

Jber. Abt. Limnol. Innsbruck 6: 99-115 (1980)

Beiträge zur Ökosystemstudie "Gossenköllesee"

Alters- und Phasenverteilung in der Populationsdynamik:

Der additive Effekt schneller Temperaturänderung auf die
Entwicklung von Cyclops abyssorum taticus. (E. GNAIGER,
Abteilung für Zoophysiologie, Univ. Innsbruck)

Age and phase structure in population dynamics:
The additive effect of rapid temperature change
on egg development of Cyclops abyssorum taticus

Abstract: Inherent in the "phase distribution model" of population dynamics is the assumption of an additive effect of temperature on development time. According to this hypothesis the development time of eggs experiencing a varying temperature regime can be calculated from egg durations measured at constant temperature. It is expected that developmental rate is an invariant function of temperature which is identical for different phases during egg development. This investigation of eggs of *C. a. taticus* from Kalbelesee (1750 m, Hochtannberg, Vorarlberg) supports strongly the "temperature additivity hypothesis" in that it revealed perfect agreement between hypothetically expected and experimentally observed development times at a stepwise changed temperature regime (2 - 6°C).

Egg development times of the Kalbelesee population are in close agreement with other populations but are less than half of those of the Gossenköllesee population.

The egg phase structure of a natural population was determined with gravid females sampled from lake Kalbelesee, incubated at controlled temperatures, and observed with respect to the time course of the recruitment of nauplii from all carried eggs. At different temperature regimes largely identical bimodal (May) and unimodal phase distributions were obtained, with dominance of the early phases (the "young" eggs) during population decline at icebreak (June). These results are in accord with both, the assumptions and the general predictions of the phase distribution model.

1. Einleitung

Für populationsdynamische Untersuchungen bildet die Kenntnis der Entwicklungsgeschwindigkeit von Organismen bzw. einzelner

Lebensstadien eine grundlegende Voraussetzung. Die Entwicklungsdauer von Eistadien des Zooplanktons ist bereits gut bekannt und dient als Berechnungsgrundlage der biologischen Produktion (Plankton Ecology Group 1976, in press). Die ersten mathematischen Modelle der Populationsdynamik basierten auf der Annahme einer uniformen Altersstruktur (ELSTER 1954; EDMONDSON 1960), während in verfeinerten Analysen eine heterogene Altersstruktur (SINKO and STREIFER 1969) oder eine nicht konstante Entwicklungsstadien- bzw. Größenklassenverteilung berücksichtigt wurde (ARGENTESI et al. 1974; EDMONDSON 1968).

Implizit liegen allen Modellen jedoch zusätzliche, meist unreflektierte Annahmen zugrunde, deren Auswirkungen auf die Berechnungen dementsprechend auch nicht untersucht wurden. Der Begriff der Phasenstruktur muß denjenigen der Altersstruktur ersetzen, wenn Variationen ökologischer Faktoren, insbesondere der Temperatur, eine sprunghafte Veränderung der Entwicklungsgeschwindigkeit zur Folge haben. Über die entwicklungsphysiologische Auswirkung schneller Temperaturänderungen liegen dem populationsdynamischen "Phasenverteilungsmodell" (GNAIGER 1978) implizite Annahmen zugrunde, für deren Zulässigkeit der hier vorliegende experimentelle Nachweis erbracht werden konnte. In dieser Hinsicht kann die Überlegenheit des Phasenverteilungsmodells in der populationsdynamischen Beschreibung der Eientwicklung von Zooplankton im Kalbelesesee (GNAIGER 1978), im Gossenköllesee (PRAPTOKARDIYO 1979) und im Pyramid Lake in Kanada (HERZIG et al. 1979) als geklärt gelten, was zu einer eingehenderen theoretischen Analyse der Gesamtpopulation von Cyclops abyssorum taticus im Gossenköllesee Anlaß gab (GNAIGER 1979; in Vorbereitung).

2. Alter und Entwicklungsphase - Begriffsbestimmung und Problemstellung

Experimentell kann die Entwicklungsdauer D_s (in Tagen) durch tagesperiodische Beobachtungen der Stadienabfolge ermittelt werden:

$$D_s = t_w - t_a + 1 \quad (1)$$

D_s entspricht dem Mittel zwischen einem möglichen minimalen und maximalen Wert

$$D_s(\text{min}) = t_w - t_a \quad (1a)$$

$$D_s(\text{max}) = (t_w + 1) - (t_a - 1) \quad (1b)$$

wobei mit t_a und t_w das Datum des ersten und letzten Auftretens eines Individuums (Lebensstadiums) bezeichnet ist. Gleichermaßen gilt für das im Zeitintervall t erreichte mittlere Alter a_s (in Tagen)

