0.373	0.559	0.854
K_s [mg C l ⁻¹]	0.084	0.297	0.355	0.208
S_0 [mg C l ⁻¹]	0.074	0.183	0.276	0.132
<u>Futteraufnahme</u>				
f_{\max} [µg C Ind. ⁻¹ d ⁻¹]	0.058	0.140	0.123	0.307
K_F [mg C l ⁻¹]	0.122	0.092	0.397	0.072

Die Anfangs- bzw. Rahmenbedingungen des Modells waren:

- Start-Populationsdichte beider Konkurrenten: 1 Tier ml⁻¹
- Futterkonzentration: 1500 Zellen ml⁻¹ (0.328 mg C l⁻¹)
- Verdünnungsraten: $D_{prey} = 1$ d⁻¹ (Algen), $D_{pred} = 0.05$ d⁻¹ (Tiere)

In den Simulationen wurde *Synchaeta* bei 20°C innerhalb von drei Tagen durch *Brachionus* verdrängt (**Abb. 23**). Bei 12°C war *Synchaeta* der Gewinner. Allerdings dauerte es bis zum vollständigen Konkurrenzausschluß von *Brachionus* wesentlich länger (30 Tage).

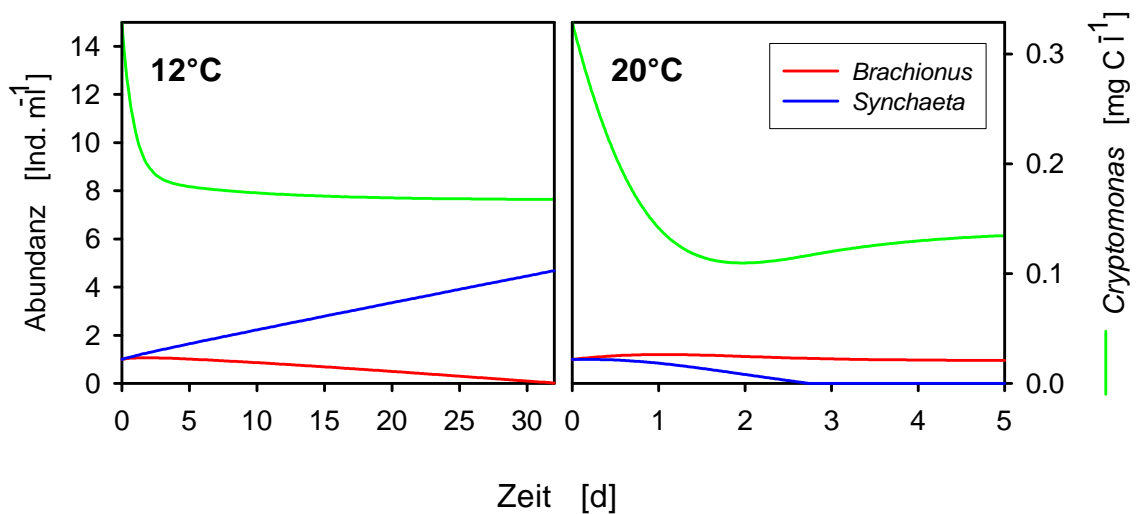


Abb. 23: Simulation der Konkurrenz zwischen *Synchaeta pectinata* (blau) und *Brachionus calyciflorus* (rot) bei 12 und 20 °C.

3.3.6 Konkurrenzexperimente

3.3.6.1 Konkurrenzexperiment Nr.1

Sowohl bei 12°C als auch bei 20°C war *Brachionus* der eindeutige Sieger des ersten Konkurrenzexperimentes (Abb. 24). Innerhalb weniger Tage wurde *Synchaeta* komplett auf den Mischansätzen verdrängt. Bei 12°C hatte *Brachionus* zwischen Tag 5 und Tag 15 in den Mischansätzen etwas niedrigere Populationsdichten als in den Kontrollen. Diese Unterschiede waren jedoch nicht signifikant (kein signifikanter *Synchaeta*-Effekt, $P > 0.05$, "repeated measures"-ANOVA). In den Kontrollen baute *Synchaeta* große und beständige Populationen auf. In den meisten Ansätzen waren die Algenkonzentrationen bereits nach wenigen Tagen, jeweils nach einem Intervall, sehr stark reduziert (nicht abgebildet). In den Mischkulturen waren nach zwei (20°C) bzw. sechs Tagen (12°C) praktisch keine Algen mehr nachweisbar.

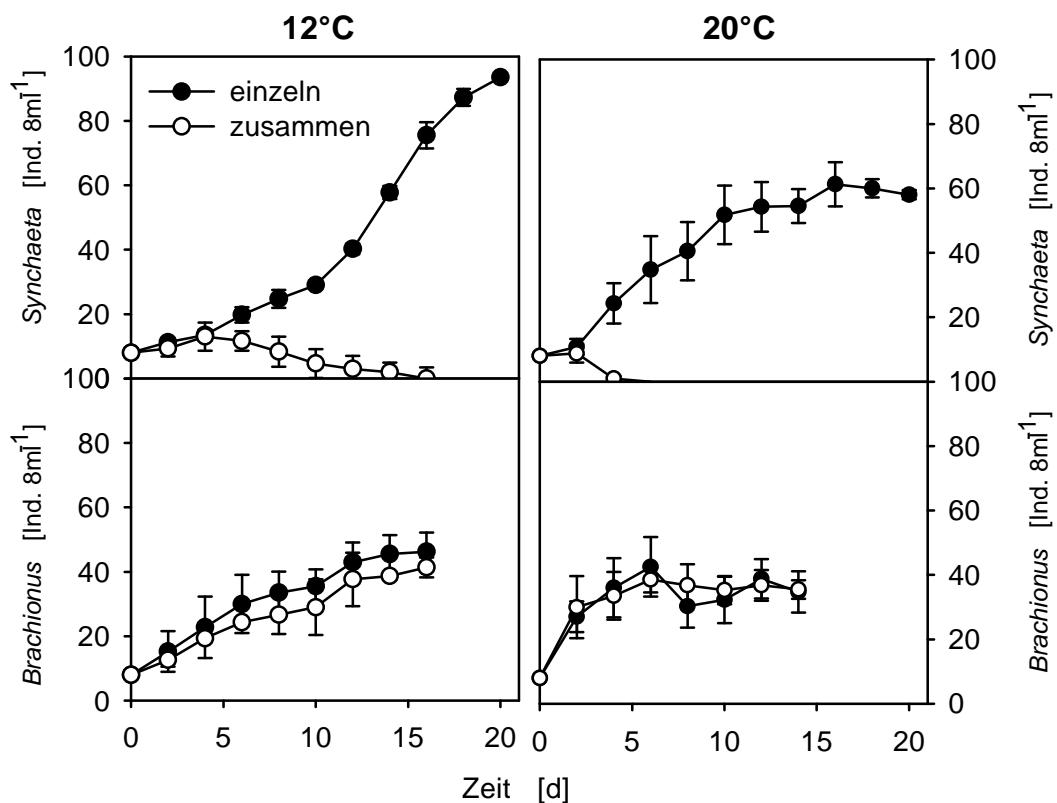


Abb. 24: Konkurrenzexperiment Nr.1: Zeitlicher Verlauf der Abundanzen von *Synchaeta pectinata* bzw. *Brachionus calyciflorus* in den Kontrollansätzen (Punkte) und in den Konkurrenzansätzen (Kreise). Mittelwerte und Standardabweichungen.

3.3.6.2 Konkurrenzexperiment Nr.2

Synchaeta konnte *Brachionus* auch im zweiten Konkurrenzexperiment bei 12°C nicht verdrängen (Abb. 25 und Abb. 26). Beide Konkurrenten koexistierten für die gesamte Dauer des Experiments. Sowohl *Synchaeta* als auch *Brachionus* bauten in den Mischansätzen niedrigere Populationen als in den Einzelansätzen⁷ auf, wurden also durch die Anwesenheit der jeweils anderen Art negativ beeinflusst ("repeated measures"-ANOVA, $P < 0.001$ bzw. $P < 0.01$, siehe Tab. 6 und Tab. 7).

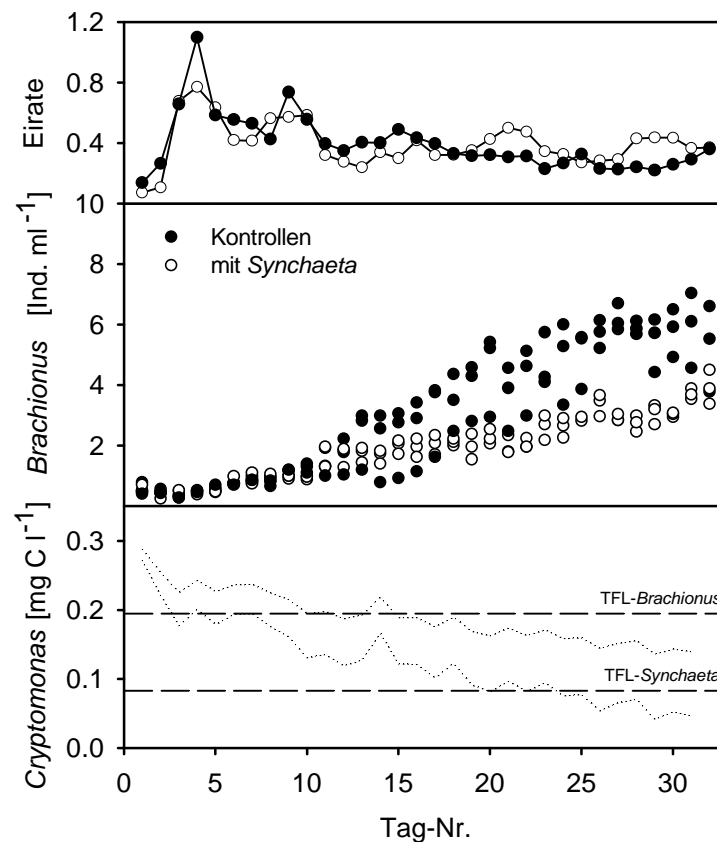


Abb. 25: Konkurrenzexperiment Nr.2: Dynamik der *Brachionus*-Populationen (Punkte = Kontrollen; Kreise = Konkurrenzansätze). Zeitlicher Verlauf der Eiraten (oben), der Abundanzen von *Brachionus* (mittig) und der maximalen bzw. minimalen Futterkonzentrationen (unten). Die gestrichelten Linien im unteren Bild stellen die Futterschwellen von *Brachionus* bzw. *Synchaeta* dar.

⁷ In einem der *Brachionus*-Einzelansätze kam es am 12. Tag des Experiments aus unbekanntem Grund zu einer verstärkten Mortalität. Die verbleibenden Tiere vermehrten sich in den darauffolgenden Tagen etwas langsamer, erreichten jedoch gegen Ende des Experiments ähnliche Abundanzen wie die Tiere der anderen zwei Replikate.

Tab. 6: "repeated measures"-ANOVA zum Test des Konkurrenzeinflusses von *Synchaeta* auf *Brachionus*.

	df	F	P
<i>Synchaeta</i>	1,4	23.12	<0.01
Zeit	31,124	43.41	<0.001
<i>Synchaeta</i> x Zeit	31,124	6.04	<0.001

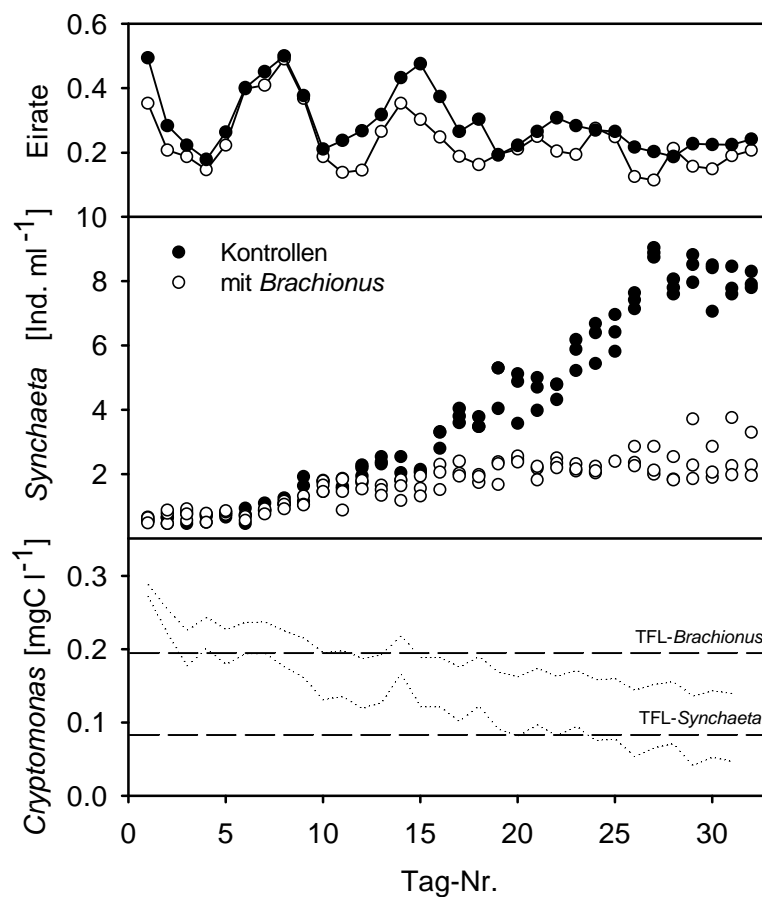
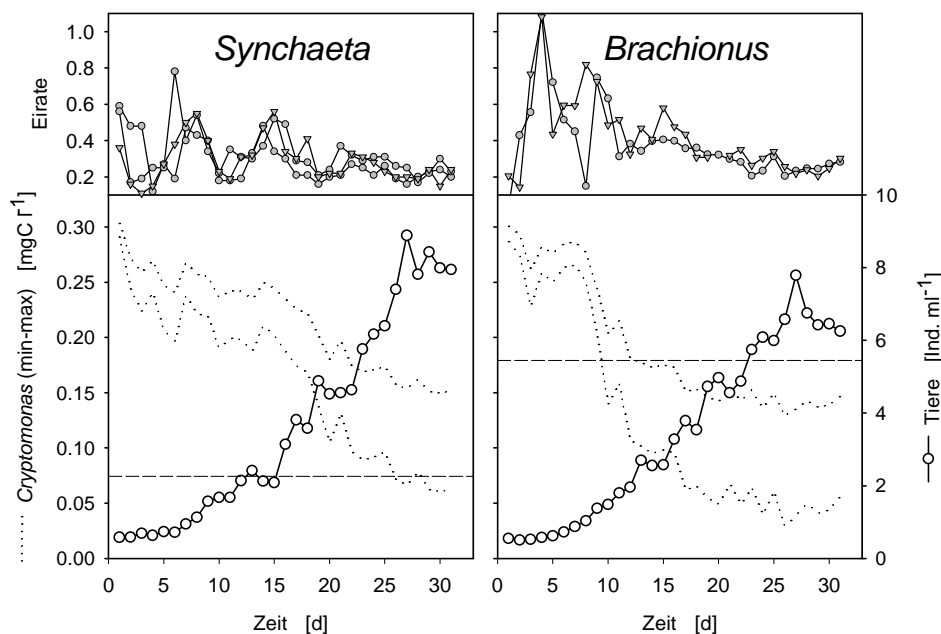


Abb. 26: Konkurrenzexperiment Nr.2: Dynamik der *Synchaeta*-Populationen (Punkte = Kontrollen; Kreise = Konkurrenzansätze). Zeitlicher Verlauf der Eiraten (oben), der Abundanz von *Synchaeta* (mittig) und der maximalen bzw. minimalen Futterkonzentrationen (unten). Die gestrichelten Linien im unteren Bild stellen die Futterschwellen von *Brachionus* bzw. *Synchaeta* dar.

Tab. 7: "repeated measures"-ANOVA zum Test des Konkurrenzeinflusses von *Brachionus* auf *Synchaeta*.

	df	F	P
<i>Brachionus</i>	1,4	216.49	<0.001
Zeit	31,124	161.70	<0.001
<i>Brachionus</i> x Zeit	31,124	68.89	<0.001

**Abb. 27:** Populationsdynamik und Ressourcenkonsum von *Synchaeta* und *Brachionus* in den Einzelkulturen. Obere Bilder: Zeitlicher Verlauf der Eiraten in den einzelnen Replikaten. Untere Bilder: Verlauf der Mittelwerte der Abundanzen der Rotatorien (Kreise und durchgezogene Linie); Verlauf der Minimal- und Maximalkonzentrationen von *Cryptomonas* in den Versuchsgefäßen (Mittelwerte); Futterschwellen (gestrichelte Linie). Ein *Brachionus*-Replikat, in dem es an Tag Nr.12 zu hoher Mortalität kam, wurde nicht berücksichtigt (siehe Seite 54).

Entgegen den Vorhersagen des Konkurrenzmodells vermehrte sich *Brachionus* sowohl in Einzel- als auch in den Mischansätzen noch bei Futterkonzentrationen die deutlich unterhalb seiner Futterschwelle lagen (**Abb. 25** und **Abb. 27**). Bei *Synchaeta* dagegen stellte sich das Populationswachstum nach Erreichen der Futterschwelle ein. Die Eiraten zeigten in den ersten zwei bis drei Wochen starke Fluktuationen (nähere Analyse siehe unten) und nahmen über die Dauer des Experiments ab.

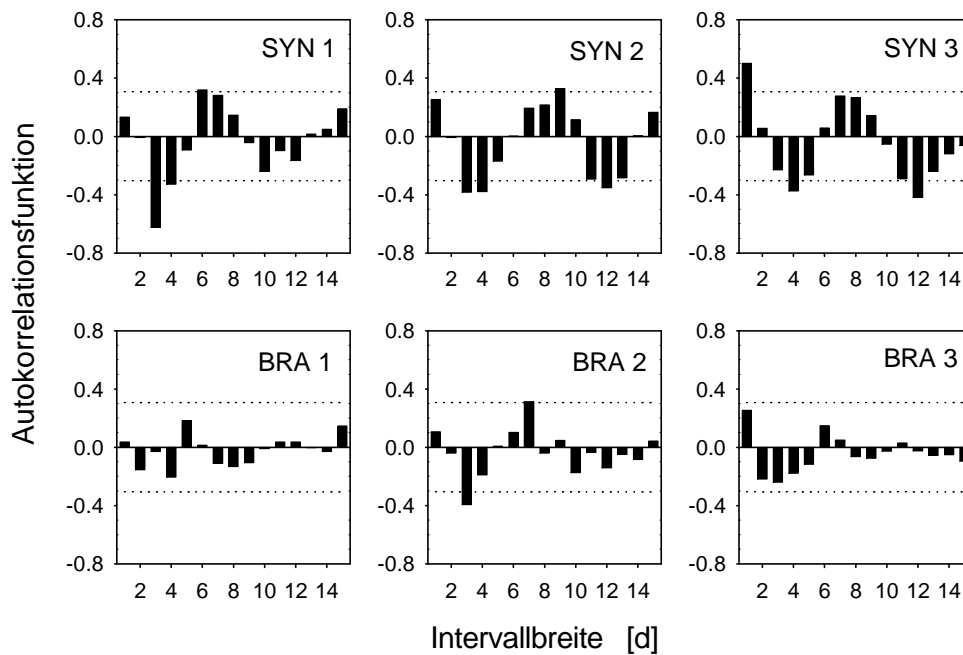
Eine ungeplante Veränderung, die im Lauf des Experiments auftrat war, daß sich mit der Zeit größere Mengen von Detritusflocken in den Versuchsgefäßen ansammelten. Diese Flocken waren zum Teil mehrere Millimeter groß und konnten deshalb nicht durch die täglichen Filtrationen entfernt werden. Sie setzten sich hauptsächlich aus Überresten von toten Tieren, Fäzes und abgestorbenen Algen zusammen, es fanden sich allerdings auch häufig daran anhaftende Eier (vorwiegend *Synchaeta*) oder Tiere (vorwiegend *Brachionus*). In den Versuchsgefäßen befanden sich im späteren Verlauf des Experiments auch große Mengen freilebender Bakterien, u.a. filamentöse Formen (Kontrollen durch Anfärbung mit DAPI, Porter & Feig 1980).

3.3.6.3 Zyklische Schwankungen in den Eiraten (Konkurrenzexperiment Nr.2)

Ein unerwartetes Ergebnis des zweiten Konkurrenzexperiments waren die zeitlichen Änderungen in den Eiraten, welche anscheinend eine zyklische Komponente beinhalteten. Zur genaueren Analyse dieses Phänomens wurden die Autokorrelationsfunktionen der verschiedenen Datensätze (1 Datensatz = zeitliche Abfolge der Eiraten innerhalb eines Replikats) untersucht. Die ersten zwei Meßwerte wurden jeweils ausgeschlossen, da die Eiraten zu diesen Zeitpunkten noch stark von der Vorkultivierung beeinflußt waren. Da die meisten Datensätze eine deutliche "Rechtsschiefe" aufwiesen, wurden ln-Transformationen durchgeführt (Sokal & Rohlf 1995). Nach der Beseitigung linearer Trends (bedingt durch die Abnahme der Futterkonzentrationen während des Experiments) wurden die Autokorrelationsfunktionen berechnet (Software: STATISTICA®). Zyklen in den Eiraten wurden als statistisch signifikant betrachtet, falls die Autokorrelationsfunktion zwischen positiven und negativen Werten schwankte und nach Durchlauf einer Periode das 95%-Konfidenzintervall überschritt (Turchin & Taylor 1992).

