

POSTEMBRYONALENTWICKLUNG UND PRODUKTIONSSCHÄTZUNG VON
LIMNOCAMPTUS ECHINATUS (MRAZEK) IM OBEREN SEEBACH

Verena Anna Kowarc

EINLEITUNG:

Im Rahmen von Fließwasserstudien gibt es kaum Daten über die Produktion von Harpacticiden oder anderen Meioinvertebraten. Daher ist nur wenig über die trophische Stellung dieser Gruppe im Ökosystem und im Vergleich zu Makroinvertebraten oder Fischen bekannt. Wenige Daten von Harpacticiden existieren über Entwicklungszeiten, "life history"-Parameter und Postembryonalentwicklung (ROUCH 1968, SARVALA 1979, GOODMAN 1980, O'DOHERTY 1985, HERMAN & HEIP 1985). Die meisten Arbeiten behandeln jedoch Brackwasserarten oder Gruppen aus dem marinen Bereich, nur wenige Süßwasserarten sind auf diese Parameter hin untersucht. Die Daten wurden nur aufgrund von Laborkulturen gewonnen und nicht mit der eigentlichen Feldpopulation verglichen.

Ziel dieser Studie über *Limnocalanus macrurus* (Mrazek), die dominante Harpacticidenart im Oberen Seebach (Ritrodat-Untersuchungsgebiet), ist die Produktionsschätzung und der Vergleich zu Makroinvertebraten (Chironomiden) aus dem selben Gewässer. Aufgrund der besonderen Populationsstruktur (KOWARC 1988) wird die Postembryonalentwicklung als Grundlage dieser Schätzung beschrieben. Dazu werden Zuchtversuche bei konstanten Temperaturen und Überangebot an Futter durchgeführt. Da die Bedingungen im Labor von denen im Fließgewässer abweichen, muß die Übertragung von Ergebnissen, die aus Kulturen gewonnen sind, auf Freilandpopulationen mit Vorsicht durchgeführt werden. Vor allem durch Experimente gewonnene "Mortalitätsraten" können nicht ohne weiteres auf Freilanddaten umgelegt werden, da zu wenige Parameter im Labor berücksichtigt werden können.

Ein weiteres Problem bei der Untersuchung der Postembryonalentwicklung stellt das Futter dar, da es neben der Temperatur einen wesentlichen Einfluß auf die Entwicklungsgeschwindigkeit der Jugendstadien hat (SARVALA 1979, JAMIESON & BURNS 1985). Zu wenig bzw. ungeeignetes Futter kann die Entwicklungszeit um das Dreifache verlängern (DUNCAN, mündl. Mitt.). Arbeiten über die POM-Verteilung im Lückenraum

der Bett-sedimente des Oberen Seebaches lassen auf ein ganzjähriges Überangebot an qualitativ hochwertigem Futter schließen (LEITCHFRIED 1986). Ein Kulturansatz, der ein Überangebot an natürlichem Futter enthält, entspricht somit den Gegebenheiten im Untersuchungsgebiet und kann daher kein allzu großer Fehler sein.

Wesentliche Parameter zur Produktionsschätzung wie Abundanz und Biomasse sind aus einer früheren Arbeit (KOWARC 1988) bereits bekannt. Hervorstreichen ist allerdings, daß Nauplien aufgrund überproportionaler Sammelverluste und methodischer Schwierigkeiten der taxonomischen Bestimmung (Elektronenmikroskopie, SARVALA 1977) nicht berücksichtigt werden konnten. Vermutlich treten auch Sammelverluste junger Copepoditstadien (C1 und C2) verstärkt auf.

METHODIK ZUR POSTEMBRYONALENTWICKLUNG:

Zuchtversuche werden bei fünf verschiedenen Temperaturen (5, 7.5, 10, 15 und 18°C) durchgeführt, wobei die Temperaturabweichung plus minus ein Zehntel Grad beträgt. Die Abweichung der Temperatur bei 5°C ist ungefähr ein halbes Grad. Weibchen mit Eisäckchen bzw. Nauplien werden in Gruppen von 3 bis 4 Tieren in Embryoschalen mit Bachwasser und Blattstücken (*Acer pseudoplatanus*) bei den jeweiligen Temperaturen gehalten. Die Blattstücke stammen aus der selben Probe wie die Tiere. Es wird allerdings die Epidermis entfernt, da die Blätter dann besser verwertet werden können. Da es sich um Lückenraumbewohner handelt, werden die Kulturen in Dunkelheit gehalten. Geschlüpfte Copepodite kommen einzeln bis zur Adulthäutung in Kulturschalen. Da die Verluste bei den Kulturen mit tiefen Temperaturen (5 und 7.5°C) sehr hoch sind, werden auch junge Copepodite (C1 und C2) eingesetzt, wobei die erste Häutung abgewartet und ab dann die weitere Entwicklung dokumentiert wird. Kulturschalen und Wasser werden im Durchschnitt alle zwei Tage, das Futter jede Woche gewechselt. Alle Kulturen werden täglich kontrolliert. Aufgrund der hohen Verluste konnten nicht überall 5 Wiederholungen, wie geplant, durchgeführt werden.

ERGEBNISSE:

A) Eine Zusammenfassung der Daten der Abundanz findet sich in einer früheren Arbeit (KOWARC 1988); die Ergebnisse der Längen und Trockengewichtsbestimmung werden zur besseren Übersicht in Tabelle 1 aufgelistet.