$$a_s(t) = t - t_a + 1 \quad (2)$$

Die Beobachtung kann sich auf die Gesamtentwicklung eines Organismus oder nur auf ein morphologisch unterscheidbares Entwicklungsstadium beziehen. In letzterem Fall gibt das Alter a_s ausschließlich die im Stadium s verbrachte Zeitspanne ohne Rücksicht auf die Dauer vorhergehender Lebensstadien an. Theoretisch sind im Verlauf der Individualentwicklung beinahe beliebig viele Stadien differenzierbar (z.B. Furchungs- und Embryonalstadien als Unterteilungen des "Eistadiums"; THRELKELD 1979). Das tatsächlich gewählte Einteilungsschema (Kompartimentierungsniveau) unterliegt deshalb vorwiegend arbeitstechnisch bestimmten Kriterien. Jedes definierte Stadium (Kompartiment) wird nun in - nicht mehr morphologisch untersuchte - Entwicklungsphasen gegliedert. Die Entwicklungsphase p_s jedes Stadiums s ist eine Funktion der Entwicklungsgeschwindigkeit $1/D_s(i)$ in jedem Zeitintervall i und ist proportional dem Alter a_s zur Zeit t .

$$p_s(t) = \sum_{i=t-a_s+1}^t \frac{1}{D_s(i)} \quad (3)$$

Die Entwicklungsphase ist eine dimensionslose Maßzahl für den relativen Entwicklungszustand innerhalb eines Stadiums und erreicht im Zeitintervall t den maximalen Wert von 1. Im Fall

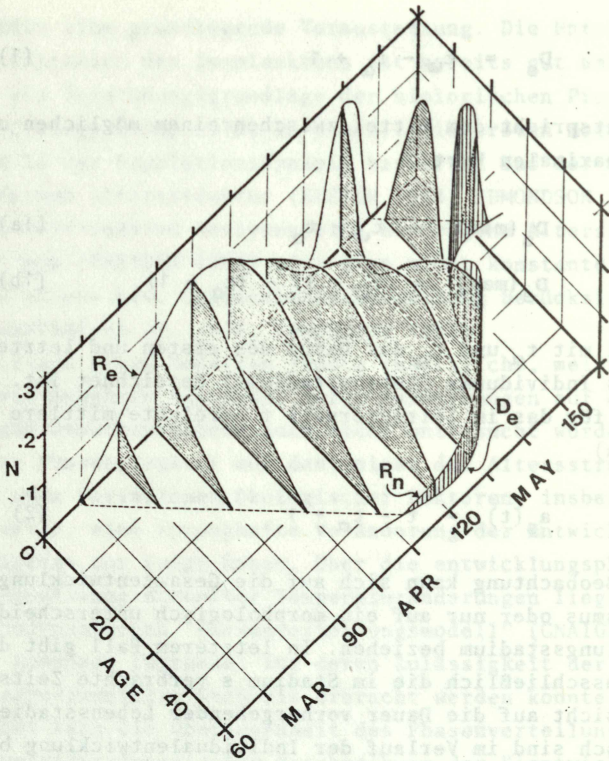


Abb. 1: Calculated age structure of eggs of *C. a. taticus* in Kalbelesee, 1976. Age is given in days, time (March to May) as the consecutive number of days in the year. N: number of eggs per liter; R_e : recruitment of eggs. $1 \cdot d^{-1}$; R_n : recruitment of nauplii. $1 \cdot d^{-1}$; D_e : individual development time as a function of daily mean temperatures experienced by the eggs in the lake. Elimination of eggs is not accounted for.