Der zeitliche Verlauf der Eiraten von *Synchaeta* war durch die Anwesenheit von periodischen Komponenten charakterisiert (**Abb. 28**). In vier von sechs Fällen gab es eine signifikant positive Korrelation für eine Zeitverzögerung von 6-9 Tagen. Bei *Brachionus* traf dies nur in einem von sechs Fällen zu (BRA 2 in den Einzelkultur-Ansätzen). Die Eiraten von *Synchaeta* tendierten also stärker zu zyklischen Fluktuationen die von *Brachionus*.

Einzelkultur-Ansätze



Konkurrenz-Ansätze

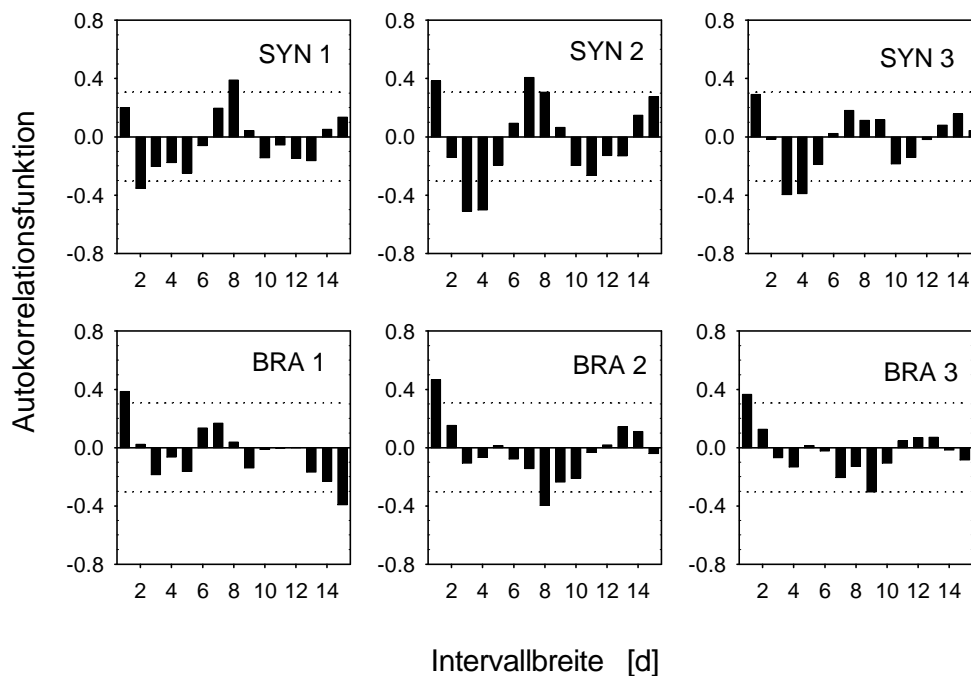


Abb. 28: Autokorrelationsfunktionen der Eiraten in Konkurrenzexperiment Nr. 2. Dargestellt sind jeweils die Autokorrelationsfunktionen für ein Replikat (SYN = *Synchaeta*, BRA = *Brachionus*). Die gepunktete Linie zeigt den Mittelwert der 95%-Konfidenzintervalle für Zeitverzögerungen von 6-9 Tagen an.

3.4 Diskussion

3.4.1 Populationswachstum und Futterschwellen

Die geringe Körpergröße und das schnelle Populationswachstum planktischer Rotatorien begünstigen experimentelle Untersuchungen auf der Populationsebene. Daher zählen Rotatorien zu den wenigen Organismen unter den Vielzellern, bei denen ressourcen-limitiertes Populationswachstum untersucht wurde, u.a. sogar in Chemostaten. Droop & Scott (1978) prägten in diesem Zusammenhang den Begriff "metazoan microbes" für Rotatorien.

Die Arbeit von Stemberger & Gilbert (1985) bietet den ersten umfassenden Vergleich des Populationswachstums planktischer Rotatorien. Die Autoren bestimmten für acht Arten die Wachstumskinetiken bei verschiedenen Futterkonzentrationen in Batch-Kulturen. Die Futterschwellen unterschieden sich um das 17-fache, wobei *Keratella cochlearis* die niedrigste, und *Keratella crassa* die höchste Futterschwelle hatten (0.06 bzw. 1.03 mg TG l⁻¹). Große Rotatorienarten hatten im allgemeinen höhere maximale Wachstumsraten und höhere Futterschwellen als kleinere Arten. Diese allometrische Beziehung wurde in den folgenden Jahren durch weitere Ergebnisse über einige andere Rotatorienarten immer wieder bestätigt (zusammengefaßt in Walz 1995). *Synchaeta pectinata* und *Brachionus calyciflorus* hatten in der Studie von Stemberger & Gilbert (1985) Futterschwellen von 0.5 bzw. 0.38 mg TG l⁻¹ (bei 19°C). Nimmt man bei den Futteralgen einen Kohlenstoffgehalt von 50% (des Trockengewichts) an, so sind die in der vorliegenden Arbeit gefundenen Werte denen von Stemberger & Gilbert (1985) sehr ähnlich (0.286 bzw. 0.138 mg C l⁻¹, siehe **Abb. 18**).

Futterschwellen sind allerdings keine artspezifischen Konstanten, sondern können sich entlang des Gradienten eines Umweltfaktors verändern. So fand z.B. Rothhaupt (1990c) Unterschiede in den Futterschwellen zweier *Brachionus*-Arten, wenn diese mit Algen von unterschiedlicher Größe kultiviert wurden. Die größere Art, *B. calyciflorus*, hatte ihre niedrigste Futterschwelle bei großen Futteralgen (z.B. *Chlamydomonas sphaeroides*), während die kleinere Art, *Brachionus rubens*, ihre niedrigste Futterschwelle bei kleinen Futteralgen (z.B. *Monorhaphidium minutum*) hatte. Weitere Untersuchungen zeigten, daß dieses Muster auf die unterschiedliche Effizienz beider Arten, Partikel einer bestimmten Größe zu ingestieren, zurückzuführen war (Rothhaupt 1990a; Rothhaupt 1990b). Wurden beide

Rotatorienarten mit nur einer der beiden Algen kultiviert, so kam es zum Konkurrenzausschluß: bei Verfütterung von *Chlamydomonas* gewann *B. calyciflorus*; bei Verfütterung von *Monorhaphidium* war *B. rubens* der Gewinner (Rothhaupt 1988a). In diesem Fall veränderte sich die Konkurrenzstärke entlang des biotischen Faktors "Beutegröße".

3.4.2 Ressourcen-vermittelte "Einnischung" entlang eines Temperaturgradienten

Die Temperatur ist einer der wichtigsten abiotischen Faktoren und hat einen starken Einfluß auf die Populationsdynamik von Rotatorien (Hofmann 1977). Viele Studien haben ergeben, daß die Populationswachstumsrate bei Rotatorien mit der Temperatur ansteigt, vorausgesetzt die Futterkonzentrationen sind hoch genug (Halbach 1970; Oltra & Todoli 1997; Walz *et al.* 1989). Dieser Anstieg wird durch eine "Komprimierung" des Lebenszyklus verursacht. Rotatorien legen bei verschiedenen Temperaturen die gleiche Anzahl an Eiern über ihre Lebenszeit (eine Konsequenz der begrenzten Anzahl von Eizellen). Alle Phasen des Lebenszyklus (Embryonalzeit, Juvenilzeit, Eiablage-Intervalle) sind jedoch stark verkürzt (Halbach 1970). Halbach (1970) gibt für *Brachionus calyciflorus*, basierend auf der Dynamik in Mesokosmen, eine untere Toleranzgrenze von 10°C an. Einen ähnlichen Wert (11°C) fand Vuckovic (1981) für *Brachionus rubens* in Wachstumsexperimenten. Für den, in der vorliegenden Arbeit untersuchten Klon von *Brachionus calyciflorus* wurde die untere Temperaturgrenze für Wachstum nicht charakterisiert. *Synchaeta pectinata* zeigte jedoch bei 4°C noch positives Populationswachstum (unpubliziertes Life-table-Experiment).

Der kombinierte Einfluß verschiedener Futterkonzentrationen und Temperaturen auf das Populationswachstum wurde bisher nur selten untersucht. Vuckovic (1981) bestimmte das Populationswachstum von *Brachionus rubens* für eine große Anzahl von Temperatur×Futterkonzentration-Kombinationen und fand einen Anstieg der Futterschwelle innerhalb eines Temperaturbereiches von 11-28°C. Achenbach & Lampert (1997) bestimmten die Futterschwellen (für somatisches Wachstum) bei vier verschiedenen Cladoceren und Temperaturen von 16 bis 28°C. Die Autoren fanden bei allen Arten einen Anstieg der Futterschwelle mit der Temperatur, wobei sich die Rangfolge der Arten nicht veränderte. Größeren Arten hatten stets niedrigere Futterschwellen als kleinere Arten.

Tilman *et al.* (1981) untersuchten das Populationswachstum der beiden Kieselalgen *Asterionella formosa* und *Synedra ulna* in silikat-limitierten, semi-kontinuierlichen Kulturen bei verschiedenen Temperaturen. Unterhalb 20°C genügten *Asterionella* niedrigere Silikat-Konzentrationen zur Erhaltung einer Population als *Synedra* (bei einer Verdünnungsrate von 0.11 d⁻¹). Bei höheren Temperaturen kehrte sich die Situation um. Mit Konkurrenzexperimenten zeigten Tilman *et al.* (1981), daß *Synedra* von *Asterionella* unterhalb von 20°C verdrängt wird und, daß sich diese Situation oberhalb von 20°C ins Gegenteil umkehrt. Diese Studie zeigte, daß eine ressourcen-vermittelte "Einnischung" mehrerer Spezies entlang eines Temperaturgradienten prinzipiell möglich ist.

Die Ergebnisse der ökophysiologischen Messungen bei *Synchaeta* und *Brachionus* deuten darauf hin, daß die beiden Arten an unterschiedliche Temperaturbereiche angepaßt sind. Bei *Brachionus* stieg die Geschwindigkeit stoffwechselphysiologischer Vorgänge wie Konsumption (Ingestionsraten, siehe **Abb. 19**, **Abb. 20**) oder Produktion (Wachstumsraten bei 1 mg C l⁻¹, siehe **Abb. 16**) stärker mit der Temperatur an als bei *Synchaeta*. Vergleicht man die Populationswachstumsrate (bei 1 mg C l⁻¹) beider Arten bei 12°C mit der im untersuchten Temperaturbereich erreichten "maximalen Populationswachstumsrate", so erreichte *Synchaeta* bei 12°C bereits 65% des Maximums (12°C gegen 20°C) während *Brachionus* nur 24% (12°C gegen 24°C) erreichte. Bei den Ingestionsraten waren die Verhältnisse ähnlich. Dies deutet darauf hin, daß *Synchaeta* ihr physiologisches Potential bereits bei niedrigen Temperaturen ausschöpfte. Ein weiteres Beispiel für Temperaturanpassung bei Rotatorien bietet die Studie von Gilbert & Bogdan (1984), in der Filtrieraten verschiedener Rotatorienarten *in situ* bestimmt wurden. Die Autoren fanden bei *Keratella cochlearis* und zwei *Polyarthra*-Arten einen monotonen Anstieg der Filtrierraten mit der Temperatur. Zusätzlich zeigten sie, daß die Filtrierraten der kalt-stenothermen *Polyarthra dolichoptera* bei 7°C ebenso hoch waren wie die der eurythermen *Polyarthra vulgaris* bei 20°C.

Bei den Futterschwellen waren die Verhältnisse umgekehrt. Hier zeigte *Synchaeta* einen starken Anstieg, während für *Brachionus* die Futterschwellen über den gesamten Bereich der untersuchten Temperaturen relativ konstant blieben. Bei Rotatorien steigt, wie bei anderen ektothermen Organismen, der Metabolismus mit der Umgebungstemperatur an (Schmidt-Nielsen 1997). Vermutlich konnte *Brachionus* diesen Anstieg durch erhöhte Futteraufnahme besser kompensieren als *Synchaeta*.

Insgesamt überlappten sich die Fundamentalnischen von *Synchaeta* und *Brachionus* in der Nischendimension "Temperatur" sehr stark. Die Grenzen dieser Überlappungszone lagen bei 10°C und 24°C: unterhalb 10°C konnte nur *Synchaeta* auf Dauer existieren; oberhalb 24°C konnte nur *Brachionus* existieren. Innerhalb des Überlappungsbereiches, bei 16°C, kam es zur Überschneidung der Netto-Nullwachstums-Isolinien. Dieser Punkt ist, nach der mechanistischen Konkurrenztheorie, die Grenze der realisierten Nische. Sie ist dann relevant, wenn die beiden Rotatorienarten zusammen vorkommen und um dieselbe limitierende Ressource konkurrieren. Zwischen 16 und 24°C sollte *Brachionus* in der Lage sein *Synchaeta* durch exploitative Konkurrenz zu verdrängen. Zwischen 10 und 16°C sollte das Gegenteil der Fall sein.

3.4.3 Konkurrenz bei verschiedenen Temperaturen

Die Konkurrenzexperimente sollten die Hypothese testen, daß die beiden Rotatorienarten innerhalb ihrer realisierten Nische die jeweils andere Art verdrängen können. Bei 12°C sollte *Synchaeta* der überlegene Konkurrent sein, während bei 20°C *Synchaeta* stets durch *Brachionus* verdrängt werden sollte. Diese Hypothese konnte jedoch nicht bestätigt werden. *Synchaeta* wurde zwar bei 20°C, wie erwartet von *Brachionus* verdrängt. Bei 12°C konnte *Synchaeta* jedoch in keinem der beiden Konkurrenzexperimente *Brachionus* verdrängen. In Konkurrenzexperiment Nr.1 wurde *Synchaeta* sogar innerhalb von wenigen Tagen von *Brachionus* verdrängt. In Konkurrenzexperiment Nr.2 koexistierten beide Arten für die Zeit des Versuchs. Die Abweichungen von den theoretischen Erwartungen bei 12°C erfordern bei beiden Experimenten eine unterschiedliche Erklärung und werden im folgenden getrennt behandelt.

In Konkurrenzexperiment Nr. 1 waren die Tiere stark fluktuierenden Futterkonzentrationen ausgesetzt, da sie alle 48h in frische Futtersuspension mit $0.328 \text{ mg C l}^{-1}$ umgesetzt wurden. Diese Futterkonzentration erlaubte beiden Arten positives Populationswachstum, es kam allerdings im Laufe der 48-Stunden-Intervalle zu einer Abnahme der Futterkonzentration durch Grazing, welches durch fortschreitendes Populationswachstum noch verstärkt wurde. Von den beiden Rotatorienarten hatte *Brachionus* deutlich höhere Ingestionsraten und konnte somit einen stärkeren "Konkurrenzdruck" ausüben. So waren die Algenkonzentrationen, jeweils am Ende eines 48-Stunden-Intervalls, nach einigen Tagen praktisch auf Null gesunken. Dies bedeutet, daß die Futterschwelle beider Arten in regel-

mäßigen Zeitabschnitten unterschritten wurden und die Tiere so für eine gewisse Zeit hungerten. In dieser Situation muß *Brachionus* gegenüber *Synchaeta* begünstigt gewesen sein, denn *Brachionus* konnte fast dreimal so lange hungern wie *Synchaeta* (**Abb. 21**). Obwohl *Synchaeta* im Schnitt länger als zwei Tage ohne Futter auskommen kann, also nicht "zu Tode gehungert" sein konnte, ist zu erwarten, daß ihre individuelle Reproduktion stärker negativ beeinflusst wurde als die von *Brachionus*. Unter den Bedingungen in Experiment Nr. 1 war die Fähigkeit kurzfristige Hungerperioden zu tolerieren wahrscheinlich wichtiger als eine niedrige Futterschwelle. Ein ähnliches Ergebnis erbrachte die Studie von Mac Isaac & Gilbert (1991), in der die Konkurrenz zwischen *Keratella cochlearis* und *Daphnia ambigua* bei verschiedenen Fütterungsintervallen untersucht wurde. *Keratella* hatte zwar eine niedrigere Futterschwelle, konnte jedoch nicht so lange hungern wie *Daphnia*. Wurden die beiden Arten Intervallen von 4 Tagen gefüttert, so verdrängte *Daphnia* *Keratella*. War das Fütterungsintervall nur 0.5 Tage, so koexistierten beide Arten. Inwieweit die Futterschwellen der beiden Arten unterschritten wurden, kann nicht beurteilt werden, da Mac Isaac & Gilbert (1991) die verbleibenden Futterkonzentrationen nicht gemessen haben.

Die unterschiedliche Fähigkeit Hungerperioden zu tolerieren, kann nicht der Grund gewesen sein, weshalb *Synchaeta* *Brachionus* in Konkurrenzexperiment Nr.2 nicht verdrängen konnte, denn die Fütterungsintervalle waren viel kürzer (8h) als in Konkurrenzexperiment Nr.1. Ferner war die Möglichkeit, daß *Brachionus* kurz nach den Fütterungsintervallen ausreichende Futterkonzentrationen zur Verfügung standen, nicht gegeben (siehe Verlauf der Maximalkonzentrationen in **Abb. 25** und **Abb. 26**). Aus der Simulation der Konkurrenz (**Abb. 23**), welche exakt die Situation in Konkurrenzexperiment Nr.2 nachstellte, wurde deutlich, daß *Synchaeta* aufgrund ihrer vergleichsweise niedrigeren Ingestionsraten *Brachionus* bei 12°C nur sehr langsam verdrängen würden (Dauer: ~30 d). Im Modell stagnierte das Populationswachstum von *Brachionus* jedoch nach Erreichen der Futterschwelle, bzw. wurde negativ als diese unterschritten wurde. Im Experiment dagegen vermehrte sich *Brachionus* sowohl in den Konkurrenzansätzen als auch in den Einzelansätzen noch bei Futterkonzentrationen, die sehr viel niedriger waren. Eine plausible Erklärung dafür ist, daß *Brachionus* die, sich bei dieser Kulturmethode sich ansammelnden Detrituspartikel und eventuell daran anhaftende Bakterien nutzen konnte. In anderen Studien konnte *Brachionus calyciflorus* sogar ausschließlich mit Bakterien kultiviert werden (Starkweather *et al.* 1979). Daher war im zweiten Konkurrenzexperiment die

Bedingung "zwei Konsumenten - eine Ressource", streng genommen, nicht gegeben, ein Umstand, der *Brachionus* einen Vorteil gegenüber *Synchaeta* verschaffte.

In beiden Konkurrenzexperimenten waren also gewisse "Voraussetzungen" nicht erfüllt. Neben diesen Abweichungen traten in Konkurrenzexperiment Nr.2 bei *Synchaeta*, trotz relativ konstanter Futterkonzentrationen, periodische Schwankungen in den Eiraten auf. Es ist unklar, ob sich diese Fluktuationen auf die Konkurrenzverhältnisse ausgewirkt haben, ihre Präsenz zeigt jedoch, daß die im Monod-Modell angenommene stabile Populationsstruktur nicht gegeben war. Dies steht im Gegensatz zu den Ergebnissen von Rothhaupt (1988b), der für *Brachionus rubens* zeigte, daß die Eiraten von Populationen verschiedenster Ausgangszusammensetzungen (z.B. nur Neugeborene oder nur Adulte mit 1.5 Eiern pro Weibchen) schon nach vier Tagen zu fast identischen Werten konvergierten (bei 20°C). Die tiefere Temperatur in Konkurrenzexperiment Nr.2 könnte zwar eine Ausdehnung dieser Zeitspanne hervorrufen, sie kann jedoch nicht die fortdauernden Fluktuationen über fast 3 Wochen erklären. Auf den demographischen Mechanismus dieses Phänomens wird in einem anderen Teil dieser Arbeit näher eingegangen (siehe 4.4.3).

Es wäre möglich, daß *Synchaeta* in einem idealen System *Brachionus* bei niedrigen Temperaturen verdrängen kann. Ein solches ideales System müßte eine kontinuierliche Ressourcenzugabe aufweisen und axenisch sein (d.h. es dürfte keinerlei andere Komponenten als *Synchaeta*, *Brachionus* und *Cryptomonas* enthalten). Ferner müßte die Populationsstruktur der Rotatorien zu Beginn exakt der stabilen Altersstruktur entsprechen. Vor allem die ersten beiden Bedingungen sind nur sehr schwer zu erfüllen. Es wäre zudem fraglich, ob die, in einem solch künstlichen System gefundenen Muster eine ökologische Relevanz hätten.

Andere Studien konnten zeigen, daß die Futterschwelle ein verlässliches Maß für die Konkurrenzstärke darstellen kann. Diese Studien lassen sich in zwei Großgruppen einteilen. Die erste Gruppe umfaßt Konkurrenzexperimente in denen die Konkurrenten relativ hohen Verdünnungsraten ausgesetzt waren (Rothhaupt 1988a; Tilman *et al.* 1981). Diese Verdünnungsraten hatten zur Folge, daß die Futterschwellen sehr hoch waren, da die Konkurrenten zumindest so schnell wie die Verdünnungsrate wachsen mußten, um über-

haupt im System zu bleiben⁸. In solchen Systemen sind die Voraussetzungen für ein Populationswachstum, wie es das Monod-Modell erfordert, am ehesten erfüllt. Extreme Ressourcenlimitation, in der Form, daß individuelle Reproduktion bei einem der Konkurrenten völlig unterdrückt ist, kann jedoch nicht auftreten.