Länge (μm)										
	E	N	C1	C2	C3	C4	C5	M	We	W
Xa	--	--	227	284	364	423	456	520		608
CFI	--	--	17.3	9.5	15.2	13.5	14.5	15.2		34.2
n	--	--	8	15	44	60	74	30		30

Trockengewicht (μg)										
	E	N	C1	C2	C3	C4	C5	M	We	W
Xa	0.02	0.1	0.19	0.25	0.36	0.43	0.65	0.56	0.95	0.76
CFI	--	--	0.11	0.10	0.12	0.23	0.12	0.12	0.18	0.08
n	--	--	5	7	5	5	6	7	7	20

Tab. 1: Daten zu Länge und Trockengewicht der Entwicklungsstadien von *Limnocalanus macrurus*. E -- Ei, N -- Nauplien (als Gruppe), C1 bis C5 -- Copepoditstadien, M -- Männchen, We -- Weibchen mit Eisack, W -- Weibchen ohne Eisack.

B) Eine Zusammenfassung der Daten über Ei- und Naupliusentwicklung nach SARVALA 1979 findet sich in Abbildung 1. Diese Daten wurden an Hand dreier Temperaturen überprüft: Tabelle 2 (KOWARC 1986).

Eientwicklung:

Temperatur (°C)	5	7.5	15
Entwicklungszeit (d)	34	27	13
m (%)	1	0	2

Naupliusentwicklung:

Temperatur (°C)	4	7.5	15
Entwicklungszeit (d)	102	69	40
m (%)	99	88	84

Tab. 2: Ei- und Naupliusentwicklung in Tagen, Mortalität in % von *Limnocalanus macrurus*. Diese Ergebnisse stammen von Zuchtversuchen.

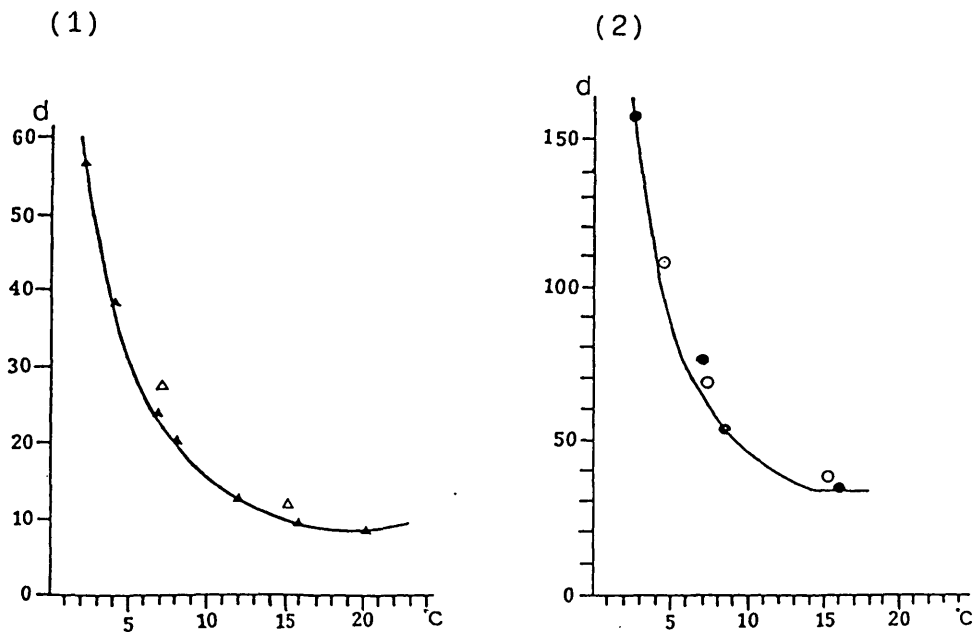


Abb.1: Ei- (1) und Naupliusentwicklung (2) nach dem semi-quadratisch-logarithmischen (SARVALA 1979); die offenen Symbole geben die eigenen Untersuchungsergebnisse zu den überprüften Temperaturen an.

C) Copepoditenentwicklung:

Aus der Literatur ist bekannt, daß Männchen in ihrer Entwicklung schneller als Weibchen sind (SARVALA 1979). In dieser Untersuchung wird aufgrund des Geschlechterverhältnisses von 1 : 3 (Männchen : Weibchen) darauf keine Rücksicht genommen. Alle angegebenen Entwicklungszeiten beziehen sich daher auf weibliche *Limnocalaniden*. Die Entwicklungszeiten von *Limnocalanus macrurus* sind bei allen getesteten Temperaturen enorm lang. Bei 5°C ist eine gewisse Inaktivität zu beobachten: Umherschwimmen und Fressen werden größtenteils eingestellt. Bei 2°C konnten keinerlei Häutungen festgestellt werden, die Tiere sterben zumeist durch Verpilzung ab. Daher konnten bei dieser Temperatur keine Versuchsreihen durchgeführt werden.