konstanter Entwicklungsgeschwindigkeit vereinfacht sich Gl.3 zu

$$p_s(t) = a_s(t) \cdot \frac{1}{D_s}; \quad D_s = \text{konst.} \quad (3a)$$

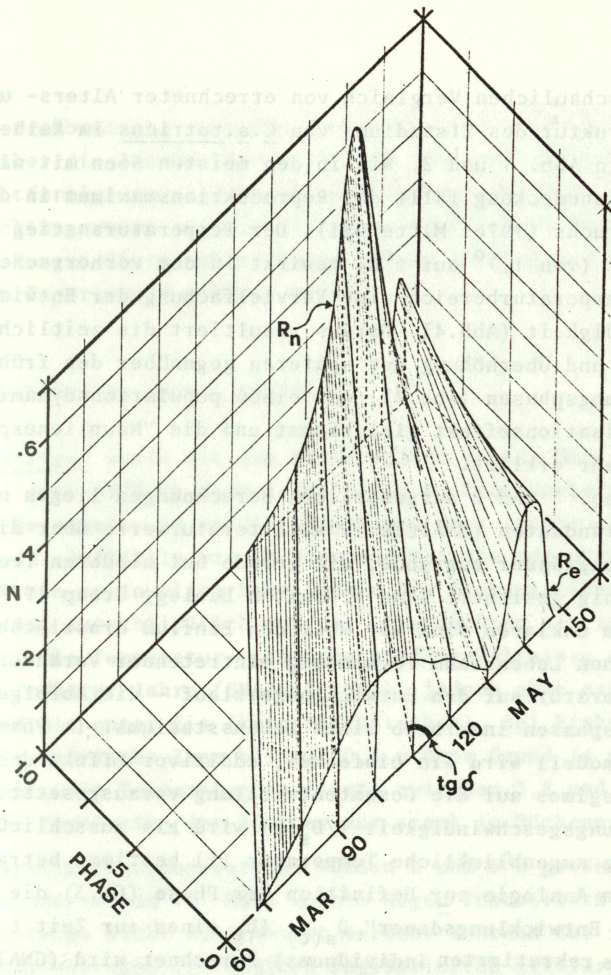


Abb. 2: Calculated phase structure of eggs of *C. a. taticus* in Kalbelesee, 1976. Phase: transformed time scale spanning from egg recruitment to naupliar recruitment; tg : individual development rate as a function of daily mean temperatures, used as a parameter in the transformation to the biological time scale. Other symbols as in Abb. 1. Calculations were carried out according to the phase distribution model of population dynamics (GNAIGER 1978, Plankton Ecology Group, in press) Elimination of eggs is accounted for and is important after ice break (mid of May). Note that R_e is identical in the phase and age structure (Abb. 1), while the synchronization effect on R_n of accelerated development rate becomes most obvious in the phase structure.

Einen anschaulichen Vergleich von errechneter Alters- und Phasenstruktur des Eistadiums von C.a.tatricus im Kalbelesee vermitteln Abb. 1 und 2. Wie in den meisten Seen mit winterlicher Eisbedeckung fällt das Reproduktionsmaximum in die Zeit des Eisbruchs (1976: Mitte Mai). Der Temperaturanstieg um wenige °C (von 1,7° auf 6°C) bewirkt in dem vorherrschenden tiefen Temperaturbereich eine Vervielfachung der Entwicklungsgeschwindigkeit (Abb.4). Daraus resultiert die zeitliche Zusammendrängung und Überhöhung der späteren gegenüber den früheren Entwicklungsphasen (Abb.2), was einem populationsdynamischen Synchronisationseffekt gleichkommt und die "Nauplienexplosion" im Frühjahr erklärt.

Den in Abb. 1 und 2 dargestellten Berechnungen liegen neben den Freilanddaten (GNAIGER 1978) Literaturwerte über die Ei-entwicklungsdauer zugrunde, die gerade bei niederen Temperaturen wenig gesichert sind (Plankton Ecology Group 1976). Völlig im unklaren sind wir über den Einfluß drastischer, im natürlichen Lebensraum regelmäßig eintretender Veränderungen der Temperatur auf den Entwicklungsablauf - die Abfolge der Entwicklungsphasen innerhalb eines Lebensstadiums. Im Phasenverteilungsmodell wird ein einfacher, additiver Effekt des Temperaturregimes auf die Gesamtentwicklung vorausgesetzt. Die Entwicklungsgeschwindigkeit $1/D_s(i)$ wird als ausschließlich durch die augenblickliche Temperatur (i) bestimmt betrachtet, woraus in Analogie zur Definition der Phase (Gl.3) die "individuelle Entwicklungsdauer" $D_s(t)$ (D_s eines zur Zeit t ins Stadium s rekrutierten Individuums) berechnet wird (GNAIGER 1978):

$$\text{wenn } \sum_{i=t}^{t+a-1} \frac{1}{D_s(T(i))} \rightarrow 1 \quad (4)$$

$$\text{dann } D_s(t) = a \quad (4')$$

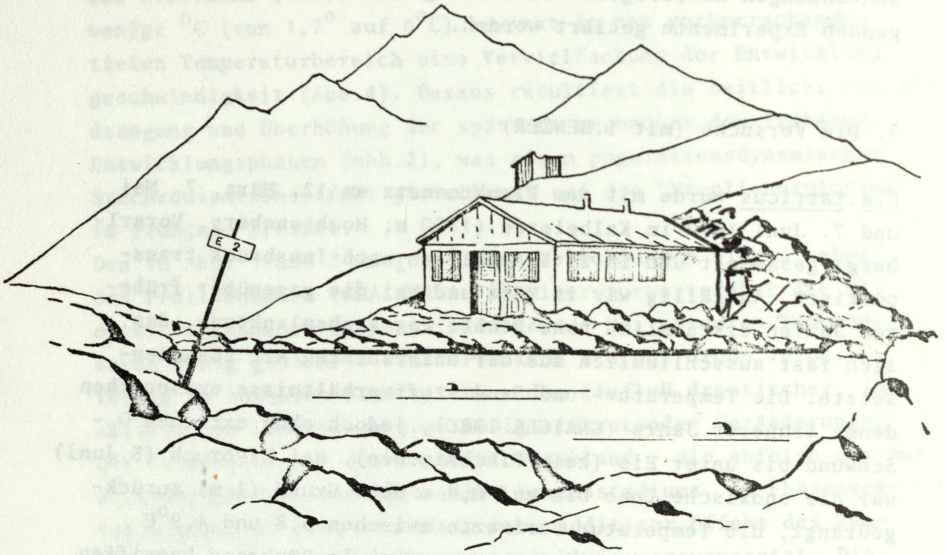
Eine während der Wintermonate erfolgte Anpassung an tiefe Temperaturen könnte jedoch eine relative Entwicklungsbeschleunigung zur Folge haben; andererseits mag der Temperatursprung