In der zweiten Gruppe von Arbeiten, welche das „Futterschwellenkonzept“ bestätigen konnten, war die Verdünnungsrate gleich null (Kreutzer & Lampert 1999). Diese Situation spiegelt Konkurrenz in einer prädator-freien Umgebung wieder. Es werden dabei derart niedrige Ressourcenkonzentrationen erreicht, daß individuelle Reproduktion teilweise nicht mehr möglich ist. Eine Besonderheit der Studie von Kreutzer & Lampert (1999) liegt in der Wahl der Anfangsbedingungen: Die Startpopulationen der Konkurrenten (*Daphnia pulicaria*, *D. galeata*) bestanden aus Kohorten von Neonaten, die in einer bestimmten Populationsdichte eingesetzt wurden, so daß zu einem bestimmten Zeitpunkt vor Erreichen des Alters der ersten Reproduktion sehr niedrige Futterkonzentrationen erreicht wurden, welche nur bei *D. pulicaria* einen weiteren Biomasse-Zuwachs (in diesem Fall somatisches Wachstum) zuließen. Die anfängliche Futterkonzentration wurde niedrig gehalten um zu vermeiden, daß die Daphnien Speicherstoffe akkumulieren konnten. Nachdem die Futterkonzentrationen für einige Zeit unterhalb der Futterschwelle von *D. galeata* blieben, kam es zu erhöhter Mortalität bei dieser Art, worauf *D. pulicaria* die dadurch freiwerdenden Ressourcen ausnutzte und ihre erste Brut erzeugte. Insgesamt bestätigte dieses Ergebnis die Anwendbarkeit der „klassischen“ Theorie der Ressourcenkonkurrenz auf andere Organismen als Mikroben oder Rotatorien. Es ist allerdings zu beachten, daß auch hier die Versuchsbedingungen „an die Theorie angepaßt wurden“: erstens durch die Unterdrückung der Entstehung einer Altersstruktur (durch die Bildung einer einzigen Kohorte) und zweitens durch die Unterdrückung der Entstehung von Speicherdepots.

Die mechanistische Konkurrenztheorie basiert auf zwei Gleichgewichtsannahmen. Die erste Annahme betrifft die Nachlieferung der Ressource welche im Idealfall kontinuierlich, d.h. mit konstanter Rate erfolgen sollte. Die zweite Annahme betrifft die Wachstums-

⁸ In einigen Fällen wurden sogar Verdünnungsraten verwendet, die höher als die maximale Wachstumsraten eines der Konkurrenten waren. Hier wurde der „unterlegene“ Konkurrent, unabhängig von der Futterkonzentration einfach ausgeschwemmt (Bsp.: *B. rubens*, Fig. 3e in Rothhaupt 1988a).

kinetik der Konsumenten, welche durch das Monod-Modell repräsentiert ist. Dieses Modell nimmt an, daß die Population völlig unstrukturiert ist und Populationswachstum in eindeutiger Weise durch die gegenwärtige Ressourcenkonzentration bestimmt ist. Beide Annahmen sind in natürlichen Systemen selten erfüllt. Ein allgemeines Beispiel für die Verletzung der ersten Annahme ist die "intermediate disturbance hypothesis" in ihrer Anwendung auf das Phytoplankton von Seen. So läßt sich das "Paradox des Planktons" dadurch erklären, daß periodisch auftretende Störungen in der Ressourcennachlieferung den endgültigen Ausschluß unterlegener Konkurrenten verhindern sowie Ressourcenlimitation kurzfristig wieder aufheben (Gaedeke & Sommer 1986; Sommer 1984). Eine Verletzung der ersten Annahme kann also die Vorhersagen der mechanistischen Konkurrenztheorie (→ Konkurrenzausschluß) außer Kraft setzen.

Eine Verletzung der zweiten Annahme ist vor allem bei mehrzelligen Organismen mit ausgeprägtem Lebenszyklus zu erwarten. Diese weisen häufig "strukturierte Populationen" auf, in denen sich die einzelnen Mitglieder hinsichtlich ihres Ressourcenbedarfs bzw. ihrer Fähigkeit zur Reproduktion unterscheiden können. Inwieweit das Vorhandensein einer "Populationsstruktur" die Vorhersagen der mechanistischen Konkurrenztheorie beeinflusst, ist bislang noch nicht bekannt. Falls sie jedoch einen Einfluß haben sollte, so würde dies bedeuten, daß exploitative Konkurrenz bei strukturierten Populationen auf eine andere theoretische Basis als das Monod-Modell gestellt werden sollte. Im nun folgenden Teil dieser Arbeit soll, am Beispiel des Rotators *Synchaeta pectinata*, untersucht werden, inwieweit die Vorhersagen des Monod Modells und die, strukturierter Populationsmodelle divergieren und, welches Modell am treffendsten die Dynamik von Populationen wiedergibt.

4 Von Individuen zu Populationen: Ein Vergleich der Vorhersagen strukturierter und aggregierter Populationsmodelle

4.1 Einleitung

In dem auf Ressourcen basierenden Monod-Modell wird die vereinfachende Annahme gemacht, daß alle Individuen einer Population völlig identisch sind. In diesem Fall läßt sich die Population zu jedem Zeitpunkt durch eine einzige Variable, die Anzahl der Individuen " n " beschreiben. Die Reaktion der Population auf einen Stimulus aus der Umwelt, z.B. eine Änderung der Futterkonzentration, erfolgt in eindeutiger Weise, entsprechend der Populationswachstumsrate, welche nur abhängig von der aktuellen Futterkonzentration ist. Solche Modelle, bei denen die Population eine Art "black box" darstellt, bezeichnet man als unstrukturierte bzw. aggregierte Populationsmodelle.

In der Realität sind die Individuen einer Population nicht identisch, sondern unterscheiden sich z.B. hinsichtlich ihres Alters, ihrer Größe oder ihres physiologischen Zustands (z.B. in der Menge der Speicherstoffe). Diese Tatsache hat vor allem in den letzten Jahren dazu geführt, daß strukturierte Populationsmodelle, welche solche individuellen Unterschiede berücksichtigen, entwickelt wurden. Der Einfluß der Altersstruktur auf das Wachstum einer Population wurde schon sehr früh erkannt und in Modelle einbezogen (Bsp.: Leslie-Matrix, McKendrick-vonForster-Gleichung). Die Formulierung solcher "demographischer" Modelle in Abhängigkeit von Ressourcen, sowie die Integration weiterer individueller Merkmale (Größe, physiologischer Zustand) erfolgte jedoch erst in den letzten zehn Jahren in vermehrtem Umfang. Bei dieser individualistischen Betrachtungsweise ist der Zustand einer Population nicht mehr nur durch " n " charakterisiert, sondern durch die "Summe der Zustände aller Individuen". Folglich können zwei Populationen mit gleichem " n " in unterschiedlicher Weise auf denselben Umweltreiz reagieren. In den meisten Fällen stellen sich jedoch nach einiger Zeit "Gleichgewichte" ein. Eine Population, die in einer konstanten Umwelt wächst, erreicht beispielsweise nach einiger Zeit ihre "stabile Altersverteilung". Die Einstellung solcher Gleichgewichte dauert jedoch manchmal sehr lange, da sie u.a. von der Generationsdauer des betrachteten Organismus abhängt. Die Generationsdauer ist ihrerseits keine Konstante, sondern kann z.B. durch die Temperatur oder die

Futterkonzentration beeinflusst werden. Diese Umstände, sowie das Fehlen konstanter Umweltbedingungen in den meisten natürlichen Habitaten legen nahe, daß unstrukturierte Populationsmodelle die Dynamik von Populationen nur unzureichend erfassen bzw. vorhersagen können. Explizite Vergleiche der Vorhersagen von strukturierten und unstrukturierten Populationsmodellen und deren Überprüfung in Laborexperimenten sind allerdings bisher nur sehr selten gemacht worden.

Dies war daher das Ziel dieses Teils. Basierend auf den Informationen über die Reproduktionsbiologie von *Synchaeta pectinata* wurde ein "auf Individuen basierendes Modell" (individual-based model, IBM) formuliert, welches das Wachstum einer, aus diskreten Individuen bestehenden Population simulieren kann. Das IBM berücksichtigt Unterschiede im Alter und im Ernährungszustand (Ovariumgröße) der Individuen. Aus Simulationen von Populationen in Gleichgewichtszuständen wurden die Parameter für zwei weitere Populationsmodelle extrahiert: das Leslie-Matrix Modell (berücksichtigt nur Altersstruktur) und das Monod-Modell (unstrukturiert). Die Vorhersagen der verschiedenen Modelle wurden auf theoretischer Basis und mit den Ergebnissen eines Laborexperiments verglichen. Die Hypothese war, daß das IBM die genaueste Vorhersage machen sollte, da es mehr "biologische Information" berücksichtigt.

4.2 Material und Methoden

4.2.1 Theoretische Grundlagen zu strukturierten Populationsmodellen

Die formale Begründung strukturierter Populationsmodelle geht auf die "state theory" (Zadeh 1964), ein Teilgebiet der Systemtheorie, zurück. Dabei wird ein mit seiner Umwelt interagierendes, abstraktes Objekt betrachtet. Der innere Zustand dieses Objektes kann zu jedem Zeitpunkt t durch bestimmte Zustandsvariablen charakterisiert werden. Die Reaktion ("response") des Objektes, bis zu einem Zeitpunkt $t + 1$, wird *vollständig* durch seinen inneren Zustand zum Zeitpunkt t bestimmt. Eine Veränderung des inneren Zustandes des Objektes kann durch eine Einwirkung der Umwelt ("excitation") und/oder durch die Reaktion ("response") des Objektes ausgelöst werden. Die Hauptaussage der "state theory" ist, daß bei Kenntnis der "excitation"-Funktionen, der "response"-Funktionen und der genauen Anfangsbedingungen die Dynamik des Objektes eindeutig vorhergesagt werden kann.

Im Prinzip ist es möglich, diese Theorie auf ökologische Systeme anzuwenden. Ein Objekt entspricht in diesem Fall einem Individuum oder einer Population. Allerdings können die Voraussetzungen der "state theory" nur eingeschränkt erfüllt werden:

- Das Verhalten (z.B. Eiablage: ja oder nein) eines Objekts (z.B. einzelne *Synchaeta*) in Abhängigkeit vom inneren Zustand (z.B. Alter, Größe des Ovariums) kann bestenfalls in einem stochastischen Sinn definiert werden (z.B. Eiablagewahrscheinlichkeit $P_{Ei}=0.78$).
- Die Änderung des inneren Zustands (z.B. Ovariumwachstum), aufgrund eines Umweltreizes (z.B. Futterkonzentration), läßt sich aufgrund von Meßfehlern und anderen, nicht erfaßten Faktoren nicht völlig exakt beschreiben.
- In biologischen Systemen kann nur eine begrenzte Anzahl von Variablen zur Charakterisierung des inneren Zustandes berücksichtigt werden (in diesem Fall: Alter, Ovariumgröße), da das Modell sonst zu komplex werden würde.

Aus diesen Gründen ist es unwahrscheinlich, daß ein IBM wirklich "exakte" Vorhersagen liefern kann. Es ist allerdings zu erwarten, daß unter Einbeziehung der wichtigsten

Komponenten des Systems genauere Vorhersagen möglich sind, als dies ohne die Berücksichtigung der inneren Struktur der Fall wäre.

Ist das Objekt, über dessen Verhalten man eine Aussage treffen will, eine Population, so wird deren innere Zustand als "p-state" bezeichnet. In unstrukturierten Modellen wird der "p-state" ausschließlich nur durch die Anzahl der Individuen (" n ") charakterisiert, in den klassischen demographischen Modellen dagegen durch die gegenwärtige Altersstruktur der Population. Eine Erweiterung stellen physiologisch strukturierte Modelle dar, welche Zustandsvariablen wie Körpergröße oder Speicherstoffe mit einbeziehen können. In strukturierten Modellen ist der "p-state" die Summe der "i-states" (Zustand einzelner Individuen).

Bei physiologisch strukturierten Populationsmodellen unterscheidet man zwischen sogenannten "i-state configuration" und "i-state distribution" Modellen (Caswell & John 1992). In "i-state configuration" Modellen wird Wachstum, Reproduktion und Überleben jedes einzelnen Individuums einer Population simuliert, während bei den "i-state distribution" Modellen Individuen zu Gruppen (Altersklassen, Größenklassen) zusammengefaßt werden und angenommen wird, daß zwischen Individuen innerhalb einer Gruppe keine Unterschiede bestehen. Das in dieser Arbeit verwendete Modell ist ein "i-state configuration" Modell, bei dem für jedes Individuum die Prozesse Geburt, Ovariumwachstum, einzelne Eiablagen, und Tod simuliert werden. Das Modell enthält stochastische Elemente (Eiablagewahrscheinlichkeit, Sterbewahrscheinlichkeit) und hält somit die Möglichkeit bereit, daß zwei Individuen, die zu einem bestimmten Zeitpunkt exakt den gleichen Zustand besitzen (Alter, Ovariumgröße), sich dennoch divergent weiterentwickeln können.

Das IBM für *Synchaeta* besteht im Grunde genommen aus einem Algorithmus der, ähnlich einem Buchhalter, eine "Liste von Individuen" fortlaufend aktualisiert. Die Zeilen dieser Liste repräsentieren die einzelnen Individuen während die Spalten für verschiedene Zustandsvariablen (Alter, Ovariumgröße) stehen. Folglich stellt die gesamte Liste die "strukturierte" Population dar. Ein wesentlicher Unterschied zu unstrukturierten Populationsmodellen besteht darin, daß die Reaktion ("response") jedes Individuums (in diesem Fall: Überleben-ja/nein, Reproduktion-ja/nein) durch seinen individuellen Zustand und nicht durch seine Umwelt bestimmt wird. Die Umwelt beeinflußt allerdings den

zukünftigen individuellen Zustand und somit - indirekt - auch die zukünftige Reproduktion. Die Änderungen der "Liste" (= Populationsdynamik) besteht in der:

- Entfernung von Zeilen (= Tod einzelner Individuen)
- Hinzufügen von Zeilen (= Geburt neuer Individuen)
- Änderung der Einträge in den Zeilen (= Altern, Dynamik der Ovariumgröße)

Das IBM besteht aus einem Grundgerüst (der Algorithmus, der die Liste verändert) und Funktionen (welche die Veränderungen in der Liste spezifizieren). Das Grundgerüst ist schematisch in **Abb. 29** dargestellt. Der komplette Algorithmus, geschrieben in der Programmiersprache MATLAB®, ist im Anhang (7.1) aufgeführt. Die Funktionen wurden hauptsächlich aus den Ergebnissen des ersten Teils dieser Arbeit abgeleitet und werden im Folgenden näher beschrieben.

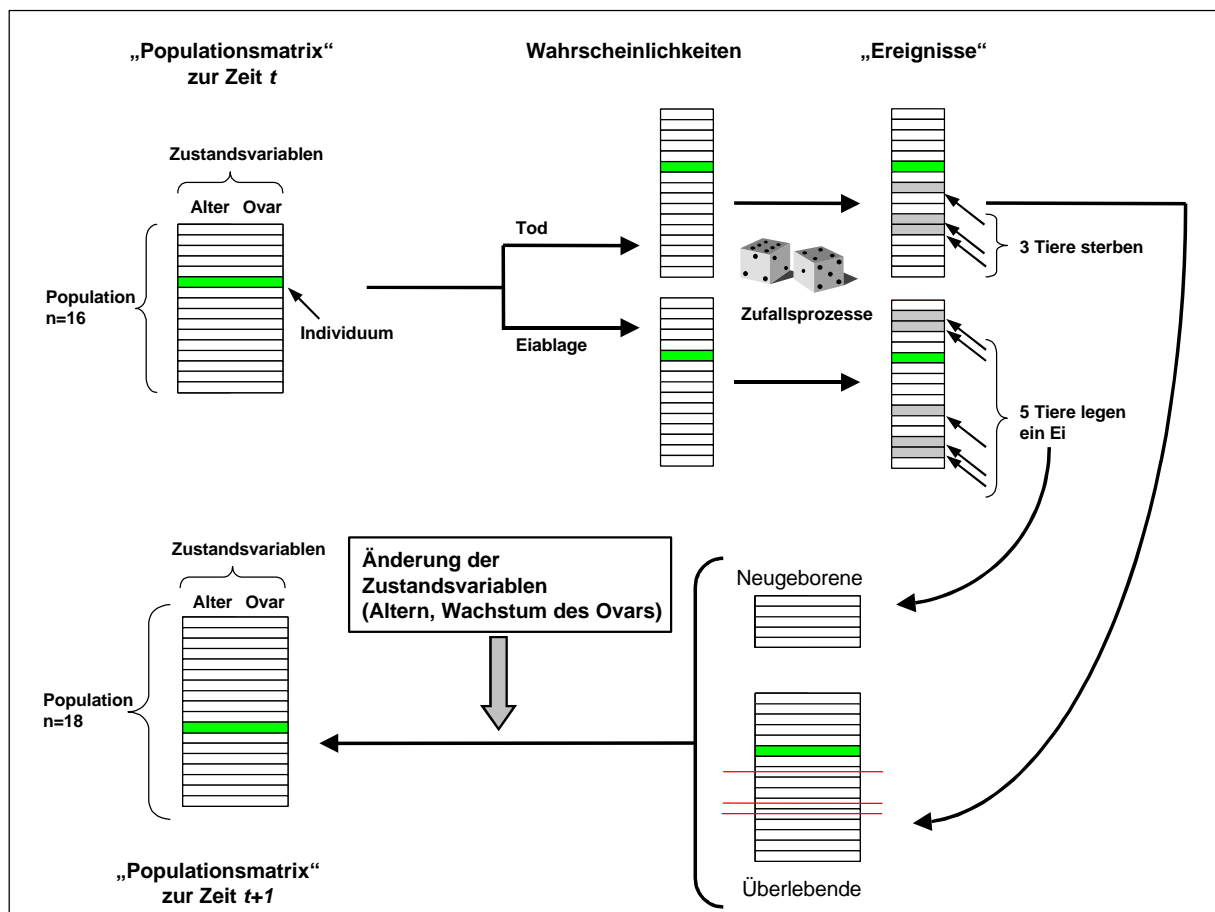


Abb. 29: Schema des auf Individuen basierenden Populationsmodells (IBM). Die grüne Markierung zeigt ein "Referenz-Individuum" an. Nähere Erläuterungen siehe Text

4.2.2 Aufbau des IBM

Das hier dargestellte IBM ist ein stochastisches Modell. Die berechneten Wahrscheinlichkeiten von Eiablage bzw. Tod beziehen sich jeweils auf Zeitintervalle von 6 Stunden. Diese zeitliche Auflösung ist ausreichend, da die Eiablageintervalle stets länger waren. Eine höhere Auflösung würde also nicht mehr Genauigkeit bringen, sondern nur längere Simulationszeiten nach sich ziehen.

Tod einzelner Individuen

Das Lifetable-Experiment des ersten Teils dieser Arbeit zeigte, daß die Juvenilmortalität bei *Synchaeta* generell sehr gering war und, daß sich die Überlebenskurven von *Synchaeta* bei verschiedenen Futterkonzentrationen nicht signifikant voneinander unterschieden (**Abb. 8**). Im Modell wurde die Juvenilmortalität daher gleich null gesetzt. Für die Adulten wurde bei allen Futterkonzentrationen dieselbe Funktion für die Abhängigkeit der Mortalität vom Lebensalter zugrunde gelegt. Als besonders geeignet erwies sich hierbei das Gompertz-Modell (z.B. Promislow *et al.* 1999), welches einen exponentiellen Anstieg der Mortalitätsrate m_x mit zunehmendem Lebensalter vorhersagt (**Abb. 30**):

$$m_x = a \cdot e^{b \cdot x} \quad \text{bzw.} \quad \ln(m_x) = \ln(a) + b \cdot x$$

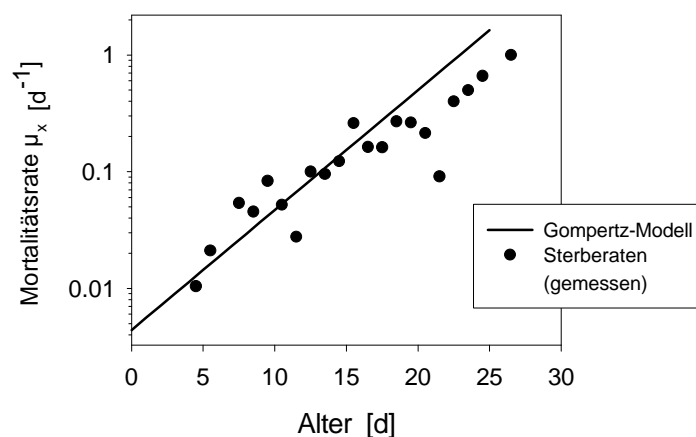


Abb. 30: Abschätzung der altersabhängigen Mortalitätsraten durch das Gompertz-Modell. Die Punkte sind die Sterberaten, wie sie in 2.3.1.5 gemessen wurden. Die Linie stellt das daran angepaßte Gompertz-Modell dar, welches besonders für die jüngeren Altersklassen gewichtet wurde.

Das Alter $x = 0$ entsprach dem Alter bei der ersten Reproduktion (6 Tage), da das Gompertz-Modell im vorliegenden Fall nur für Adulte definiert war. Beispielsweise war die Wahrscheinlichkeit eines 9 Tage alten Individuums im folgenden 6-h-Intervall zu überleben: $P_{\dot{U}L} = 1 - (\mathbf{a} \cdot e^{b \cdot (9-6)})^{0.25}$.