Die Entwicklungszeiten nehmen bei allen Temperaturen und Copepoditstadien von 5°C zu 10°C ab. Am schnellsten erfolgt die Entwicklung bei 15°C, um dann wieder (außer beim C1-Stadium) bei 18°C zuzunehmen. Temperaturen über 20°C wirken über längere Zeiträume letal. Junge Stadien (C1 und C2) gelangen wesentlich schneller zur Häutung als ältere Stadien (C4 und C5). Die längste Entwicklungszeit weist das C4-Stadium auf. Unterschiede der Entwicklungszeiten bei bestimmten Temperaturen eines Stadiums bzw. der Copepodite untereinander werden aufgrund des niedrigen "n" nicht auf Signifikanz getestet. Die Abweichungen der einzelnen Entwicklungszeiten in Tagen liegt jedoch im Bereich vergleichbarer Arbeiten (SARVALA 1979).

Temperatur (°C)	C1			C2			C3		
	Xa	n	CFI	Xa	n	CFI	Xa	n	CFI
5	22	2	9	22	3	6	49	4	7
7.5	14	4	2	17	4	8	21	5	9
10	12	3	4	14	4	2	15	4	4
15	9	5	3	6	5	2	16	5	5
18	9	4	2	8	4	2	11	4	3

Tab. 3: Entwicklungszeiten der einzelnen Copepoditstadien für die fünf getesteten Temperaturen.

Xa --- mittlere Entwicklungszeit n --- Anzahl der Versuchsreihen
CFI --- Vertrauensgrenzen (95%)

Temperatur (°C)	C4			C5		
	Xa	n	CFI	Xa	n	CFI
5	63	4	6	40	3	6
7.5	34	6	5	27	6	3
10	19	6	1	24	5	4
15	16	5	5	13	5	2
18	14	3	5	17	4	3

Fortsetzung-

Tab. 3: Entwicklungszeiten der einzelnen Copepoditstadien für die fünf getesteten Temperaturen.

Xa --- mittlere Entwicklungszeit n --- Anzahl der
Versuchsreihen CFI --- Vertrauensgrenzen (95%)

An die gemessenen Daten kann nach einem vorgeschlagenen Modell von BOTTRELL 1975 eine Kurve angepaßt werden, so daß die Entwicklungszeiten bei allen Temperaturen im Bereich von 2 bis 20°C abgelesen werden können. Dieses Modell beschreibt die Postembryonalentwicklung nach einer semiquadratisch-logarithmischen Gleichung ($\ln D = \ln a + T \ln b + T^2 \ln c$), wobei D der Entwicklungszeit und T der Temperatur entspricht. Es gibt allerdings keinerlei logische Zusammenhänge zwischen biologischen Faktoren und den Parametern der Funktion. Es handelt sich daher nur um eine rein mathematische Anpassung einer Kurve an vorgegebene Daten. Dieses Modell beschreibt in ausgezeichneter Weise den steilen Abfall der Entwicklungszeit von 2 bis 15°C und den Anstieg bei höheren Temperaturen. Die Parameterschätzung erfolgt nach Kurvenanpassungsprogrammen. Die Güte der Anpassung wird im Vergleich zu einem linearen und einem exponentiellen Modell angegeben.

1) Lineare Beschreibung der Entwicklungszeit in Abhängigkeit von der Temperatur:

$$\frac{1}{D} = a + T * b \quad (1)$$

Dieses Modell wird von EDMONDSON & WINBERG 1971 vertreten.

- 2) Einfache Potenzfunktion (HEIP 1974, HEIP & SMOL 1976), die umgewandelt, als logarithmierte Form dargestellt werden kann.

$$\ln D = \ln a + b * \ln T \quad (2)$$

- 3) Semiquadratisch - logarithmisches Modell (BOTTRELL 1975)

$$\ln D = \ln a + T \ln b + T^2 \ln c \quad (3)$$

Parameterschätzung:

(1)

Stadium	r ²	p	a	b
C1	0.976	97.5	3.1090	90.818
C2	0.925	97.5	1.4000	108.000
C3	0.919	97.5	-8.8181	268.364
C4	0.953	97.5	-8.8910	342.818
C5	0.949	97.5	4.8366	174.273
G	0.934	97.5	0.0008	0.00055

(2)

Stadium	r ²	p	lna	b
C1	0.955	97.5	1.7956	-0.6995
C2	0.870	97.5	2.0500	-0.9689
C3	0.899	97.5	2.4575	-1.2194
C4	0.935	97.5	2.5589	-1.1655
C5	0.876	97.5	2.1338	-0.7813
G	0.980	97.5	3.1219	-0.9234

(3)

Stadium	r^2	p	lna	lnb	lnc
C1	0.986	97.5	1.752	-0.1002	0.0031
C2	0.896	97.5	1.807	-0.1002	0.0025
C3	0.990	97.5	2.577	-0.2165	0.0073
C4	0.978	97.5	2.533	-0.1768	0.0056
C5	0.920	97.5	2.084	-0.1112	0.0034
G	0.999	97.5	3.115	-0.1433	0.0046

Tab. 4: Parameterschätzung und Güte der Modelle: (1) Lineare Funktion, (2) Potenzfunktion, (3) semiquadratisch-logarithmische Funktion
Angegeben werden das r^2 , die Güte des r^2 und die Parameter der Funktionen für die Copepoditentwicklungen (C1 bis C5) und die Gesamtentwicklungszeit.