eine streßbedingte relative Entwicklungsverzögerung bewirken. Ist daher die Annahme des additiven Temperatureffektes (Gl.4) gerechtfertigt und sind unter Konstanttemperaturen ermittelte Entwicklungsraten auf die Situation natürlicher Temperaturschwankungen übertragbar? Diese Fragen sollten durch die folgenden Experimente geklärt werden.

3. Die Versuche (mit I.BENZER)

C.a.tatricus wurde mit dem Planktonnetz am 12. März, 7. Mai und 7. Juni 1979 im Kalbelesee (1750 m; Hochtannberg, Vorarlberg) gesammelt und in 25 l-Behältern nach Innsbruck transportiert. Auffällig war im März und Mai die gegenüber früheren Jahren erstaunlich hohe Dichte des Krebsplanktons, das sich fast ausschließlich aus der untersuchten Art zusammensetzte. Die Temperatur- und Sauerstoffverhältnisse entsprachen denen früherer Jahre (GNAIGER 1980), jedoch ohne extremen O₂-Schwund bis unter Eis (kein Fischsterben). Bei Eisbruch (5.Juni) war die anoxische Zone bis auf 0,4 m über Grund (4 m) zurückgedrängt, die Temperatur variierte zwischen 3,8 und 4,9°C und die Population der Adulten war stark im Rückgang begriffen.

Als Experimentalttemperaturen wurden 2 und 6°C gewählt. Die Versuchsserie vom 12. März konnte wegen Instabilität der Thermostaten nicht ausgewertet werden. Während der folgenden Versuche betrug die täglich registrierten mittleren Temperaturen der Wasserbäder 2,01 und 6,03°C bei Schwankungen von meist wesentlich unter $\pm 0,2^\circ\text{C}$. Die Versuchstiere wurden in 500 ml Bechergläsern zunächst bei 6°C gehalten, um eine hohe Eibildungsrate zu garantieren. Abgesehen von der im Seewasser vorhandenen Nahrung wurde nicht gefüttert; auch von einer Belüftung und häufigem Wasserwechsel konnte abgesehen werden. Die bereits eiertragenden Weibchen wurden aussortiert und für die Analyse der Phasenverteilung im See zu je 50 in 100 ml Bechergläsern bei 2 und 6°C gehalten. Bei täglichen, möglichst am Nachmittag durchgeführten Kontrollen (vom 27.März bis zum 20.Juni) wurden alle Weibchen mit neugebildeten Eiern in Glas-



LIMNOL. STATION KÜHTAI, GKS, 2413 m

UNIVERSITÄT INNSBRUCK

eprouvetten zu je maximal 10-15 auf die beiden Temperaturen verteilt. Der Verlust eines einzelnen Eiersackes wurde nicht als Schlüpfen bewertet, während das Verlieren des zweiten oder beider Eiersäcke immer mit dem Auftreten von Nauplien verknüpft war. Weibchen ohne Eier müssen sofort von den übrigen getrennt werden, da bereits nach 1 Tag die Neubildung der nächsten Eiersäcke möglich ist. So konnten vergleichsweise auch bei 2°C gebildete Eier untersucht werden. Tote, immer noch eiertragende Weibchen wurden ebenfalls aussortiert und als Eimortalität bewertet, die immer weniger als 10%, meist jedoch unter 5% betrug.