Die Parameter des Gompertz-Modells wurden durch nicht-lineare Regression (Software STATISTICA®; survival analysis module; "weight 3", d.h. unter besonderer Berücksichtigung der jüngeren Altersklassen) an die q_x -Werte⁹ der Life-table (siehe 2.3.1.5) ermittelt. Die so bestimmten Parameter waren: $\mathbf{a} = 0.0044$, $\mathbf{b} = 0.2367$. Ein weiterer Mortalitätsfaktor war die Unterschreitung einer Mindest-Ovariumgröße. Bei hungernden Tieren kam es zu einer Schrumpfung der Ovariengröße (vermutlich durch Rückresorption). Daher ist anzunehmen, daß die Tiere nach Unterschreitung der, bei Adulten vorgefundenen minimalen Ovariumgröße ($0.06 \cdot 10^6 \mu\text{m}^3$, siehe 2.3.1.1) verhungern. Insgesamt ergab sich die Wahrscheinlichkeit eines Individuums des Alters x , das folgende 6-h-Intervall zu überleben $P_{\dot{U}L6h}$ zu:

$$P_{\dot{U}L6h} = \begin{cases} 1 & , \text{für } x < 6 \text{ (juvenile Tiere).} \\ 1 - (\mathbf{a} \cdot e^{b \cdot (x-6)})^{0.25} & , \text{für } x \geq 6 \text{ und Ovarium} \geq 0.06 \cdot 10^6 \mu\text{m}^3. \\ 0 & , \text{für } x \geq 6 \text{ und Ovarium} < 0.06 \cdot 10^6 \mu\text{m}^3. \end{cases}$$

Eiablage

Die Wahrscheinlichkeit einer Eiablage war von zwei Faktoren abhängig: erstens vom Alter (mindestens 6 Tage) und zweitens von der aktuellen Ovariumgröße. Die Mindestgröße des Ovariums für eine erfolgreiche Reproduktion lag bei $0.4 \cdot 10^6 \mu\text{m}^3$ und die mittlere Größe eines Eis bei $0.34 \cdot 10^6 \mu\text{m}^3$ (siehe 2.3.1.1). Die Wahrscheinlichkeit einer Eiablage, bei einer bestimmten Ovariumgröße, war aufgrund der "strategischen Anpassung des Reproduktionsaufwands" (siehe **Abb. 10**) abhängig von der Futterkonzentration. Diese Abhängigkeit ließ sich bei drei verschiedenen Futterkonzentrationen (0.2, 0.3 und 1.0 mg C l⁻¹) durch eine sigmoidale Funktion mit fünf Parametern sehr gut beschreiben (**Abb. 31**):

⁹ q_x = Wahrscheinlichkeit, daß ein Individuum des Alters x stirbt.

$$f = \frac{y_0 + a}{\left(1 + e^{\frac{-(x+x_0)}{b}}\right)^c}$$

wobei x für die aktuelle Ovariumgröße und y für die Wahrscheinlichkeit der Eiablage stehen. Die detaillierten Parameter (a, b, c, x_0, y_0) für die unterschiedlichen Futterkonzentrationen können dem Algorithmus des IBM (Modul: pegg.m; siehe Anhang 7.1) entnommen werden. Bei der Simulation der Umstellung von 0.2 zu 1.0 mg C l⁻¹ (oder umgekehrt) wurde angenommen, daß die Tiere ihr Eiablageverhalten nicht abrupt von der 0.2- auf die 1.0-Kurve umstellten sondern zunächst für 24 Stunden entlang der 0.3-Kurve reproduzierten (siehe **Abb. 31**). Bei Tieren in futterfreiem Medium wurde angenommen, daß sie sich entlang der 0.2-Kurve reproduzierten.

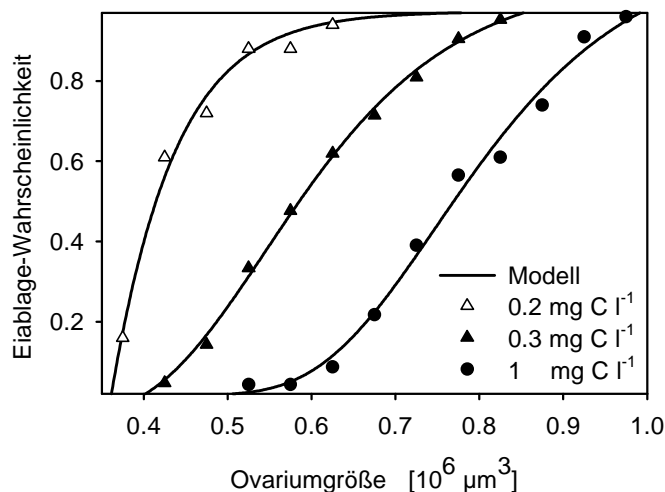


Abb. 31: Die Wahrscheinlichkeit einer Eiablage bei verschiedenen Ovariumgrößen und unterschiedlichen umgebenden Futterkonzentrationen. Die Symbole zeigen die in 2.3.1.2 bestimmten Meßwerte. Die Linien sind die sigmoidalen, an die gemessenen Werte angepaßten Funktionen.

Die Wahrscheinlichkeit einer Eiablage innerhalb eines 6-h-Intervalls P_{Ei6h} war dann:

$$P_{Ei6h} = \begin{cases} 0 & , \text{für } x < 6 \text{ (Juvenile Tiere)} \\ f(os, FC) & , \text{für } x \geq 6 \text{ und Ovariumgröße} \geq 0.4 \cdot 10^6 \mu\text{m}^3 \\ 0 & , \text{für } x \geq 6 \text{ und Ovariumgröße} < 0.4 \cdot 10^6 \mu\text{m}^3 \end{cases}$$

wobei $f(os, FC)$ die oben genannte, sigmoidale Funktion in Abhängigkeit von der Ovariumgröße (os) und der Futterkonzentration (FC) darstellt.

Änderung der Zustandsvariablen

Die Zustandsvariablen im IBM waren das Alter und die Ovariumgröße. Die Änderung der Ovariumgröße bei adulten Tieren wurde unter der Annahme exponentiellen Wachstums und anhand der in **Abb. 5** dargestellten Monod-Kinetik berechnet. Exponentielles Wachstum des Ovariums konnte jedoch nur für Ovariumgrößen unterhalb $0.4 \cdot 10^6 \mu\text{m}^3$ nachgewiesen werden (siehe x-Achsen Skalierung bei **Abb. 4**). Es ist unwahrscheinlich, daß sich dieser Trend bei größeren Ovarien fortsetzt. Daher wurde oberhalb von $0.4 \cdot 10^6 \mu\text{m}^3$ lineares Wachstum angenommen. Das Ovarium wuchs in diesem Fall um den konstanten Betrag:

$$e^{r \cdot 0.25} \cdot 0.4 \cdot 10^6 \mu\text{m}^3$$

wobei r für die "Wachstumsrate des Ovariums" steht.

Methode um die Ovariumgröße am 6. Tag zu bestimmen

Bei adulten Tieren gab es zwei wesentliche Vereinfachungen hinsichtlich des Allokationschemas: sie besaßen erstens kein somatisches Wachstum und zweitens keine zusätzlichen Energiespeicher. Bei juvenilen Tieren waren diese Vereinfachungen nicht zulässig, da diese sowohl somatisches Wachstum als auch Fettreserven (welche sie vom Muttertier übertragen bekommen haben) besaßen. Daher war es nicht möglich, dieselben Funktionen für Ovariumwachstum, die bei erwachsenen Tieren gelten, zu verwenden. Es gab jedoch eine positive Korrelation zwischen dem Ovariumwachstum von Adulten und der mittleren Ovariumgröße bei der ersten Reproduktion (OER) (**Abb. 32**). Dieser Zusammenhang ermöglichte eine grobe Abschätzung der OER unter fluktuierenden Futterbedingungen.

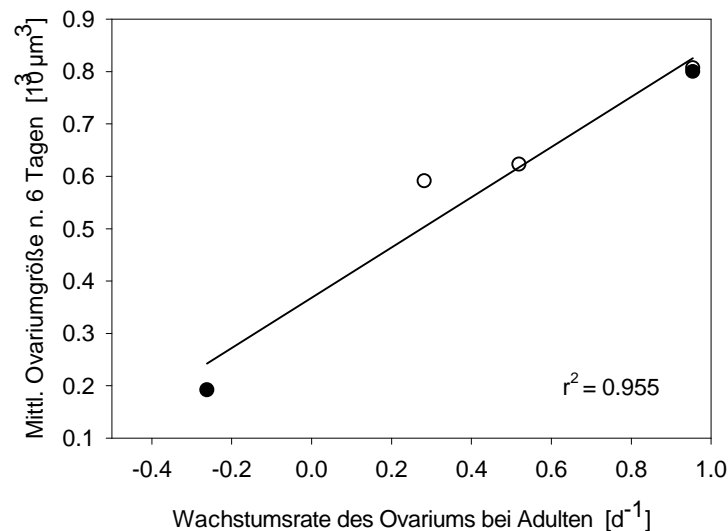


Abb. 32: Die Beziehung zwischen Ovariumgröße bei der ersten Reproduktion (OER) und der exponentiellen Wachstumsrate des Ovariums bei Adulten. Die Daten stammen aus Experimenten, bei denen die Ovariumgröße am 6.Tag (= erste Reproduktion bei Futterkonzentrationen $\geq 0.2 \text{ mg C l}^{-1}$) gemessen wurde (Punkte = Daten aus 2.3.1.1, Futterkonzentrationen: 0.1 und 1 mg C l^{-1} ; Kreise = Daten aus 2.3.1.2, Futterkonzentrationen: 0.2, 0.3 und 1 mg C l^{-1}).

4.2.3 Ableitung der Parameter für die Leslie-Matrix und das Monod-Model

Die Parameter der Leslie-Matrix und des Monod-Modells wurden aus Simulationen des IBM (also der Populationsdynamik virtueller Populationen) gewonnen. Man hätte diese Daten auch aus realen Populationen gewinnen können. Das Ziel war allerdings, daß alle drei Modelle in Gleichgewichtssituationen zu demselben Ergebnis (d.h. derselben Populationswachstumsrate) führen sollten. Diese Konvergenz wäre sicherlich nicht gegeben, wenn die Parameter, unabhängig voneinander, aus verschiedenen Laborexperimenten abgeleitet worden wären.

Die Parameter der Leslie-Matrix wurden aus "künstlichen Life-tables" gewonnen. Dazu wurden Simulationen durchgeführt, bei denen die Population zu Beginn ausschließlich aus Neugeborenen (240 Individuen) bestand. In "1-d-Intervallen" wurde die Größe der Populationsmatrix extrahiert (\rightarrow Anteil der Überlebenden von der Ausgangskohorte, l_x -Werte) und die, "pro Tag" von den Überlebenden produzierten Nachkommen "entfernt" und "gezählt" (\rightarrow Nachkommen pro Anzahl der Überlebenden, m_x -Werte). Aus diesen Simulationsdaten wurden, nach gängigen Algorithmen, die Leslie-Matrizen der Populationen

bei 0.2 und 1 mg C l⁻¹ für den Fall einer "birth-flow"-Population berechnet (Caswell 1989)¹⁰. Aus einer Leslie-Matrix läßt sich sehr einfach die stabile Altersstruktur und die natürliche Wachstumsrate einer Population berechnen. Des weiteren eignet sich die Leslie-Matrix zur Beschreibung der Populationsdynamik einer, in Altersklassen unterteilten Population, welche nicht die "stabile Altersverteilung" besitzt (Caswell 1989).

Zur Ableitung der Parameter des Monod-Modells wurde das Wachstum von virtuellen Populationen über sehr lange Zeit (> 10 Generationszeiten) simuliert. Durch ein Zusatzmodul ("lotto2.m", siehe Anhang 7.1), welches, auf der Basis von Zufallszahlen, Individuen der Population entfernt, wurde die Größe der Populationsmatrix "alle 24 Stunden" wieder auf 240 Individuen reduziert. Auf diese Weise erreichten die Populationen ein Gleichgewicht (hinsichtlich der Altersstruktur und der Verteilung der Ovariumgrößen) was sich in relativ konstantem Populationszuwachs bei den aufeinanderfolgenden "24-Stunden Intervallen" äußerte. Aus diesem Zuwachs wurden die exponentiellen Wachstumsraten der Gleichgewichts-Populationen für die Futterkonzentrationen 0.2 und 1 mg C l⁻¹ berechnet.

4.2.4 Laborexperiment zu "Übergangssituationen"

Um einen Datensatz zur Überprüfung der Modellvorhersagen zu erzeugen, wurde ein Laborexperiment durchgeführt. Das Ziel war, unter möglichst kontrollierten Bedingungen "Übergangssituationen" zu erzeugen. Vor einer solchen Übergangssituation befindet sich eine Population im Gleichgewicht, d.h. sie wächst mit einer konstanten Rate, entsprechend der gegenwärtigen Futterkonzentration. Nun erfährt sie eine plötzliche und dauerhafte Veränderung der Futterkonzentration (Erhöhung oder Erniedrigung) worauf es einige Zeit dauert bis sich erneut ein Gleichgewicht (entsprechend der neuen Futterkonzentration) einstellt. Der Zeitabschnitt bis zum Erreichen dieses neuen Gleichgewichts ist die "Übergangssituation". Die Veränderungen in der Populationswachstumsrate sowie der Altersstruktur während dieser Übergangsphase waren die Kriterien, nach denen die Vorhersagen der drei Populationsmodelle verglichen werden sollten. Im Experiment sollten zwei

¹⁰ Das MATLAB®-Programm zur Berechnung der Leslie-Matrix aus Life-Table Daten ist im Anhang 7.2 aufgeführt.

Übergangssituationen erzeugt werden: der Übergang von 0.2 mg C l^{-1} zu 1 mg C l^{-1} und der Übergang von 1 mg C l^{-1} zu 0.2 mg C l^{-1} .

Vor dem eigentlichen Experiment wurden, auf künstliche Weise, Gleichgewichtspopulationen von *Synchaeta pectinata* bei Futterkonzentrationen von 0.2 und 1 mg C l^{-1} erzeugt. Dazu wurden, 15 Tage vor dem Start, jeden Tag, neugeborene *Synchaeta* aus Stammkulturen isoliert und, getrennt voneinander, bis zum Experiment bei den beiden Futterkonzentrationen kultiviert. Zu Beginn des Experiments wurden aus diesen Tieren und frisch isolierten Eiern, entsprechend der zuvor berechneten stabilen Altersstrukturen, die Populationen, bestehend aus jeweils 240 Individuen, zusammengestellt. Die Individuen einer Population wurden einzeln in 12-Loch-Gewebekulturschalen kultiviert (siehe 2.2.2). Dadurch war auch im späteren Verlauf des Experiments das genaue Alter jedes Individuums bekannt, und es konnten Veränderungen in der Altersstruktur genau verfolgt werden. Vom Start an wurden die beiden Populationen zunächst bei ihrer Gleichgewichts-Futterkonzentration weiter kultiviert. Am 5. Tag wurde die Futterkonzentration auf 1 mg C l^{-1} erhöht bzw. auf 0.2 mg C l^{-1} erniedrigt. Danach wurden die Tiere für weitere 8 Tage bei den neuen Futterkonzentrationen kultiviert. Da sich die adulten Tiere bei beiden Futterkonzentrationen vermehrten, war es nötig, die Populationen jeden Tag auf die Größe von 240 Individuen zu reduzieren. Um die aktuelle Altersverteilung nicht systematisch zu verändern, wurden überzählige Individuen anhand eines Zufallszahlen-Algorithmus entfernt (siehe Anhang 7.3). Abgelegte Eier wurden wie Individuen behandelt, d.h. auch sie erhielten ein separates Fach, sofern sie nicht sofort wieder aussortiert wurden.

4.3 Ergebnisse

4.3.1 Eigenschaften des IBM (Theoretische Aspekte)

Das IBM zeigte, wie das Monod-Modell, exponentielles Populationswachstum entsprechend der vorherrschenden Futterkonzentration (**Abb. 33**). Die Population des IBM vermehrte sich im hier dargestellten Beispiel am Anfang etwas schneller als die des Monod Modells, da die Ausgangspopulation aus zwei Adulten und einem juvenilen Tier bestand, was nicht genau der "stabilen Altersverteilung" entspricht. Eine Besonderheit stellte der "zackige" Verlauf der Wachstumskurve dar, der davon herrührte, daß im IBM die Reproduktion diskreter Individuen auf stochastische Weise simuliert wurde. Deshalb konnten sich verschiedene Simulationsläufe mit den gleichen Anfangsbedingungen geringfügig voneinander unterscheiden.

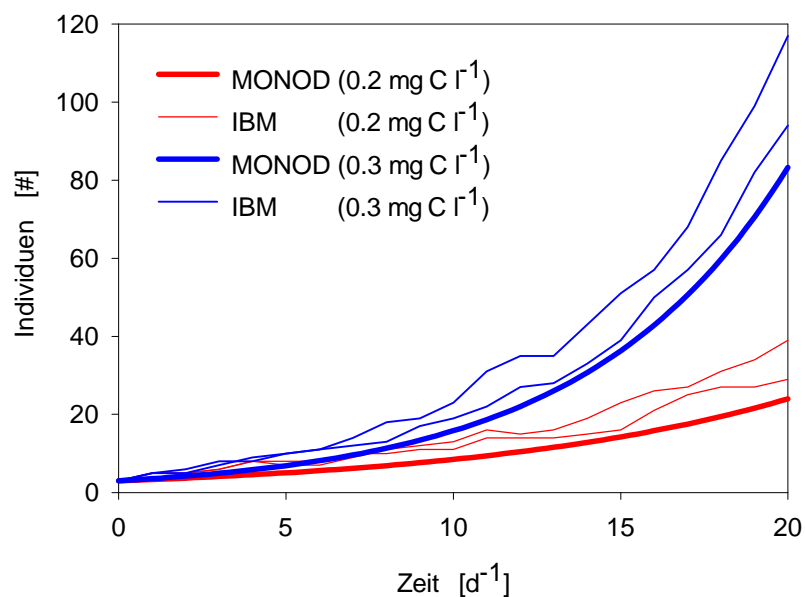


Abb. 33: Vergleich von wachsenden Populationen im Monod-Modell und im IBM bei zwei verschiedenen Futterkonzentrationen. Für das IBM sind jeweils zwei Simulationsläufe dargestellt.

Ein gravierender Unterschied zwischen den Vorhersagen des Monod-Modells und des IBM ist in **Abb. 34** dargestellt. Für hungernde Populationen sagte das Monod-Modell einen

Rückgang entsprechend einer negativen Exponentialfunktion voraus¹¹. Daher nahm die Populationsgröße über die gesamte Zeit mit einer konstanten Rate ab. Je größer die Population zu Beginn der Hungerphase war, desto länger dauerte es bis zu ihrem Aussterben (ungefähr doppelt solange, wenn die Population zehn mal größer war). Beim IBM reproduzierten sich einige Tiere zu Beginn der Hungerphase. Danach nahm die Populationsgröße zunächst mit einer geringen und später immer größer werdenden Rate ab. Unabhängig von der Populationsgröße und von der ursprünglichen Futterkonzentration starben alle Populationen zwischen dem sechsten und siebten Tag aus¹².

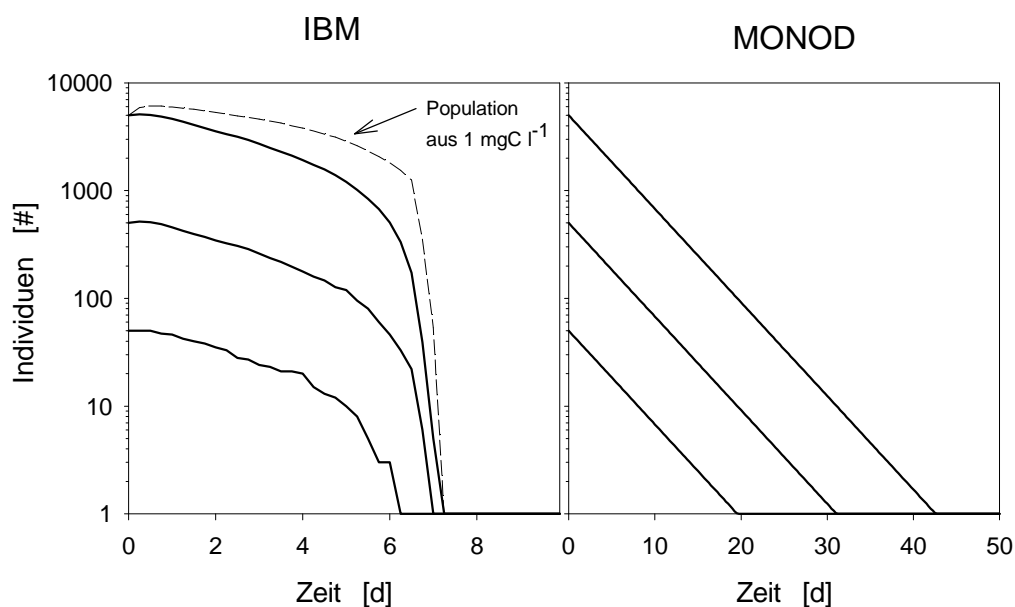


Abb. 34: Vergleich der Vorhersagen des IBM und des Monod-Modells für die Dynamik hungernder Populationen. Es wurden jeweils drei Ausgangs-Populationsgrößen betrachtet: 50, 500 und 5000 Individuen. Die Populationen im IBM waren Gleichgewichtspopulationen bei einer Futterkonzentration von 0.2 mg C l^{-1} (durchgezogene Linien) bzw. 1 mg C l^{-1} (gestrichelte Linie). Für das Monod-Modell wurde eine Wachstumsrate von $r = -0.2 \text{ d}^{-1}$ zugrunde gelegt.

¹¹ Genau genommen gilt dies für das "modifizierte Monod-Modell" (mit Futterschwelle für Nullwachstum). Das unmodifizierte Modell würde eine gleichbleibende Population, bzw. einen Rückgang entsprechend der Verdünnungsrate vorhersagen.

¹² Beim IBM ist zu bemerken, daß von Nachkommen, die am Anfang der Hungerperiode erzeugt wurden, angenommen wurde, daß sie bis zum Beginn der adulten Phase überleben (= 6 Tage).

4.3.2 Laborexperiment zu "Übergangssituationen"

In **Abb. 35** sind die Vorhersagen der drei Populationsmodelle (IBM, Leslie-Matrix Modell, Monod-Modell) den im Laborexperiment bestimmten Wachstumsraten gegenübergestellt.