Das von BOTTRELL vorgeschlagene Modell ist die beste Beschreibung der Entwicklungszeiten mit Ausnahme des C2- und C5-Stadiums. Für diese Fälle ist die lineare Funktion die beste Anpassung an die Daten. Um eine Vergleichbarkeit zu ermöglichen und der Abnahme der Entwicklungszeiten bei höheren Temperaturen Rechnung zu tragen, wird für alle weiteren Berechnungen auch für diese Stadien das semiquadratisch-logarithmische Modell angewendet.

Mittels der errechneten Parameter lassen sich Kurven konstruieren, die den Entwicklungsverlauf der einzelnen Copepodite widerspiegeln. Somit ist ein Vergleich mit der Ei- bzw. Naupliusentwicklung (Abb.1) möglich.

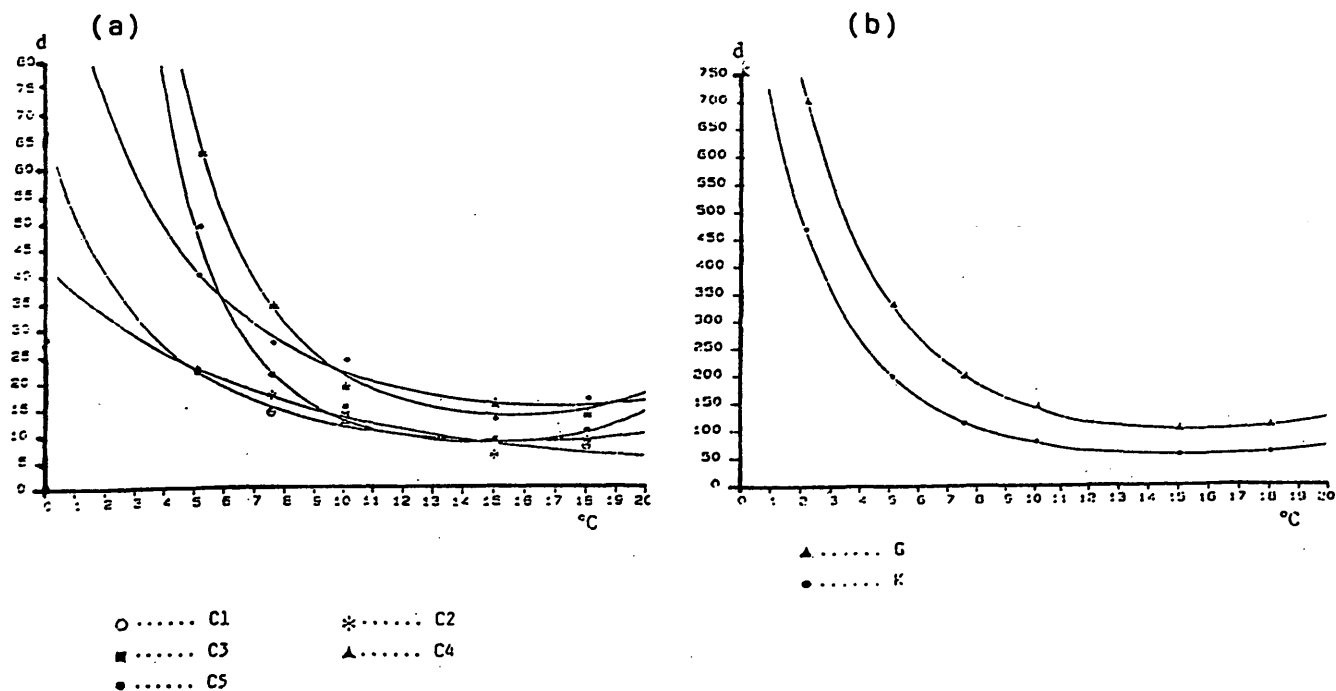


Abb. 2: Entwicklungszeiten einzelner Copepodite (a), Copepodit-
entwicklungs- bzw. Gesamtentwicklungszeit (b).

Wie aus den gezeigten Daten ersichtlich ist, sind die Gesamtentwicklungszeiten enorm lang - bei 7.5°C, der mittleren Bachttemperatur, beträgt sie 190 Tage! Die Entwicklungszeiten der einzelnen Stadien können für die untersuchten Temperaturen als Prozente der Gesamtentwicklungszeit dargestellt werden (Tabelle 4):

prozentueller Anteil der Entwicklung

T (°C)	E	N	C1	C2	C3	C4	C5	Cg
5	9.2	30.5	7.1	7.1	14.9	19.2	12.2	60.2
7.5	10.7	30.5	7.6	8.6	11.7	16.8	14.1	58.8
10	11.6	32.2	7.9	9.4	10.0	14.4	11.5	53.1
15	10.0	35.0	9.0	8.0	9.0	13.0	16.0	55.0
18	8.5	35.5	9.3	6.5	11.2	15.0	14.0	56.0

Tab. 5: Prozentueller Anteil der Ei-, Nauplius- und Copepodit-
entwicklung. 100% sind die Gesamtentwicklungszeit.

Die Copepoditentwicklung beansprucht jeweils den größten Anteil. Während die Eientwicklung mit unterschiedlicher Temperatur stabil bleibt, treten Verschiebungen zwischen Nauplius- und Copepoditentwicklung auf. Bei tieferen Temperaturen und über 18°C verlängert sich die Entwicklung der Naupliusstadien, die der Copepodite nimmt ab. Zwischen 10 und 18°C tritt der umgekehrte Effekt ein.

