

**TECHNISCHE
UNIVERSITÄT
DRESDEN**

Fakultät Forst-, Geo- und Hydrowissenschaften

**Die Bedeutung invertebrater Prädation in
Fließgewässernahrungsnetzen
unter Berücksichtigung des Einflusses benthivorer Fische**

Dissertation zur Erlangung des akademischen Grades
Doctor rerum naturalium (Dr. rer. nat.)

vorgelegt von
Dipl.-Biol. Claudia Hellmann
geb. am 12.09.1978 in Pirna

Gutachter:

Prof. Dr. Jürgen Benndorf
Institut für Hydrobiologie
Technische Universität Dresden

Prof. Dr. Björn Wissel
Faculty of Science, Department of Biology
University of Regina (Canada)

Dresden, 2010

Tag der Einreichung: 04.01.2010

Tag der Disputation: 23.06.2010

Danksagung

An dieser Stelle möchte ich all den Personen einen großen Dank aussprechen, die zum Erfolg dieser Arbeit beigetragen und mich wissenschaftlich oder emotional begleitet haben.

Mein größter Dank gilt meinem Betreuer und Lehrer Prof. Dr. Jürgen Benndorf, der mir die Möglichkeit gab, in einem spannenden Fließgewässerprojekt zu forschen und mich bei der Auswahl meines Promotionsthemas unterstützte. Dabei hat er mir stets mit nützlichen Ideen und kritischen Diskussionen zur Seite gestanden. Ihm verdanke ich ebenso eine exzellente fachliche Ausbildung als Wissenschaftlerin. Weiterhin möchte ich Prof. Dr. Björn Wissel danken, zum Einem für die freundliche Begutachtung meiner Arbeit, zum Zweiten für die gründliche Durchführung der Isotopenanalysen, wodurch die Interpretation der Bedeutung Omnivorer möglich wurde. Trotz der weiten Entfernung zwischen Kanada und Deutschland war er jederzeit mit einem Rat bei der Auswertung der Isotopenergebnisse behilflich. Ganz besonders möchte ich mich bei meiner Kollegin und Freundin Dr. Carola Winkelmann bedanken, die mich nicht nur viele Jahre im Projekt begleitet hat, sondern mir auch geholfen hat, den gedanklichen Faden im Verlauf meiner Promotion konsequent zu verfolgen. Über die Ergebnisse konnte ich mit ihr zu (fast) jeder Tageszeit wunderbar diskutieren.

Die Datenerfassung und die zahlreichen Freilandprobenahmen wären natürlich nicht ohne die Hilfe meiner Kollegen zu bewältigen gewesen. Gabriele Egerer war eine unerlässliche Begleiterin bei vielen praktischen Arbeiten im Freiland und Labor. Susanne Worischka hat mir durch ihre eigenen Untersuchungen der benthivoren Fische wichtige Zusatzinformationen geliefert. Friederike Schulz, Steffi Hermann und Karen Hibbard-Rode waren maßgeblich an der Erarbeitung von Daten innerhalb von Diplomarbeiten und Praktika beteiligt. Weiterhin ist den genannten Personen sowie Michael Schäffer, André Mähler, Jana Schneider, Maria Avramov und weiteren, hier nicht aufgezählten Personen für die Unterstützung im Freiland und Labor zu danken. Dr. Thomas Petzoldt verdanke ich zahlreiche Hinweise und Hilfestellungen bei statistischen Problemen und meine Statistik-Kenntnisse. Ich danke der gesamten Arbeitsgruppe Limnologie des Instituts für Hydrobiologie der TU Dresden und der Arbeitsgruppe INTEGER des CESR der Uni Kassel für die stete Diskussionsbereitschaft und kritische Beurteilung meiner Daten. Angela Benndorf war nicht nur bei Formalitäten und Bestellungen von Materialien behilflich, sondern sorgte ebenso für eine angenehme persönliche Atmosphäre im Arbeitsalltag. Finanzielle Unterstützung für die Durchführung der Arbeit erhielt ich von der Deutschen Forschungsgemeinschaft (BE 1671/9).

Einen großen Dank möchte ich an meinen lieben Freund Michael richten, der mich in manch zweifelnden Momenten wieder aufgerichtet hat. Er war mir während meiner Promotion immer ein verständnisvoller sowie auch fachlich kompetenter Begleiter. Schließlich danke ich meinen Eltern für ihre fortwährende Unterstützung meines Werdegangs.

INHALTSVERZEICHNIS

ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS	IV
1 EINLEITUNG	1
1.1 Hintergrund und Motivation	1
1.1.1 Invertebrate Prädation in Fließgewässernahrungsnetzen	1
1.1.2 Biomanipulation von Fließgewässernahrungsnetzen	2
1.1.3 Fischeffekte auf die räuberischen Invertebraten	3
1.1.4 Stabile Isotopenanalysen in der Nahrungsnetzforchung	6
1.2 Ziele und Fragestellungen der Arbeit	8
2 UNTERSUCHUNGSGEWÄSSER	9
2.1 Geografische, geomorphologische und hydrologische Eigenschaften	9
2.2 Chemische und physikalische Eigenschaften	10
2.3 Primärproduktion und allochthoner Kohlenstoffeintrag	11
3 MATERIAL UND METHODEN	12
3.1 Biomanipulationsstudie im Freiland	12
3.1.1 Experimentelles Design	12
3.1.2 Fischbesatz im Untersuchungsgewässer	13
3.2 Untersuchungsorganismen	14
3.2.1 Identifizierung wichtiger invertebrater Räuberarten	14
3.2.2 Charakterisierung der betrachteten Räuber und omnivoren Arten	16
3.3 Messprogramm	22
3.4 Analyse der stabilen Isotope von Kohlenstoff und Stickstoff	23
3.4.1 Freilandprobenahmen und Laboranalysen	23
3.4.3 Trophische Fraktionierung der Isotope	24
3.4.4 Ermittlung der trophischen Position der Konsumenten	25
3.4.5 Ermittlung der potenziellen Nahrungsressourcen der Omnivoren	26
3.4.6 Berechnung der Nahrungsanteile anhand eines Mischungsmodells	29
3.5 Analyse der Populationsstruktur und -dynamik	30
3.5.1 Freilandprobenahmen	30
3.5.2 Analyse der Abundanz, Biomasse und Größenstruktur	30
3.5.2 Analyse der Fortpflanzung	32
3.5.4 Produktion der Invertebraten und Konsumtion der Fische	33
3.6 Untersuchung des Ernährungsverhaltens der Invertebraten	34
3.6.1 Freilandprobenahmen für die qualitativen Nahrungsanalysen	34
3.6.2 Freilandprobenahmen für die quantitativen Nahrungsanalysen	34
3.6.3 Bestimmung der Darmentleerrungsrate	35
3.6.4 Qualitative und quantitative Bestimmung des Darminhaltes	37
3.6.5 Abschätzung der täglichen Konsumtionsrate	38

3.7 Bestimmung des Gesamtfraßdruckes der Invertebraten	39
3.7.1 Berechnung der jährlichen Gesamtkonsumtion	39
3.7.2 Bestimmung der Bedeutung von dichte- und verhaltensinduzierten Fischeffekten auf die Konsumtion	40
3.8 Statistische Analysen	40
3.9 Diskussion der Methoden	42
3.9.1 Freilanduntersuchungen und Biomanipulationsstudien	42
3.9.2 Stabile Isotopenanalysen	44
3.9.3 Populationsdynamische Untersuchungen	48
3.9.4 Untersuchungen zum Ernährungsverhalten	49
4 ERGEBNISSE	51
4.1 Trophische Einordnung wichtiger Räuber und Omnivorer im Nahrungsnetz	51
4.1.1 Stabile Isotopenanalysen der Organismen im Gauernitzbach	51
4.1.2 Gesamtbiomasse der Ernährungstypen mit räuberischen Anteil	52
4.1.3 Trophische Position der invertebraten Räuber und Omnivoren	53
4.2 Räuberisches Potential wichtiger Omnivorer im Nahrungsnetz	54
4.2.1 Saisonale Variabilität in der Nahrungswahl der Omnivoren	54
4.2.2 Die Bedeutung der omnivoren Arten als Räuber	58
4.3 Einfluss benthivorer Fische auf die Populationsentwicklung invertebrater Räuber und Omnivorer	59
4.3.1 Gefährdungspotential der Populationen durch benthivore Fische	59
4.3.2 Einfluss der benthivoren Fische auf die Größe der Populationen	61
4.3.3 Einfluss der benthivoren Fische auf die Fortpflanzung der Populationen	66
4.4 Einfluss benthivorer Fische auf das Ernährungsverhalten invertebrater Räuber und Omnivorer	73
4.4.1 Einfluss benthivorer Fische auf die Nahrungszusammensetzung	73
4.4.2 Einfluss benthivorer Fische auf die Fraßaktivität	78
4.5 Die Bedeutung des Fraßdruckes der räuberischen Invertebraten im Fließgewässernahrungsnetz	80
4.5.1 Der Einfluss benthivorer Fische auf die jährliche Gesamtkonsumtion	80
4.5.2 Differenzierung der dichte- und verhaltensinduzierten Fischeffekte auf die Konsumtion der Räuber	81
4.5.3 Vergleich des Gesamtfraßdruckes der Invertebraten und benthivoren Fische auf das Zoobenthos	81
5 DISKUSSION	83
5.1 Die trophischen Beziehungen im Nahrungsnetz des Gauernitzbaches	83
5.1.1 Die Nutzungspfade des Kohlenstoffes im Nahrungsnetz	83
5.1.2 Die trophische Stellung der invertebraten Räuber	85
5.1.3 Invertebrate Omnivore als Räuber	87
5.1.4 Das Nahrungsnetz des Gauernitzbaches	91

5.2 Der Einfluss benthivorer Fische auf die Populationsentwicklung räuberischer und omnivorer Invertebraten	93
5.2.1 Letale Effekte benthivorer Fische auf Populationsebene	93
5.2.2 Subletale Effekte benthivorer Fische auf Individuenebene	96
5.2.3 Die Bedeutung subletaler und letaler Effekte für die mittlere Populationsfitness	99
5.3 Der Einfluss benthivorer Fische auf das Ernährungsverhalten	101
5.3.1 Änderungen im Ernährungsverhalten invertebrater Räuber	101
5.3.2 Änderungen im räuberischen Verhalten der omnivoren Invertebraten	104
5.4 Die Bedeutung invertebrater Prädation in Nahrungsnetzen von Fließgewässern	108
5.4.1 Vergleich des Fraßdruckes zwischen vertebraten und invertebraten Räubern	108
5.4.2 Der Einfluss benthivorer Fische auf den Fraßdruck der räuberischen Invertebraten	110
5.4.3 Die Bedeutung der invertebraten Prädation für die Biomanipulation von Fließgewässern	111
6 KURZFASSUNG	114
7 LITERATURVERZEICHNIS	117
ANHANG	132

Abkürzungsverzeichnis

AFDM	aschefreie Trockenmasse
Apr	April
Aug	August
CPOM	grobpartikuläres organisches Material
Dez	Dezember
Feb	Februar
FM	Frischmasse
FPOM	feinpartikuläres organisches Material
Ind	Individuen
Jan	Januar
MW	Mittelwert
N	Anzahl der Proben
Nov	November
Okt	Oktober
SD	Standardabweichung
SE	Standardfehler
TM	Trockenmasse

1 Einleitung

1.1 Hintergrund und Motivation

1.1.1 Invertebrate Prädation in Fließgewässernahrungsnetzen

Prädation ist neben Konkurrenz der wichtigste biotische Faktor, der strukturierend in Nahrungsnetzen wirkt, indem er das Beuteverhalten, die Populationsgröße und die Dynamik von Lebensgemeinschaften bestimmt (Sih *et al.* 1985). Anders als in den Nahrungsnetzen im Pelagial von Seen beanspruchen die invertebraten Räuber in Fließgewässern einen relativ großen Biomasseanteil der invertebraten Lebensgemeinschaften. Entsprechend dem River Kontinuum Konzept ändert sich deren Anteil mit zunehmender Gewässerordnung kaum, während die Primärkonsumenten einen deutlichen Wechsel in den Relationen zwischen den verschiedenen Ernährungstypen zueinander (Zerkleinerer, Weidegänger, Sammler) zeigen (Vannote *et al.* 1980). Damit können invertebrate Räuber in allen Fließgewässernahrungsnetzen von großer Bedeutung für die Lebensgemeinschaft sein. Einige Autoren gehen sogar davon aus, dass die invertebraten Räuber einen stärkeren Einfluss auf die Benthosorganismen haben können als vertebate Räuber (Sih & Wooster 1994, Wooster 1994, Dahl & Greenberg 1997). Obwohl vertebate Räuber (z.B. Fische) eine höhere individuelle Biomasse und oft eine höhere individuelle Konsumtion haben, kommen invertebrate Räuber meist in deutlich größeren Dichten vor (Wooster *et al.* 1997, Dahl & Greenberg 1997). Zudem sind die Erbeutungsstrategien von Invertebraten effizienter, da sie die Beute in ihren Mikrohabitaten besser aufspüren können als Fische (Soluk & Collins 1988a, Peckarsky & Cowan 1995, Wooster *et al.* 1997, Dahl & Greenberg 1997). Im Oberlauf von Fließgewässern dominieren meist wenige invertivore Fischarten nebeneinander (z.B. Bachforelle und Groppe; Schwoerbel 1994). Driftfressende Fische bevorzugen terrestrische Invertebraten und wenige driftende Beutearten (Bechara *et al.* 1992, Schwoerbel 1994, Dahl 1998a). Damit wäre der konsumtive Einfluss auf die Mehrzahl der Benthosorganismen gering (Allan 1982a, Dahl 1998a). Benthivore Fische nutzen dagegen ein größeres Spektrum der Makrozoobenthosgemeinschaft, driftende und nicht driftende Arten (Dahl 1998a, Copp *et al.* 2005), wodurch ihr Einfluss auf die Lebensgemeinschaft deutlich höher sein kann. Im Gegensatz zu den vergleichsweise wenigen Fischarten gibt es in Bachsystemen eine Vielzahl von invertebraten Räuberarten. Diese können durch diverse Jagdstrategien eine Vielzahl benthischer Beutearten in unterschiedlichen Mikrohabitaten nutzen und somit in verschiedene Ebenen des Nahrungsnetzes eingreifen.

Für die invertebrate Prädation spielen nicht nur diejenigen Arten eine Rolle, die sich fast ausschließlich von anderen Organismen ernähren (obligate Räuber). Invertebrate Omnivorie ist ein besonderes Merkmal von Fließgewässernahrungsnetzen (Lancaster *et al.* 2005) und oft wesentlich bedeutender als beispielsweise in pelagischen Nahrungsnetzen. Die Nahrung von omnivoren Arten kann aus einer Mischung von pflanzlichem und tierischem Material bestehen, wird also aus mehr als einem trophischen Level genutzt. Damit wirken sie als fakultative Räuber und können unter Umständen als Sekundärkonsumenten von großer Bedeutung sein. Zudem ist Kannibalismus bei Omnivoren ein verbreitetes Phänomen (Rudolf 2007). Durch ihre opportunistische Ernährungsweise zeigen sie eine optimale Anpassung an die sich saisonal ändernden Nahrungsbedingungen in Fließgewässern und sind damit

weniger abhängig vom Vorkommen einer spezifischen Nahrungsressource. Obwohl der räuberische Ernährungsanteil omnivorer Arten oft relativ gering ist, können sie einen bedeutenden Anteil an der invertebraten Prädation stellen, da sie gerade in Fließgewässernahrungsnetzen häufig in hohen Biomassen vorkommen (Benke *et al.* 2001).

Die Bedeutung der invertebraten Prädation für die Strukturierung der Lebensgemeinschaften in Fließgewässern sollte demnach gegenüber dem Einfluss der vertebraten Räuber nicht unterschätzt werden. Nur eine Abschätzung des Einflusses beider Räubertypen auf die invertebraten Organismen kann einen umfassenden Einblick in die Bedeutung der Prädation in Fließgewässern ermöglichen. In dieser Arbeit sollte der Einfluss der invertebraten Räuber im benthischen Nahrungsnetz mit und ohne zusätzliche Fischanwesenheit betrachtet werden. Die Bedeutung der vertebraten Räuber wurde zwar zeitgleich zu dieser Studie, aber innerhalb einer zweiten umfangreichen Promotionsarbeit untersucht, weshalb detaillierte Daten dazu hier nicht berücksichtigt werden sollen.

1.1.2 Biomanipulation von Fließgewässernahrungsnetzen

Die trophischen Beziehungen in pelagischen Nahrungsnetzen von Talsperren und Seen wurden bereits intensiv erforscht. So werden die top-down wirkenden Schlüsselmechanismen im Nahrungsnetz als ein wichtiges Mittel zur Verbesserung der Gewässergüte und Reduzierung von Eutrophierungserscheinungen in Seen eingesetzt (Benndorf 1990, Jeppesen *et al.* 1999). Um die Wirksamkeit der Biomanipulation von Nahrungsnetzen in Standgewässern zu untersuchen, wurden zahlreiche Ganzseenexperimente durchgeführt (Benndorf 1990, Carpenter *et al.* 1996, Kasprzak *et al.* 2002, Mehner *et al.* 2002). Die Massenentwicklungen von Algen können verhindert werden, indem die Entwicklung von herbivoren Zooplanktonarten, hauptsächlich der Gattung *Daphnia*, als Schlüsselorganismen gefördert wird. Dieser Grazeffekt wird dann ausgelöst, wenn planktivore Fische reduziert werden, indem die Biomasse der piscivoren Fische optimiert wird.