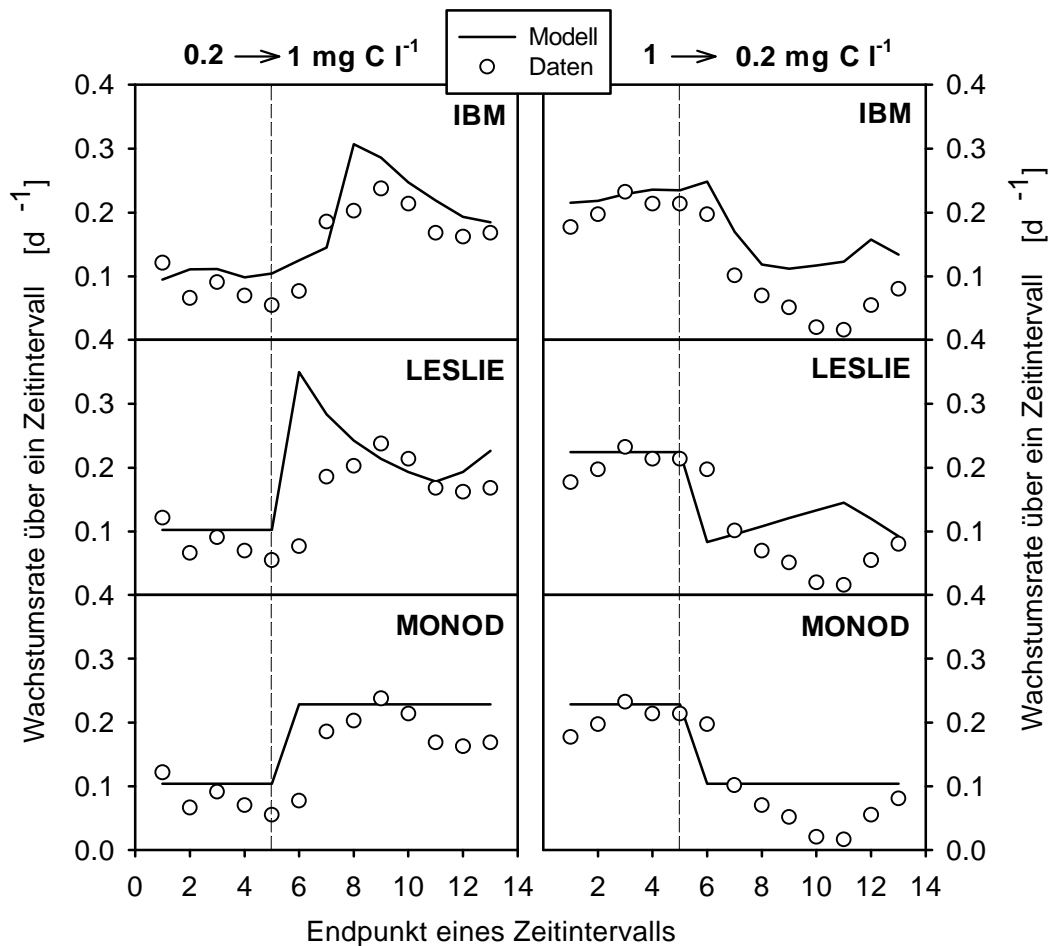


Abb. 35: Vergleich der Vorhersagen verschiedener Populationsmodelle (IBM = auf Individuen basierendes Populationsmodell, LESLIE = Leslie-Matrix Model, MONOD = Monod-Modell). Kreise: Daten; durchgezogene Linien: Modellvorhersagen; gestrichelte Linien: Zeitpunkte der Futterumstellung.

Bei der Umstellung von wenig auf viel Futter ($0.2 \rightarrow 1 \text{ mg C l}^{-1}$) änderte sich die Populationswachstumsrate erst nach einer Zeitverzögerung von ca. einem Tag. Sie zeigte anschließend eine leicht "überschießende" Reaktion bis sie sich in den letzten drei Intervallen auf niedrigere Werte senkte. Die zwei Modelle, welche die Altersstruktur der Population berücksichtigen (IBM, LESLIE) zeigen beide diese "überschießende" Reaktion, allerdings war nur das IBM in der Lage, auch der anfänglichen Zeitverzögerung Rechnung

zu tragen. Bei der Umstellung von viel auf wenig Futter ($1 \rightarrow 0.2 \text{ mg C l}^{-1}$) zeigte sich ein ähnliches Bild. Auch hier sank die Populationswachstumsrate erst einen Tag nach der Futterreduktion. Die beiden Modelle mit Altersstruktur zeigten ca. 6-7 Tage nach der Futterreduktion ein erneutes Maximum in der Wachstumsrate (diese Zeit entspricht der Dauer der Embryonalphase + Juvenilphase).

In den ersten fünf Zeitintervallen (siehe **Abb. 35**) war die Population im Gleichgewicht (Altersstruktur und physiologischer Zustand) und die Vorhersagen der verschiedenen Modelle unterschieden sich (definitionsgemäß) nicht voneinander. Die im Experiment gemessenen Wachstumsraten waren allerdings generell niedriger als in allen drei Modellen vorhergesagt. Daher wurden vor der statistischen Analyse alle Modelle, mit der Methode der kleinsten Quadrate, an die Wachstumsraten in den Zeitintervallen 1-5 angenähert. Diese Annäherung resultierte in einer generellen Korrektur der vorhergesagten Wachstumsraten um -0.023 d^{-1} (für $0.2 \rightarrow 1 \text{ mg C l}^{-1}$) bzw. -0.022 d^{-1} (für $1 \rightarrow 0.2 \text{ mg C l}^{-1}$). Nach dieser Korrektur wurde für die Zeit nach der Futterumstellung (Intervalle 6-13) für jedes Modell die Summe der Abweichungsquadrate berechnet. Die Rangordnung der besten Modelle (kleinste Summe der Abweichungsquadrate) war IBM<MONOD<LESLIE ($0.2 \rightarrow 1 \text{ mg C l}^{-1}$) bzw. MONOD<IBM<LESLIE ($1 \rightarrow 0.2 \text{ mg C l}^{-1}$). Keiner dieser Unterschiede war jedoch signifikant (F-Test der mittleren Quadratabweichungen zweier Modelle mit $p>0.05$).

Das IBM ließ sich, außer in der vorhergesagten Populationswachstumsrate, noch in weiteren Punkten mit den Labordaten vergleichen: Altersstruktur, Geburtenraten und Mortalitätsraten. Die im IBM vorhergesagten Veränderungen hinsichtlich der Altersstruktur gaben recht genau die tatsächlichen Verhältnisse wieder (**Abb. 36**). So zeigten Populationen, die für längere Zeit bei 0.2 bzw. 1 mg C l^{-1} wuchsen, deutliche Unterschiede in ihren Altersstrukturen. Ferner zeigte die Population bei $0.2 \rightarrow 1 \text{ mg C l}^{-1}$ kurz nach der Futterumstellung einen überproportionalen Anteil von Neugeborenen.

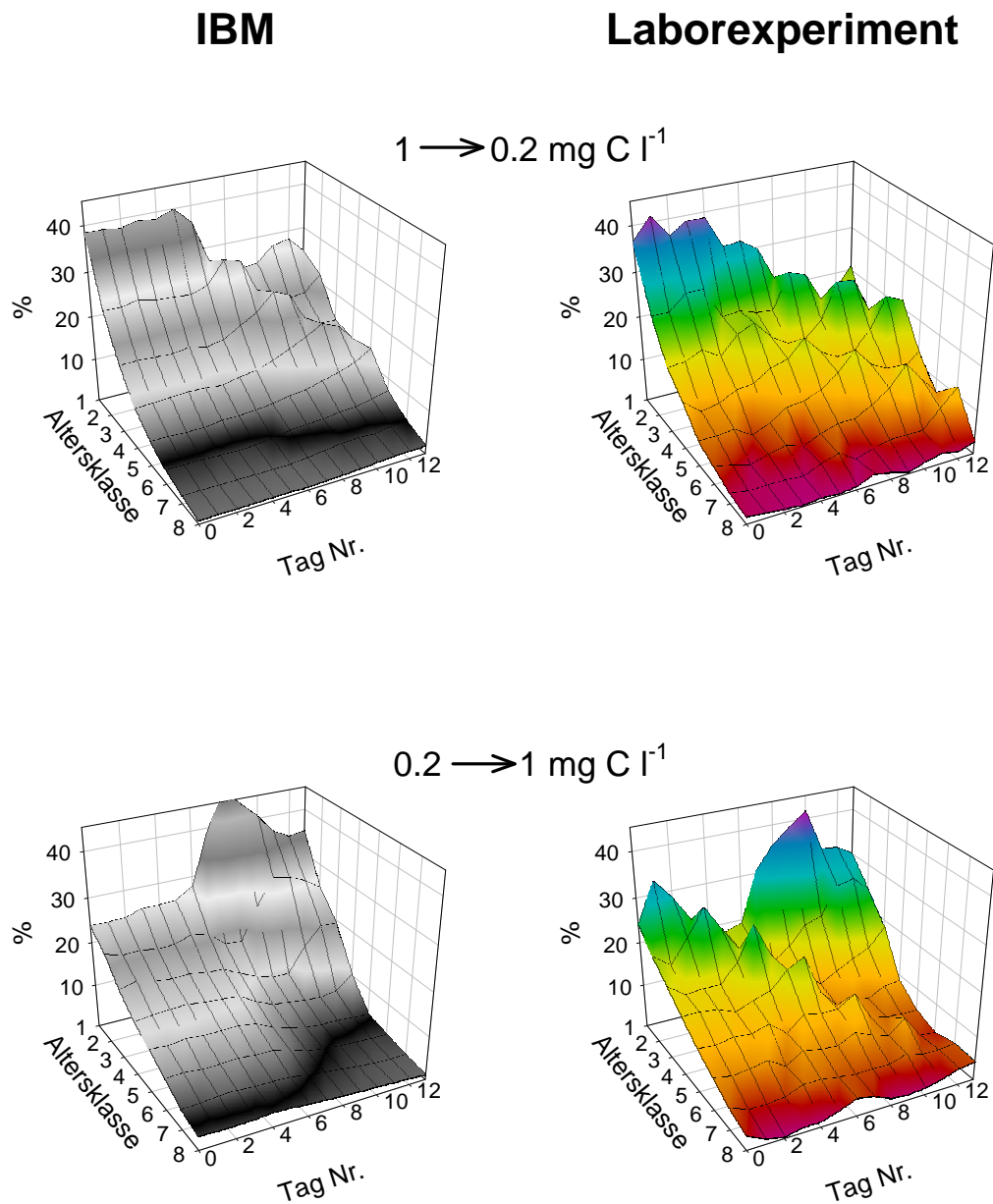


Abb. 36: Zeitliche Veränderungen in den Altersstrukturen der *Synchaeta pectinata*-Populationen im Experiment zu "Übergangssituationen". Vergleich der Vorhersagen des IBM (schwarz-weiß) mit den im Experiment beobachteten Veränderungen (farbig). Die Altersklassen umfassen jeweils 2 Tage (Bsp.: Altersklasse 1 = Alter von 0-2 Tagen). Die Umstellung der Futterkonzentrationen erfolgte an Tag Nr. 5.

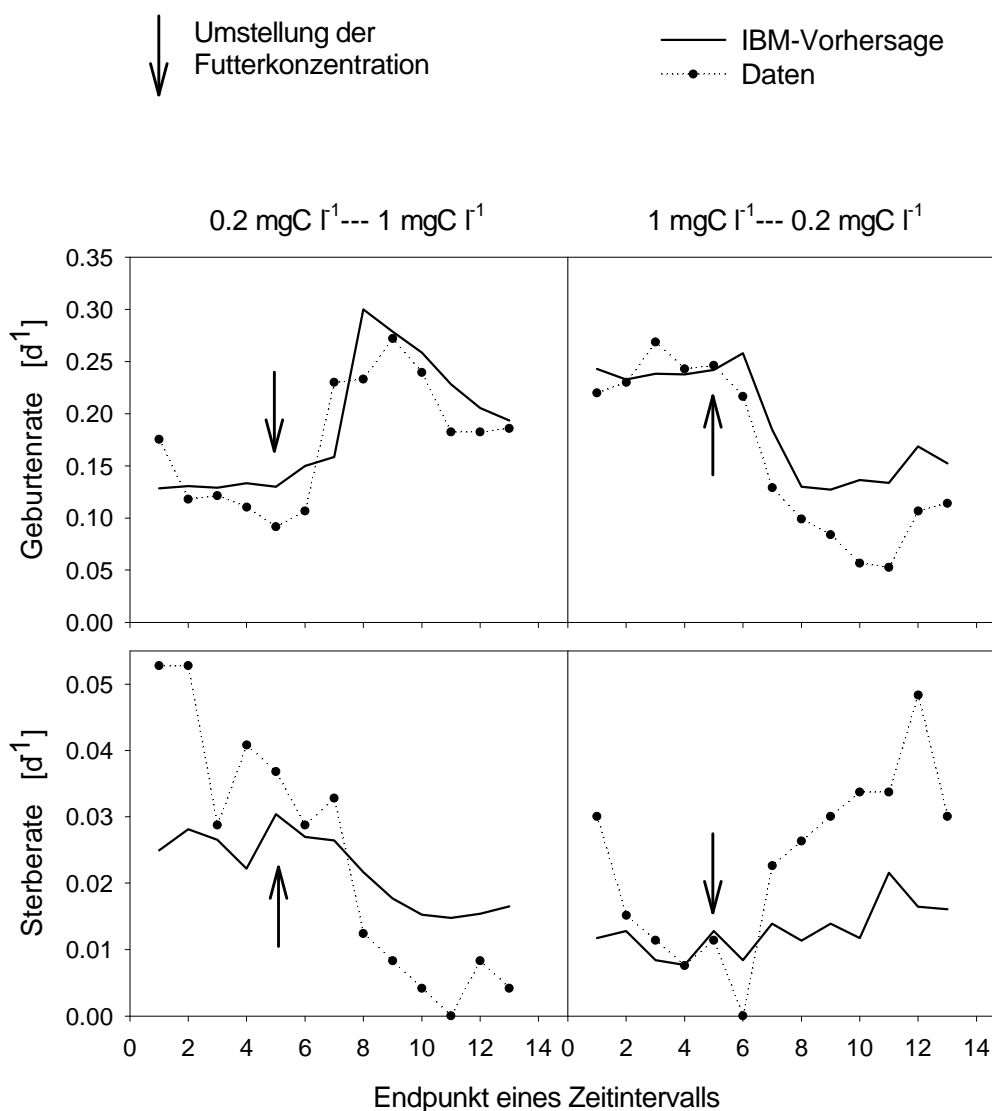


Abb. 37: Vergleich der Modellvorhersagen (IBM) mit den, aus den experimentellen Populationen abgeleiteten Daten der Geburten und Sterberaten. Durchgezogene Linie: Modellvorhersagen; Punkte und gepunktete Linie: experimentell bestimmte Daten, Pfeile: Zeitpunkte, an denen die Futterkonzentration umgestellt wurde.

Die vorhergesagten Geburtenraten stimmten weitgehend mit den gemessenen Werten überein (**Abb. 37**). Stärkere Abweichungen waren lediglich bei der Umstellung von 1 auf 0.2 mg C l⁻¹ bei den Intervallen 9-11 zu verzeichnen, wo die tatsächlichen Geburtenraten deutlich unter den vorhergesagten Werten lagen. Hinsichtlich der Sterberaten gab es deutliche Abweichungen zwischen Modell und Labordaten. Die Sterberaten waren bei 0.2 mg C l⁻¹ höher als bei 1 mg C l⁻¹. Das IBM sagte für beide Futterkonzentrationen ähnliche Sterberaten voraus.

4.4 Diskussion

Das Monod-Modell ist ein einfaches, nicht-strukturiertes Modell zur Beschreibung von ressourcen-limitiertem Populationswachstum und stellt das „Grundgerüst“ für viele höher integrierte Modelle dar. Solche befassen sich z.B. mit der Dynamik der Interaktion eines Konsumenten mit seiner Ressource (z.B. in Chemostaten) oder der Dynamik mehrerer verschiedener Konsumenten mit einer gemeinsamen Ressource (exploitative Konkurrenz). Ursprünglich für die Beschreibung bakteriellen Wachstums konzipiert, wurde das Monod-Modell auch auf Phytoplankton oder Rotatorien angewandt. Vor allem Rotatorien unterscheiden sich von Einzellern oder Bakterien dadurch, daß ihre Populationen stärker strukturiert sind (d.h. die Unterschiede zwischen den Individuen sind größer und zeitlich variabel). Ziel dieses Teils war es, zu überprüfen ob und in welcher Weise die „innere Struktur einer Population“ einen Einfluß auf deren Populationsdynamik hat. Bei Populationen im Gleichgewicht (Altersstruktur, physiologischer Zustand) unterscheiden sich die Vorhersagen aggregierter und strukturierter Modelle definitionsgemäß nicht voneinander. Unterschiede sind jedoch zu erwarten, wenn sich Ressourcenkonzentrationen schnell ändern oder so niedrig sind, daß sie sich außerhalb des Definitionsbereichs des Monod-Modells befinden.

4.4.1 Vergleich des *Synchaeta*-IBM mit anderen strukturierten Populationsmodellen

Strukturierte Populationsmodelle haben in den letzten Jahren zunehmend an Bedeutung gewonnen. Die Hauptmotivation für ihre Entwicklung entsprang der Philosophie, daß alle Phänomene, die auf der Ebene von Populationen beobachtbar sind (z.B. Umweltkapazität, Zyklen, Konkurrenz) letztendlich auf die Eigenschaften der Individuen, aus denen diese zusammengesetzt sind, erklärt werden können. Sie stellen somit die konsequente Anwendung des Prinzips "Reduktionismus" auf ökologische Systeme dar. Der relativ späte "Durchbruch" von strukturierten Populationsmodellen ist durch die starke Weiterentwicklung der Informationstechnologie in den letzten Jahrzehnten zu erklären, welche wesentlich effizientere und schnellere numerische Verfahren bereitstellen konnte.

Die Methoden strukturierter Populationsmodelle sind vielfältig. Die "i-state distribution"-Modelle umfassen Matrix-Modelle (Caswell 1989; Desharnais 1996) oder Systeme von

Differentialgleichungen (de Roos 1996; Nisbet 1996). Dagegen sind "i-state configuration" Modelle meist Computersimulationen, in denen Schicksal einzelner (virtueller) Organismen verfolgt wird (DeAngelis & Rose 1992; Huston *et al.* 1988).

Insbesondere objektorientierte Programmiersprachen sind für deren Implementierung besonders gut geeignet (Maley & Caswell 1993; Sequeira *et al.* 1991). Der Kern der meisten physiologisch strukturierten Modelle ist eine detaillierte Beschreibung des Allokationsschemas von Individuen, welches zusätzlich für verschiedene Entwicklungsabschnitte formuliert sein kann. McCauley *et al.* (1990) formulierten ein solches Modell für *Daphnia pulex*. In diesem Modell wurden Futteraufnahme, Assimilation und das Allokationsschema explizit für Individuen formuliert. Die Raten der einzelnen Prozesse waren abhängig vom Alter, vor allem jedoch von der Größe der Daphnien. So war z.B. die maximale Ingestionsrate in der "Functional response"-Kurve abhängig von der Länge der Daphnien. Die mathematische Formulierung und Parametrisierung dieses Modells findet sich in Gurney *et al.* (1990). Da die Literatur über Daphnien eine große Menge an Daten über den Energiehaushalt und andere, im Modell betrachteten Aspekte bereithält, konnten Gurney *et al.* (1990) für fast jeden Parameter ihres Modells den entsprechenden gemessenen Wert finden.

Ein solch detailliertes Modell war für *Synchaeta pectinata* nicht möglich, da derartige Literaturquellen nicht existieren. Dies war allerdings auch nicht das Ziel der vorliegenden Arbeit. Es sollte vielmehr untersucht werden, wie sich die bei Rotatorien beobachtbaren Prozesse der individuellen Eiproduktion auf der Ebene von Populationen auswirken. Im *Synchaeta*-IBM gab es folglich mehrere Vereinfachungen:

- Die Prozesse der Futteraufnahme und der Assimilation wurden nicht einzeln betrachtet, sondern durch den "Functional response des Ovariumwachstums" (Ovariumwachstum in Abhängigkeit von der Futterkonzentration) miteinander kombiniert.
- Ovariumwachstum wurde strenggenommen nur für adulte Tiere simuliert; die Grundlage für die Simulation des Ovariumwachstums bei juvenilen Tieren war eine Korrelation zwischen dem Ovariumwachstum bei Adulten und der Ovariumgröße bei der ersten Reproduktion.
- Die Körpergröße wurde nicht als Zustandsvariable betrachtet.