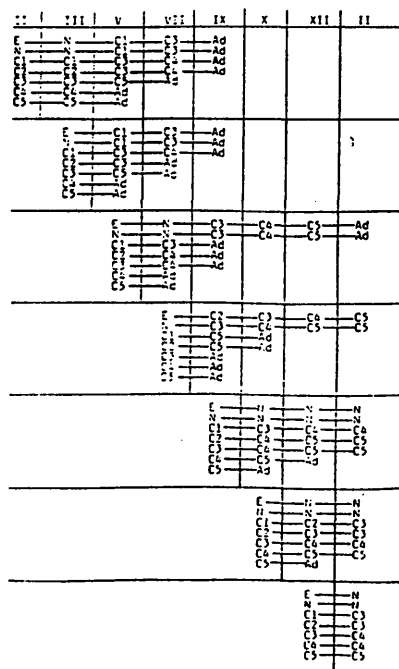
D) Mortalitätsraten:

Dieser Terminus wird aus Gründen, die bereits in der Einleitung genannt wurden, nur für Verluste innerhalb der Laborversuche angewendet. Verluste der Freilandpopulation werden Elimination genannt. Schwierig ist aus den Zuchtversuchen eine " mittlere Mortalitätsrate" für die einzelnen Copepodite herauszulesen, da beträchtliche temperaturbedingte Unterschiede auftreten. Betrachtet man die Zuchtreihe bei 15°C, so findet man eine Mortalität vom C1-er bis zum C4-er Stadium von 0%, beim C5-er weniger als 10%. Bei tieferen, aber auch höheren Temperaturen verschlechtern sich die Werte augenscheinlich (bis auf 50%). Der Grund für diese Beobachtungen liegt vermutlich in der höheren Verpilzungsgefahr bei längerer Entwicklungszeit, trotz sorgfältigster Behandlung und oftmaligem Wechseln der Kulturschalen. Im Vergleich dazu beträgt die Eischlupfrate 100%, die Mortalität der Nauplien ist hingegen mit ca. 90% ausgesprochen hoch. Diese Mortalitätsraten sind vermutlich als Artefakte, die durch die Zuchtbedingungen hervorgerufen werden, zu betrachten. In weiteren Ausführungen können Argumente gebracht werden, die dafür sprechen, daß sich Nauplien im Freiland ganz gut entwickeln. Trotzdem kann angenommen werden, daß die Naupliusstadien die kritischsten Phasen in der Entwicklung dieser Gruppe sind. Zu diesem Ergebnis kommt auch SARVALA 1979 in seiner Arbeit.

Aufgrund der beschriebenen Gegebenheiten können die berechneten Mortalitätsraten nicht auf die Felddaten übertragen werden. Besser geeignet erscheint ein Versuch, aus Entwicklungszeiten nach den Bachtemperaturen Modellpopulationen zu konstruieren und durch Vergleich mit den gefundenen Abundanzen Eliminationsraten zu errechnen. In der Folge kann daraus die Produktion geschätzt werden. Diese Methode wurde bereits von ELSTER (1954) und EDMONDSON (1968) entwickelt.

E) Produktionsschätzung von *Limnocalanus macrurus* im Zeitraum
Februar 1986 bis Februar 1987:

Temperaturwerte aus dem Untersuchungsgebiet (der Hauptströmungsrinne; 20cm Tiefe) werden als Grundlage für alle weiteren Berechnungen herangezogen. Diese Temperaturwerte sind deshalb gewählt worden, weil sie zum einen gute Mittelwerte für das Untersuchungsareal darstellen, zum anderen in 20 cm Tiefe der Populationsschwerpunkt zu finden ist. Nach diesen Temperaturen werden die Temperaturmittelwerte zwischen zwei Probepunkten ermittelt (Mittel aus Maximal- und Minimalwert). Dies wird für den gesamten Untersuchungszeitraum durchgeführt. Aus den Entwicklungskurven kann nun über die Temperaturmittelwerte die durchschnittlichen Entwicklungszeiten für alle Stadien errechnet werden. Die Variationen der Temperaturen zwischen zwei Probepunkten beträgt nie mehr als 1 bis 3°C. Überdies liegen die Temperaturen in einem Bereich der Entwicklungskurven, in dem eine Abweichung von einigen Gradern kaum Veränderungen ergeben. Der Fehler, der somit durch diese Temperaturmittelwerte entsteht, ist daher vernachlässigbar gering.



Tab. 6: Entwicklungsgang von Modellkohorten von *Limnocalanus macrurus*. E - Eier N - Naupliusstadien C1-C5 - Copepoditstadien Ad - adulte Krebse

Aufgrund der höheren Bachttemperaturen ist in den Frühjahrs- und Sommermonaten eine beschleunigte Entwicklung zu beobachten. Ab September ist eine deutliche Verlangsamung der Entwicklung bzw. ab Dezember fast ein Entwicklungsstopp zu beobachten. Eier, die ab September produziert werden, erreichen bis Februar gerade Naupliusstadium. Die Copepoditentwicklung wird deutlich verlangsamt und kommt im Dezember zum Stillstand. Diese Befunde lassen den Schluß zu, daß in den Wintermonaten ein Potential junger Stadien aufgebaut wird, das sich bei steigenden Temperaturen rasch weiterentwickeln kann. Eine bedeutende Rolle spielen dabei die Nauplien, da die Eientwicklung im Vergleich zu den anderen Stufen relativ kurz ist. Wahrscheinlich kann diese Entwicklungsverzögerung die Abundanzspitze, die im Frühjahr zu beobachten ist (KOWARC 1988), erklären. Leider kann diese Vermutung nicht durch Naupliuszahlen untermauert werden, diese Beobachtungen sprechen aber gegen hohe Naupliuseliminationsraten.