Nach verschiedenen, bei 2°C durchlaufenden Perioden, $a_e(T_1)$

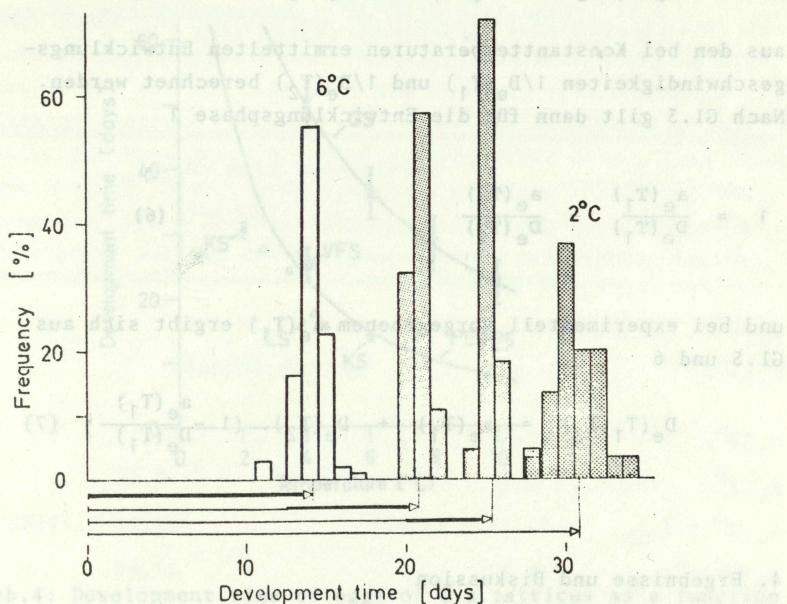


Abb. 3: Frequency distribution of hatched nauplii vs. time as a function of constant and abruptly changed temperature. The arrows below the abscissa indicate the different temperature regimes during development of eggs of *C.a.tatricus* from Kalbelesee. Thin lines: 2°C; thick lines: 6°C (see also Tab.1)

(in Tagen) wurden eiertragende Weibchen von 2 auf 6°C versetzt, wo sie den Rest der Eientwicklung, $a_e(T_2)$ durchmachten. Dieser Temperatursprung entspricht zwar in seinem Absolutwert, nicht jedoch in seinem stufenförmigen Verlauf den natürlichen Verhältnissen, die besser durch eine während 10 Tagen ansteigende Rampe zu simulieren wären (GNAIGER 1978). Als Extremform der Variation mag der Temperatursprung jedoch zur Überprüfung der Hypothese eines additiven Temperatureffektes herangezogen werden. Dieser Hypothese zufolge kann die Entwicklungsdauer, die bei Experimenten mit einem Temperatursprung von T_1 auf T_2 beobachtet wird,

$$D_e(T_1, T_2) = a_e(T_1) + a_e(T_2) \quad (5)$$

aus den bei Konstanttemperaturen ermittelten Entwicklungsgeschwindigkeiten $1/D_e(T_1)$ und $1/D_e(T_2)$ berechnet werden. Nach Gl.3 gilt dann für die Entwicklungsphase 1

$$1 = \frac{a_e(T_1)}{D_e(T_1)} + \frac{a_e(T_2)}{D_e(T_2)} \quad (6)$$

und bei experimentell vorgegebenem $a_e(T_1)$ ergibt sich aus Gl.5 und 6

$$D_e(T_1, T_2) = a_e(T_1) + D_e(T_2) \cdot \left(1 - \frac{a_e(T_1)}{D_e(T_1)}\right) \quad (7)$$

4. Ergebnisse und Diskussion

Die Verteilung der prozentuell pro Tag geschlüpften Nauplien (Abb.3) zeigt die strenge Beziehung zwischen Temperatur und Eientwicklungsdauer unabhängig von der Temperatur kurz vor und während der Eibildung, vom Ernährungszustand der Weibchen

vor der Eibildung (bis über 30 Tage ohne Nahrung), vom Alter der Weibchen und der Anzahl bereits erfolgter Eiablagen und unabhängig vom Sammeldatum (Anfang Mai gegenüber Anfang Juni, kurz nach Eisbruch). Langzeitakklimation, genetische und/oder morphologische Faktoren müssen für den großen Unterschied zwischen der Kalbelesee- und Gossenköllesee-Population verantwortlich sein (Abb.4).

Die beobachtete Entwicklungsdauer von Eiern, die etwa die Hälfte ihrer Phase einer niederen, danach einer sprunghaft erhöhten Temperatur exponiert waren, stimmt beinahe vollkommen mit der nach Gl. 7 aus den Entwicklungsgeschwindigkeiten bei

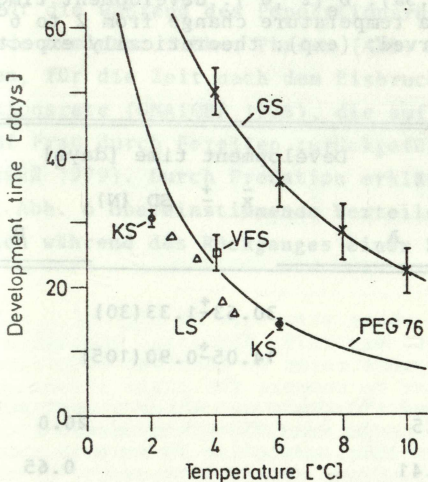


Abb.4: Development time of eggs of *C.a.taticus* as a function of temperature. KS: from Kalbelesee (present study); GS: from Gossenköllesee (PRAPTOKARDIYO 1979); VFS: Vorderer Finstertaler See (BRETSCHKO 1975); LS: Lunzer See (A.HERZIG, pers. Mitteilung); PEG 76: general temperature function given for Cyclopoida (Plankton Ecology Group 1976) which was used for calculations in Abb.1 and 2.