Von allen diesen Punkten wurde angenommen, daß sie keinen entscheidenden Einfluß auf die Populationsdynamik von *Synchaeta* haben. Der erste Punkt war für das "Experiment zu Übergangssituationen" irrelevant, da die einzeln kultivierten Individuen die Futterkonzentrationen im Kultursystem nicht verändern konnten. In Systemen, in denen die Populationsdichten nicht kontrolliert werden und Futterkonzentrationen durch Grazing vermindert werden können, wäre es allerdings sinnvoll, Ovariumwachstum als eine Funktion der aufgenommenen Ressourcen zu betrachten. Ferner müßte die Dynamik der Ressource (Grazing und Nachlieferung) separat modelliert werden. Die Modellierung des Ovariumwachstums bei Juvenilen gestaltet sich dagegen schwieriger. Zunächst müßte geklärt werden in welchem Verhältnis assimilierte Energie zwischen Ovariumwachstum und somatischem Wachstum aufgeteilt wird, und ob sich dieses Verhältnis im Laufe der Juvenilentwicklung verändert. Dazu wären sehr aufwendige Messungen nötig, und es ist sehr fraglich, ob sich dies an Individuen durchführen ließe. Die Körpergröße scheint keinen Einfluß auf das Ovariumwachstum zu haben, zumindest nicht in Bereichen, in denen die Futterkonzentrationen $< 1 \text{ mg C l}^{-1}$ sind (**Abb. 5**; im Gegensatz dazu, die Wachstumsraten des Ovariums bei 3 mg C l^{-1}). Wenn der Körper eines adulten Tieres jedoch sehr klein ist, so wäre theoretisch denkbar, daß die maximale Ovariumgröße entsprechend eingeschränkt ist. Da Ovariumwachstum von der Ovariumgröße abhängt, sollten extrem kleine Tiere bei hohen Futterkonzentrationen – relativ zu großen Tieren - reduziertes Ovariumwachstum zeigen. Für das Experiment zu "Übergangssituationen" war aber auch dieser Punkt irrelevant, da die betrachteten Futterkonzentrationen sich hier in einem Bereich bewegten, in dem die Körpergröße keinen meßbaren Einfluß auf das Ovariumwachstum hatte.

4.4.2 Populationsdynamik in "Übergangssituationen"

Basierend auf den quantitativen Abweichungen (mittlere Quadratabweichungen) zwischen Modellvorhersage und experimentellem Datensatz konnte kein eindeutiger "Sieger" unter den drei getesteten Populationsmodellen ausgemacht werden (**Abb. 35**). Ein qualitativer Vergleich der Modelle zeigt jedoch, daß das IBM zwei Charakteristika der Populationsdynamik besser als die anderen beiden Modelle erfaßte.

Die kurzfristige Reaktion der experimentellen Populationen auf die Umstellung der Futterkonzentrationen war durch eine Zeitverzögerung und durch Fluktuationen in der Altersstruktur charakterisiert (**Abb. 36**). Die Wachstumsraten der untersuchten *Synchaeta*-

Population änderten sich innerhalb der ersten ein bis zwei Tage nach der Futterumstellung überhaupt nicht. Dies lag daran, daß sich sowohl die Altersstruktur der Population als auch die Speicher der Individuen nicht sofort den neuen Verhältnissen angeglichen hatten (was im Monod-Modell allerdings impliziert wird). Die Auffüllung der Speicher erfolgte schneller als die Änderung der Altersstruktur. Dies hatte zur Folge, daß es bei der Umstellung von der niedrigen auf die hohe Futterkonzentration zunächst zu einer "überschießenden Reaktion" in der Wachstumsrate kam (der Anteil an Adulten war zu dieser Zeit noch höher als der in der stabilen Altersverteilung). Bei der Umstellung von der hohen auf die niedrigere Futterkonzentration kam es ebenfalls zu einer Zeitverzögerung und zu einer erhöhten Wachstumsrate ca. sechs Tage nach der Konzentrationsumstellung, dem Zeitpunkt an dem letzte Schub von Juvenilen (aus der Zeit vor der Umstellung) mit der Fortpflanzung begann.

Im großen und ganzen wurden die im Experiment beobachteten Zeitverzögerungen gut durch das IBM vorhergesagt. Systematische Abweichungen waren allerdings bei den Mortalitätsraten, vor allem nach der Futterumstellung, zu verzeichnen: Hier war die beobachtete Mortalität bei 1 mg C l^{-1} deutlich niedriger, und bei 0.2 mg C l^{-1} deutlich höher als erwartet. Dies könnte die Folge eines erniedrigten bzw. erhöhten Reproduktionsaufwands sein, ein Mechanismus der im Modell allerdings nicht berücksichtigt wurde¹³. Die Abschätzung von Mortalitätsraten stellt ein grundsätzliches Problem bei strukturierten Populationsmodellen dar. Bei den meisten strukturierten Populationsmodellen wurden Mortalitätsraten anhand von empirisch bestimmten Überlebenskurven von Tieren, die in unterschiedlichen Futterkonzentrationen gehalten wurden, abgeschätzt. McCauley *et al.* (1996) präzisieren diese Abschätzung, indem sie die Mortalität von Daphnien in Abhängigkeit von der, im vorherigen Häutungsstadium aufgenommenen Futtermenge formulierten. Diese Futtermenge wurde jedoch nicht gemessen, sondern über das Modell abgeschätzt. Letztendlich ist also auch dies nur eine Korrelation, denn die direkte kausale Verknüpfung muß zwischen Mortalität und dem "individuellen Zustand" bestehen (siehe "state-theory", 4.2.1).

¹³ Im Bereich der Futterkonzentrationen dieses Experiments war die Mortalität – laut IBM - nur abhängig vom Alter.

Im IBM ist die kurzfristige Reaktion einer Population (z.B. Populationswachstum) nicht abhängig von der umgebenden Futterkonzentration, sondern von ihrem "p-state", d.h. der Summe der internen Zustände aller Individuen (= deren Ovariumgrößen + Alter). Dadurch kommt es im Gegensatz zum Monod-Modell zu einer "Entkopplung" von Populationswachstum und Ressourcenkonzentration. Bei schnell fluktuierenden Ressourcenkonzentrationen ist daher zu erwarten, daß die Vorhersagen des IBM und des Monod-Modells sehr stark divergieren und nur das IBM eine genaue Vorhersage über das Populationswachstum machen kann (unter der Voraussetzung, daß die internen Zustandsvariablen die Reaktionen der Individuen realistisch wiedergeben).

Zu einem ähnlichen Schluß kamen McNair *et al.* (1998) in ihrer Betrachtung der Populationsdynamik von *Brachionus calyciflorus* in Chemostaten, wenngleich sich deren Methodik von der hier vorliegenden Arbeit in vielen Punkten unterscheidet. McNair (1998) formulierten unter Verwendung von Differentialgleichungen ein allgemeines Populationsmodell, in dem der Lebenszyklus von *Brachionus* in die Stadien "Eier" (strukturiert nach dem Alter) und "freischwimmende Tiere" (strukturiert nach der Körpergröße) unterteilt wurde. Die Autoren verglichen die Dynamik der Größenstruktur von Chemostat-Populationen mit den Vorhersagen ihres Modells und fanden viele Übereinstimmungen, u.a. bei der Größenverteilung der Rotatorien bei verschiedenen Verdünnungsraten¹⁴. McNair *et al.* (1998) machten jedoch keinen Versuch, ihr Modell anhand von Messungen an Individuen zu parametrisieren. Der Vergleich erfolgte daher auf rein qualitative Weise.

4.4.3 Fluktuationen in der Altersstruktur

Ein unerwartetes Ergebnis des Konkurrenzexperiments Nr.2 im zweiten Teil dieser Arbeit war das Auftreten lang anhaltender Fluktuationen in der Altersstruktur bei *Synchaeta*, trotz sehr konstanter Umweltbedingungen (**Abb. 28**). Bei *Brachionus* waren diese Fluktuationen nur andeutungsweise vorhanden.

¹⁴ Diese, mit dem Coulter-Counter® gemessene, Größenverteilung erlaubte grobe Rückschlüsse auf die gegenwärtige Altersstruktur. Die Population kann so in die "Altersgruppen" Eier, Juvenile und Adulte unterteilt werden.

Diese Unterschiede lassen sich durch Besonderheiten im Fruchtbarkeitsschema beider Arten erklären und anhand simpler Matrix-Populationsmodelle verdeutlichen¹⁵. Der Lebenszyklus von *Synchaeta* war zu Beginn der reproduktiven Phase durch eine sehr hohe Fekundität und einen danach stattfindenden, starken Abfall in der Fekundität charakterisiert (dreieckige Fruchtbarkeitskurve, siehe **Abb. 8**). Dieses Muster wurde auch schon für andere Rotatorien beschrieben (z.B. *Keratella cochlearis*, Walz 1983). Für *Brachionus* wurden keine Life-table-Messungen durchgeführt, Literaturdaten legen jedoch nahe, daß es bei *Brachionus calyciflorus* keinen nennenswerten Abfall der Fekundität mit dem Alter gibt (z.B. Halbach 1970). Die Fruchtbarkeitskurve ist in diesem Fall eher "rechteckig".

Das Leslie-Matrix Modell sagt voraus, daß sich Populationen mit einer, auf einen kurzen Zeitraum konzentrierten Fortpflanzung, nur sehr langsam und zyklisch ihrer stabilen Altersstruktur annähern **Abb. 38**. Dagegen ist bei Populationen mit gleichbleibend hoher Fruchtbarkeit der erste Zyklus stärker, die Annäherung an die stabile Altersstruktur erfolgt jedoch schneller. Dieser Mechanismus könnte für die lang anhaltenden Schwankungen der Eiraten von *Synchaeta* verantwortlich zu sein. Externe Faktoren (z.B. periodisch schwankende Futterqualität) sind eher unwahrscheinlich, da die Oszillationen sowohl in den Kontrollen als auch in den Konkurrenzansätzen (mit *Brachionus*) auftraten. Auch die Tatsache, daß die Periode der Oszillationen in etwa der minimalen Generationszeit (Eientwicklungsdauer + Dauer der juvenilen Phase) von *Synchaeta* entsprach, deutet eher auf das Wirken "interner" Faktoren hin.

¹⁵ Derselbe "Mechanismus" ist auch im IBM vorhanden.

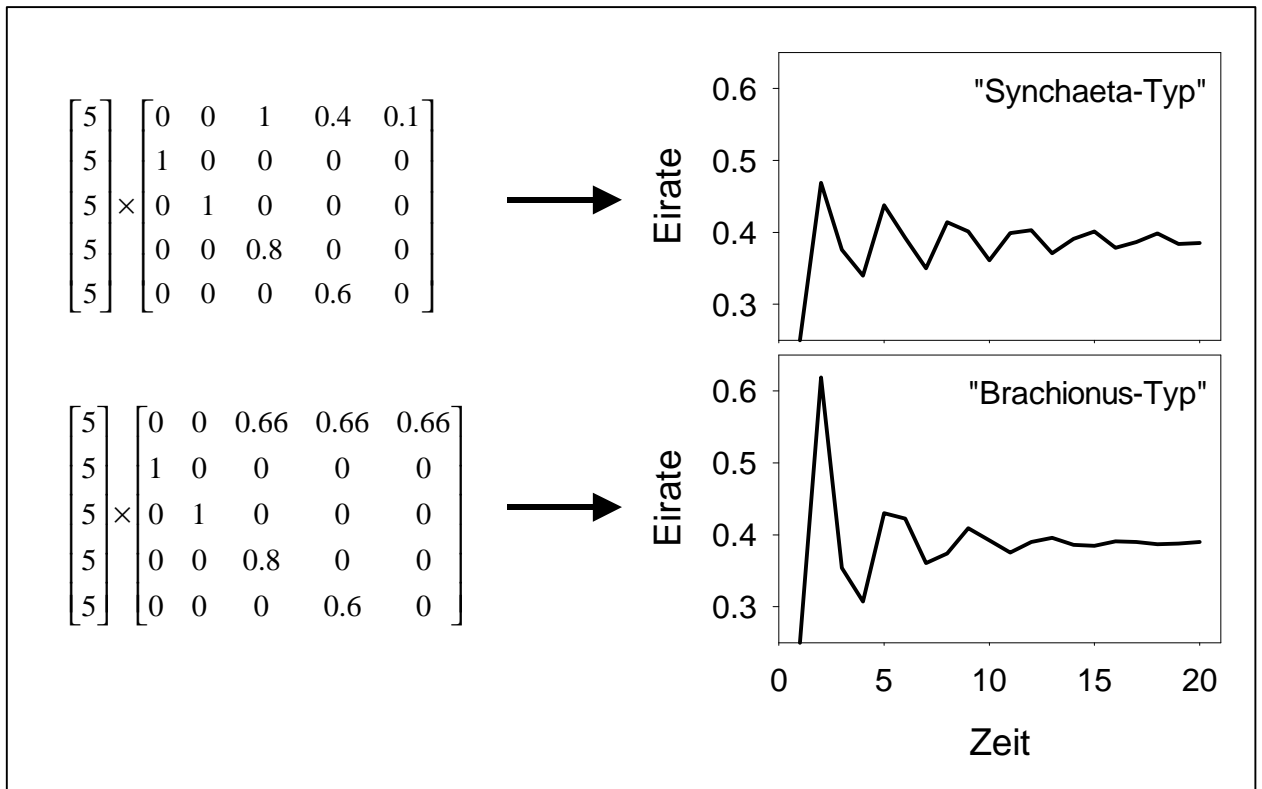


Abb. 38 Demographische Erklärung für die Eiraten-Fluktuationen in Konkurrenzexperiment Nr. 2. Altersklassen-Vektor und Leslie-Matrix (links) und die dazu korrespondierende Dynamik der Eiraten (rechts). Die erste Altersklasse stellt die "Eier" dar. Dargestellt ist der "*Synchaeta*-Typ" (oben), bei dem die höchste Fekundität auf die erste adulte Altersklasse konzentriert ist und der "*Brachionus*-Typ" (unten), bei dem die Fekundität in allen adulten Altersklassen gleich ist. Die Einträge in den Leslie-Matrizen sind Beispiele. Die asymptotische Wachstumsrate beider "Typen" wäre: $r = 0.092$.

Ein möglicher Einwand gegen diese demographische Erklärung wäre, daß die Populationen von *Brachionus* bzw. *Synchaeta* mit unterschiedlichen Altersstrukturen gestartet sein könnten. Es wäre zum Beispiel möglich, daß die Anfangspopulation von *Brachionus* bereits näher an ihrer stabilen Altersstruktur war als die von *Synchaeta*. In Wirklichkeit scheint jedoch das Gegenteil der Fall gewesen zu sein: Die *Brachionus*-Populationen starteten, im Gegensatz zu *Synchaeta*, mit extrem niedrigeren Eiraten, was darauf hindeutet, daß diese stärker von der stabilen Altersverteilung abwichen als diejenigen der *Synchaeta*-Populationen.

4.4.4 Dynamik von Populationen während Hungerperioden

Nach dem Monod-Modell wächst eine Population bei jeder Futterkonzentration mit einer fixen Wachstumsrate. Bei sehr niedrigen Futterkonzentrationen bedeutet dies, daß die Populationsdichte mit konstanter Rate¹⁶ bzw. in Form einer negativen Exponentialfunktion abnimmt. Dies hat zur Folge, daß große Populationen eine Phase sehr niedriger Ressourcenabundanz anscheinend länger überdauern können (**Abb. 34**). Diese Beobachtung legt nahe, daß in semi-kontinuierlichen Systemen Arten mit hoher Wachstumsrate im Vorteil sind, da diese in den kurzen Phasen höherer Ressourcenabundanz größere Populationen aufbauen können. Zu diesem Schluß kamen auch einige Autoren nach theoretischen Betrachtungen des Monod-Modells in Konkurrenzsystemen (die sog. "Opportunisten-Strategie", Grover 1990). Genaugenommen gilt dies jedoch nur bei Futterkonzentrationen in denen sich jedes Individuum noch fortpflanzen kann. Sind die Futterkonzentrationen niedriger, d.h. die Individuen hungern, so ist die Abnahmerate der Population nicht mehr konstant, sondern nimmt mit der Zeit stark zu (**Abb. 34**). Dies liegt daran, daß "Hungertoleranz" keine Eigenschaft von Populationen, sondern eine Eigenschaft von Individuen ist (sie ist *unabhängig* von der Größe der Population). In diesem Fall ist es folglich irrelevant, wie schnell die Population in den kurzen Phasen hoher Ressourcenabundanz wächst. Das einzige Kriterium für Konkurrenzstärke ist in diesem Fall die Fähigkeit einzelner Individuen, die Hungerperioden zu überbrücken. Da das Monod-Modell auf der Populationsebene definiert ist, kann es solche Mechanismen nicht berücksichtigen.

4.4.5 Mögliche zukünftige Anwendung von "auf Individuen basierenden Populationsmodellen"

Die in diesem Kapitel angestellten Betrachtungen haben gezeigt, daß strukturierte Populationsmodelle vor allem bei fluktuierenden Ressourcenkonzentrationen weitaus realistischere Vorhersagen als nicht-strukturierte Modelle machen können. Des weiteren entsprechen die Parameter von strukturierten Modellen häufiger biologisch sinnvollen Größen (im Gegensatz dazu z.B., die "Halbsättigungskonstante" im Monod-Modell). Für

¹⁶ der Verdünnungsrate bei Chemostaten bzw. der negativen Wachstumsrate beim für eine Fitterschwelle modifizierten Monod-Modell.

die zukünftige Anwendung von strukturierten Populationsmodellen scheinen zwei Ansätze besonders lohnend zu sein.

Die enge Verbindung zwischen individuellem Lebenszyklus und Populationswachstum in strukturierten Populationsmodellen erlaubt es, die Fitneß verschiedener Lebenszyklus-Strategien unter stochastischen Bedingungen, über sehr lange Zeiträume zu untersuchen. Im Modell können z.B. Allokationsmuster auf individueller Ebene verändert, und anschließend deren Auswirkungen auf die Fortdauer einer Population über lange Zeiträume analysiert werden. Solche Verfahren erlauben eine realistischere Beurteilung der Fitneß bestimmter "Genotypen" als Verfahren, die sich nur auf die natürliche Wachstumsrate "r" beziehen.

Die Formulierung von strukturierten Populationsmodellen für verschiedene Spezies, sowie das "Zusammenschalten" solcher Modelle können neue Einsichten auf der Ebene von Lebensgemeinschaften gewährleisten. Phänomene, wie Konkurrenz können zum Beispiel auf diese Weise untersucht werden (z.B. McCauley *et al.* 1996). Das größte Hindernis dieses Ansatzes ist, daß die meisten Organismen für derartige Studien ungeeignet sind. Sie sind entweder zu klein, d.h. können nicht auf individueller Ebene verfolgt werden oder zu groß, was meist mit langen Generationszeiten verbunden ist und Betrachtungen auf der Ebene von Populationen erschwert. In diesem Zusammenhang sind Zooplankter (wie Rotatorien oder Cladoceren) ideale Modellorganismen, da bei ihnen alle Ebenen der biologischen Hierarchie leicht zu untersuchen sind.

5 Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurden die Auswirkungen von Ressourcenlimitation auf Konsumenten, am Beispiel planktischer Rotatorien und ihrer Futteralgen, untersucht. Ressourcenlimitation ist auf allen Ebenen der biologischen Hierarchie meßbar. Auf der Ebene von Individuen hat sie einen Einfluß auf den Lebenszyklus, z.B. indem sie die Rahmenbedingungen für die individuelle Reproduktion verändert. Auf der Ebene von Populationen bestehen ihre Auswirkungen in einer Reduktion des Populationswachstums. Beide Ebenen wurden in dieser Arbeit betrachtet und es wurde ferner der Versuch unternommen, diese Ebenen durch ein mechanistisches Modell, ein auf Individuen basierendes Populationsmodell, miteinander zu verbinden.

Der erste Teil befaßte sich mit Ressourcenlimitation auf der Ebene von Individuen (am Beispiel des Rotators *Synchaeta pectinata*). Hier standen die physiologischen Mechanismen der Eiproduktion und mögliche evolutionäre Anpassungen an Ressourcenlimitation im Vordergrund. Es zeigte sich, daß individuelle Reproduktion bei *Synchaeta* nur dann möglich war, wenn deren Ovarium eine Mindestgröße von $0.4 \cdot 10^6 \mu\text{m}^3$ erreicht hatte. Bei der Ablage eines einzelnen Eis kam es jedesmal zu einer Volumenreduktion des Ovariums um das entsprechende Volumen des Eis ($0.34 \cdot 10^6 \mu\text{m}^3$). Zwischen den Eiablagen nahm das Volumen des Ovariums mit einer bestimmten Rate, abhängig von der Futterkonzentration, zu. Diese Abhängigkeit ließ sich durch eine Sättigungsfunktion charakterisieren. Insgesamt ließ sich die zeitliche Dynamik der Ovariumgröße bei einzelnen, adulten Tieren durch ein Sägezahnmuster beschreiben.

Niedrige Ressourcenkonzentrationen bewirkten eine Verlängerung der Eiablageintervalle und, da die Überlebenswahrscheinlichkeit der Tiere relativ konstant blieb, eine geringere Anzahl abgelegten Eier im Laufe der Lebenszeit. Extrem niedrige Ressourcenkonzentrationen bewirkten zudem eine Verzögerung des Zeitpunkts der ersten Reproduktion, da durch das langsame Ovariumwachstum die Mindestgröße des Ovariums für Reproduktion später erreicht wurde. Hungernde Tiere resorbierten Material aus ihrem Ovarium und hielten so für einige Zeit ihren Metabolismus aufrecht. Dies zeigte, daß das Ovarium auch ein wichtiges Speicherorgan darstellen kann. War bei hungernden Tieren das Ovarium größer als die Mindestgröße, so reproduzierten sich diese Tiere während der Hungerperiode und starben früher als solche, die sich nicht reproduzierten.

Synchaeta zeigte zwei Charakteristika in ihrem Lebenszyklus, die als Anpassung an niedrige bzw. fluktuierende Futterkonzentrationen interpretiert werden können. 1) Die Eiggröße blieb, abgesehen von extremer Ressourcenlimitation, bei einer konstant maximalen Größe. Die Nachkommen hatten daher stets die maximale Fitneß. Dies kann als Risikovermeidungsstrategie in Habitaten mit unvorhersehbar fluktuierenden Ressourcen interpretiert werden. 2) Der Reproduktionsaufwand stieg bei niedrigen Futterkonzentrationen an. Im Extremfall reproduzierten sich die Tiere nur einmal und starben kurz darauf. Auf diese Weise konnten sie auch unter sehr ungünstigen Bedingungen meist einen Nachkommen in ihrem Leben erzeugen, und Hungerperioden im Embryonalstadium bzw. im hungerresistenteren Juvenilstadium überbrücken.