Auch in kleinen Fließgewässern können Eutrophierungserscheinungen über das massenhafte Auftreten von Phytobenthos ein ernsthaftes Problem darstellen. Der autotrophe Status wird dabei entscheidend durch die Einträge von Pflanzennährstoffen (N, P) und die Lichtverfügbarkeit beeinflusst. Ebenso können in Bächen (v.a. mit bewaldeten Ufern) externe Kohlenstoffeinträge aus dem Einzugsgebiet bedeutend auf die Respirationsrate wirken. Da autotrophe und heterotrophe Produktion gleichermaßen die notwendige Energiebasis in Bächen darstellen, definiert Dodds (2007) den Trophiestatus aus dem autotrophen und dem heterotrophen Anteil. In kleinen, waldbeschatteten Bächen, wie das hier untersuchte Fließgewässer, können deshalb Situationen starker Eutrophierung vor allem im Frühjahr nach einer vorangegangenen Phase hohen Laubeintrages (Herbst und Winter) stattfinden. Dann existieren durch zunehmende Lichtintensität bei geringer Uferbeschattung und gleichzeitiger hoher Nährstoffverfügbarkeit optimale Bedingungen für die autotrophe Produktion (Dodds 2007). Dabei kann es zu Massenentwicklungen von benthischen Algen kommen, die z.B. durch Ablösung aufgrund von Hochwasser oder Nährstofflimitation der untersten Algenschichten das hyporheische Interstitial verdichten können (Ibisch *et al.* 2009). Die Kolmation des Gewässerbettes stört den Austausch zwischen Oberflächen- und Interstitialwasser, was zu erheblichen Sauerstoffproblemen für im Interstitial lebende aquatische Organismen (z.B. Makrozoobenthos, Fischlarven) führt (Ibisch & Borchardt

2002). Zur Vermeidung massiver Biofilmentwicklungen in eutrophierten Fließgewässern entstand daher die Idee, Biomanipulation ähnlich wie in Standgewässern auf Fließgewässer zu übertragen und durch top-down wirkende Mechanismen herbivore Schlüsselarten (z.B. Eintagsfliegenlarven) zu fördern. Trophische Kaskaden in benthischen Lebensgemeinschaften von Fließgewässern (Fisch – Grazer – Biofilm) wurden intensiv in Mesokosmen und Laborexperimenten untersucht (Power 1990, Bechara *et al.* 1992, McIntosh & Townsend 1996, Biggs *et al.* 2000, Ruetz III. *et al.* 2004). Wenige Freilandstudien existieren dagegen, um die Wirksamkeit von Prädationseffekten im Sinne der Biomanipulation anhand von Nahrungsnetzanalysen zu untersuchen (Rosenfeld 2000b, Winkelmann 2008). Winkelmann (2008) zeigte in einem kleinen Mittelgebirgsbach, dass durch einen erhöhten Bestand benthivorer Fische die Struktur von Nahrungsnetzen verändert und die Biomasse einzelner Primärkonsumenten reduziert werden kann. Damit wäre die Voraussetzung gegeben, dass Biomanipulation durch die Steuerung trophischer Beziehungen in Bächen funktionieren kann.

Während der Durchführung von Biomanipulationsexperimenten in Seen wurde die Bedeutung invertibrater Räuber auf das herbivore Zooplankton erkannt (Benndorf *et al.* 2000, Blumenshine & Hambright 2003). Das völlige Fehlen planktivorer Fische führte zu einem starken Dichteanstieg der invertibraten Räuber (z.B. *Chaoborus* spp.), die dann das große Zooplankton (*Daphnia* spp.) in der selben Größenordnung oder sogar noch stärker reduzieren konnten wie die planktivoren Fische zuvor (Sell *et al.* 1997, Wissel & Benndorf 1998, Benndorf *et al.* 2000). Diese Erkenntnisse lassen vermuten, dass invertibrater Räuber auch bei der potentiellen Biomanipulation von Bächen eine entscheidende Schlüsselrolle spielen. Anders als in pelagischen Nahrungsnetzen gibt es aber meist keine klaren Größenunterschiede zwischen Herbivoren und invertibraten Räubern, eine starke selektive Prädation der Fische auf die räuberischen Invertebraten ist also unwahrscheinlich. Trotzdem können sie eine wichtige Nahrungsquelle für Fische darstellen (Hartley 1948, Inoue *et al.* 2005). Andererseits sind sie vor allem Nahrungskonkurrenten der Fische (Soluk 1993). Dabei zeigt sich eine Überlappung zwischen den Nahrungsnischen invertibrater Räuber und benthisch lebender Fische, da beide am Gewässergrund jagen. Der Einfluss räuberischer Invertebraten auf Beuteorganismen kann also durch Dichtereduktion oder Verhaltensänderung unter Fischeinfluss reduziert werden. Dies könnte unter Umständen zu einer Entlastung wichtiger Primärkonsumenten führen. Unklar ist jedoch, ob sich eine Reduktion der Fischprädation positiv auf die Produktion von herbivoren Invertebraten auswirkt und damit dem Ziel der Biomanipulation dient. Denkbar wäre auch, dass räuberische Invertebraten den fehlenden Fischeinfluss kompensieren und dadurch das eigentliche Ziel, die Förderung der Primärkonsumenten zur Reduzierung des Biofilms, verfehlt wird. Es stellt sich demnach die Frage, ob benthivore Fische einen so deutlichen Einfluss auf das Verhalten und die Populationsentwicklung von räuberischen Invertebraten haben, dass durch Manipulation der Fischdichte trophische Effekte auf die Primärkonsumenten erzielt werden.

1.1.3 Fischeffekte auf die räuberischen Invertebraten

Autökologische Untersuchungen zum Ernährungsverhalten verschiedener invertibrater Räuber in natürlichen Fließgewässerökosystemen wurden in den vergangenen Jahrzehnten

zahlreich durchgeführt (z.B. Townsend & Hildrew 1979a, b, Allan 1982b, Céréghino 2002, Elliott 2000, 2005a, b, Muotka *et al.* 2006). Wenige Freilandstudien beschäftigten sich jedoch mit dem Einfluss invertebrater Räuber auf ihre Beute in fischfreien Bächen (Lancaster *et al.* 1991) oder mit dem Fischeinfluss auf das Ernährungsverhalten invertebrater Räuber (Otto 1993, Huhta *et al.* 1999). Zudem ist aufgrund einer dichteabhängigen Stabilisierung der invertebraten Räuberpopulationen in natürlichen Fließgewässern eine Manipulation des Nahrungsnetzes über die Veränderung der invertebraten Räuberdichte nahezu unmöglich (Hildrew *et al.* 2004). Die Bedeutung der invertebraten Prädation scheint daher am effektivsten durch vergleichende Nahrungsnetzuntersuchungen im natürlichen System in An- und Abwesenheit von Fischen möglich, wozu aber bisher aussagekräftige Studien fehlen.

Benthische Lebensgemeinschaften in Fließgewässernahrungsnetzen können von Räufern letal oder nicht letal (subletal) beeinflusst werden. Die Bedeutung der sich ändernden individuellen Eigenschaften (z.B. Lebenszyklus, Verhalten, Morphologie) sowie der Populationsdichte der Beute durch Prädation wurde bereits von Werner & Peacor (2003) diskutiert. Die Autoren zeigten, dass eigenschaftsinduzierte Effekte von Räufern auf die Beuteorganismen häufig stärker sein können als dichteinduzierte Effekte. Einerseits wurden in vielen Experimenten die letalen Effekte der Fische auf die invertebraten Räuber aufgezeigt (Feltmate & Williams 1989, Nyström *et al.* 2003). Andererseits können Fische aber auch das Verhalten invertebrater Räuber beeinflussen, indem sie deren Aktivitätsmuster ändern (Feltmate & Williams 1989, Feltmate *et al.* 1992, Huhta *et al.* 1999), die Fraßaktivität oder den Fangerfolg der räuberischen Larven reduzieren (Soluk & Collins 1988b, Feltmate & Williams 1989, Soluk 1993, Koperski 1997) oder sogar deren Beuteselektivität ändern (Soluk & Collins 1988a, Feltmate & Williams 1989).

Letale und subletale Fischeffekte können zwar unterschiedlich wichtig für die Populationsentwicklung der räuberischen Invertebraten sein (Werner & Peacor 2003), haben aber gleichermaßen negative Konsequenzen für die Reproduktion und das Überleben der Populationen. Die Art und Stärke des Effektes könnte dabei von der Lebensweise des Organismus abhängen, wie Mobilität oder Ernährungsverhalten. So scheinen netzbauende Köcherfliegenlarven wie die räuberische *Plectrocnemia conspersa* und die omnivore *Hydropsyche* spp. aufgrund ihrer ortsgebundenen Lebensweise und passiven Jagdstrategie adaptiert an die Fischanwesenheit zu sein (Fairchild & Holomuzki 2005). Aktiv umherwandernde Räuberarten, z.B. *Rhyacophila* spp. (Trichoptera) oder *Isoperla* spp. (Plecoptera), sind dagegen auffälliger für Fische. Für diese Organismen scheint es eher sinnvoll, in Anwesenheit der Fische weniger aktiv zu sein und häufiger versteckt zu bleiben (Otto 1993, Huhta *et al.* 1999). Fischinduzierte Verhaltensänderungen invertebrater Räuber könnten so nicht nur zu einer Reduktion der Nahrungsaufnahme sondern ebenso zu einem Wechsel in der Beuteselektion führen (Soluk & Collins 1988a, Feltmate & Williams 1989). All diese Vermeidungsstrategien können Konsequenzen für das Larvenwachstum, die Energieverfügbarkeit und die spätere Körpergröße und Fitness der Adulten haben. Omnivore Arten sind dagegen in der Lage unterschiedlichste Ressourcen zu nutzen, wie tierische und autochthone bzw. allochthone pflanzliche Nahrung (Lancaster *et al.* 2005). Die Wahl zwischen leicht verfügbarer, aber minderwertigerer Nahrung wie beispielsweise Detritus (Friberg & Jacobsen 1994, Cross *et al.* 2005) und aufwendig zu handhabender, qualitativ hochwertiger Nahrung wie invertebrate Organismen (Cross *et al.* 2005, Fink *et al.* 2006) ermöglicht ihnen kompensatorisch zu fressen (Cruz-Rivera & Hay 2000, Fink & Elert 2006).

Zeiten verschlechterter Nahrungsbedingungen oder eines geringen Beutefangerfolges könnten dadurch überbrückt und geringere Energieverfügbarkeit und damit verbundenes reduziertes Wachstum der Omnivoren könnte so verhindert werden (Cruz-Rivera & Hay 2000, Wissinger *et al.* 2004). In Anwesenheit von Fischen würde dies für die Omnivoren in einer Änderung der Nahrungsanteile (pflanzlich und tierisch) resultieren. Erleidet die Population einen hohen Fraßdruck durch Fische, hat ein wenig aktives Nahrungssuchverhalten und damit eine erhöhte Nutzung leicht verfügbarer pflanzlicher Nahrung, in der sich die Tiere zudem verstecken können, sicherlich Vorteile. Entfällt der Fischfraßdruck, wäre es vorstellbar, dass die Omnivoren aufgrund eines aktiveren Suchverhaltens zunehmend invertebrate Organismen fressen, durch die sie zu einem schneller aufgefüllten Energiespeicher und gegebenenfalls höherer Fitness gelangen würden.

Fisheffekte können sich nicht nur auf die Biomasse und das Verhalten der Larven auswirken, sondern auch die Fortpflanzung und Überlebenschancen der adulten Stadien betreffen. Unterschiedliche letale und subletale Antworten der Fließgewässerorganismen wurden als Reaktion auf die Prädation der Fische aufgezeigt (Scrimgeour & Culp 1994, Koperski 1997, Huhta *et al.* 1999, Copp *et al.* 2005). Subletale Fisheffekte wie Änderungen im Lebenszyklus und Emergenzverhalten sowie letale Konsequenzen für das adulte Stadium von Insektenlarven wurden für nichträuberische Arten beschrieben, meist Eintagsfliegen (Scrimgeour & Culp 1994, Peckarsky & McIntosh 1998, Dahl & Peckarsky 2002, Peckarsky *et al.* 2002) und selten Köcherfliegen (Greig & McIntosh 2008). Dabei wurden negative Konsequenzen auf die Fitness oder Körpergröße der adulten Individuen beobachtet. Weiterhin wurde entweder eine langsamere oder schnellere Entwicklung der Larven gezeigt, die zu einer Verschiebung der Emergenz geführt hat (Scrimgeour & Culp 1994, Peckarsky *et al.* 2001, Peckarsky *et al.* 2002). Der Einfluss der Prädation auf die adulte Phase und auf die Fortpflanzung von räuberischen Arten in Fließgewässern wurde dagegen bisher kaum berücksichtigt. Lediglich der Fischeinfluss auf die Fortpflanzung der räuberischen Odonata und Heteroptera kleiner Standgewässer (Koperski 1997) und der großen Steinfliegen (Taylor *et al.* 1998) wurde untersucht. Viele relevante Räuber oder omnivore Arten in Fließgewässern gehören allerdings zu den Köcherfliegen (z.B. *Rhyacophila* spp., Polycentropodidae, Hydropsychidae), die zudem als holometabole Insekten zur erfolgreichen Fortpflanzung eine Verpuppungsphase benötigen. So wurde zwar die Bedeutung verschiedener Faktoren (z.B. Temperatur, Nahrungsqualität) auf den Lebenszyklus von Köcherfliegen untersucht (Enders 1996, Friberg & Jacobsen 1999, Wissinger *et al.* 2004), nicht aber der Einfluss von Fischen (außer Greig & McIntosh 2008). Gewöhnlich stellen Köcherfliegen sogar einen hohen Biomasseanteil innerhalb ihres Ernährungstyps aufgrund ihrer Körpergröße oder Dichte dar (Dohet 2002, Kiss *et al.* 2002). Ein deutlicher fischinduzierter Einbruch in ihrer Populationsdynamik und des Reproduktionserfolges hätte daher direkte Auswirkungen auf den Erfolg der Räuberpopulationen und deren Einfluss im Nahrungsnetz, was ebenso eine grundlegende Strukturänderung der Lebensgemeinschaft bedeuten könnte.

1.1.4 Stabile Isotopenanalysen in der Nahrungsnetzforschung

Es existieren wenige Arbeiten, die Informationen über das räuberische Potential der Omnivoren in Fließgewässern anhand von Darminhaltsanalysen (Benke & Wallace 1980, Benke *et al.* 2001, Basaguren *et al.* 2002, Felten *et al.* 2008) oder aufgrund von Verhaltensexperimenten (Kelly *et al.* 2002a, b, McGrath *et al.* 2007) liefern. Um in dieser Arbeit die Bedeutung der omnivoren Arten als Räuber im untersuchten Nahrungsnetz zu charakterisieren, wurde die Analyse stabiler Isotope genutzt. Dadurch können Omnivore innerhalb der trophischen Ebenen eingeordnet werden (Lancaster *et al.* 2005). Aufgrund der diversen, amorphen pflanzlichen Bestandteile und der teilweise schlechten Bestimmbarkeit tierischer Nahrung in den Mägen der Omnivoren schien die Quantifizierung anhand eines Isotopenmischungsmodells besser geeignet zu sein als Darminhaltsuntersuchungen, um einen relativ genauen räuberischen Ernährungsanteil abzuschätzen.

Um verschiedene Fragestellungen in Nahrungsnetzen zu erforschen, kann man sich der Messung von stabilen Isotopen einiger Elemente in Organismen bedienen. Chemische Elemente (C, N, S, H, O) liegen natürlicherweise in mehreren Isotopenzuständen in der Natur (z.B. Boden, Luft, Organismen) vor (Peterson & Fry 1987). Da die Konsumenten immer die Isotopenzusammensetzung ihrer Nahrung widerspiegeln (DeNiro & Epstein 1981), können die Verhältnisse der unterschiedlichen Isotope zueinander genutzt werden, um beispielsweise die trophische Position (Vander Zanden & Rasmussen 1999, Anderson & Cabana 2007), die trophische Diversität (Layman *et al.* 2007), den Grad der Omnivorie (Lancaster *et al.* 2005, Stenroth *et al.* 2006) oder die Energieflüsse im Nahrungsnetz (Rounick *et al.* 1982, Finlay 2001) zu beschreiben. Die Konsumenten zeigen dabei meist höhere $\delta^{15}\text{N}$ -Werte relativ zu ihrer Nahrung, weshalb die Stickstoffsignatur auch als Indikator für das trophische Level betrachtet werden kann (Peterson & Fry 1987). Durch die geringe Anreicherung des Kohlenstoffes ^{13}C spiegelt das Körpergewebe des Konsumenten gewöhnlich den Kohlenstoff der assimilierten Nahrung wider (Rounick & Winterbourn 1986, Peterson & Fry 1987), wobei der dahinter stehende Mechanismus noch relativ unklar ist (Rounick & Winterbourn 1986). Dadurch können die Energieflüsse innerhalb eines Nahrungsnetzes identifiziert werden, da sich die Isotopensignatur des allochthon und autochthon produzierten Kohlenstoffes deutlich unterscheiden. Der Vorteil ist, dass die Isotopenverhältnisse die Nahrungsaufnahme zeitlich integrativ abbilden und anstatt der ingestierten, ausschließlich die assimilierte Nahrung widerspiegeln (Fry & Arnold 1982, Rounick & Winterbourn 1986, Peterson & Fry 1987). In Abhängigkeit von der Wachstumsrate eines Organismus entspricht dieser Zeitraum wenigen Wochen bis Monaten (Fry & Arnold 1982, Finlay 2001, Phillips & Eldridge 2006, Lau *et al.* 2009c). Für invertebrate Organismen kann von einer zurückliegenden Nahrungshistorie von etwa 2-3 Monaten ausgegangen werden (B. Wissel, EQAL, University of Regina, pers. Mitteilung).