Aufgrund der Anzahl der Probenahmen kann der vollständige Entwicklungszyklus von drei Modellkohorten, die von Februar bis Mai produziert wurden, festgestellt werden. Eier, die im Juli entstanden sind, können sich bis zum letzten Probentermin (Februar 1987) nur zum C5-Stadium weiterentwickeln.

Die zu den Entwicklungszeiten relativ langen Abstände zwischen den einzelnen Probenterminen verwischen die genaue Verfolgung des Entwicklungsganges. Verschieden weit entwickelte Copepodite, die also verschiedenen Modellkohorten angehören, können zu späteren Zeitpunkten das selbe Entwicklungsstadium erreichen : z.B. C1-er und C2-er, die im März gefunden werden, konnten sich bis zum Mai zu C3-er-Copepoditen häuten; C4-er und C5-er aus dem Februar sind im Mai adulte Krebse. Verluste an älteren Stadien einer Kohorte können daher durch die raschere Entwicklung jüngerer Stadien aus anderen Kohorten ausgeglichen werden. Aus diesen Daten ist zu erkennen, daß die Überlappung der Entwicklungsgänge einzelner Copepodite zu nicht abschätzbaren Fehlern in der Kalkulation der Eliminationsrate führt. Weiters macht die extreme Langlebigkeit der Adulten (bis über ein Jahr in Kulturen) die genaue Bestimmung der Anzahl der Überlebenden und somit die Elimination innerhalb einer Kohorte zum Zeitpunkt des Entwicklungsabschlusses unmöglich. Dadurch ist ein Vergleich mit der Feldpopulation und die Ermittlung von Eliminationsraten zunichte gemacht.

Um die Produktion von *Limnocalanus macrurus* schätzen zu können, wird eine Methode (growth increment method) nach WINBERG (1975) angewendet. Diese Methode hat den Vorteil, daß sie die Tagesproduktion an einem bestimmten Probenstermin als Summe der Tagesproduktion aller gefundenen Stadien angibt. Voraussetzungen sind: lineares Wachstum der Stadien, die Kenntnis der Entwicklungszeiten und der mittleren Gewichte.

Produktionsschätzung nach Winberg:

Berechnung der Tagesproduktion:

$$P_d = P_{ad} + \frac{N_1 + \Delta w_1}{D_1} + \frac{N_2 + \Delta w_2}{D_2} + \dots + \frac{N_n + \Delta w_n}{D_n}$$

$$P_d = \bar{P}_{ad} + P_e + P_n + P_c$$

$$P_{ad} = \frac{\bar{w}_e \cdot \text{Nov} \cdot F}{D_{ov}}$$

$$P_{tot} = \int_0^t P_d \cdot dt$$

N ... Abundanz

D ... Entwicklungszeit

Δw ... Differenz der Maximalgewichte der einzelnen Stadien

Nov ... Abundanz eitrager Weibchen

\bar{w}_e ... mittleres Eigewicht

D_{ov} ... Intervall der Eiproduktion eines Weibchens in Tagen

F ... Eizahl pro Weibchen

P_a ... Tagesproduktion

P_d ... Gesamtproduktion

Nach dieser Methode kann die Tagesproduktion an den einzelnen Proben-terminen über Entwicklungszeiten nach den Bachtemperaturmittelwerten errechnet werden. Daraus wird die mittlere Tagesproduktion und Jahresproduktion errechnet. Das Gewicht (Mittelwert aus Ei und Cl-er) und die Zahl der Nauplien (10% der Eizahlen des vorhergegangenen Monats) wird geschätzt. Aufgrund der Voraussetzungen zur Produktionsschätzung kann der Wert nur in seiner Größenordnung als korrekt angenommen werden.

		ohne Nauplien	mit Nauplien
Monat		dw/dm ² *d*7	dw/dm ² *d*7
II	1986	0.1	0.2
III		1.4	1.5
V		1.3	1.3
VII		0.6	0.6
IX		0.7	0.7
X		0.5	0.5
XII		0.4	0.4
II	1987	0.1	0.2
P/d	0.6		
P/a	232.0		
P/ \bar{B}	3.3		

Tab. 7: Angaben zur Produktion an den einzelnen Probenmonaten, durchschnittliche Tages-, Jahresproduktion und P/ \bar{B} - Rate von *Limnocalanus macrurus*. Die Abundanzen bzw. die Produktion der Nauplien ist geschätzt.

DISKUSSION:

A) Postembryonalentwicklung

In dieser Arbeit über die Postembryonalentwicklung von *Limnocalanus macrurus* werden, wie oben angeführt, die unterschiedlichen Entwicklungszeiten von Männchen und Weibchen nicht berücksichtigt. Die Ergebnisse müssen daher primär mit denen anderer weiblicher Harpacticiden in Beziehung gebracht werden.