Diese Muster konnten auch in einer Freilandstudie, die zur Zeit des Frühjahrmaximums von *Synchaeta pectinata* durchgeführt wurde, bestätigt werden. Ferner zeigte die Freilandstudie, daß die Verteilung der Ovariumgrößen adulter Tiere als qualitatives Maß zum Nachweis von Ressourcenlimitation im Freiland verwendet werden kann.

Der zweite Teil befaßte sich mit Ressourcenlimitation auf der Ebene von Populationen. Dabei ging es um die Frage ob zwei Rotatorien, *Synchaeta pectinata* und *Brachionus calyciflorus*, entlang eines Temperaturgradienten eine unterschiedliche Effizienz in der Ressourcennutzung zeigen und ob die beiden Arten in verschiedenen Temperaturbereichen unterschiedliche Konkurrenzstärke besitzen. Beide Rotatorien konnten, ausreichende Futterkonzentrationen vorausgesetzt, in einem Bereich von 10 bis 24°C existieren (d.h. sie zeigten positives Populationswachstum). Bei *Brachionus* stieg die Geschwindigkeit stoffwechselfysiologischer Vorgänge wie Konsumption (Ingestionsraten) und Produktion (Wachstumsraten bei hohen Futterkonzentrationen) stark mit der Temperatur an. Bei *Synchaeta* war dieser Anstieg nur sehr schwach ausgeprägt, was darauf hindeutete, daß diese Art ihr physiologisches Potential schon bei niedrigen Temperaturen ausschöpft. Dagegen stiegen die Futterschwellen bei *Synchaeta* stark mit der Temperatur an. Bei 16°C kam es zur Überschneidung der Netto-Nullwachstumsisolinen beider Arten. Oberhalb dieser Temperatur hatte *Brachionus* die niedrigere Futterschwelle, unterhalb davon *Synchaeta*. Die Hungerresistenz (= durchschnittliche Zeit bis zum Hungertod) nahm bei beiden Arten mit steigender Temperatur ab. *Brachionus* konnte stets länger hungern als *Synchaeta*, bei 12°C knapp dreimal so lange.

In zwei Konkurrenzexperimenten wurde die Hypothese getestet, daß *Synchaeta* bei 12°C in der Lage ist *Brachionus* durch exploitative Konkurrenz zu verdrängen (und umgekehrt bei

20°C). Diese Hypothese konnte nicht bestätigt werden. In den meisten Fällen war *Brachionus* der eindeutige Sieger, nur in einem Fall koexistierten beide Arten für die Dauer des Experiments. Diese Abweichungen von den theoretischen Erwartungen konnten dadurch erklärt werden, daß *Brachionus* durch die in den Experimenten herrschenden Bedingungen im Vorteil war. Im ersten Konkurrenzexperiment begünstigten die starken Fluktuationen in den Futterkonzentrationen bei den semi-kontinuierlichen Kulturen den hungerresistenteren *Brachionus*. Im zweiten Konkurrenzexperiment, wo die Kulturbedingungen (fast) kontinuierlich waren, kam es zur Anreicherung von Detritus und Bakterien in den Kulturgefäßen. Dadurch stand *Brachionus*, im Gegensatz zu *Synchaeta*, eine zusätzliche Ressource zur Verfügung.

Im dritten Teil wurde eine Verbindung zwischen der Individualebene und der Populationsebene hergestellt. Dazu wurden mehrere, auf Ressourcen basierende Populationsmodelle formuliert, für das Rotator *Synchaeta pectinata* parametrisiert und anhand der Daten eines Laborexperiments miteinander verglichen. Drei Modelle wurden betrachtet: Das Monod-Modell (unstrukturiertes Modell), das Leslie-Matrix Modell (mit Altersstruktur) und ein auf Individuen basierendes Modell (IBM, berücksichtigt sowohl Altersstruktur als auch physiologische Struktur). Das IBM konnte Zeitverzögerungen und Abweichungen von den Gleichgewichts-Wachstumsraten, wie sie z.B. bei schnell wechselnden Futterbedingungen auftreten, besser vorhersagen als die anderen beiden Modelle. Beim Wechsel von niedrigen zu hohen Futterkonzentrationen änderte sich die Wachstumsrate der Population nicht sofort, sondern blieb zunächst für ca. einen Tag konstant. Danach war die Wachstumsrate höher als die Gleichgewichts-Wachstumsrate, was daran lag, daß die Altersstruktur der Population noch der, der niedrigen Futterkonzentration entsprach (d.h. einen höheren Anteil an adulten Tieren enthielt). Unter Fluktuationen in der Altersstruktur näherte sich die Population schließlich der Gleichgewichts-Wachstumsrate an. Die Stärke und die Dauer dieser Fluktuationen wurde durch das altersspezifische Fekunditätsschema mit beeinflußt.

Bei hungernden Populationen machten das IBM und das unstrukturierte Monod-Modell grundsätzlich verschiedene Vorhersagen. Das Monod-Modell sagte eine Abnahme der Population entsprechend einer negativen Exponentialfunktion voraus. Dadurch war die Zeit, bis alle Individuen einer Population verhungert waren, abhängig von der anfänglichen Zahl an Individuen. Das IBM machte diese unrealistische Vorhersage nicht, da physiologische Vorgänge, wie das Aufbrauchen von internen Speichersubstanzen, explizit

modelliert wurden. Die Mortalität war hier am Anfang sehr gering, nach einer bestimmten Zeit waren jedoch, unabhängig von der anfänglichen Populationsgröße, alle Individuen verhungert. Strukturierte Populationsmodelle können also, sofern sie die relevanten Zustandsvariablen berücksichtigen, realistischere Vorhersagen machen als unstrukturierte Modelle.

6 Literaturverzeichnis

- Achenbach, L. & Lampert, W. (1997). "Effects of elevated temperatures on threshold food concentrations and possible competitive abilities of differentially sized cladoceran species." *Oikos*, 79: 469-476.
- Amsellem, J. & Ricci, C. (1982). "Fine structure of the female genital apparatus of *Philodina* (Rotifera, Bdelloidea)." *Zoomorphology*, 100: 89-105.
- Baker, R. (1979). "Birth rate of planktonic rotifers in relation to food concentration in a shallow eutrophic lake in Western Canada." *Can. J. Zool.*, 57: 1206-1214.
- Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. R. (1991). *Ökologie*, Birkhäuser, Basel.
- Bentfeld, M. E. (1971a). "Studies of oogenesis in the rotifer *Asplanchna*: I. Fine structure of the female reproductive system." *Z. Zellforsch.*, 115: 165-183.
- Bentfeld, M. E. (1971b). "Studies of oogenesis in the rotifer *Asplanchna*: II. Oocyte growth and development." *Z. Zellforsch.*, 115: 184-195.
- Berzins, B. & Pejler, B. (1989). "Rotifer occurrence in relation to temperature." *Hydrobiologia*, 175: 223-231.
- Boersma, M. (1997). "Offspring size in *Daphnia*: does it pay to be overweight?" *Hydrobiologia*, 360: 79-88.
- Boersma, M., De Meester, L. & Spaak, P. (1999). "Environmental stress and local adaptation in *Daphnia magna*." *Limnology and Oceanography*, 44(2): 393-402.
- Caswell, H. (1989). *Matrix Population Models*, Sinauer, Sunderland.
- Caswell, H. & John, A. M. (1992). "From the individual to the population in demographic models." In: Individual-based models and approaches in ecology, D. L. De Angelis & L. J. Gross (Hrsg.), Chapman & Hall, New York.
- Clutton-Brock, T. H. (1984). "Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals." *American Naturalist*, 123(2): 212-229.
- Cohen, D. (1966). "Optimizing reproduction in a randomly varying environment." *Journal of Theoretical Biology*, 12: 112-129.
- de Roos, A. M. (1996). "A gentle introduction to physiologically structured population models." In: Structured-population models in marine, terrestrial, and freshwater systems, S. Tuljapurkar & H. Caswell (Hrsg.), Chapman & Hall, New York, 119-204.

- DeAngelis, D. L. & Rose, K. A. (1992). "Which individual-based approach is most appropriate for a given problem?" In: Individual-based models and approaches in ecology, D. L. DeAngelis & L. J. Gross (Hrsg.), Chapman & Hall, London, 67-87.
- Desharnais, R. A. (1996). "Population dynamics of *Tribolium*." In: Structured population models in marine, terrestrial, and marine environments, S. Tuljapurkar & H. Caswell (Hrsg.), Chapman & Hall, New York, 303-328.
- Draper, N. R. & Smith, H. (1980). *Applied Regression Analysis*, Wiley, New York.
- Droop, M. R. & Scott, J. M. (1978). "Steady-state energetics of a planktonic herbivore." *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 58: 749-772.
- Fisher, R. A. (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection*, Clarendon Press, Oxford.
- Fußmann, G. (1996). "Die Kontrolle der Rotatorien im Pelagial eines mesotrophen Sees durch Bottom-up und Top-down Prozesse: Freilandbeobachtungen und Enclosure Experimente," Dissertation, Christian-Albrechts-Universität, Kiel.
- Gadgil, M. & Bossert, W. H. (1970). "Life historical consequences of natural selection." *American Naturalist*, 104: 1-24.
- Gaedeke, A. & Sommer, U. (1986). "The influence of the frequency of periodic disturbances on the maintenance of phytoplankton diversity." *Oecologia*, 71: 25-28.
- Gauld, G. F. (1951). "The grazing rate of planktonic copepods." *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 29: 695-706.
- Gilbert, J. J. (1995). "Structure, development and induction of a new diapause stage in rotifers." *Freshwater Biology*, 34: 263-270.
- Gilbert, J. J. & Bogdan, K. G. (1984). "Rotifer grazing: *In situ* studies on selectivity and rates." In: Trophic interactions within aquatic ecosystems, D. G. Meyers & J. R. Strickler (Hrsg.), American association for the advancement of science, Selected Symposium 85, Boulder, Colorado, USA, 97-133.
- Gilbert, J. J. & Schreiber, D. K. (1995). "Induction of diapausing amictic eggs in *Synchaeta pectinata*." *Hydrobiologia*, 313/314: 345-350.
- Gilbert, J. J. & Schreiber, D. K. (1998). "Asexual diapause induced by food limitation in the rotifer *Synchaeta pectinata*." *Ecology*, 79(4): 1371-1381.
- Glazier, D. S. (1992). "Effects of food, genotype, and maternal size and age on offspring investment in *Daphnia magna*." *Ecology*, 73(3): 910-926.
- Gliwicz, Z. M. (1985). "Predation and food limitation: an ultimate reason for extinction of planktonic cladoceran species." *Archiv für Hydrobiologie Beihefte*, 21: 419-430.

- Gonzalez, M. J. & Frost, T. M. (1992). "Food limitation and seasonal population declines of rotifers." *Oecologia*, 89: 560-566.
- Green, J. (1998). "Strategic variation of egg size in *Keratella cochlearis*." *Hydrobiologia*, 387/388: 301-310.
- Grover, J. P. (1990). "Resource competition in a variable environment: phytoplankton growing according to the Monod's model." *American Naturalist*, 136(6): 771-789.
- Guillard, R. R. L. (1975). "Culture of phytoplankton for feeding marine invertebrates." In: Culture of marine invertebrate animals, W. L. Smith & M. H. Chanley (Hrsg.), Pleum Pub. Co., New York, 29-60.
- Gurney, W. S. C., McCauley, E., Nisbeth, R. M. & Murdoch, W. W. (1990). "The physiological ecology of *Daphnia*: a dynamic model of growth and reproduction." *Ecology*, 71(2): 716-732.
- Halbach, U. (1970). "Einfluß der Temperatur auf die Populationsdynamik des planktischen Rädertieres *Brachionus calyciflorus*." *Oecologia*, 4: 176-207.
- Halbach, U. & Halbach-Keup, G. (1974). "Quantitative Beziehungen zwischen Phytoplankton und der Populationsdynamik des Rotators *Brachionus calyciflorus* Pallas. Befunde aus Laboratoriumsexperimenten und Freilanduntersuchungen." *Arch. Hydrobiol.*, 73: 273-309.
- Herzig, A. (1983). "Comperative studies on the relationship between temperature and duration of embryonic development of rotifers." *Hydrobiologia*, 104: 237-246.
- Hofmann, W. (1977). "The influence of abiotic environmental factors on population dynamics in planktonic rotifers." *Arch. Hydrobiol. Beih.*, 8: 77-83.
- Huston, M., DeAngelis, D. & Post, W. (1988). "New computer models unify ecological theory." *BioScience*, 38(10): 682-691.
- Karabin, A. (1978). "The pressure of pelagic predators of the genus *Mesocyclops* (Copepoda, Crustacea) on small zooplankton." *Ecol. Pol.*, 26: 241-257.
- King, C. E. (1967). "Food, age, and the dynamics of a laboratory population of rotifers." *Ecology*, 48(1): 111-128.
- Kirk, K. L. (1997a). "Egg size, offspring quality and food level in planktonic rotifers." *Freshwater Biology*, 37: 515-521.
- Kirk, K. L. (1997b). "Life-history responses to variable environments: starvation and reproduction in planktonic rotifers." *Ecology*, 78: 434-441.
- Klüttgen, B., Dülmer, U., Engels, M. & Ratte, H. T. (1994). "Corrigendum." *Water Research*, 28(8): 1.

- Kreutzer, C. & Lampert, W. (1999). "Exploitative competition in differentially sized *Daphnia* species: a mechanistic explanation." *Ecology*, 80(7): 2348-2357.
- Lampert, W. (1977). "Studies on the carbon balance of *Daphnia pulex* de Geer as related to environmental conditions. IV. Determination of the "threshold" concentration as a factor controlling the abundance of zooplankton species." *Archiv für Hydrobiologie Supplement*, 48: 361-368.
- Lampert, W. & Schober, U. (1980). "The importance of "threshold" food concentrations." In: *Evolution and Ecology of Zooplankton communities*, W. C. Kerfoot (Hrsg.), University press of New England, Hanover, N.H., 264-267.
- Lehmensick, R. (1925). "Zur Biologie, Anatomie und Eireifung der Rädertiere. Untersuchungen an *Asplanchna priodonta*, *Euchlanis triquetra*, *Synchaeta pectinata* und *Polyarthra platyptera*." *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 128: 37-113.
- Mac Isaac, H. J. & Gilbert, J. J. (1991). "Competition between *Keratella cochlearis* and *Daphnia ambigua*: effects of temporal patterns of food supply." *Freshwater Biology*, 25: 189-198.
- Madsen, T. & Shine, R. (1999). "The adjustment of reproductive threshold to prey abundance in a capital breeder." *Journal of Animal Ecology*, 68: 571-580.
- Maley, C. C. & Caswell, H. (1993). "Implementing *i*-state configuration models for population dynamics: an object oriented programming approach." *Ecological Modelling*, 68: 75-89.
- McCauley, E., Murdoch, W. W., Nisbeth, R. M. & Gurney, W. S. C. (1990). "The physiological ecology of *Daphnia*: development of a model of growth and reproduction." *Ecology*, 71(2): 703-715.
- McCauley, E., Nisbeth, R. M., DeRoos, A. M., Murdoch, W. W. & Gurney, W. S. C. (1996). "Structured population models of herbivorous zooplankton." *Ecological Monographs*, 66(4): 479-501.
- McNair, J. N., Booras, M. E. & Seale, D. B. (1998). "Size-structured dynamics of the rotifer chemostat: a simple physiologically structured model." *Hydrobiologia*, 387/388: 469-476.
- Michod, R. E. (1979). "Evolution of life histories in response to age-specific mortality factors." *American Naturalist*, 113: 531-550.
- Mikschi, E. (1989). "Rotifer distribution in relation to temperature and oxygen content." *Hydrobiologia*, 186/187: 209-214.

- Nisbet, R. M. (1996). "Delay-differential equations for structured populations." In: Structured-population models in marine, terrestrial, and freshwater systems, S. Tuljapurkar & H. Caswell (Hrsg.), Chapman & Hall, New York, 89-118.
- Oltra, R. & Todoli, R. (1997). "Effects of temperature, salinity and food level on life history traits of the marine rotifer *Synchaeta cecilia valentina*, n. subsp." *Journal of Plankton Research*, 19(6): 693-702.
- Paloheimo, J. E. (1974). "Calculation of instantaneous birth rates." *Limnology and Oceanography*, 19: 692-694.
- Part, T., Gustafsson, L. & Moreno, J. (1992). "'Terminal investment" and a sexual conflict in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*)." *American Naturalist*, 140(5): 868-882.
- Perrin, N. (1988). "Why are offspring born larger when it is colder? Phenotypic plasticity for offspring size in the cladoceran *Simocephalus vetulus* (Müller)." *Functional ecology*, 2: 283-288.
- Porter, K. G. & Feig, Y. S. (1980). "The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora." *Limnology and Oceanography*, 25: 943-948.
- Promislow, D. E. L., Tatar, M., Pletcher, S. & Carey, J. R. (1999). "Below-threshold mortality: implications for studies in evolution, ecology and demography." *Journal of evolutionary biology*, 12: 314-328.
- Reznick, D. N. & Bryga, H. A. (1996). "Life-history evolution in guppies (*Poecilia reticulata*: Poeciliidae). V. Genetic basis of parallelism in life histories." *American Naturalist.*, 147(3): 339-359.
- Ricci, C. (1995). "Growth pattern of four strains of a Bdelloid rotifer species: egg size and numbers." *Hydrobiologia*, 313/314: 157-163.
- Robertson, J. R. & Salt, G. W. (1981). "Responses in growth, mortality, and reproduction to variable food levels by the rotifer, *Asplanchna girodi*." *Ecology*, 62: 1585-1596.
- Rocha, O. & Duncan, A. (1985). "The relationship between cell carbon and cell volume in freshwater algal species used in zooplankton studies." *Journal of Plankton Research*, 7(2): 279-294.
- Roche, K. (1990). "Some aspects of vulnerability to cyclopoid predation of zooplankton prey individuals." *Hydrobiologia*, 198: 153-162.
- Roff, D. A. (1992). *The evolution of life histories*, Chapman & Hall, New York.
- Roitberg, B. D., Sircom, J., Roitberg, C. A., van Alphen, J. J. & Mangel, M. (1993). "Life expectancy and reproduction." *Nature*, 364: 108.

- Rothhaupt, K. O. (1988a). "Mechanistic resource competition theory applied to laboratory experiments with zooplankton." *Nature*, 333: 660-662.
- Rothhaupt, K. O. (1988b). "Ökophysiologische Grundlagen der Populationsdynamik und der zwischenartlichen Konkurrenz bei Rädertieren der Gattung *Brachionus*," Dissertation, Christian-Albrechts-Universität, Kiel.
- Rothhaupt, K. O. (1990a). "Changes of the functional responses of the rotifers *Brachionus rubens* and *Brachionus calyciflorus* with particle sizes." *Limnology and Oceanography*, 35: 24-32.
- Rothhaupt, K. O. (1990b). "Differences in particle size- dependent feeding efficiencies of closely related rotifer species." *Limnology and Oceanography*, 35: 16-23.
- Rothhaupt, K. O. (1990c). "Population growth rates of two closely related rotifer species: effects of food quality, particle size, and nutritional quality." *Freshwater Biology*, 23: 561-570.
- Ruttner-Kolisko, A. (1972). "Rotatoria." In: Die Binnengewässer, Band XXVI, Das Zooplankton der Binnengewässer, 1. Teil, 99-234.
- Ruttner-Kolisko, A. (1977). "Suggestions for biomass calculation of plankton rotifers." *Arch. Hydrobiol. Beih.*, 8: 71-76.
- Schaffer, W. M. (1983). "The application of optimal control theory to the general life history problem." *American Naturalist*, 121(3): 418-431.
- Schmid-Araya, J. M. (1991). "The effect of food concentration on the life histories of *Brachionus plicatilis* (O.F.M.) and *Ecentrum linnhei* Scott." *Arch. Hydrobiol.*, 121(1): 87-102.
- Schmidt-Nielsen, K. (1997). *Animal Physiology*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Schwoerbel, J. (1986). *Methoden der Hydrobiologie - Süßwasserbiologie*, Gustav Fischer, Stuttgart.
- Seale, D. B., Boraas, M. E. & Horton, J. B. (1993). "Using of semicontinuous culture methods for examining competitive outcome between two freshwater rotifers (Genus *Brachionus*) growing on a single algal resource." In: Plankton regulation dynamics, N. Walz (Hrsg.), Springer, Berlin, 161-177.
- Sequeira, R. A., Sharpe, P. J. H., Stone, N. D., El-Zik, K. M. & Makela, M. E. (1991). "Object-oriented simulation: plant growth and discrete organ to organ interactions." *Ecological Modelling*, 58: 55-89.
- Shine, R. & Schwarzkopf, L. (1992). "The evolution of reproductive effort in lizards and snakes." *Evolution*, 46(1): 62-75.