Während der Stoffwechselprozesse im Konsumenten werden vorzugsweise die schweren Isotope (^{13}C und ^{15}N) inkorporiert, während die leichteren Isotope (^{12}C und ^{14}N) über die Respiration und Exkretion ausgeschieden werden (DeNiro & Epstein 1978, 1981, McCutchan *et al.* 2003). Die trophische Anreicherung des schweren Stickstoffs ($\Delta^{15}\text{N}$) kann relativ hohe Werte erreichen und erfolgt während des Stickstoffkreislaufs, wenn teilweise leichte ^{14}N -Aminogruppen entfernt werden (Vander Zanden & Rasmussen 2001). Dagegen ist die Anreicherung von Kohlenstoff ($\Delta^{13}\text{C}$) meist wesentlich geringer verglichen mit der von ^{15}N .

Sie basiert im Wesentlichen auf einem verstärkten Einbau des schweren ^{13}C bei der Fett- und Proteinsynthese sowie auf der Respiration von leichtem $^{12}\text{CO}_2$ (DeNiro & Epstein 1978). Diese als trophische Fraktionierung bezeichneten Vorgänge sind einerseits abhängig von der Art der Nahrung und andererseits vom untersuchten Gewebe des Konsumenten (DeNiro & Epstein 1978, 1981, Schimmelmann & DeNiro 1986). So kann die Isotopenfraktionierung aufgrund unterschiedlicher Umsatzraten der einzelnen Gewebe eine große Variabilität innerhalb des Konsumenten aufweisen (Jardine *et al.* 2003, Phillips & Eldridge 2006). Einige Studien haben sich in umfangreichen Laborexperimenten mit der Messung der Isotopenfraktionierung zwischen der Nahrung und verschiedenen Konsumenten bzw. deren Gewebe beschäftigt (DeNiro & Epstein 1978, 1981, Jardine *et al.* 2005, Rudnick & Resh 2005). Die trophische Fraktionierung ist aus Freilandproben nicht zuverlässig bestimmbar, da die aufgenommene Nahrung divers ist. Daher kann die Änderung zwischen ihrer Isotopenzusammensetzung und der des Konsumenten nicht exakt bekannt sein (DeNiro & Epstein 1981).

Sind in einem System die Verhältnisse von n Isotopen bekannt, kann anhand eines dualen Mischungsmodells die prozentuale Verteilung von $n + 1$ Ressourcen in der Nahrung eines Konsumenten bestimmt werden. Die Berechnung basiert auf den euklidischen Abständen zwischen den Isotopensignaturen (Phillips & Gregg 2003). Eine Voraussetzung zur Anwendung solcher Modelle ist die Korrektur der Isotopenwerte der Ressourcen um die Isotopenfraktionierung im Konsumenten (Phillips & Koch 2002). Die korrigierte Isotopensignatur einer Ressource gibt dann die theoretische Isotopenzusammensetzung des Konsumenten wieder, wenn dieser ausschließlich diese Ressource assimiliert hätte. Die Isotopenwerte des Konsumenten selbst bleiben für das Modell unkorrigiert, da diese die tatsächlich gemessene Isotopenzusammensetzung als eine Mischung der divers genutzten Ressourcen zeigen. Bei zwei bekannten Isotopen (z.B. $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) und drei möglichen Ressourcen basiert dieses einfache lineare Mischungsmodell auf drei Massenbilanzgleichungen mit drei Unbekannten, deren Lösung die Verteilung der Ressourcen bestimmt (Phillips & Gregg 2001, Phillips & Koch 2002). Je kürzer dabei der euklidische Abstand zwischen einer Ressource und dem Konsumenten ist, umso größer ist der Ressourcenanteil an der Biomasse des Konsumenten. Dieser Ansatz funktioniert nur dann reibungslos, wenn nicht mehr als drei Ressourcen vorhanden sind und die Isotopenzusammensetzung aller potentiellen Ressourcen gemessen wurden (Phillips & Koch 2002). Außerdem muss das Isotopenverhältnis des Konsumenten mindestens an der Grenze eines polygonen Raumes im Biplot der beiden Isotope liegen, der durch die Verbindungslinien der Ressourcen untereinander entsteht (Phillips & Gregg 2003). Die Anwendung des dualen Mischungsmodells ist dann problematisch, wenn die Konsumenten mehr als drei, sich in ihrer Isotopenzusammensetzung unterscheidende Ressourcen nutzen können, z.B. bei omnivoren Arten (Phillips & Koch 2002). Eine weiterentwickeltes Modell (ISOSOURCE 1.3.1; Phillips & Gregg 2003) ermöglicht dagegen die Berechnung von mehr als $n + 1$ möglichen Ressourcen. Basierend auf der Methode des linearen Mischungsmodells werden dann die verschiedenen Ressourcen in allen möglichen Kombinationen miteinander zu einer Summe von jeweils 100 % berechnet. Die Ressourcenanteile werden dann als Verteilungskurven wiedergegeben, die einen mehr oder weniger großen möglichen Nutzungsbereich der Ressource durch den Konsumenten charakterisieren.

1.2 Ziele und Fragestellungen der Arbeit

Die Hauptmotivation dieser Arbeit war es, die Bedeutung der invertebraten Prädation in Nahrungsnetzen kleiner Fließgewässer zu diskutieren und das Potential räuberischer Invertebrater abzuschätzen, womit sie den fehlenden Fischfraßdruck in einem fischfreien Nahrungsnetz kompensieren könnten. Daraus ergibt sich die generelle Frage, ob Biomanipulation in kleinen Fließgewässern, d.h. die top-down Steuerung der Primärkonsumenten und damit der biogenen Kolmation möglich ist. Um dies zu klären, wurde der Einfluss benthivorer Fische auf die Entwicklung und das Fraßverhalten von räuberischen Invertebraten untersucht. Die räuberischen Invertebraten definierten sich aus den obligaten Räubern und den fakultativ räuberischen Omnivoren.

In einer vergleichenden Freilanduntersuchung dienten zwei Fließstrecken eines kleinen Mittelgebirgsbaches (Gauernitzbach) als Untersuchungsstrecken, deren Ähnlichkeit in abiotischen und biotischen Faktoren aufgrund der großen räumlichen Nähe vorausgesetzt wurde. Ausschließlich der Bestand der benthivoren Fische, Gründling (*Gobio gobio*) und Bachschmerle (*Barbatula barbatula*), wurde unterschiedlich manipuliert. In einer oberhalb gelegenen Strecke wurden die Fische entfernt (fischfreie Strecke), während eine Strecke unterhalb mit den benthivoren Fischarten besetzt wurde (Fischstrecke). Beide Strecken wurden über einen Zeitraum von zwei Jahren untersucht, um die detaillierten Ziele und Fragestellungen zu bearbeiten.

- 1) Die Abschätzung der Bedeutung invertebrater Prädation in Nahrungsnetzen kleiner Fließgewässer.
 - Welche räuberischen Invertebraten sind aufgrund ihrer Biomasse und trophischen Position im untersuchten Fließgewässer bedeutsam?
 - Welches räuberische Potential zeigen omnivore Invertebraten aufgrund ihres räuberischen Ernährungsanteiles?
 - Wie hoch ist der Gesamtfraßdruck aller räuberischen Invertebraten im untersuchten Nahrungsnetz im Vergleich zu dem Fraßdruck der benthivoren Fische?
- 2) Der Einfluss benthivorer Fische auf die räuberischen Invertebraten im Fließgewässernahrungsnetz.
 - Wird die Biomasse der räuberischen Invertebraten durch den Fraßdruck der Fische verglichen mit einem fischfreien Nahrungsnetz reduziert?
 - Beeinflussen die Fische durch ihre Anwesenheit den Fortpflanzungserfolg der Populationen räuberischer Invertebraten, indem die Fitness und die Größe der adulten Individuen sowie die Emergenz und die mittlere Fitness der gesamten Population gegenüber einer fischfreien Untersuchungsstrecke reduziert wird?
 - Ändern die räuberischen Invertebraten bei Anwesenheit benthivorer Fische ihr Ernährungsverhalten, indem sie ihre Fraßaktivität reduzieren oder die Nahrungszusammensetzung ändern?
 - Haben die Fische durch mögliche Effekte auf die Biomasse oder das Ernährungsverhalten der räuberischen Invertebraten einen Einfluss auf deren Gesamtfraßdruck im Nahrungsnetz?

2 Untersuchungsgewässer

2.1 Geografische, geomorphologische und hydrologische Eigenschaften

Diese Studie wurde in einem kleinen Mittelgebirgsbach 3. Ordnung, dem Gauernitzbach, durchgeführt, der etwa 15 km nördlich von Dresden (Sachsen, Deutschland) in die Elbe mündet (51°06'N, 13°32'E, Abbildung 2-1). Der Gauernitzbach weist von der Quelle (225 m ü NN) zur Mündung (100 m ü NN) eine Länge von etwa 4,6 km, eine durchschnittliche Breite von 1,2 m und ein mittleres Gefälle von 2,7 % auf. Das etwa 400 ha große Einzugsgebiet ist hauptsächlich durch intensive landwirtschaftliche Nutzung geprägt. Der Untersuchungsabschnitt des Baches führt durch ein mit Mischwald bestandenes Kerbtal (hauptsächlich *Alnus glutinosa*, *Acer platanoides*, *Fagus sylvatica*, *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*). Geologisch ist das Einzugsgebiet des Gauernitzbaches dem Meißener Syenit- und Granitmassiv zuzuordnen, das durch Löslehmauflagen mit einem hohen Anteil von Calciumcarbonaten geprägt ist (Wagenbreth & Steiner 1989 in Schmidt *et al.* 2008). Aufgrund des anstehenden Muttergesteins im Bachbett ist nur ein geringer Austausch zwischen dem hyporheischen Interstitial und dem Grundwasserleiter vorhanden, so dass das Abflussgeschehen des Gauernitzbaches stark durch das Oberflächenwasser geprägt ist (Winkelmann *et al.* 2003). Der Abfluss im Untersuchungszeitraum (Nov 2004 bis Okt 2006) unterlag demzufolge starken Schwankungen durch das regelmäßige Eintreten extremer Niederschlagsereignisse (Tabelle 2-1, Abbildung 2-2). Eine verhältnismäßig starke Krümmung des Bachlaufes und eine diverse Substratverteilung (Winkelmann *et al.* 2003) sind verbunden mit einer starken Ausprägung von Pool-Riffle Sequenzen.

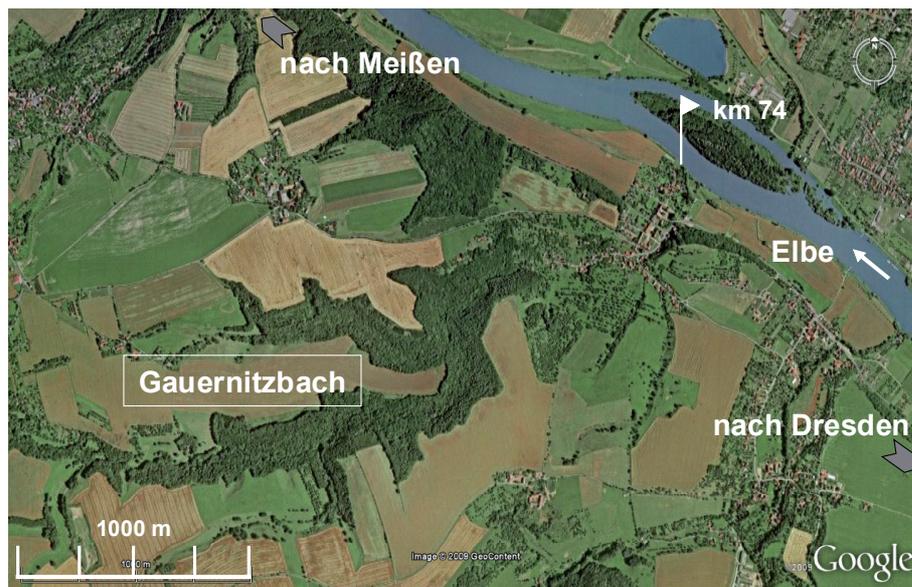


Abbildung 2-1 Räumliche Lage des Untersuchungsgewässers Gauernitzbach zwischen Dresden und Meißen (Sachsen, Deutschland, Kartenausschnitt aus GoogleEarth).

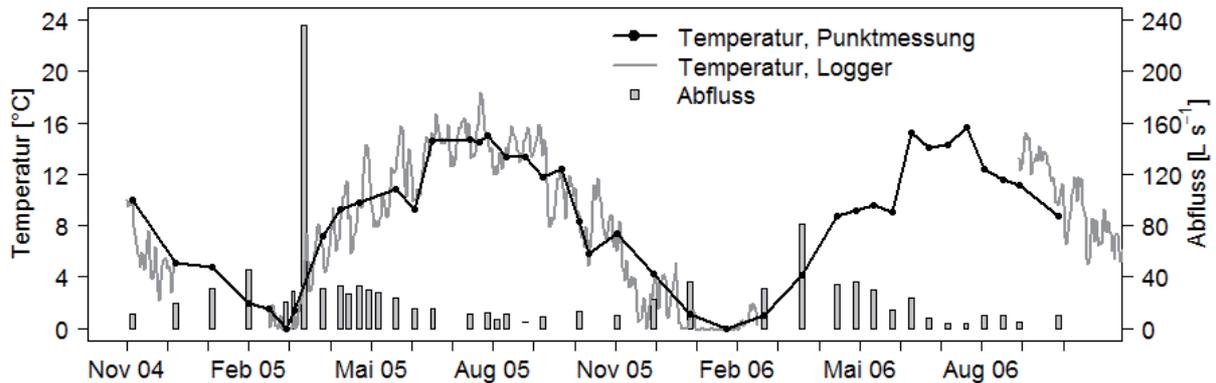


Abbildung 2-2 Abflussgeschehen und Temperaturverlauf des Gauernitzbaches von Nov 2004 bis Okt 2006. Es wurden zwei parallel durchgeführte Temperaturmessungen mit Sonde (Tabelle 2-1) und stationiertem Logger (15-minütiges Intervall, Fa. Driesen & Kern) berücksichtigt.

2.2 Chemische und physikalische Eigenschaften

Im Untersuchungszeitraum (Nov 2004 bis Okt 2006) zeigte der Bach nur geringe Schwankungen der physikalischen und chemischen Eigenschaften im Jahresverlauf (Tabelle 2-1, 2-2). Der Gauernitzbach ist aufgrund seines Temperaturregimes den sommerkalten Fließgewässern zuzuordnen (Tabelle 2-1, Abbildung 2-2). Seine maximalen bzw. minimalen Wassertemperaturen im Jahresverlauf lagen bei etwa 18°C (Juni) bzw. $-0,1^{\circ}\text{C}$ (Jan/Feb). Während einige Ionen im Wasser in stabilen Konzentrationen vorlagen (Chlorid, Sulfat, Natrium, Kalium), ließen sich die relativ starken Konzentrationsschwankungen der Nährstoffe (Phosphat, Nitrat) und Härtebildner (Magnesium, Calcium) vor allem auf den fluktuierenden Abfluss zurückführen, der einen unterschiedlich starken Eintrag aus dem Einzugsgebiet verursacht hat (Tabelle 2-2). Die hohen Konzentrationen von Calcium- und Magnesium-Ionen können durch die geologische Beschaffenheit des Einzugsgebietes erklärt werden. Sie bewirken außerdem eine gute Pufferung des Gewässers, was den stabilen pH-Wert erklärt. Die relativ hohen Konzentrationen von Nitrat und gelöstem Phosphor weisen auf die intensive landwirtschaftliche Nutzung im Einzugsgebiet hin.

Tabelle 2-1 Physikalische, chemische und hydrologische Eigenschaften von Nov 2004 bis Okt 2006 im Gauernitzbach (MW \pm SD, N = Anzahl der Werte); 14- bis 28-tägige Messungen.