Konstanttemperatur berechneten überein (Tab.1). Bei den Versuchen zur Ermittlung der Eiphasenverteilung im See (Abb. 5 und 6) wurden alle Phasen oder erst die späteren ($p_s > 0,4$) einem Temperatursprung auf 6°C ausgesetzt. Auch hier ergibt sich ein einheitliches, von dem bei 2°C ermittelten im wesentlichen nicht verschiedenes Bild der Phasenverteilung. Das leichte "Vorauslaufen" der spätesten Phasen bei 6°C (Abb.5 und 6) könnte auf einen schwach ausgeprägten, durch den Tem-

Table 1. Development time of eggs of *C.a.tatricus* from Kalbelesee as a function of constant and changed temperature. N: number of females in experiment; $D_e(2^{\circ})$, $D_e(6^{\circ}\text{C})$: development time at 2 and 6° ; $a_e(2^{\circ})$: age of eggs reached at 2°C before temperature change to 6°C ; $p_e(2^{\circ})$: phase corresponding to $a_e(2^{\circ})$ (equ.3a); $D_e(2^{\circ},6^{\circ})$: development time of eggs exposed to a temperature change from 2 to 6°C ; (obs): observed; (exp): theoretically expected (equ.7).

	Development time [days]	
	A	B
	$\bar{x} \pm$	SD (N)
$D_e(2^{\circ})$		$30.63 \pm 1.33 (30)$
$D_e(6^{\circ})$		$14.05 \pm 0.90 (105)$
$a_e(2^{\circ})$	12.5	20.0
$p_e(2^{\circ})$	0.41	0.65
$D_e(2^{\circ},6^{\circ})_{\text{obs}}$	$20.79 \pm 0.63 (28)$	$25.27 \pm 0.77 (22)$
$D_e(2^{\circ},6^{\circ})_{\text{exp}}$	20.82	24.88
$\frac{\text{exp-obs}}{\text{exp}} \cdot 100$	0.14%	-1.57%

Phase (79-02-07)

peraturesprung bewirkten Triggermechanismus hindeuten, ist jedoch statistisch schwerlich abzusichern. Die verschiedenen Phasen reagieren auf verschiedene Temperaturen gleich, was auch durch den Befund der (bei konstanter Temperatur) proportionskonstanten Dauer von Substadien in der Embryonalentwicklung bei Daphnien (THRELKELD 1979) gestützt wird. Wahrscheinlich trifft die Temperaturadditivitätshypothese auch weitgehend für freßaktive Stadien zu, da bei C.a.taricus keine Temperaturakklimation der Respirationsrate nachgewiesen werden konnte (BENZER 1978).

Signifikant scheint die bei allen drei Temperaturregimes erwiesene Zweigipfligkeit der Phasenverteilung im Mai zu sein (Abb. 5), welche auf Grund der Modellberechnungen - allerdings für ein anderes Jahr - nicht unvorhergesehen ist (Abb.2). Auch steht die während des Populationsrückganges paradox erscheinende Dominanz früher Phasen (Abb. 6) im Einklang mit der hohen, für die Zeit nach dem Eisbruch vorhergesagten Eliminationsrate (GNAIGER 1978), die auf Ausschwemmung und nicht auf Fraß durch Forellen zurückgeführt werden kann (AMANN und GNAIGER 1979). Durch Predation erklärte TRELKELD (1979) eine mit Abb. 6 übereinstimmende Verteilung der embryonalen Substadien während des Rückganges einer Daphnienpopulation.

Abb. 5: Experimental phase structure of eggs of C.a.taricus in Koblensee, May 1979. Assesses biological time as using development rates at constant temperatures (lab) as a parameter to compare the phase structure determined at 4 and 6°C (thin and thick lines) and at a (1979) temperature range from 1°C (thin dotted line) to 6°C (thick dotted line), after day 15 of with phase $\tau > 0$. (a) Relative normalized relative frequency of hatched per day as a function of the phase structure. The curves were smoothed by a moving average function covering 5 days at 4°C and 6 days at 6°C and fitted to relative development rate. N: number of total at the beginning of the experiment (total mortality τ at the corresponding hatched distribution revealed in all three temperature regimes.