Vergleicht man diese Population mit anderen benthischen Süßwasserharpacticiden, die ROUCH 1968, SARVALA 1979 oder O'DOHERTY 1985 beschrieben haben, so ist sie sehr langsam in ihrer Entwicklung. Dieser Unterschied vergrößert sich, wenn Arten aus dem marinen bzw. Brackwasserbereich oder planktische Kopepoden zum Vergleich mit *Limnocalanus macrurus* herangezogen werden (HERMAN & HEIP 1985, HERZIG 1983). Bei diesen Vergleichen müssen allerdings die verschiedenen Gewässertypen mit unterschiedlichen Temperaturgängen berücksichtigt werden. Alle in der Literatur beschriebenen Populationen stammen aus wesentlich wärmeren Gewässern als es der Obere Seebach ist.

Genaue Aufstellungen über die Entwicklungszeiten einzelner Copepodite bzw. Vergleichsdaten aus Kohortenanalysen, wie sie in dieser Arbeit durchgeführt werden, liegen aus der Literatur bis dato nicht vor. Vernachlässigt man den Einfluß des Futters, so ist die *Limnocalanus*population an die niedrigen Temperaturen des Oberen Seebachs angepaßt. Sie kann allerdings Temperaturerhöhungen durch Entwicklungsschübe (in den Sommermonaten) gut ausnutzen. Dies beruht vor allem auf zwei Tatsachen: 1) Die einzelnen Stadien besitzen verschieden lange Entwicklungszeiten. Es liegt somit keine isochronale Entwicklung vor, wie sie von einer marinen Kopepodengattung beschrieben wird (LANDRY 1975). Dieser Befund stimmt auch mit den Daten von SARVALA 1979 überein. 2) Die Spannen zwischen den Stadien können mit der Temperatur variieren. Daher können Entwicklungszeiten von Copepoditen in Relation zu anderen Stadien verkürzt werden.

B) Produktionsschätzung

Für *Limnocalanus macrurus* kann eine jährliche Produktion von $243 \mu\text{g u.dm}^2$ errechnet werden. Aufgrund der Voraussetzungen, die für diese Berechnungen gemacht werden mußten, erscheint es sinnvoll, diesen Wert mit ca. $200 \mu\text{g}$ nur größenordnungsmäßig anzugeben. Produktionsspitzen treten aufgrund der beschleunigten Entwicklung und relativ hohen Abundanzen im Frühjahr auf. Eine Arbeit von HERZIG, ANDERSON & MAYHOOD 1980 zeigt, daß die Methode nach WINBERG die Produktion bei tieferen Temperaturen zu überestimieren tendiert. Dieser Fehler kann vernachlässigt werden, wenn nur Anspruch auf richtige Größenordnung erhoben wird.

Im Vergleich zu anderen Arten ist auch die Produktion von *Limnocalanus macrurus* gering. Dies ist vor allem auf den geringen Biomassenzuwachs beim Wachstum (KOWARC 1988), die langen Entwicklungszeiten und niedrigen Abundanzen im Vergleich zu anderen untersuchten Harpacticidenpopulationen zurückzuführen. Vergleichsdaten anderer Süßwasserharpacticiden existieren allerdings nicht. Es gibt nur Produktionsschätzungen von marinen und Brackwasserarten (FELLER 1982, HERMAN & HEIP 1985). Im Vergleich zu diesen Arten ist die Produktion von *Limnocalanus macrurus* um drei bis vier Zehnerpotenzen geringer.

Setzt man die Produktion der untersuchten Harpacticidenpopulation in Relation zu im Vergleich wesentlich größeren Invertebraten aus demselben Gewässer, so tritt ein ähnliches Bild auf. Für sieben Arten aus der Familie der Chironomiden wird die Jahresproduktion auf 10mg u.dm^2 geschätzt (SCHMID 1987). Die Produktion für *Limnocalanus macrurus* liegt um zwei Zehnerpotenzen darunter.

Somit macht die Produktion dieser Harpacticidenpopulation und deren nutzbare Biomasse nur einen geringen Anteil für das System Gebirgsbach aus. Allerdings werden Harpacticiden nur von wenigen Gruppen als Beute genutzt. Als Prädatoren kommen vor allem Hydracarinae (pers. Beobachtung), räuberische Plecopteren und Chironomiden in Frage. Die beiden erstgenannten Gruppen sind in geringen Abundanzen im Oberen Seebach vertreten. Wie weit Chironomiden Harpacticiden als Beute nutzen, ist nicht bekannt. Fische (Kopfen) können als Feinde für diese Kopepodengruppe ausgeschlossen werden (ADAMICKA, pers. Mitt). Vermutlich ist aber der Feinddruck für *Limnocalanus macrurus* als relativ gering anzusehen.