Eigenschaft	Messwert	N	Messgerät
pH-Wert	$8,4 \pm 0,3$	35	WTW-Sonde pH 196 T
Elektrische Leitfähigkeit [$\mu\text{S cm}^{-1}$]	873 ± 42	35	WTW-Sonde LF 340
Sauerstoffkonzentration [mg L^{-1}]	$10,8 \pm 1,9$	29	WTW-Sonde Oxi 96
Sauerstoffsättigung [%]	95 ± 16	28	WTW-Sonde Oxi 96
Temperatur [$^{\circ}\text{C}$]	$8,7 \pm 4,8$	41	WTW-Sonde pH 196 T
Abfluss [L s^{-1}]	$26,7 \pm 36,9$	40	Driftkörpermethode nach Schwoerbel (1966)

Tabelle 2-2 Konzentration einiger Ionen von Nov 2004 bis Okt 2006 im Gauernitzbach ($MW \pm SD$, N = Anzahl der Werte); 14- bis 28-tägige Probenahmen, ionenchromatographische Bestimmung (ICS-90, Dionex GmbH, Germany); *nasschemische Bestimmung ortho-Phosphat nach Legler *et al.* (1986).

Ionenart	Konzentration [mg L^{-1}]	N
ortho-Phosphat (SRP)*	$0,029 \pm 0,015$	25
Nitrat (NO_3^-)	$29,5 \pm 12,3$	39
Ammonium (NH_4^+)	$0,2 \pm 0,3$	39
Chlorid (Cl^-)	$46,8 \pm 8,1$	39
Sulfat (SO_4^{2-})	$197,3 \pm 30,3$	39
Magnesium (Mg^{2+})	$23,3 \pm 9,8$	39
Calcium (Ca^{2+})	$119,3 \pm 43,9$	39
Kalium (K^+)	$1,5 \pm 0,5$	39
Natrium (Na^+)	$17,5 \pm 6,3$	39

2.3 Primärproduktion und allochthoner Kohlenstoffeintrag

Im Frühjahr bei hohem Lichteinfall fand im Gauernitzbach ein Großteil der autochthonen Primärproduktion statt. Nach dem Laubaustrieb im April ging die Biomasse des Aufwuchses langsam zurück, wobei die räumliche Streuung relativ groß blieb (Abbildung 2-3). Da der Bach durch ein bewaldetes Tal fließt, wurden mit dem Laubfall im Herbst große Mengen allochthonen Materials eingetragen. Dies sammelte sich bis in den Winter hinein an und wurde bis zum Frühjahr abgebaut (Abbildung 2-3). Im Sommer ging die Laubmasse dann bis auf teilweise 0 g m^{-2} zurück. Dies lässt die Vermutung zu, dass Falllaub als Nahrungsquelle für invertebrate Wasserorganismen im Herbst und Winter eine große Rolle spielen könnte, während Aufwuchs verstärkt im Frühjahr genutzt werden könnte.

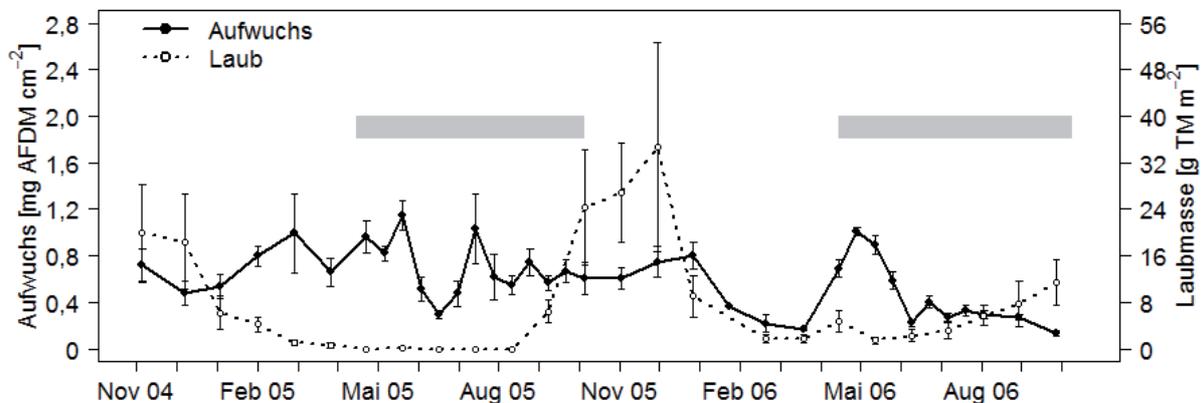


Abbildung 2-3 Aufwuchsbiomasse [mg AFDM cm^{-2}] ($MW \pm 1 SE$, $N = 6$) und Laubmasse [g TM m^{-2}] ($MW \pm 1 SE$, $N = 12$) von Nov 2004 bis Okt 2006 im Gauernitzbach; die grauen Balken kennzeichnen die Vegetationsperiode.

3 Material und Methoden

3.1 Biomanipulationsstudie im Freiland

3.1.1 Experimentelles Design

Der Gauernitzbach wurde in zwei Untersuchungsstrecken eingeteilt, eine stromabwärts liegende Fischstrecke (400 m) und eine oberhalb davon befindliche fischfreie Referenzstrecke (400 m). Während des Untersuchungszeitraumes (Nov 2004 – Okt 2006) wurde die Fischstrecke regelmäßig mit zwei benthivoren Fischarten, dem Gründling (*Gobio gobio* L., Cyprinidae) und der Bachschmerle (*Barbatula barbatula* L., Cobitidae) besetzt, wohingegen alle Fische in der fischfreien Strecke durch Elektrobefischung (EFGI 650, Bretschneider Spezialelektronik, Germany) entnommen wurden. Durch das Einbringen von etwa 1 m über die Gewässersohle hinausragenden Edelstahlgittern (5 mm Maschenweite; Abbildung 3-1) wurde das Gewässer unterhalb der Untersuchungsstrecken über die gesamte Breite abgesperrt. Damit konnte ein Auf- oder Abwärtswandern von Fischen verhindert, das Wanderverhalten der invertebraten Wasserorganismen allerdings ermöglicht werden. Zwischen der Fischstrecke und der fischfreien Strecke wurde zusätzlich eine Pufferstrecke (200 m) eingerichtet, die mit denselben Fischarten wie die Fischstrecke besetzt und von dieser ebenfalls durch ein Gitter getrennt wurde. Dadurch sollte gewährleistet werden, dass einerseits abwärts wandernde Invertebraten beim Eintritt in die Fischstrecke an die Fischpräsenz adaptiert sind und andererseits das Wasser der Fischstrecke konsistent mit einer hohen Konzentration an Fischkairomonen versorgt wird. Der Bereich oberhalb der fischfreien Strecke zeigte einen sehr geringen Abfluss, wobei der Quellbereich des Baches nur wenige hundert Meter vom oberen Ende dieser Strecke entfernt lag. Durch stichprobenartige Befischung konnte festgestellt werden, dass dieser Abschnitt nicht von Fischen besiedelt war und somit die fischfreie Strecke nicht von chemischen Botenstoffen (Fischkairomonen) beeinflusst wurde.

Abbildung 3-1 Edelstahlgitter im Gauernitzbach zur Abgrenzung der Untersuchungsstrecken (Foto: F. Schulz).



3.1.2 Fischbesatz im Untersuchungsgewässer

Bevor die Biomanipulationsstudie im Jahr 2003 im Gauernitzbach gestartet wurde, wurden alle damals vorhandenen Fische (hauptsächlich Bachforellen) durch Elektrobefischung entfernt. Danach wurde der Bach vorerst mit Gründlingen besetzt, ab Oktober 2005 wurde der Besatz durch Bachschmerlen ergänzt.

Um die Abundanz und Biomasse der besetzten Fische zu kontrollieren, wurden die Untersuchungsstrecken einschließlich der Pufferstrecke an vier Zeitpunkten im Jahr elektrobefischt und die Fische vermessen und gewogen. Die jeweiligen Befischungen erfolgten jeweils zweimal unmittelbar nacheinander, um eine möglichst hohe Anzahl von Fischen zu fangen. Durch vorherige Untersuchungen zur Effektivität einer Befischungskampagne konnte festgestellt werden, dass etwa 90 % der vorhandenen Gründlinge und etwa 70 % der Bachschmerlen nach einer zweimaligen Befischung nachgewiesen werden können (S. Worischka, unveröff. Daten). Daher schienen die ermittelten Abundanzen der Gründlinge relativ realistisch, während durch den geringeren Fangerfolg der Schmerlen ihre Anzahl eher unterschätzt wurde. Die gefangenen Fische aus der fischfreien Referenzstrecke wurden nach der Befischung entnommen, die Fische aus der Fisch- und der Pufferstrecke wurden danach zurückgesetzt. Da aufgrund experimenteller Fischuntersuchungen (Nahrung, Aktivität) und natürlich verursachter Fischmortalität (Winterbedingungen, Hochwasser, Prädation durch Graureiher) stetige Verluste in den Fischpopulationen zu verzeichnen waren, musste zweimal im Jahr (Frühjahr und Herbst) mit beiden Fischarten nachbesetzt werden. Daher unterlag die Abundanz während des Untersuchungszeitraumes relativ hohen Schwankungen (Abbildung 3-2), wobei allerdings eine zeitgewichtete mittlere Fischdichte von etwa $0,47 \text{ Ind m}^{-2}$ in der Fischstrecke während des Untersuchungszeitraumes erreicht werden konnte, während die fischfreie Strecke eine zu vernachlässigende Fischdichte enthielt (Tabelle 3-1).

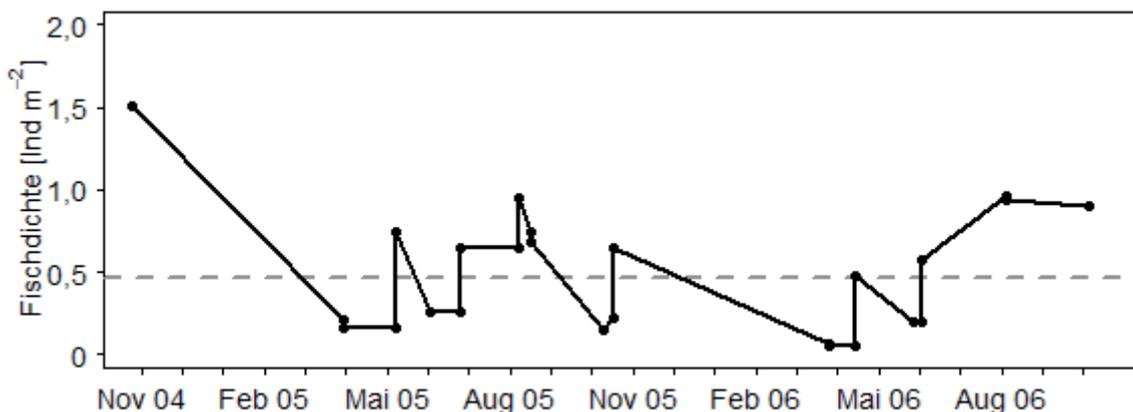


Abbildung 3-2 Gesamtfischdichte (Gründlinge und Bachschmerlen) [Ind m^{-2}] an Befischungs- und Besatztagen in der Fischstrecke des Gauernitzbaches; die gestrichelte Linie kennzeichnet die zeitgewichtete mittlere Fischdichte (Nov 2004 bis Okt 2006).

Obwohl beide Fischarten, Gründling und Bachschmerle, benthivore Fische sind, unterscheiden sie sich doch in ihren Habitaten und der Beutewahl. Gründlinge bewohnten

meist Pool-Bereiche in kleinen Gruppen (Erös *et al.*, 2003, S. Worischka: pers. Mitteilung) und fraßen dort vorzugsweise nachts Chironomiden und Gammariden (Winkelmann *et al.* 2007, S. Worischka: pers. Mitteilung). Im Gegensatz dazu wanderten die ebenfalls nachtaktiven Bachschmerlen auch häufig in Riffle-Bereiche ein und lebten meist solitär (Mastrorillo *et al.* 1996; Watkins *et al.* 1997; Erös *et al.* 2003; S. Worischka: pers. Mitteilung). Demzufolge konnte ihre Nahrung, vor allem im Frühjahr, deutlich höhere Anteile rheophiler Organismen enthalten, wenn sie zusätzlich zu Gammariden und Chironomiden auch Plecopteren und Ephemeropteren fraßen (S. Worischka, unveröff. Daten).

Tabelle 3-1 Zeitgewichtetes Mittel der Fischdichte [Ind m^{-2}] und der Fischbiomasse [g m^{-2}] ($\pm 1 \text{ SE}$) für Gründlinge (*Gobio gobio*) und Bachschmerlen (*Barbatula barbatula*) sowie der Gesamtfischbestand in der Fischstrecke und der fischfreien Strecke von Nov 2004 bis Okt 2006 im Gauernitzbach.

	Fischstrecke			Fischfreie Referenz
	Gründling	Bachschmerle	Total	Total
Fischdichte	0,22 \pm 0,05	0,25 \pm 0,04	0,47 \pm 0,07	0,007 \pm 0,0003
Fischbiomasse	2,07 \pm 0,48	1,45 \pm 0,18	3,52 \pm 0,59	0,14 \pm 0,003

3.2 Untersuchungsorganismen

3.2.1 Identifizierung wichtiger invertebrater Räuberarten

Den im Gauernitzbach vorkommenden Zoobenthosarten konnte anhand der klassischen Ernährungstypentabelle nach Schmedtje (1996) ein relativer räuberischer Anteil an der Biomasse zugeordnet werden (Tabelle 3-2). Dabei wurde *a priori* festgelegt, dass alle Taxa mit einem relativen Räuberanteil von 0,7 bis 1,0 als „Räuber“ definiert werden, da sie sich obligat und fast ausschließlich räuberisch ernähren. Arten mit einem relativen räuberischen Ernährungsanteil von 0,1 bis 0,6 wurden hingegen als „Omnivore“ bezeichnet. Da diese Arten ein fakultativ räuberisches Verhalten zeigen, wurden sie in die Betrachtung der invertebraten Räuber des Nahrungsnetzes einbezogen. Im Untersuchungszeitraum wurden die mittleren Biomassen [mg TM m^{-2}] der Arten bestimmt, wobei ein Großteil der Räuberbiomasse (räuberischer Ernährungsanteil an der Gesamtbio­masse) den Ordnungen der Trichoptera, Tricladida, Plecoptera und Diptera zugeordnet werden konnte (Tabelle 3-2). Die Diptera fanden trotz ihrer hohen Biomassen und den teilweise hohen räuberischen Anteilen keine Berücksichtigung bei der folgenden Untersuchung, da die Datenlage über diese Gruppe und Kenntnisse über ihre Autökologie (z.B. Ernährungsverhalten) gering war. Zudem leben die Larven hauptsächlich im statt auf dem Sediment der Pool-Bereiche und die vor Ort-Bestimmbarkeit dieser diversen Gruppe bereitet erhebliche Schwierigkeiten.

Aufgrund der mittleren Räuberbiomasse relevante Räuberarten waren *Rhyacophila fasciata* und *Plectrocnemia conspersa* (Trichoptera), *Dugesia gonocephala* (Tricladida, Turbellaria) und *Isoperla grammatica* (Plecoptera) (Tabelle 3-2). Sonstige Räuberarten blieben bei der weiteren Betrachtung unberücksichtigt, da ihr Vorkommen zeitlich nicht konsistent und ihre mittleren Räuberbiomassen sehr gering waren ($< 2 \text{ mg TM m}^{-2}$). Biomasserelevante omnivore Arten gehörten größtenteils den Trichopteren der Gattung *Hydropsyche* und der Familien der köchertragenden Limnephilidae und Sericostomatidae an (Tabelle 3-2). Die Larven der köchertragenden Trichopteren, die vor allem dem Ernährungstyp „Zerkleinerer“

zugeordnet werden (Friberg & Jacobsen 1994, Dangles 2002 Basaguren *et al.* 2002), wurden bei dieser Untersuchung als Omnivore nicht berücksichtigt. Beispielhafte Voruntersuchungen mittels Isotopenanalysen von *Potamophylax* spp. (Limnephilidae) ordneten diese Gattung im trophischen Level der Primärkonsumenten ein, weshalb sie vermutlich als Räuber unbedeutend waren. Dagegen wurde *Gammarus pulex* (Crustacea, Amphipoda) in die Untersuchung der omnivoren Arten einbezogen, obwohl diese Art nach der Ernährungstypentabelle von Schmedtje (1996) keinen räuberischen Ernährungsanteil aufweist. Aufgrund seiner hohen mittleren Biomassen im Gauernitzbach im Untersuchungszeitraum ($327,8 \pm 43 \text{ mg TM m}^{-2}$; $MW \pm 1 \text{ SE}$, Nov 04 – Okt 06: $N = 25$) und Hinweise auf seine räuberische Aktivität in der Literatur (Kelly *et al.* 2002a, b, McGrath *et al.* 2007) könnte er, ähnlich wie die Larven von *Hydropsyche* spp., als Räuber im Nahrungsnetz eine größere Rolle spielen als bisher vermutet.

Tabelle 3-2 Mittlere Biomassen ($\pm 1 \text{ SE}$) [mg TM m^{-2}] der im Gauernitzbach vorkommenden Taxa (Nov 2004 – Okt 2006: $N = 25$; je 12 Proben) mit einem relativen räuberischen Ernährungsanteil von 0,1 bis 1,0 und deren Räuberbiomasse [mg TM m^{-2}] als Produkt aus Biomasse und Räuberanteil.