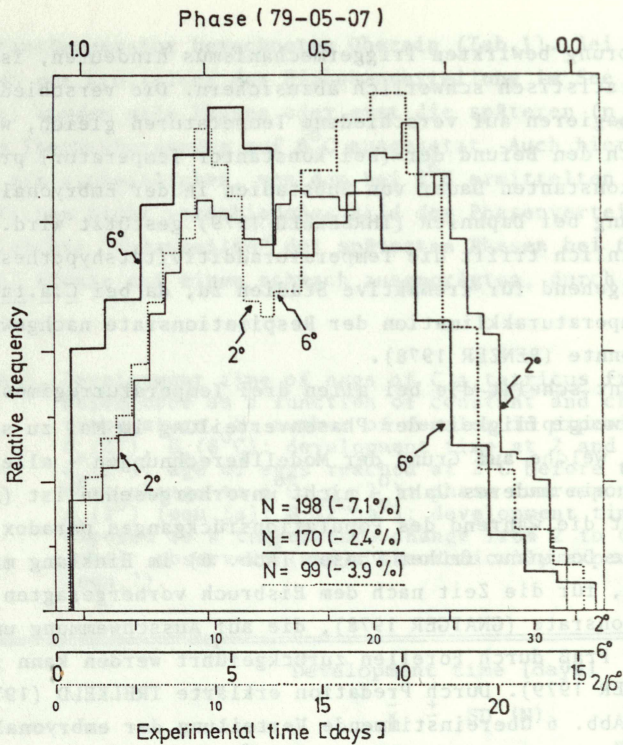


Abb. 5: Experimental phase structure of eggs of *C.a.tatricus* in Kalbelesee, May 1979. Abscissa: biological time scale using development rates at constant temperatures (Tab.1) as a parameter to compare the phase structure determined at 2 and 6°C (thin and thick lines) and at a temperature change from 2°C (thin dotted line) to 6°C (thick dotted line; after day 13 or with phases $p_e > 0,4$). Ordinate: Normalized relative frequency of nauplii hatched per day as a function of the phase structure in the lake. The curves were smoothed by a moving average function covering 3 days at 6°C and 6 days at 2°C according to relative development rate. N: number of females at the beginning of the experiment (total mortality in brackets). Note the corresponding bimodal distribution revealed in all three temperature regimes.

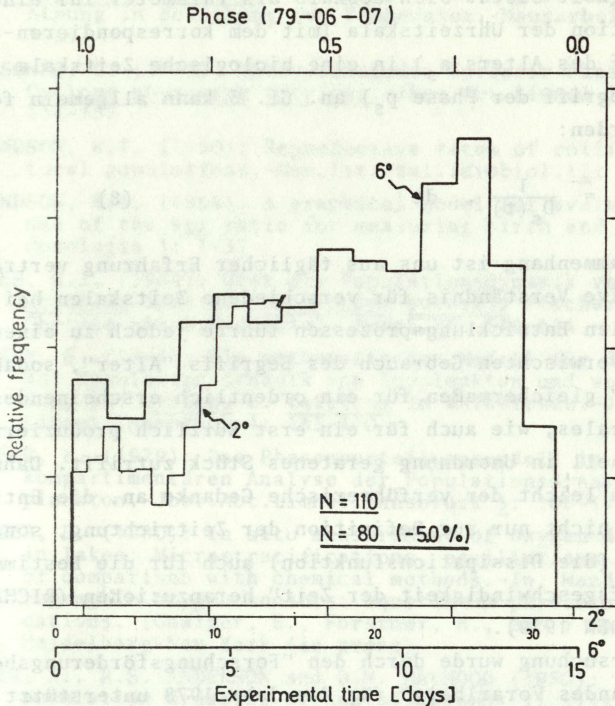


Abb. 6: Experimental phase structure of eggs of *C. a. taticus* in Kalbelesee immediately after ice break (June 1979) during population decline. The experiment was terminated after days 14 (for explanation see Fig. 5).

5. Zusammenfassung: Zwei Zeitskalen

Die vorliegenden Experimente stützen die Hypothese des "additiven Temperatureffektes". Die Entwicklungsgeschwindigkeit einer Population erscheint als invariante, für verschiedene

Phasen identische Funktion der Temperatur. Die Entwicklungsgeschwindigkeit bietet sich deshalb als Parameter für eine Transformation der Uhrzeitskala (mit dem korrespondierenden Begriff des Alters a_s) in eine biologische Zeitskala (mit dem Begriff der Phase p_s) an. Gl. 3 kann allgemein formuliert werden:

$$dp_s = \frac{1}{D_s(\tau)} \cdot dt \quad (8)$$

Dieser Zusammenhang ist uns aus täglicher Erfahrung vertraut. Das intuitive Verständnis für verschiedene Zeitskalen bei irreversiblen Entwicklungsprozessen führte jedoch zu einem allgemein verwischten Gebrauch des Begriffs "Alter", sodaß etwa "alter Hut" gleichermaßen für ein ordentlich erscheinendes, jedoch museales, wie auch für ein erst kürzlich produziertes, jedoch schnell in Unordnung geratenes Stück zutrifft. Daher bietet sich leicht der verführerische Gedanke an, die Entropieproduktion nicht nur zur Definition der Zeitrichtung, sondern deren Rate (die Dissipationsfunktion) auch für die Bestimmung der "Ablaufgeschwindigkeit der Zeit" heranzuziehen (RICHARDSON and ROSEN 1979).