SUMMARY:

The postembryonic development of *Limnocalanus macrurus* as a supposition to estimate production is determined. Cultures of females carrying eggs, nauplius and young copepodite stages are kept at constant temperatures ranging from 5 to 18°C using pieces of leaves of *Acer pseudoplatanus* as food. With increasing temperatures to 15°C development times decrease, but increase with higher (18°C) temperatures again. Copepodite stages differ in development times at several tested temperatures. Young stages are much faster in developing than older stages. The shortest development time is recorded for the C4 copepodite. Compared to other harpacticoid copepods, *Limnocalanus macrurus* has rather long duration times. At a constant temperature of 7.5°C, development from egg to female lasts about 190 days. Out of several models to describe the effect of temperature on the duration of different life-stages, the semiquadratic logarithmic equation ($\ln D = \ln a + T \ln b + T^2 \ln c$) is chosen. This model describes satisfactorily the development of all stages including egg and nauplius. Based on temperatures measured in the brook sediments at a depth of 20cm, actual development times can be calculated using the curves of the model. With this set of data development cycles can be described in the periods samples have been taken. Development times are much shorter during the summer months because of higher temperatures, but development almost stops during the cold season. From September to February a pool of young stages is formed, which are able to develop rather fast with increasing temperatures. Data show that reproduction can be found the whole year round and different cohorts cannot be distinguished. Different stages are able to reach the same copepodite stages after some time because of different development times. This fact makes the calculation of elimination rates out of real abundances compared with calculated cohorts impossible. To estimate production of *Limnocalanus macrurus*, the growth increment method after WINBERG is used. Calculation gives an annual production of 243 µg below dm². Compared to other groups like macroinvertebrates or marine and brackish water copepods, production of *Limnocalanus macrurus* is rather low.

LITERATUR:

- BOTTRELL, H.H., 1975: The relationship between temperature and duration of egg development in some epiphytic Cladocera and Copepoda from River Thames, Reading with a discussion of temperature functions. *Oecologia* 18: 63-84
- ELSTER, H.J., 1954: Über die Populationsdynamik von Eudiaptomus gracilis Sars und Heterocope borealis Fischer im Bodensee-Obersee. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 20: 546-614
- EDMONDSON, W.T., 1968: A graphical model for evaluating the use of the egg ratio for measuring birth and death rates. *Oecologia* 1: 1-37
- EDMONDSON, W.T. & WINBERG, G.G., 1971: A manual of methods for the assesment of secondary productivity in fresh - water Copepoda. *Transactions of the American Microscopical Society* 55: 230-238
- FELLER, R.J., 1982: Empirical estimation of carbon production for meiobenthic harpacticoid copepods. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39: 1435-1443
- GOODMAN, K.S., 1980: The estimation of individual dry weight and standing crop of harpacticoid copepods. *Hydrobiologia* 72: 253-259
- HEIP, C., 1974: A comparison between models describing the influence of temperature on the development rate of copepoda. *Biologisch Jaarboek Dodona* 42: 121-125
- HERMAN, P.M.J. & HEIP, C., 1985: Secondary production of the harpacticoid copepod *Paronychocamptus nanus* in a brackish-water habitat. *Limnol. Oceanogr.* 30(5): 1060-1066
- HERZIG, A., ANDERSON, R. & MAYHOOD, D.W., 1980: Production and population dynamics of *Leptodiaptomus sicilis* in a mountain lake in Alberta Canada. *Holarctic Ecology* 3: 50-63
- HERZIG, A., 1983: The ecological significance of the relation between temperature and duration of embryonic development in planctonic copepods. *Hydrobiologia* 100: 65-91
- JAMIESON, C. & BURNS, C., 1987: The effects of temperature and food on copepodite development, growth and reproduction in three species of *Boeckella* (Copepoda; Calanoida). *Hydrobiologia* 164: 235-257
- KOWARC, V.A., 1988: Konzept zur Produktionsbestimmung von *Limnocalanus macrurus* (Mrazek 1884) (Harpacticoida, Crustacea) im Oberen Seebach (Ritrodal-Lunz). *Jber. Biol. Stn Lunz* 11: 69-80
- LANDRY, R., 1975: The relationship between temperature and the development of life stages of marine copepod *Arcatia clausi* Giesbr. *Limnol. Oceanogr.* 854-857
- LEICHTFRIED, M., 1986: Räumliche und zeitliche Verteilung der partikulären organischen Substanz (POM-particular organic matter) in einem Gebirgsbach als Energiebasis der Biozönose. Dissertation, Universität Wien. 360pp
- O'DOHERTY, E.C., 1985: Stream-dwelling copepods: Their life history and ecological significance. *Limnol. Oceanogr.* 30(3): 554-564
- ROUCH, R., 1968: Contribution a la connaissance des Harpacticoides hypogés (Crustacés-Copépodes). *Ann. Spéléologie*: 167pp
- SARVALA, J., 1977: The naupliar development of six species of freshwater harpacticoid copepoda. *Ann. Zool. Fennici* 14: 135-161
- SARVALA, J., 1979: Effect of temperature on the duration of egg nauplius and copepodite development of some freshwater benthic Copepoda. *Freshwater Biology* 9: 515-543
- SCHMID, P.E., 1987: Die zeitliche und räumliche Dynamik von Chironomiden in einem Gebirgsbach. Dissertation, Universität Wien. 396pp
- WINBERG, G.G., 1971: Methods for the estimation of production of aquatic animals. English translation by Annie Duncan. Academic Press, London. 175pp

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahresbericht der Biologischen Station Lunz](#)

Jahr/Year: 1990

Band/Volume: [1990_012](#)

Autor(en)/Author(s): Kowarc Verena A.

Artikel/Article: [Postembryonalentwicklung und Produktionsschätzung von *Limnocamptus echinatus* \(Mrazek\) im Oberen Seebach. 71-88](#)