Taxon	Ordnung	Biomasse	Räuberanteil	Räuberbiomasse
<i>Rhyacophila fasciata</i>	Trichoptera	$27,03 \pm 6,47$	1,0	27,03
<i>Dugesia gonocephala</i>	Tricladida	$28,24 \pm 4,67$	0,8	22,59
Limoniidae	Diptera	$19,75 \pm 5,67$	1,0	19,75
Sericostomatidae	Trichoptera	$60,30 \pm 9,85$	0,1	6,03
Chironomidae	Diptera	$58,62 \pm 16,82$	0,1	5,86
Limnephilidae	Trichoptera	$52,15 \pm 16,62$	0,1	5,22
Ceratopogonidae	Diptera	$9,66 \pm 1,10$	0,5	4,83
<i>Plectrocnemia conspersa</i>	Trichoptera	$5,15 \pm 1,77$	0,9	4,63
<i>Hydropsyche</i> spp.	Trichoptera	$34,36 \pm 5,00$	0,1	3,44
<i>Isoperla grammatica</i>	Plecoptera	$3,45 \pm 0,69$	0,7	2,41
<i>Odontocerum albicorne</i>	Trichoptera	$8,09 \pm 2,41$	0,2	1,62
<i>Platambus maculatus</i>	Coleoptera	$1,33 \pm 0,62$	1,0	1,33
<i>Sialis fuliginosa</i>	Megaloptera	$0,97 \pm 0,51$	1,0	0,97
<i>Erpobdella octoculata</i>	Hirudinea	$0,85 \pm 0,38$	1,0	0,85
<i>Rhyacophila tristis</i>	Trichoptera	$0,70 \pm 0,21$	1,0	0,70
Psychodidae	Diptera	$6,53 \pm 4,80$	0,1	0,65
Hydracarina	Acari	$0,86 \pm 0,24$	0,7	0,60
Scirtidae	Coleoptera	$1,62 \pm 0,44$	0,1	0,16
<i>Osmylus fulvicephalus</i>	Neuroptera	$0,06 \pm 0,06$	1,0	0,06
<i>Haliplus</i> spp.	Coleoptera	$0,10 \pm 0,08$	0,3	0,03
Empididae	Diptera	$0,02 \pm 0,01$	1,0	0,02
Hydroporinae	Coleoptera	$0,01 \pm 0,01$	0,8	0,01
Nematoda	Nematoda	$0,03 \pm 0,01$	0,3	0,01

3.2.2 Charakterisierung der betrachteten Räuber und omnivoren Arten

***Rhyacophila fasciata* und *Plectrocnemia conspersa* (Trichoptera)**

Die Larven der beiden Arten der Trichoptera gehören mit bis zu 25 mm Körperlänge zu den größten räuberischen Köcherfliegenlarven in den einheimischen Fließgewässern und stellten aufgrund ihrer Größe und Häufigkeit im Untersuchungsgewässer zusammen den höchsten Anteil der Räuberbiomasse dar (Tabelle 3-2). Das Ernährungsverhalten lässt sich gut untersuchen, da sie ihre Beute fast komplett verschlingen und die Beute anhand der Sklerite im Darm bestimmbar war. Aufgrund ihrer hohen Häufigkeit im Gauernitzbach während bestimmter Zeiträume war auch eine Aufsammlung im Freiland gut umsetzbar. Obwohl sie bezüglich ihres räuberischen Verhaltens (90-100 % Räuberanteil) und ihrer Größe ähnlich sind, unterscheiden sie sich stark in Lebensweise und Jagdverhalten. Trichoptera leben merolimnisch, d.h. sie verbringen ihre Larvenstadien über einen langen Zeitraum aquatisch, währenddessen ihre geschlechtliche Reifung vollzogen wird. Nach dem Schlupf der Adulten (Emergenz) findet das terrestrische Stadium nur eine vergleichsweise kurze Zeit statt, wobei sie sich einmal fortpflanzen und ihre Eier im Wasser ablegen. Während dieser Phase nehmen sie wenig bis keine Nahrung auf.

Die Larven von ***R. fasciata*** (Rhyacophilidae) können als aktiv jagende Räuber bezeichnet werden. Sie können durch zielgerichtete Suche ihre Beute aktiv aufspüren oder aus dem Hinterhalt jagen (Otto 1993, Elliott 2005a). Ihre Habitate sind Riffle mit einer Strömung von $> 0,4 \text{ m s}^{-1}$, wo sie hauptsächlich unter großen Steinen zu finden sind (Scott 1958). Die Larven von *R. fasciata* waren das ganze Jahr über häufig in verschiedenen Größenklassen im Gauernitzbach anzutreffen, da sie keinen stark synchronisierten Lebenszyklus aufwiesen (Abbildung 3-3). Die Emergenz fand über einen großen Zeitraum während des Sommerhalbjahres von Mai bis Oktober statt (vgl. Scott 1958). Kurz vor Emergenzbeginn nahm die Larvendichte ab bzw. die mittlere Larvengröße zu. Kurz nach diesem Zeitpunkt (Sommer) waren bereits wieder kleine Larven in hoher Dichte vorhanden (Abbildung 3-3).

Die Larven von ***P. conspersa*** (Polycentropodidae) werden dagegen als Lauerjäger angesehen, da sie sich trichterförmige Netze mit Wohnröhre und Fangnetz aus Spinnseide bauen. Sie bewohnen im Allgemeinen ruhige und langsam angeströmte Bereiche (vgl. *Polycentropus* sp.: $0-0,2 \text{ m s}^{-1}$, Scott 1958), in denen sich große Steine als Substrat zur Befestigung ihrer Netze finden. Diese befanden sich in der Regel nicht in klassischen tiefen Pools, sondern in den flachen Seitenbereichen der schnell strömenden Riffle bzw. im Übergangsbereich vom Pool zum Riffle (eigene Beobachtung). Mithilfe ihrer Fangnetze erbeuten sie alle Organismen, die in der fließenden Welle driften oder über das Substrat laufen (Townsend & Hildrew 1979a). Diese einjährige Art zeigte im Gauernitzbach einen synchronisierten Lebenszyklus, wobei große Larven ($> 10 \text{ mm}$) ausschließlich im Frühsommer kurz vor der Emergenz auftraten (Abbildung 3-4a). Die Emergenz begann im Sommer (Juli) und dauerte bis in den Herbst an (Abbildung 3-4b). Gegen Ende der Emergenzperiode stieg die Larvenabundanz durch das Auftreten junger Larvenstadien deutlich an (Abbildung 3-4b), wobei die höchsten Abundanzen mit geringer mittlerer Larvengröße einhergingen (hauptsächlich im Winterhalbjahr).

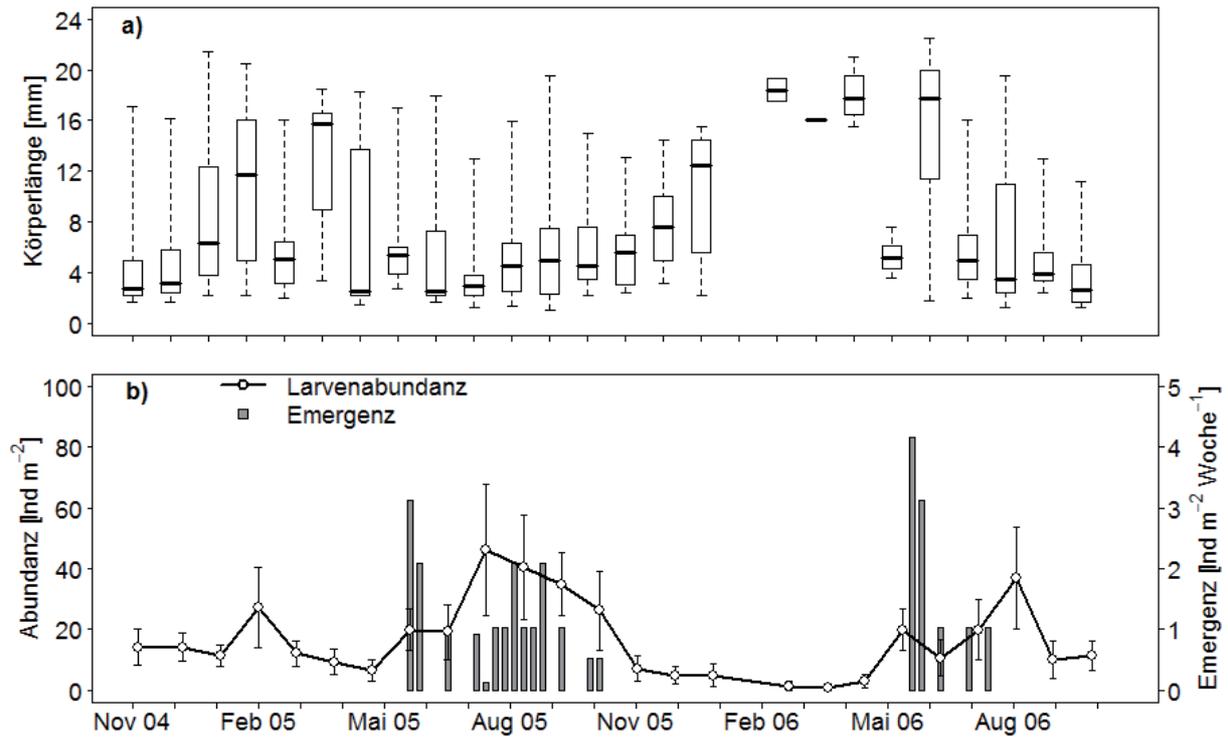


Abbildung 3-3 a) Körperlänge [mm] der Larven von *R. fasciata* (Boxplot; Median, Quartile, 10. und 90. Perzentil) und **b)** Larvenabundanz [Ind m⁻²] (MW ± 1 SE, N = 12) sowie Emergenz der adulten Tiere [Ind m⁻² Woche⁻¹] (MW, N = 3) von Nov 2004 bis Okt 2006 im Gauernitzbach.

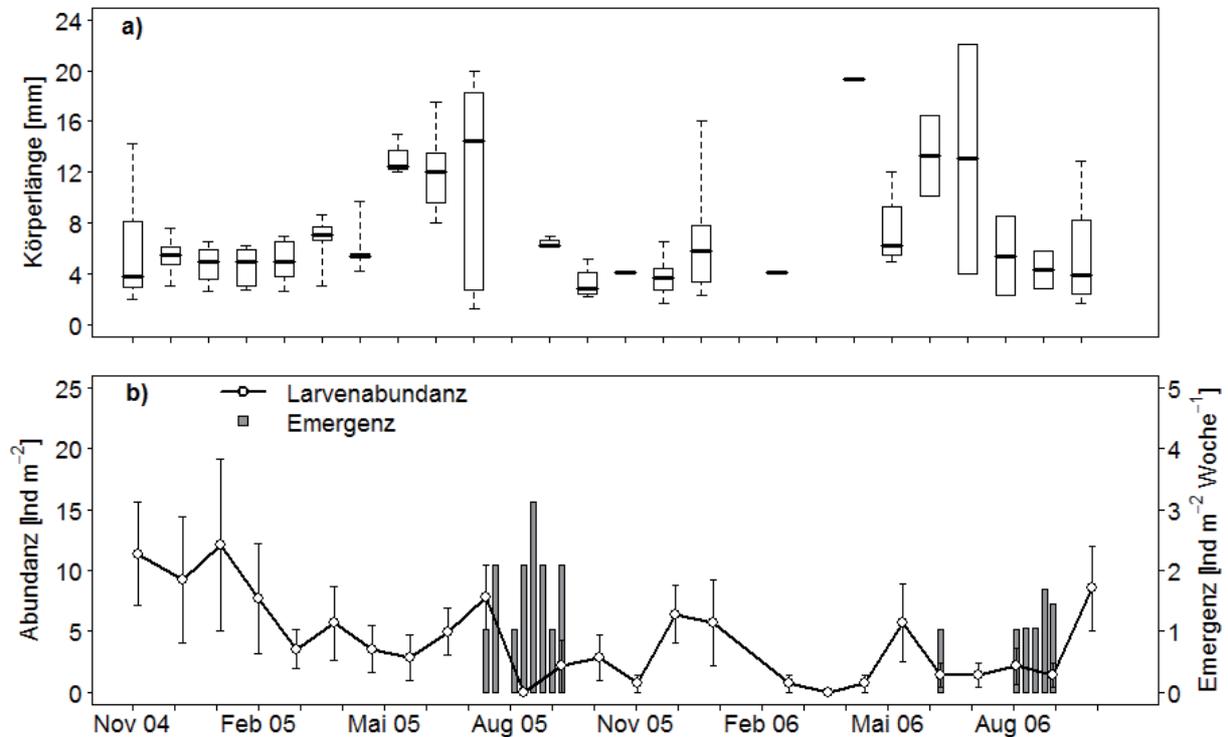


Abbildung 3-4 a) Körperlänge [mm] der Larven von *P. conspersa* (Boxplot; Median, Quartile, 10. und 90. Perzentil) und **b)** Larvenabundanz [Ind m⁻²] (MW ± 1 SE, N = 12) sowie Emergenz der adulten Tiere [Ind m⁻² Woche⁻¹] (MW, N = 3) von Nov 2004 bis Okt 2006 im Gauernitzbach.

***Dugesia gonocephala* (Tricladida; Turbellaria)**

Der Strudelwurm *Dugesia gonocephala* stellte neben der Köcherfliege *R. fasciata* den größten Anteil an der Räuberbiomasse (Tabelle 3-2), obwohl sein räuberischer Anteil im Ernährungsverhalten nur 80 % beträgt (Schmedtje 1996). Seine Größe und Häufigkeit schien ihn jedoch zu einem wichtigen Räuber im Untersuchungsgewässer zu machen. Aufgrund seiner extraintestinalen Verdauung sind ingestierte Beuteorganismen nur über spezielle Techniken nachweisbar (siehe Armitage & Young 1990, Gee & Young 1993, Kennedy 1994), die im Rahmen dieser Arbeit nicht eingesetzt wurden. Es existieren wenige Untersuchungen über das Ernährungsverhalten von Turbellaria oder ihre Bedeutung als Räuber im Nahrungsnetz. Ihre Beute sind vermutlich meist invertebrate Organismen wie Oligochaeten, Chironomiden und Crustaceen (Armitage & Young 1990, Gee & Young 1993, Kennedy 1994), aber auch Aas (Seaby *et al.* 1995). Diese werden über rheotaktile oder chemische Rezeptoren detektiert, mithilfe von Schleimsekreten fixiert und extern verdaut (Mason 1975, Seaby *et al.* 1995). *D. gonocephala* bewohnte hauptsächlich strömungsberuhigte Habitate, war aber auch unter Steinen im Riffle zu finden (eigene Beobachtung). Die Tricladida haben simple Lebenszyklen, wobei sie sich durch Teilung oder geschlechtlich fortpflanzen können. *D. gonocephala* war im Gauernitzbach über den gesamten Untersuchungszeitraum in unterschiedlichen Größenklassen vorhanden und zeigten im Spätsommer und Herbst die höchsten Abundanzen einhergehend mit den geringsten mittleren Körpergrößen, da sie sich vermutlich auch in dieser Zeit verstärkt fortpflanzten (Abbildung 3-5).

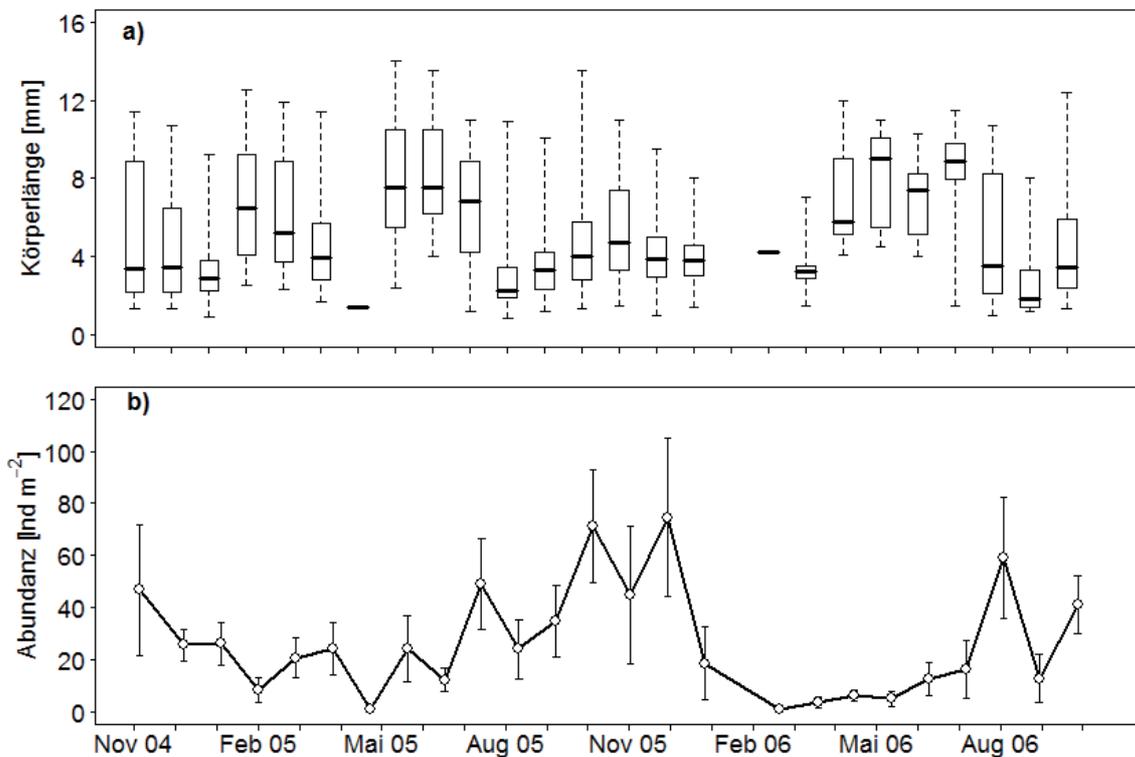


Abbildung 3-5 a) Körperlänge [mm] von *D. gonocephala* (Boxplot; Median, Quartile, 10. und 90. Perzentil) und **b)** Abundanz [Ind m⁻²] (MW \pm 1 SE, N = 12) von Nov 2004 bis Okt 2006 im Gauernitzbach.