Diese Untersuchung wurde durch den "Forschungsförderungsbeitrag des Landes Vorarlberg" für das Jahr 1978 unterstützt. Besonders bedanke ich mich bei Frh. Mag. Ingeborg BENZER für die hervorragende Mitarbeit, wie auch bei Dr. Alois HERZIG, der mir unpublizierte Daten zur Verfügung gestellt hat.

Literatur

- AMANN, E. und E. GNAIGER (1979): Jahreszeitliche Abhängigkeit der Nahrungszusammensetzung von Regenbogenforellen (Salmo gairdneri) im Kalbelese (Hochtannberg, Vorarlberg). - Österr. Fischerei 32: 32-39
- ARGENTESI, F., R. de BERNARDI and G. diCOLA (1974): Mathematical models for the analysis of population dynamics in species with continuous recruitment. - Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 31; 245-275

- BENZER, I. (1978): Ökophysiologische Untersuchungen an Cyclops abyssorum tatricus: Vertikalverteilung im Kalbeleseesee und Atmung in Beziehung zur Temperatur.-Hausarbeit, Univ.Ibk.: 1-55
- BRETSCHKO, G. (1975): Ökosystemstudie Vorderer Finstertaler See: Cyclops abyssorum tatricus.-Jber.Abt.Limnol.Innsbruck 1: 134-137
- EDMONDSON, W.T. (1960): Reproductive rates of rotifers in natural populations.-Mem.Ist.Ital.Idrobiol.12: 21-77
- 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
- ELSTER, H.J. (1954): Über die Populationsdynamik von Eudiatomus gracilis Sars und Heterocope borealis Fischer im Bodensee-Obersee.-Arch.Hydrobiol.,Suppl.20: 546-614
- GNAIGER, E. (1978): Ein mathematisches Modell für die Analyse der Populationsdynamik von Zooplankton und seine Anwendung auf Cyclops a. tatricus im Kalbeleseesee.-Jber.Abt.Limnol.Innsbruck 4: 165-170
- GNAIGER, E. (1979): Das Phasenverteilungsmodell in der multi-kompartimentären Analyse der Populationsdynamik von Zooplankton.-Jber.Abt.Limnol.Innsbruck 5: 106-110
- GNAIGER, E. (1980): In situ measurement of oxygen depth profiles in lakes: Microstratifications, oscillations and the limits of comparison with chemical methods.-In: Handbook on polarographic oxygen sensors: Aquatic and physiological applications. (Gnaiger, E., Forstner, H., eds.) Springer, Heidelberg-New York (in press)
- HERZIG, A., R.S. ANDERSON and D.W. MAYHOOD (1980): Production and population dynamics of Leptodiatomus sicilis in a mountain lake in Alberta, Canada.-Holarct.Ecol.3:50-63
- Plankton Ecology Group (1976): A review of some problems in zooplankton production studies.-Norw.J.Zool. 24: 419-456
- Plankton Ecology Group (1980): The evaluation of zooplankton production calculations.-Mem.Ist.Ital.Idrobiol. (in press)
- PRAPTOKARDIYO, K. (1979): Populationsdynamik und Produktion von Cyclops abyssorum tatricus (Kozminski 1927) im Gossenköllesee (2413 m ü.N.N., Küthai, Tirol) Diss.Abt.Limnol. Innsbruck 15: 1-83
- RICHARDSON, I.W. and ROSEN, R. (1979): Aging and the metrics of time.-J.theor.Biol. 79: 415-423
- SINKO, J.W. and STREIFER, W. (1969): Applying models incorporating age-size structure of a population to Daphnia.-Ecology 50: 608-615
- THRELKELD, S.T. (1979): Estimating cladoceran birth rates: The importance of egg mortality and the egg age distribution.-Limnol.Oceanogr. 24: 601-612

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahresbericht der Abteilung für Limnologie am Institut für Zoologie der Universität Innsbruck](#)

Jahr/Year: 1979

Band/Volume: [1979](#)

Autor(en)/Author(s): Gnaiger Erich

Artikel/Article: [Beiträge zur Ökosystemstudie "Gossenköllesee". Alters- und Phasenverteilung in der Populationsdynamik: Der additive Effekt schneller Temperaturänderung auf die Eientwicklung von Cyclops abyssorum taticus 109-115](#)