- Sierszen, M. E. (1990). "Variable selectivity and the role of nutritional quality in food selection by a planktonic rotifer." *Oikos*, 59: 241-247.
- Slatkin, M. (1974). "Hedging one's evolutionary bets." *Nature*, 250: 704-705.
- Smith, C. C. & Fretwell, S. D. (1974). "The optimal balance between size and number of offspring." *American Naturalist*, 108: 499-506.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. (1995). *Biometry*, Freeman, New York.
- Sommer, U. (1984). "The paradox of plankton: fluctuations of phosphorous availability maintain diversity of phytoplankton in flow-through chambers." *Limnology and Oceanography*, 29(3): 633-636.
- Starkweather, P. L., Gilbert, J. J. & Frost, T. M. (1979). "Bacterial feeding by the rotifer *Brachionus calyciflorus*: clearance and ingestion rates, behavior and population dynamics." *Oecologia*, 44: 26-30.
- Stearns, S. C. (1992). *The evolution of life histories*, Oxford University Press, Oxford.
- Stemberger, R. S. (1981). "A general approach to the culture of planktonic rotifers." *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38: 721-724.
- Stemberger, R. S. (1985). "Prey selection by the copepod *Diacyclops thomasi*." *Oecologia*, 65: 492-497.
- Stemberger, R. S. & Gilbert, J. J. (1985). "Body size, food concentration, and population growth in planktonic rotifers." *Ecology*, 66(4): 1151-1159.
- Steward, A. J. & Wetzel, R. G. (1986). "Cryptophytes and other microflagellates as couplers in planktonic community dynamics." *Arch. Hydrobiol.*, 106: 1-19.
- Stibor, H. (1992). "Predator induced life-history shifts in a freshwater cladoceran." *Oecologia*, 92: 162-165.
- Tessier, A. J. & Consolatti, N. L. (1991). "Resource quantity and offspring quality in *Daphnia*." *Ecology*, 72(2): 468-478.
- Tilman, D. (1982). *Resource competition and community structure.*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Tilman, D., Mattson, M. & Langer, S. (1981). "Competition and nutrient kinetics along a temperature gradient: An experimental test of a mechanistic approach to niche theory." *Limnology and Oceanography*, 26(6): 1020-1033.
- Trubetskova, I. & Lampert, W. (1995). "Egg size and egg mass of *Daphnia magna*: response to food availability." *Hydrobiologia*, 307: 139-145.
- Turchin, P. & Taylor, A. D. (1992). "Complex dynamics in ecological time series." *Ecology*, 73(1): 289-305.

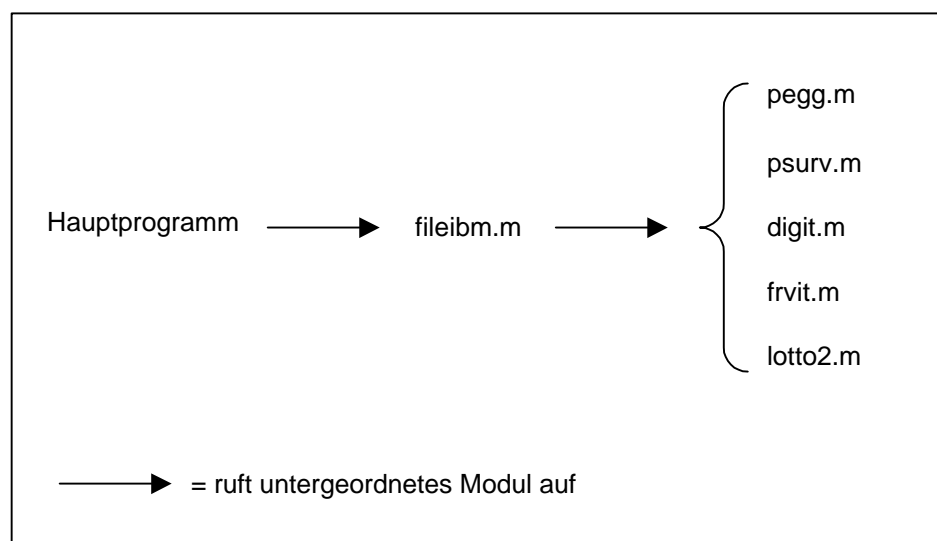
- Vuckovic, M. (1981). "Einfluß der Temperatur und Nahrungsquantität auf die Populationsdynamik des planktischen Rotators *Brachionus rubens* EHRENBERG," Diplomarbeit, Johann Wolfgang Goethe-Universität, Frankfurt.
- Walz, N. (1983). "Individual culture and experimental population dynamics of *Keratella cochlearis* (Rotatoria)." *Hydrobiologia*, 107: 35-45.
- Walz, N. (1995). "Rotifer populations in plankton communities: Energetics and life history strategies." *Experientia*, 51: 437-453.
- Walz, N., Gschloessel, T. & Hartmann, U. (1989). "Temperature aspects of ecological bioenergetics in *Brachionus angularis* (Rotatoria)." *Hydrobiologia*, 186/187: 363-369.
- Ware, D. M. (1982). "Power and evolutionary fitness in teleosts." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39: 3-13.
- Yoshimura, J. & Clark, C. W. (1991). "Individual adaptations in stochastic environments." *Evolutionary Ecology*, 5: 173-192.
- Zadeh, L. A. (1964). "The concept of state in system theory." In: Views on general systems theory, M. D. Mesarovic (Hrsg.), Wiley, New York.
- Zaffagnini, F. (1987). "Reproduction in *Daphnia*." *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 45: 245-284.
- Zimmermann, C. (1974). "Die pelagischen Rotatorien des Sempachersees, mit spezieller Berücksichtigung der Brachioniden und der Ernährungsfrage." *Schweiz. Z. Hydrol.*, 36: 205-300.

7 Anhang

Der Anhang enthält die im dritten Teil dieser Arbeit verwendeten Computerprogramme. Alle wurden in der Programmiersprache MATLAB® (Version 3.5m, für DOS) geschrieben. (Kommentare sind *kursiv* gedruckt)

7.1 Auf Individuen basierendes Modell für *Synchaeta pectinata*

Im Folgenden ist der komplette Algorithmus des Modells zum Populationswachstum für *Synchaeta pectinata* aufgeführt. Es besteht aus mehreren Modulen und ist wie folgt strukturiert:



Funktionen der einzelnen Module:

- fileibm.m (aktualisiert die Populationsmatrix für jedes Zeitintervall)
- pegg.m (berechnet die Wahrscheinlichkeit einer Eiablage in Abhängigkeit vom Alter und von der Ovariumgröße)
- psurv.m (berechnet die Überlebenswahrscheinlichkeit in Abhängigkeit vom Alter und von der Ovariengröße)
- digit.m ("digitalisiert" verschiedene Ereignisse z.B. Eiablage ja=1, nein=0 oder Überleben ja=1, nein=0)


```
end;
end;
```

Ausgabe der Ergebnisse:

```
littleR=(log(RIND)-log(IND));
AllR=[AllR; littleR'];
AllMV=[AllMV; MVIT'];
AllAGC=AllAGC+AGC;
Rstat=[mean(AllR); std(AllR)];
```

**Berechnung der Populationswachstumsrate
Sammeln der verschiedenen "Replikate"**

```
end;
end;
```

**Replikationsschleife (verschiedene Runs pro Pop.)
Replikationsschleife (versch Populationen)**

```
AGC=AllAGC;
[n,m]=size(AGC);
SAGC=sum(AGC); summs=ones(n,m);
for t=1:n; summs(t,:)=SAGC; end;
AGC=(AGC./summs)*100;
```

**Altersklassen: Umwandlung absoluter
Häufigkeiten in relative Häufigkeiten**

```
save c:\doktor~1\zusamm~1\teil3_~1\simula~2\02auf10b.txt AllR /ascii
save c:\doktor~1\zusamm~1\teil3_~1\simula~2\agc0210b.txt AGC /ascii
save c:\doktor~1\zusamm~1\teil3_~1\simula~2\MV02_10b.txt AllMV /ascii
save c:\doktor~1\zusamm~1\teil3_~1\simula~2\MSD0210b.txt Rstat /ascii
axis([0 d -0.15 0.5]),
plot (T,AllR);
```

----- **Modul: fileibm.m** -----

fileibm.m **aktualisiert die Populationsmatrix**

```
function y= fileibm(M,Food,t)
[n,m]=size(M);
PE=pegg(M,Food,t);
Rnd1=rand(n,1);
Z=PE-Rnd1;
Eggs=digit(Z); Dircost=CofR*Eggs;
Eggs=Eggs(Eggs,:);
Juvit=1*Eggs;
Juv=[Eggs./fday Juvit];
M(:,2)=M(:,2)-Dircost;
PS=psurv(M);
Rnd2=rand(n,1);
Z=PS-Rnd2;
Surv=digit(Z);
newM=M(Surv,:);
[n,m]=size(newM);
```

Eiablage und Größenverlust am Ovarium

Matrix der Neugeborenen

Tote und Überlebende

```
if n>0;
Altern=ones(n,1)*1/fday;
newM(:,1)=newM(:,1)+Altern;
newM=FRvit(Food,newM);
```

Änderung der "i-states"

```
M=[newM;Juv];[n,m]=size(M);
end;
y=M;
```

Neue Populationsmatrix

----- *Modul: pegg.m* -----

```
function y = pegg(M,Food,t)
if t>=6 & t<7; Food=0.3; end;
if Food==0.2;
  a=868.9302;
  b=72890.3992;
  c=223.3351;
  x0=-189632.784;
  y0=-771.5971;
end;
```

*Modifikation für zeitverzögerte
Umstellung der Reproduktionsschwelle*

```
if Food==0.3;
  a=110.6248;
  b=127124.1239;
  c=22.7959;
  x0=146867.9255;
  y0=-4.2661;
end;
```

```
if Food==1.0;
  a=111.8858;
  b=133059.5802;
  c=36.1535;
  x0=270124.9047;
  y0=1.6147;
end;
```

```
[n,m]=size(M);
PE=ones(n,1);
for i=1:n;
  ad=M(i,1);v=M(i,2);
  if ad<(eph+jph); pa=0; else pa=1; end;
  pv=(y0+a/(1+exp(-(v-x0)/b))^c)/100;
  if v<400000; pv=0;end;
  if pv>1; pv=1; end;
  pe=pa*pv;
  PE(i,1)=pe;
end;
y=PE;
```

*Sigmoidale Funktion (5 Par.)
Mindestgröße von Vit: 400000 μm^3*

----- *Modul: psurv.m* -----

```
function y = psurv(M)
```

```
alpha=0.0044;
beta=0.2367;
[n,m]=size(M);
PS=ones(n,1);
for i=1:n;
  ad=M(i,1);v=M(i,2);
  if ad<(eph+jph);
    pa=1;
  else pa=1-(alpha*exp(beta*ad)/fday);
  end;
  if pa<0; pa=0; end;
  if v<40000; pv=0; else pv=1; end;
  if ad<(eph+jph); ps=pa;
  else ps=pv*pa; end;
  PS(i,1)=ps;
end;
y=PS;
```

*Grundmortalität im Gompertz-Modell
Anstiegsterm im Gompertz-Modell*

*Altersmortalität der Juvenilen =0
Altersmortalität der Adulten*

Hungermortalität

----- **Modul: digit.m** -----

```
function y = digit(Z)
n=length(Z);Eins=ones(n,1);
Z2=sign(Z);
Z3=(Eins+Z2)./2;
Z=sign(Z3);
y=Z;
```

----- **Modul: frvit.m** -----

```
function y = FRvit(Food,newM)
```

```
Achse=457736;
Steig=375801;
maxabw=200000;
% vmax s0 ks
% alter, r_bisher, r_neu, zuwachs
```

Achsenabschnitt der Gerade r_adult gegen OFR
Steigung der Gerade r_adult gegen OFR
maximale Abweichung vom Mittelwert
Globale Parameter
Lokale Hilfsvariablen

```
[n,m]=size(newM); Vit1=newM(:,2);
r=vmax*(Food-s0)/(ks+Food-s0);
if r<-0.5; r=-0.5; end;
rand('normal');
```

Einstellung auf normalverteilte Zufallszahlen

```
for i=1:n;
if newM(i,1)<=eph; newM(i,2)=1; end;
if newM(i,1)>eph & newM(i,1)<=(eph+jph);
r_bisher=(Vit1(i)-Achse)/Steig;
alter=(newM(i,1)-eph)*fday;
r_neu=(1-1/alter)*r_bisher+(1/alter)*r;
newM(i,2)=(Steig*r_neu+Achse);
```

Einfluß variabler
Futterbedingungen während
der juvenilen Phase

```
end;
if newM(i,1)==(eph+jph);
newM(i,2)=(Steig*r_neu+Achse)+rand*110000;
while abs((Steig*r_neu+Achse)-(newM(i,2)))>maxabw;
newM(i,2)=(Steig*r_neu+Achse)+rand*110000;
end;
end;
if newM(i,1)>(eph+jph);
if Vit1(i)>400000;
zuwachs=400000*r/fday;
else zuwachs=Vit1(i)*r/fday;
end;
newM(i,2)=Vit1(i)+zuwachs;
if newM(i,2)>1000000; newM(i,2)=1000000; end;
```

Ovariumgröße bei Adulten
(linearer Zuwachs)
(exponentieller Zuwachs)

```
end;
rand('uniform');
y=newM;
```

maximale Ovariumgröße

----- **Modul:lotto2.m** -----

```
function Y=lotto2(M,maxsize)
```

```
[n,m]=size(M);
if n>maxsize;
p=n-maxsize;

VP(1)=1+round((n-1)*rand);
nz=1;
while nz<p;
```

```
        z=1+round((n-1)*rand);
        ig=find(VP==z);if length(ig)==0;
        nz=nz+1; VP(nz)=z;
    end
end

    artimort=ones(n,1);
    artimort(VP)=zeros(p,1);
    Y=M(artimort,:);
    else Y=M;
end
```

7.2 Programm zur Berechnung der Leslie-Matrix

Der Ausgangsdatensatz (*lifetab.m*) muß in Form einer 3-Spalten-Matrix vorliegen:

1. Spalte Zeit (beginnend mit 0)
2. Spalte Überlebende (korrespondiert zur Ausgangskohorte)
3. Spalte Nachkommen, die zum Probepunkt gefunden wurden

Die Werte dürfen nicht nach Altersklassen sortiert sein, sondern müssen nach Zeitabschnitten (Probenahmezeitpunkten) geordnet sein:

- Erster Überlebende-Wert: Größe der Ausgangskohorte zum Zeitpunkt $x=0$
 Letzter Überlebende-Wert: Alle Tiere tot (Überlebende=0).
 Erster Nachkommen-Wert: Korrespondiert zur Ausgangskohorte (definiert als =0)
 Letzter Nachkommen-Wert: Nachkommen zum letzten Probenahmezeitpunkt

Definitionen:

lx = # Überlebende zu Beginn einer Altersklasse / # Ausgangskohorte
 ist gleichbedeutend mit:
 # Überlebende zu Zeitpunkt x / Tiere zu Zeitpunkt 0

mx = # Nachkommen am Ende einer Altersklasse / # Überlebende zu Beginn der Klasse
 ist gleichbedeutend mit:
 # Nachkommen zu Zeitpunkt x / Überlebende zu Zeitpunkt $x-1$

$x=0$	$x=1$	$x=2$	$x=3$	$x=4$		<i>Probenahmen</i>
-----	*-----*	*-----*	*-----*	*-----*	*-----*	> <i>Zeit</i>
1	2	3	4			<i>Altersklassen</i>

```

clear;
table10
A=A(:,2:3);
S=A(:,1);                               Einlesen der Rohdaten
M=A(:,2);
n=length(S);
ageclass=(1:(n-1)); ageclass='ageclass';
for x=[1:n];                             Herstellung der lx und mx Vektoren

    if x==1;
        l=S(1)/S(1); lx=[l];
        m=0; mx=[m];
    else l=S(x)/S(1); lx=[lx;l];
        m=M(x)/S(x-1); mx=[mx;m];
    end;
end;
LX=[lx]; LX([n],:)=[];                   (Werte für Lifetable-Ausgabe)
MX=[mx]; MX([1],:)=[];
Lifetab=[ageclass LX MX];
L05=(lx(1)+lx(2))/2;                     Überlebenswahrscheinlichkeit der 1. Altersklasse

                                     Parameter fuer Leslie-Matrix
if mx(n)~=0;
    lx=[lx;0]; mx=[mx;0]; n=length(mx);
end;

for x=[2:n-1];
    surv=(lx(x)+lx(x+1))/(lx(x-1)+lx(x));
    fec=(0.5*(mx(x)+mx(x+1)*surv))*L05;
    if x==2;
        P=[surv]; F=[fec];
    end;
end;

```

```
    else P=[P;surv]; F=[F;fec];
    end;
end;
```

Zusammenfügen der Leslie-Matrix

```
s=length(P);
L=F';
Z=zeros(1,s);
for x=[1:s-1];
    Ladd=Z(:,x);
    Ladd(:,x)=P(x);
    L=[L;Ladd];
end;
```

```
kleinR=log(eig(L))
```

```
save c:\doktor~1\zusamm~1\lhst02~1\lesmat10.txt L /ascii
```

```
save c:\doktor~1\zusamm~1\teil3_~1\leslie\lesma10.m L /ascii
```

7.3 Zufallszahlen-Generator für Experiment 4.2.4

Dieses Programm erlaubt, die Populationsgrösse bei wachsenden "Populationen von Individuen" konstant zu halten. Es berechnet die dazu nötige Mortalität (= Anzahl der Tiere, die sterben, d.h. aus der Population entfernt werden müssen) und verteilt die Mortalität über gleichmäßig über alle Altersklassen.

Die Eingabe-Daten müssen in Form einer fünfspaltigen Matrix (zufallma.m) vorliegen:

1. bis 4. Spalte: Tote + leere Fächer der vier Replikat-Populationen

5. Spalte: #Eier, die bei jeder Pop. neu abgelegt wurden (vier Werte)

```

clear;
zufallma;
TA=M(:,1); TB=M(:,2); TC=M(:,3); TD=M(:,4); Eggs=M(:,5);
siTA=sign(TA);siTB=sign(TB);siTC=sign(TC);siTD=sign(TD);
TA=TA(siTA,:);TB=TB(siTB,:);TC=TC(siTC,:);TD=TD(siTD,:);
SA=length(TA);SB=length(TB);SC=length(TC);SD=length(TD);
Sall=[SA; SB; SC; SD]; Smax=max(Sall);
EA=Eggs(1); EB=Eggs(2); EC=Eggs(3); ED=Eggs(4);

mA=EA-SA; nA=120+mA; end;
mB=EB-SB; nB=120+mB; end;
mC=EC-SC; nC=120+mC; end;
mD=ED-SD; nD=120+mD; end;
mG=[mA;mB;mC;mD]; maxi=max(mG);
nG=[nA;nB;nC;nD];

for t=1:4;
    if t==1; cl=TA; m=mA; n=nA; end;
    if t==2; cl=TB; m=mB; n=nB; end;
    if t==3; cl=TC; m=mC; n=nC; end;
    if t==4; cl=TD; m=mD; n=nD; end;

if m>0;
zl(1)=1+round((n-1)*rand);
ups=zl(1); tups=find(cl==ups);
while length(tups)~=0;
zl(1)=1+round((n-1)*rand);
ups=zl(1); tups=find(cl==ups);
end;
nz=1;
while nz<maxi;
    if nz<m;
z=1+round((n-1)*rand);
ig=find(zl==z); ih=find(cl==z);
Test=[length(ig);length(ih)];
if all(Test==0);
nz=nz+1; zl(nz)=z;
end
else nz=nz+1; zl(nz)=0; end;
end
else zl=zeros(1,maxi); end;
if t==1; MortA=zl'; end;
if t==2; MortB=zl'; end;
if t==3; MortC=zl'; end;
if t==4; MortD=zl'; end;

end

```

SX=Anzahl der Toten

EX=Anzahl der Eier

Vorbereiten der Daten

mX=aktueller Überschuß

nX=aktuelle Abundanzen

(vor der Populationsregulierung)

*Zusatzbedingung: Falls schon die erste
Zufallszahl einem bereits
gestorbenen Tier entspricht, muß
die Zahl neu gezogen werden*

```
MortG=[MortA MortB MortC MortD];
ii=find(MortA>120);lii=length(ii);E1=EA-lii;    #Eier, die in Fächer
ij=find(MortB>120);lij=length(ij);E2=EB-lij;    eingesetzt werden
ik=find(MortC>120);lik=length(ik);E3=EC-lik;
il=find(MortD>120);lil=length(il);E4=ED-lil;
KEier=zeros((Smax+maxi)-4,1); Eier=[E1;E2;E3;E4;KEier];
MortG=sort(MortG);
MortG;

save a:rauswurf.txt MortG /ascii

MohneE=M(:,1:4);
MortGM=[MortG;MohneE];
MortGM=sort(MortGM);
MortGM=[MortGM Eier];

save a:einsetz.txt MortGM /ascii

endpop=[120 120 120 120];
for q=1:4;
if mG(q)<0; endpop(q)=120+mG(q); end;
end;
abus=[nG';endpop];

save a:abunanz.txt abus /ascii
```

Danksagung

Prof. Dr. W. Lampert gab mir die Chance, in seiner Abteilung am MPI für Limnologie zu arbeiten und ermöglichte mir dadurch einen Arbeitsplatz unter hervorragenden Bedingungen.

Dr. M. Boersma und M. Kopp lasen kritisch meine Manuskripte und gaben mir viele wertvolle Ratschläge.

Dr. H.J. Krambeck war mein Ansprechpartner in Sachen "Computerprogrammierung". Er überzeugte mich, daß es für (fast) jedes Problem eine passende MATLAB-Funktion gibt.

Von Dr. S.C. Fradkin erfuhr ich, daß Rotatorien nicht nur im Labor, in Klimaschränken und Chemostaten vorkommen, sondern auch im Freiland. Er gab mir viele nützliche Tips für die Probenahmen im Schöhsee.

Mein Dank gilt auch allen Wissenschaftlern, Mitarbeitern und Gästen des MPI, die mir während meiner Zeit in Plön mit Rat und Tat zur Seite standen: B. Albrecht, Dr. T.U. Berendonk, V. Bühler, Dr. G. Fußmann, C. Kreutzer, D. Lemcke, K. Plath, K. Wiedenhöft und viele, viele andere.

Meine Eltern unterstützten mich während dieser Arbeit in jeglicher Hinsicht.