Isoperla grammatica (Plecoptera)

Die Larven von *I. grammatica* (Perlodidae) gehören mit einer Größe von bis zu 15 mm zu den kleineren räuberischen Arten der Plecopteren. Ebenso wie die Trichopteren haben sie eine einjährige aquatische Lebensphase als Larven und ein sehr kurzes adultes Stadium (wenige Wochen). Die Art war als Räuber im Nahrungsnetz des hier untersuchten Gewässers aufgrund ihrer geringen Biomasse vermutlich unbedeutend. *I. grammatica* erbeutet ihre Nahrung aktiv hauptsächlich auf und unter Steinen in schnellströmenden Habitaten (Elliott 2000, 2003). Aufgrund ihres ausgeprägten synchronisierten Lebenszyklus waren große Larven nur von Winter bis Frühjahr anzutreffen, wobei sie ihre maximale Größe im Mai kurz vor der Emergenz erreichten (Abbildung 3-6a). Nachdem die Adulten im Juni geschlüpft sind, konnten bis zum Herbst keine Larven gefangen werden, worauf im Winter ein starker Anstieg der Abundanz aufgrund des Auftretens vieler junger Larven zu verzeichnen war (Abbildung 3-6b).

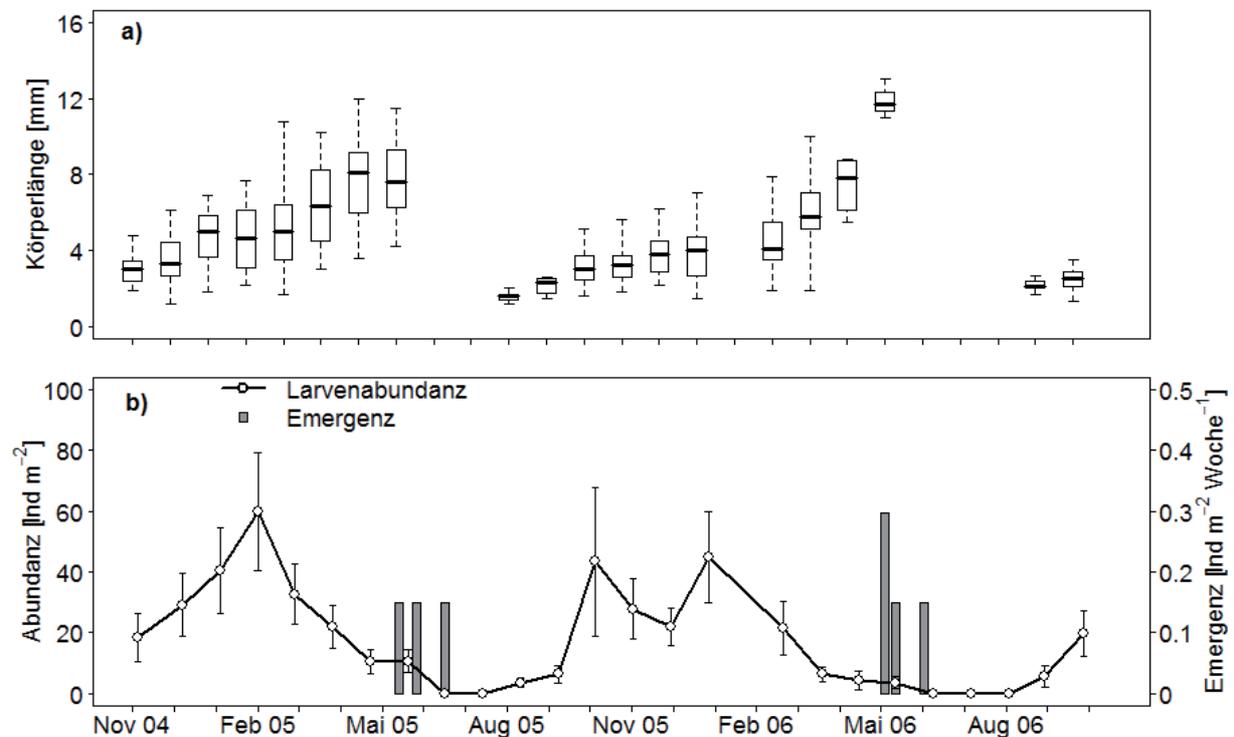


Abbildung 3-6 a) Körperlänge [mm] der Larven von *I. grammatica* (Boxplot; Median, Quartile, 10. und 90. Perzentil) und **b)** Larvenabundanz [Ind m⁻²] (MW \pm 1 SE, N = 12) sowie Emergenz der adulten Tiere [Ind m⁻² Woche⁻¹] (MW, N = 3) von Nov 2004 bis Okt 2006 im Gauernitzbach.

Hydropsyche spp. (Trichoptera)

Die Larven von *Hydropsyche* spp. (Hydropsychidae) sind aufgrund ihres räuberischen Ernährungsanteils nach Schmedtje (1996) den omnivoren Köcherfliegen zuzuordnen. Sie sind in Fließgewässern meist in hohen Biomassen zu finden (Benke *et al.* 2001). Daher kann ihr Anteil an der gesamten Räuberbiomasse sehr hoch sein. Außerdem werden in einigen Studien im Gegensatz zu Schmedtje (1996) relativ hohe Anteile tierischer Nahrung beschrieben (Benke & Wallace 1980, Benke *et al.* 2001, Basaguren *et al.* 2002). Die Larven der *Hydropsyche*-Arten bauen Fangnetze, die sie in schnell strömenden Bereichen unter

Steinen platzieren (Scott 1958, Williams & Hynes 1973). Larven von *Hydropsyche* werden deshalb auch den passiven Filtrierern zugeordnet, da sie mit der Strömung in die Netze gespülte Nahrung fressen (Scott 1958). Sie fressen demnach nicht nur andere Organismen, sondern auch totes organisches Material (Detritus) und Algen (Scott 1958, Benke & Wallace 1980). Im Untersuchungsgewässer Gauernitzbach waren hauptsächlich zwei Arten vertreten, *H. instabilis* und *H. saxonica*, wobei die Erstgenannte sehr viel häufiger vorkam (Verhältnis von 17:1 in der Emergenz). Deshalb wurde davon ausgegangen, dass bei der Analyse der Ernährungsweise hauptsächlich Larven der Art *H. instabilis* verwendet wurden. Die Art hat vermutlich einen einjährigen Entwicklungszyklus, wobei dieser kaum synchronisiert zu sein schien. Es konnten stets verschiedene Größenklassen von Larven gleichzeitig nachgewiesen werden (Abbildung 3-7a). Auch die Emergenz fand über einen langen Zeitraum statt (Mai bis Okt; Abbildung 3-7b). Rückgänge in der Larvenabundanz gab es jeweils von Frühjahr bis Spätsommer, wenn die mittleren Larvengrößen am höchsten waren. Gegen Ende der Emergenzperiode stieg die Larvenabundanz vermutlich aufgrund des Aufkommens der jungen Larvenstadien steil an (Abbildung 3-7b).

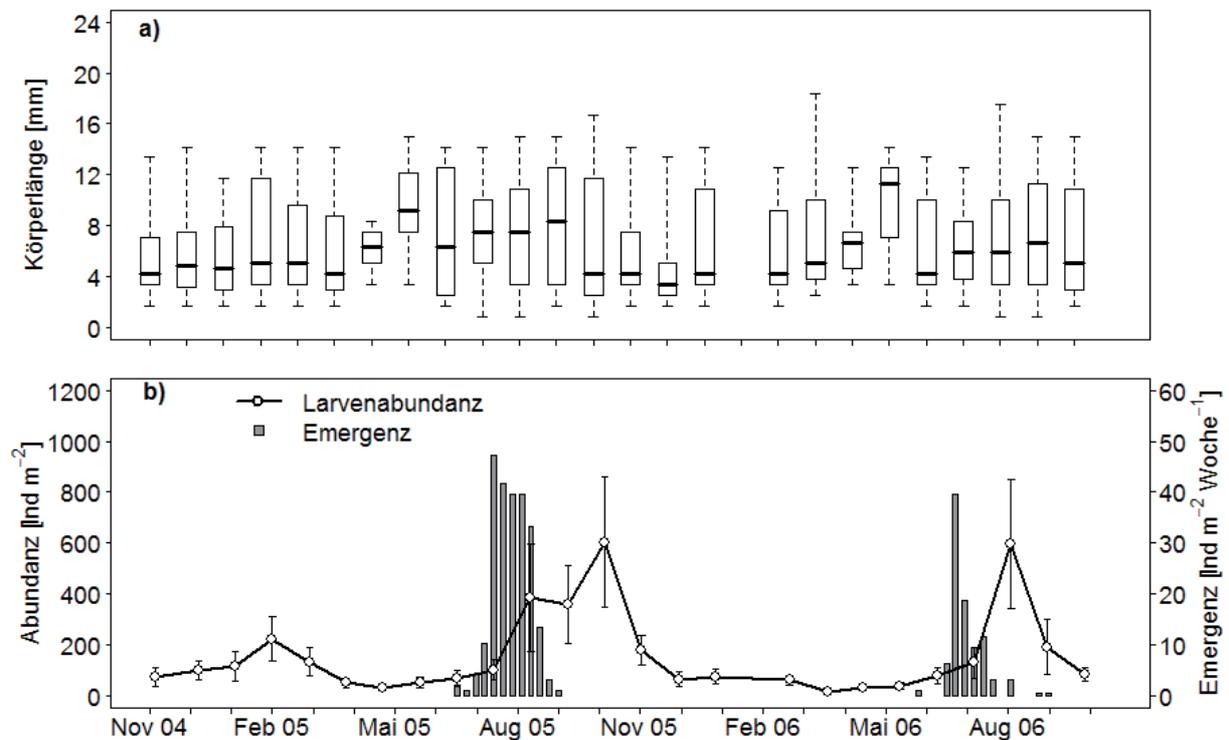


Abbildung 3-7 a) Körperlänge [mm] der Larven von *Hydropsyche* spp. (Boxplot; Median, Quartile, 10. und 90. Perzentil) und **b)** Larvenabundanz [Ind m⁻²] (MW \pm 1 SE, N = 12) sowie Emergenz der adulten *H. instabilis* [Ind m⁻² Woche⁻¹] (MW, N = 3) von Nov 2004 bis Okt 2006 im Gauernitzbach.

***Gammarus pulex* (Crustacea; Amphipoda)**

Einen weiteren Vertreter der hier untersuchten omnivoren Arten stellt der Bachflohkrebs *G. pulex* dar. Gammaridae werden klassischerweise dem Ernährungstyp „Zerkleinerer“ oder „Detritusfresser“ zugeordnet. Eine Zuordnung zu den Omnivoren würde das Ernährungsverhalten allerdings besser charakterisieren (MacNeil *et al.* 1997, Felten *et al.* 2008). Es wird vermutet, dass *G. pulex* ein räuberisches Ernährungsverhalten zeigt. Verschiedene Untersuchungen wiesen auf seine räuberische Aktivität hin, beispielsweise

bevorzugte *G. pulex* die Larven der Baetiden sogar bei Vorhandensein von genügend Detritus (Kelly *et al.* 2002a) und ernährte sich kannibalistisch, vor allem von kleineren Artgenossen (McGrath *et al.* 2007). Aufgrund ihrer meist extrem hohen Biomassen in detritusbasierten Fließgewässern könnten sie daher auch als Räuber eine bedeutende Rolle spielen. Aufgrund ihrer zerkleinernden Mundwerkzeuge war allerdings der Nachweis von Beuteorganismen im Darm recht fragwürdig. Gammariden scheinen hauptsächlich an den Weichteilen der Beuteorganismen zu fressen und die Sklerite allenfalls stark zerkleinert aufzunehmen (eigene Beobachtung). Bachflohkrebse pflanzen sich anders als merolimnisch lebende Insekten mehrmals in ihrem Leben aquatisch fort. Sie legen die Oocyten in den Ovarien über mehrere Häutungszyklen an (Sheader 1996). Nach dem Präcopulastadium (Paarungsakt über einen längeren Zeitraum) bewahren die Weibchen schließlich die befruchteten Eier über mehrere Eistadien im Brutraum (Marsupium) auf, während die Ovarien für den nächsten Brutzyklus angelegt werden können. Auch die Juvenilen werden noch einige Zeit im Marsupium getragen. Der Lebenszyklus von *G. pulex* verlief daher sehr asynchron, da über den gesamten Untersuchungszeitraum die unterschiedlichsten Größenklassen im Gauernitzbach auftraten (Abbildung 3-8a). Allerdings schien die Hauptfortpflanzungszeit in die Sommerperiode zu fallen, da die Abundanz jeweils zum Sommerbeginn stark zunahm, während die mittlere Körpergröße leicht absank (Abbildung 3-8).

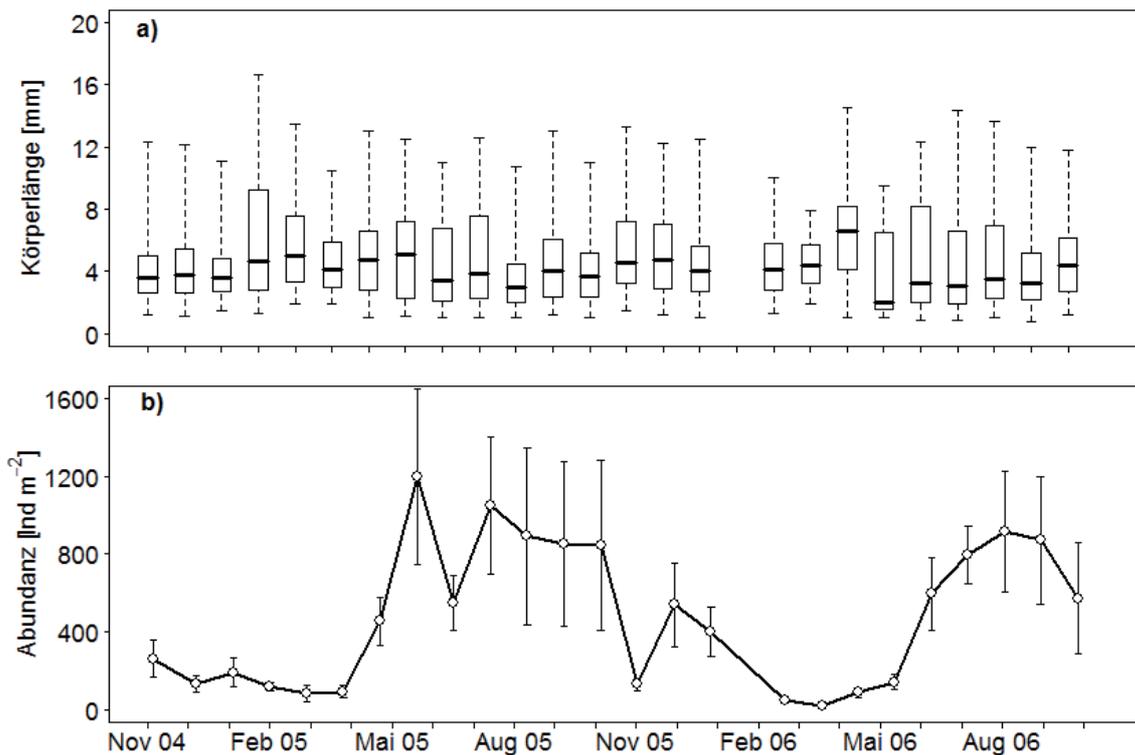


Abbildung 3-8 a) Körperlänge [mm] von *G. pulex* (Boxplot; Median, Quartile, 10. und 90. Perzentil) und **b)** Abundanz [Ind m⁻²] (MW \pm 1 SE, N = 12) von Nov 2004 bis Okt 2006 im Gauernitzbach.

3.3 Messprogramm

Die Untersuchung des Ernährungsverhaltens und der Populationsstruktur und -dynamik (Larven und Imagines) der invertebraten Räuber wurde beispielhaft an den Köcherfliegen *R. fasciata* und *P. conspersa* durchgeführt. Für das gleiche Messprogramm der Omnivoren wurden die Köcherfliege *Hydropsyche* spp. und der Bachflohkrebs *G. pulex* ausgewählt. Dabei kamen jedoch für Räuber und Omnivore unterschiedliche Methoden bezüglich des Ernährungsverhaltens zum Einsatz. Während die Ernährungsanalysen der Räuber anhand von qualitativen und quantitativen Darminhaltsuntersuchungen stattfanden, wurde die Ernährung der Omnivoren über die Analyse der stabilen Isotope charakterisiert. Die Räuberarten *D. gonocephala* und *I. grammatica* wurden als Begleitarten nur bezüglich ihrer Populationsstruktur (Abundanz, Biomasse) betrachtet, um eine spätere Abschätzung des Fraßdruckes aller bedeutenden invertebraten Räuber im Nahrungsnetz möglich zu machen. Die Bestimmung der trophischen Positionen mittels stabiler Isotope wurden dagegen für alle hier behandelten wichtigen Räuber- und Omnivorenarten, außer für *P. conspersa*, durchgeführt. Detaillierten Aufschluss über das Messprogramm für die verschiedenen Analysen der einzelnen Arten gibt Tabelle 3-3.

Tabelle 3-3 Durchgeführte Untersuchungen und jeweiliger Zeitabschnitt (zwischen Nov 2004 und Okt 2006) der relevanten Räuber und Omnivoren im Gauernitzbach; die Anzahl der Sammeltermine ist unter jeder Art angegeben.

Zeitabschnitt	<i>R. fasciata</i>	<i>P. conspersa</i>	<i>D. gonocephala</i>	<i>I. grammatica</i>	<i>Hydropsyche spp.</i>	<i>G. pulex</i>
Trophische Position						
Frühjahr	1	-	-	1	1	1
Herbst	1	-	1	-	1	1
Populationsstruktur/-dynamik						
• Abundanz/Biomasse						
Nov 04-Okt 06	25	25	25	25	25	25
• Größenstruktur						
Nov 04-Okt 06	25	25	-	-	25	2
• Fortpflanzung						
Nov 04-Okt 06	17	12	-	-	21	4
Ernährungsverhalten						
• Nahrungswahl						
Frühjahr/Sommer	4	4	-	-	1	1
Herbst	1	-	-	-	1	1
• Fraßaktivität						
Frühjahr	1	1	-	-	-	1
Herbst	1	-	-	-	-	2
Gesamtkonsumtion						
Nov 04-Okt 06	X	X	X	X	X	X

3.4 Analyse der stabilen Isotope von Kohlenstoff und Stickstoff

3.4.1 Freilandprobenahmen und Laboranalysen

Um die Nahrungsnetzbeziehungen der Invertebraten im Gauernitzbach zu analysieren, wurden die Verhältnisse der stabilen Isotope von Kohlenstoff ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) und Stickstoff ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) verschiedener Produzenten und Konsumenten analysiert. Die Probenahmen für die Isotopenanalysen fanden im April 2006 (Winteraspekt) und Oktober 2006 (Sommeraspekt) statt, wobei die Individuen von *R. fasciata* (je 3 Ind), *I. grammatica* (nur April; je 3 Ind), *D. gonocephala* (nur Oktober; je 3 Ind), *Hydropsyche* spp. (je 5 Ind) und *G. pulex* (je 6-11 Ind) durch Absammeln des Substrates entnommen wurden. Zusätzlich wurde *G. pulex* bereits im April und Oktober 2005 gesammelt (je 6 Ind). Um die potentiellen Nahrungsressourcen der Omnivoren zu analysieren, erfolgte außerdem eine Beprobung der jeweils im Winter- und Sommerhalbjahr 2006 aspektbildenden Primärkonsumenten und Primärproduzenten bzw. Detritus. Da nach einer ersten Analyse des Nahrungsnetzes wichtige Kohlenstoffquellen der Konsumenten zu fehlen schienen, wurden weitere Arten bzw. Primärproduzenten noch im darauffolgenden Frühjahr gesammelt. Vertreter der Primärkonsumenten bildeten die Larven der Eintagsfliegen von *Baetis* spp. und *Rhithrogena semicolorata* (April) sowie *Ecdyonurus* spp. (Oktober) als Grazer, als Detritusfresser die Larven der Chironomiden (Diptera) und Nemouriden (Plecoptera) und als Shredder die Larven von *Potamophylax* spp. (Trichoptera). Um die Kohlenstoffbasis zu erfassen, wurden Proben von Periphyton und fädigen Grünalgen, als Detritusproben FPOM und bereits zersetztes Erlenlaub (nur Herbst) aus dem Bach gesammelt.

Alle tierischen Proben und die fädigen Grünalgen wurden vor Ort in Eppendorf-Caps in Flüssigstickstoff (-196°C) tiefgefroren. Anhand methodischer Studien zur stabilen Isotopenanalyse zeigten Feuchtmayr & Grey (2003), dass eine Fixierung der Isotopenproben in Flüssigstickstoff eine sinnvolle Methode darstellt, die eine zusätzliche Verunreinigung der Proben verhinderte. Die Aufbereitung der Periphytonproben erfolgte durch gründliches Abspülen mehrerer Steine, um sie von Tieren und Detritus zu reinigen, und anschließendes Abbürsten in wenig Wasser. Ein konzentriertes Periphyton-Pellett wurde durch Zentrifugation der erhaltenen Suspension (10 min; Zentrifuge MLP K 26 D) gewonnen. Das getrocknete Erlenlaub wurde vor dem Abfüllen zerkleinert. FPOM-Flocken konnten in den langsamströmenden Randbereichen des Baches mit einer großen Pipette vom Gewässerboden abgesaugt werden. Diese Proben wurden unter dem Mikroskop von tierischen Resten befreit und waren damit eine Mischung, die hauptsächlich aus Detritusflocken und einigen Kieselalgen bestand, wobei natürlich auch Mikroorganismen wie auch bei Falllaub einzuschließen waren. Die Aufbewahrung aller Proben erfolgte bis zur Analyse bei -75°C .

Nach Vermessung der tierischen Proben fand unter dem Binokular die säuberliche Entfernung des Darmes aus dem Körper statt (außer bei Chironomiden), da nur das Körpergewebe, nicht aber der Darminhalt der Tiere analysiert werden sollte. Die Körperreste wurden jeweils auf Alufoliestückchen gelegt und in Eppendorf-Gefäßen aufbewahrt. Die Gefriertrocknung (Alpha 1-2, Martin Christ, Germany) aller Proben (tierisch und pflanzlich) erfolgte bei -57°C für 24 h. Der letzte Schritt der Probenvorbereitung fand unter sauberen und zugfreien Bedingungen an der Mikrowaage statt (M3P Mikrowaage, Sartorius AG,

Germany, Genauigkeit 0,001 mg), wobei die Proben zuerst gewogen und dann in einem Keramikmörser zu feinem Pulver zerstoßen wurden. Für die Abfüllung der tierischen (0,5-1 mg) und pflanzlichen Proben (3-5 mg) kamen kleine Zinnkapseln (HEKAtech GmbH, 5 x 9 mm) zur Anwendung. Die eigentliche Analyse der stabilen Isotope fand schließlich am Environmental Quality Analysis Laboratory (EQAL) der Universität von Regina (Kanada) statt.

Am EQAL wurden die Proben bezüglich ihrer Isotopenzusammensetzung von Kohlenstoff und Stickstoff mit einem integrierten System analysiert, das aus einem Elementaranalysator (Costech EA) in Verbindung mit einem Isotopenverhältnis-Massenspektrometer (Finnigan Delta plus) bestand. Die Verhältnisse von $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ bzw. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ in der Probe (R_{probe}) wurden angegeben als δ -Notation (δX) von ^{15}N oder ^{13}C , definiert als ein Teil von Tausend [‰] der internationalen Standards (R_{std}): PeeDee *Belemnitella americana* (VPDB) für $\delta^{13}\text{C}$ und atmosphärischer N_2 für $\delta^{15}\text{N}$ (Gl. 3-1). Die Genauigkeit der Analyse für beide stabilen Isotope betrug $< 0,2$ ‰. Je positiver die δ -Notation war, umso höher war die Anreicherung des Isotops, d.h. das Gewebe enthielt anteilmäßig mehr schweres stabiles Isotop (^{13}C , ^{15}N) als leichtes (^{12}C , ^{14}N).

$$\delta X[\text{‰}] = \left[\left(R_{probe} / R_{std} \right) - 1 \right] \cdot 1000 \quad \text{Gl. 3-1}$$

3.4.3 Trophische Fraktionierung der Isotope

Laboruntersuchungen zur Bestimmung der trophischen Fraktionierung sind sehr zeitaufwendig, da die Organismen über eine längere Wachstumsperiode gehalten werden müssen. Aus diesem Grund wurde eine Literaturstudie durchgeführt, um geeignete Werte für die Anreicherung von ^{13}C und ^{15}N in der Nahrungskette zu finden. Die in der Literatur angegebenen Werte schwankten stark in Abhängigkeit vom Konsument und seiner Nahrung. Die Festlegung realistischer Werte war allerdings von großer Relevanz für die Berechnung der trophischen Positionen und Nahrungsanteile der Omnivoren. Eine eingehende Betrachtung der analysierten Isotopensignaturen im Gauernitzbach ließ die Annahme zu, dass eine vergleichsweise hohe ^{13}C -Anreicherung ($\Delta^{13}\text{C}$ -Wert) in den Omnivoren stattgefunden hat, da diese eine relativ große Differenz ihrer $\delta^{13}\text{C}$ -Signatur zu den möglichen Ressourcen zeigten. Da im Fall der Omnivoren von einer hohen Konsumtion von Pflanzen und Detritus ausgegangen werden konnte, schien ein höherer $\Delta^{13}\text{C}$ -Wert realistisch (McCutchan *et al.* 2003). Dagegen war vermutlich die ^{15}N -Anreicherung in den Konsumenten ($\Delta^{15}\text{N}$ -Wert) eher gering, da der gemessene $\delta^{15}\text{N}$ -Bereich im untersuchten Nahrungsnetz vergleichsweise klein war (vgl. Layman *et al.* 2007). Die Ermittlung linearer Zusammenhänge zwischen den $\delta^{13}\text{C}$ - und $\delta^{15}\text{N}$ -Signaturen der trophischen Ebenen zeigte dabei Differenzen von durchschnittlich 2,3 ‰ zwischen den $\delta^{15}\text{N}$ -Signaturen der Primärkonsumenten und Räuber. Außerdem schien ein niedrigerer $\Delta^{15}\text{N}$ -Wert für die Analyse omnivorer Arten sinnvoll, da diese vermutlich hauptsächlich Nahrung mit geringerem Stickstoffgehalt nutzten (McCutchan *et al.* 2003).

Aufgrund einer Studie von Yam & Dudgeon (2005), die anhand von Isotopenmessungen die Nahrungsanteile eines omnivoren Süßwasserkrebses abgeschätzten, wurden die folgenden Werte für diese Untersuchung als sehr geeignet angesehen: $\Delta^{13}\text{C} = 1,3$ ‰ und $\Delta^{15}\text{N} = 2,2$ ‰

(siehe auch Vander Zanden & Rasmussen 2001, McCutchan *et al.* 2003). Für alle untersuchten Ressourcen und Konsumenten wurde die gleiche Fraktionierung angenommen. Eine einfache Überprüfung der *a priori* festgelegten Fraktionierungswerte fand später anhand einer aktuellen Studie von Caut *et al.* (2009) statt. Die Autoren stellten für die Messwerte verschiedener veröffentlichter Experimente generelle lineare Zusammenhänge zwischen den Werten für $\Delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{13}\text{C}$ [‰] ($\Delta^{13}\text{C} = -0,113 \cdot \delta^{13}\text{C} - 1,916$) bzw. $\Delta^{15}\text{N}$ und $\delta^{15}\text{N}$ [‰] ($\Delta^{15}\text{N} = -0,311 \cdot \delta^{15}\text{N} - 4,065$) für invertebrate Organismen auf. Der daraus errechnete theoretische mittlere Wert der ^{13}C -Anreicherung aller analysierten Ressourcen von 1,4 ‰ war dabei ähnlich dem hier verwendeten $\Delta^{13}\text{C}$. Der theoretische mittlere $\Delta^{15}\text{N}$ -Wert von 3,0 ‰ aus allen gemessenen Ressourcen lag über dem hier verwendeten $\Delta^{15}\text{N}$, wobei letzterer aber aufgrund der vorherigen Betrachtungen als geeigneter angesehen wurde.

3.4.4 Ermittlung der trophischen Position der Konsumenten

Die Berechnung der trophischen Positionen der untersuchten Räuber und Omnivoren erfolgte anhand eines nichtlinearen Modells nach Vander Zanden & Rasmussen (1999). Nach Post (2002) war eine wichtige Voraussetzung für die Anwendung dieser Methode ein negativ linearer Zusammenhang zwischen $\delta^{15}\text{N}$ und $\delta^{13}\text{C}$ der Primärkonsumenten ($r^2 = 0,603$, $P < 0,001$, $N = 38$), wonach die $\delta^{13}\text{C}$ -Werte größtenteils die Varianz zwischen den $\delta^{15}\text{N}$ -Werten erklären sollte. In vielen Nahrungsnetzen unterscheiden sich die Isotopensignaturen der Primärkonsumenten gewöhnlich aufgrund verschiedener Kohlenstoffquellen deutlich voneinander (Vander Zanden & Rasmussen 1999; Lancaster & Waldron 2001). Der signifikante Zusammenhang zeigte ebenso eine deutliche Trennung zwischen zwei Ressourcennutzungen aufgrund unterschiedlicher Kohlenstoffsignaturen der Primärkonsumenten innerhalb des hier beschriebenen trophischen Systems. Die Einen nutzten ausschließlich autochthone Ressourcen (Grazer), die Anderen hauptsächlich allochthones Material oder beides (Shredder, Detritusfresser). Die zweite Voraussetzung für das nichtlineare Modell war damit erfüllt (Post 2002). Aus den genannten Gründen wurde anstatt eines konstanten mittleren $\delta^{15}\text{N}$ -Wertes für die Basis des Nahrungsnetzes, eine logistische Funktion nach Vander Zanden & Rasmussen (1999) (Gl. 3-2, $P = 0,03$, $r^2 = 0,61$) an die Isotopensignaturen der hier analysierten Primärkonsumenten angepasst (Abbildung 3-9). Die signmoide Kurve, die eine trophische Ebene definiert, bildet damit vermutlich den größten Bereich der Basislinien-Organismen innerhalb eines bestimmten Intervalls der y-Achse ab und nähert sich somit dem Maximum und dem Minimum der Isotopensignaturen der im System vorhandenen Primärkonsumenten an.

$$\delta^{15}\text{N} = \frac{6,77}{1 + e^{6,63 + 0,22 \cdot \delta^{13}\text{C}}} \quad \text{Gl. 3-2}$$

Aus den Residuen (*resid*) der $\delta^{15}\text{N}$ -Signaturen der Primärkonsumenten (*PK*) zur Basislinie (Gl. 3-2) wurde ein Mittelwert (U_{resid}) gebildet, der schließlich zur Berechnung einer Stickstoffsignatur als Korrekturwert für die gemessenen Konsumentensignaturen ($\delta^{15}\text{N}_{\text{korrr}}$) benötigt wurde (Gl. 3-4).

$$\text{resid}_{\text{PK}} = \delta^{15}\text{N}_{\text{PK}} - \frac{6,77}{1 + e^{6,63 + 0,22 \cdot \delta^{13}\text{C}_{\text{PK}}}} \quad \text{Gl. 3-3}$$

$$\delta^{15}\text{N}_{\text{kor}} = \frac{6,77}{1 + e^{6,63 + 0,22 \cdot \delta^{13}\text{C}_{\text{PK}}}} + U_{\text{resid}} \quad \text{Gl. 3-4}$$

Schließlich wurden die trophischen Positionen der Konsumenten (TP_{Kons}) relativ zur Basislinie anhand Gl. 3-5 berechnet, wobei $\Delta^{15}\text{N} = 2,2 \text{‰}$ den *a priori* festgelegten konstanten Wert für die trophische Fraktionierung von Stickstoff und somit das Intervall zwischen zwei trophischen Ebenen wiedergab.

$$TP_{\text{Kons}} = \frac{\delta^{15}\text{N}_{\text{Kons}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{kor}}}{\Delta^{15}\text{N}} + 2 \quad \text{Gl. 3-5}$$

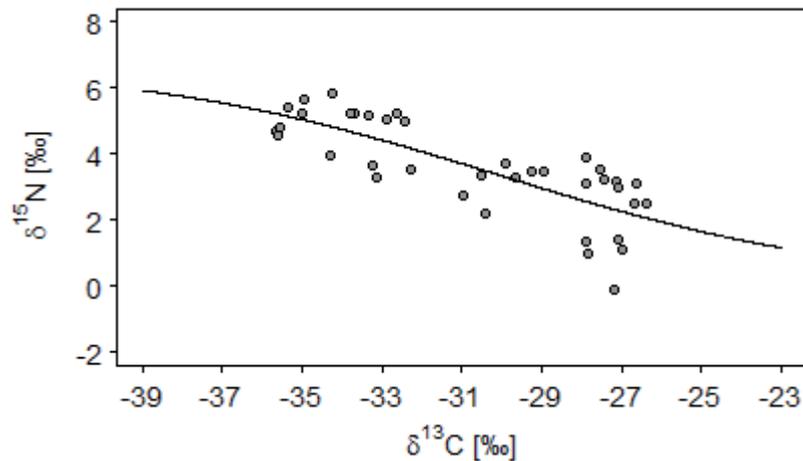


Abbildung 3-9 Isotopenzusammensetzung aller gemessenen Primärkonsumenten im Gauernitzbach und die daran angepasste logistische Funktion (Gl. 3-2; $r^2 = 0,61$, $N = 38$), welche die Basislinie des Nahrungsnetzes definiert.

Die Basislinie entsprach dem trophischen Level 2 (Primärkonsumenten), d.h. alle sich auf diesem Level befindlichen Konsumenten ernährten sich von der darunter liegenden trophischen Ebene der Primärproduzenten. Konsumenten, die in einem trophischen Level > 2 wiederzufinden waren (Sekundärkonsumenten), nutzten demnach ihre Nahrung ausschließlich aus der darunter liegenden Ebene 2 (Räuber) oder aus mehr als einer trophischen Ebene, jedoch zu einem gewissen Anteil aus Ebene 2 (Omnivore).

3.4.5 Ermittlung der potenziellen Nahrungsressourcen der Omnivoren

Qualitative Nahrungsanalysen waren für *G. pulex* nicht durchführbar, da die Nahrungsbestandteile im Magen zur Unkenntlichkeit zerkleinert waren. Daher wurde die Analyse durch eine Abschätzung der Nahrungszusammensetzung mittels eines Mischungsmodells basierend auf den Isotopensignaturen ersetzt. Dazu wurden zuerst potentielle Nahrungsquellen anhand der Literatur zusammengetragen (Tabelle 3-4). Als pflanzliche Nahrung kamen den Quellen zufolge vor allem Falllaub, FPOM, Periphyton, aber auch fädige Algen in Frage, während als tierische Nahrung meist Chironomiden, kleine Plecopteren (*Leuctra* spp., *Nemoura* spp.) und Baetiden sowie Kannibalismus dokumentiert waren.

Tabelle 3-4 Potentielle Nahrungsressourcen verschiedener *Gammarus*-Arten und die Literaturquellen, in denen die Nahrung identifiziert wurde.

Nahrung	Literaturquellen
Periphyton	Lancaster & Waldron (2001), DeLange <i>et al.</i> (2005)
Erlenlaub	Friberg & Jacobsen (1994), Lancaster & Waldron (2001), Felten <i>et al.</i> (2008)
FPOM	Lancaster & Waldron (2001), Felten <i>et al.</i> (2008)
Fädige Algen	Lancaster & Waldron (2001)
Gammaridae	Macneil <i>et al.</i> (1997), McGrath <i>et al.</i> (2007)
Chironomidae	Macneil <i>et al.</i> (1997), Lancaster & Waldron (2001)
Nemouridae	Macneil <i>et al.</i> (1997)
Baetidae	Macneil <i>et al.</i> (1997), Kelly <i>et al.</i> (2002a, b)

Der zweite Schritt beinhaltete die Prüfung der potentiellen Nahrungsquellen auf ihre Relevanz für *G. pulex* in dem hier untersuchten System. Dazu wurde der geringste euklidische Abstand d zwischen den potentiellen Ressourcen (R) und dem Konsumenten (K) im Isotopen-Biplot ($\delta^{15}\text{N} \sim \delta^{13}\text{C}$) nach dem Satz des Pythagoras (Gl. 3-6) berechnet (Rosing *et al.* 1998). Während alle Ressourcen mit den festgelegten Werten für die trophische Anreicherung $\Delta^{13}\text{C}$ und $\Delta^{15}\text{N}$ korrigiert wurden, blieben die Signaturen des Konsumenten unkorrigiert. Dabei wurden die Gammariden einerseits als Ressource betrachtet (angereichert im Konsument) und andererseits als Konsumenten (tatsächliche Signatur). Je kürzer die Distanz zwischen Nahrung und Konsument, umso höher ist der Anteil der Ressource an der Nahrung des Konsumenten (Rosing *et al.* 1998). Daher waren die Ressourcen mit einem geringen euklidischen Abstand zum Konsumenten als Nahrung am wahrscheinlichsten (Abbildung 3-10). Es ist dabei zu beachten, dass nicht alle benachbarten Ressourcen genutzt werden müssen (Phillips and Gregg 2003).

$$d(\delta^{13}\text{C}, \delta^{15}\text{N}) = \sqrt{(\delta^{13}\text{C}_R - \delta^{13}\text{C}_K)^2 + (\delta^{15}\text{N}_R - \delta^{15}\text{N}_K)^2} \quad \text{Gl. 3-6}$$

Alle aus der Literatur bekannten Ressourcen wurden bezüglich ihres euklidischen Abstandes geprüft, wohingegen alle nicht als Nahrung beschriebenen und trotzdem benachbarten Taxa (z.B. *Hydropsyche* spp. im Herbst) unberücksichtigt blieben. Demnach schienen Laub, FPOM, Chironomiden, Nemouriden und Gammariden bzw. Periphyton im Frühjahr mögliche Nahrungsquellen zu sein. Diese Zusammensetzung wurde im Herbst aufgrund der besseren Vergleichbarkeit beibehalten, obwohl der euklidische Abstand zwischen Periphyton und dem Konsumenten zu groß war. Die Chironomiden und Nemouriden wurden aufgrund ihres ähnlichen Habitats und Ernährungstyps (Ledger & Hildrew 2000) und der Ähnlichkeit ihrer Isotopensignaturen (ANOVA, $df = 1$, $F = 0,105$, $P = 0,75$) gemittelt und gingen als „Detritivore“ in die Nahrungsanalysen ein. Dagegen spielten Baetiden und fädige Algen als potentielle Nahrung vermutlich keine Rolle, da ihr euklidischer Abstand zum Konsumenten zu groß war.

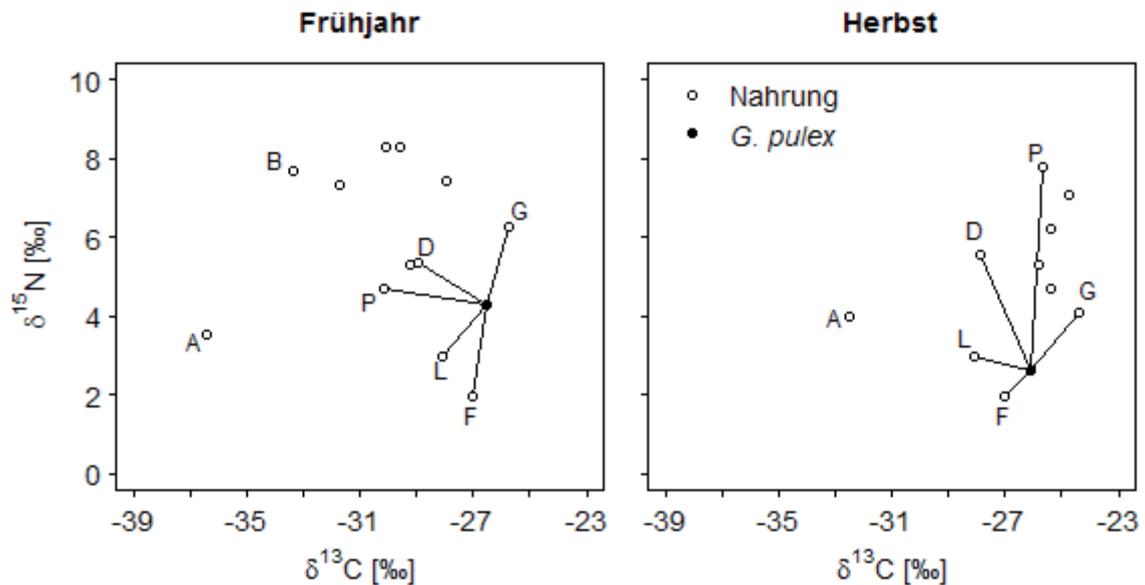


Abbildung 3-10 Bestimmung der potentiellen Nahrungsquellen von *G. pulex* im Frühjahr und Herbst 2006 anhand des euklidischen Abstands (schwarze Linien, nach Gl. 3-6) zwischen Nahrung und Konsument im Isotopen-Biplot. Berücksichtigte Ressourcen waren Gammariden (G), Chironomiden und Nemouriden als Detritivoren (D), FPOM (F), Erlenlaub (L) und Periphyton (P); nicht berücksichtigt wurden Baetiden (B) und fädige Algen (A).

Im Gegensatz zu *G. pulex* konnten für *Hydropsyche* spp. die Nahrungsbestandteile größtenteils durch mikroskopische Darmuntersuchungen ermittelt werden. Hier war nur die Quantifizierung schwierig, da neben tierischer Nahrung sehr viele amorphe Partikel vorhanden waren. Als wichtige pflanzliche Nahrungsquellen der Larven von *Hydropsyche* spp. konnten FPOM und fädige Algen und als potentielle Beuteorganismen Chironomiden-Larven sowie zu geringen Anteilen Plecopteren (Nemouridae, Leuctridae) und Ephemeropteren (Heptageniidae) identifiziert werden (Tabelle 3-5). Wie oben beschrieben, wurden die Chironomiden und Nemouriden zu den „Detritivoren“ zusammengefasst.

Tabelle 3-5 Potentielle Nahrung der Larven von *Hydropsyche* spp., basierend auf den qualitativen Darmanalysen ($N = 15$). Dargestellt ist die Anzahl der Larven, in denen Teile der entsprechenden Nahrung nachgewiesen werden konnten.

Nahrung	Anzahl der Larven
FPOM	14
Fädige Algen	4
Chironomidae	13
Plecoptera	2
Heptageniidae	2

Aus der Literatur ist bekannt, dass die Nahrungswahl der Invertebraten abhängig von ihrer Größe oder ihrem Entwicklungsstadium sein kann (Branstrator *et al.* 2000, Limén *et al.* 2005, Felten *et al.* 2008). Außerdem scheinen sich eher große Individuen von *G. pulex* kannibalistisch gegenüber kleineren Artgenossen zu verhalten (McGrath *et al.* 2007). Deshalb wurden möglichst gleich große Individuen der omnivoren Taxa gesammelt, wobei

dies jahreszeitenabhängig teilweise schwierig war (Tabelle 3-6). So unterschieden sich die mittleren Körperlängen von *G. pulex* zwar nicht zwischen den Untersuchungsstrecken (ANOVA; $F = 0,18$, $P = 0,67$, $N = 59$), aber signifikant zwischen den Jahreszeiten (ANOVA; $F = 20,65$, $P < 0,001$, $N = 59$). Die mittleren Körperlängen der Larven von *Hydropsyche* spp. waren dagegen im Frühjahr und im Herbst ähnlich (ANOVA; $F = 1,05$, $P = 0,32$, $N = 20$), wobei die Larven im Frühjahr in der Fischstrecke geringfügig größer als in der fischfreien Strecke waren (ANOVA; $F = 4,73$, $P = 0,045$, $N = 20$).

Tabelle 3-6 Mittlere Körperlängen [mm] (\pm SD (N)) von *G. pulex* und *Hydropsyche* spp. in beiden Untersuchungsstrecken in Frühjahr und Herbst 2006.

Taxon	Strecke	Frühjahr	Herbst
		Länge [mm]	Länge [mm]
<i>G. pulex</i>	Fisch	10,9 \pm 2,0 (14)	8,5 \pm 0,9 (16)
	Fischfrei	10,4 \pm 1,0 (12)	9,2 \pm 1,7 (17)
<i>Hydropsyche</i> spp.	Fisch	16,5 \pm 1,2 (5)	15,3 \pm 0,7 (5)
	Fischfrei	12,4 \pm 3,7 (5)	15,5 \pm 1,0 (5)

3.4.6 Berechnung der Nahrungsanteile anhand eines Mischungsmodells

A priori wurde geprüft, ob die Kombination oder das Weglassen einzelner Ressourcen sinnvoll war („lump or dump“; Phillips *et al.* 2005). Daher war eine Zusammenfassung der Chironomiden und Nemouriden aus bereits oben genannten Gründen zum Nahrungstyp „Detritusfresser“ möglich, wobei andere Ressourcen aufgrund vorheriger Überlegungen (siehe Kap. 3.4.5) als unwichtig identifiziert und aus den Berechnungen ausgeschlossen wurden. Zur Abschätzung der Nahrungsanteile von *G. pulex* und *Hydropsyche* spp. wurde ein frei verfügbares Computerprogramm verwendet (ISOSOURCE 1.3.1, Phillips & Gregg 2003), das ein Mischungsmodell für zwei stabile Isotopen und mehr als drei mögliche Ressourcen beinhaltet. ISOSOURCE errechnete zuerst jede mögliche Kombination der Ressourcenanteile an der Nahrung (jeweils insgesamt 100 %) in kleinen Schrittweiten (hier: 1 %). Anschließend wurde die Isotopensignatur für den Konsumenten aus allen gebildeten Kombinationen simuliert (mit jeweils drei Ressourcen). Die vorhergesagte Mischung wurde mit der gemessenen Signatur verglichen. Waren diese gleich oder ähnlich innerhalb eines angegebenen Toleranzbereiches (*G. pulex*: 0,11 ‰; *Hydropsyche*: 0,15 ‰) repräsentierten die Ressourcenanteile eine zulässige Lösung für das Modell und wurden in einem Datensatz gespeichert. Die Verteilung aller zulässigen Lösungen innerhalb der minimalen und maximalen Anteile der Ressourcen entsprach dem möglichen Anteil in der Nahrung des Konsumenten. Daher war die Betrachtung der Verteilungskurven ein weitaus wichtigeres Kriterium für die Auswertung der Nahrungsanteile als die Mittelwerte (Phillips & Gregg 2003). War die Verteilung eng und beschränkt, erlaubte dies eine relativ einfache Interpretation der Ergebnisse, während breite und diffuse Verteilungen eine eindeutige Aussage über die Ressourcenanteile schwierig machten (Phillips *et al.* 2005). Dennoch gaben die Mittelwerte der Ressourcenanteile einen Eindruck vom Gesamtanteil an der Nahrung und machten eine Abschätzung des räuberischen Potentials möglich (siehe auch Ben-David *et al.* 1997).

Für die Ermittlung der Nahrungsanteile mithilfe des Mischungsmodells wurden die Signaturen aller potentiellen Ressourcen von beiden Untersuchungsstrecken im Gauernitzbach zur jeweiligen Jahreszeit gemittelt. Damit gingen nur die Unterschiede der Konsumentensignaturen zwischen beiden Strecken in die Berechnung ein. Für die Bestimmung der Nahrungsanteile von *Hydropsyche* spp. in Abhängigkeit von der Jahreszeit und der Untersuchungsstrecken konnten ausschließlich Individuen aus 2006 verwendet werden. Die saisonal abhängigen Nahrungsanteile von *G. pulex* wurden dagegen aus dem Mittelwert der Isotopensignaturen von Individuen aus den Jahren 2005 und 2006 bestimmt, um durch die erhöhte Stichprobenanzahl die Streuung zu verringern. Die Unterschiede zwischen den Individuen von *G. pulex* beider Untersuchungsstrecken (Fischstrecke und fischfreie Strecke) wurden wiederum nur aus denen im Jahr 2006 gesammelten Organismen analysiert.

3.5 Analyse der Populationsstruktur und -dynamik

3.5.1 Freilandprobenahmen

Die Abundanzen und Biomassen der untersuchten Organismen wurden 28-tägig erfasst, wobei die Beprobung jeweils in drei zufällig gewählten Riffles und drei Pools mit einem Surber Sampler (Grundfläche 0,12 m², 500 µm Maschenweite) in der Fischstrecke und der fischfreien Referenz stattfand. Die Proben wurden gekühlt ins Labor transportiert, um dort die lebenden Tiere mithilfe eines Korngrößensiebes von 500 µm Maschenweite vom mineralischem Substrat zu trennen und in 80 %igem Ethanol zu fixieren.

Die Emergenz der untersuchten Insektenarten wurde mit jeweils drei schwimmenden Emergenzfallen (Typ "week", Grundfläche 0,16 m², LeSage & Harrison 1979) pro Untersuchungsstrecke erfasst. Die Fallen waren zufällig in mehreren Metern Abstand zueinander in der Mitte des Baches positioniert und fingen somit die Organismen, die oberhalb der Fallen emergierten (Illies 1983). Die Insekten wurden im Freiland in kleinen an den Fallen angebrachten Plastikflaschen mit einer Mischung aus 80 %igem Ethanol und Ethylenglykol (3:2) konserviert und im Labor in sauberen 80 %igem Ethanol fixiert. Die Leerung der Emergenzfallen erfolgte im Winter (Nov – Mrz) monatlich und über den Emergenzzeitraum der Wasserinsekten (Apr – Okt) wöchentlich.

Um die Fortpflanzung von *G. pulex* zu untersuchen, wurden 14-tägig im Zeitraum vom Aug bis Okt 2006 weibliche Individuen in beiden Untersuchungsstrecken gesammelt, die nach der Geschlechterbestimmung im Labor mit CO₂-gesättigtem Wasser getötet wurden.

3.5.2 Analyse der Abundanz, Biomasse und Größenstruktur

Um Abundanz, Größe und Biomasse der Invertebraten zu bestimmen, wurden die Individuen aus den Benthos- und Emergenzproben unter dem Binokular (GSZ Carl Zeiss Jena, Germany) gezählt und die Körperlänge aller Individuen bzw. bei häufigen Arten maximal 100 Exemplare vermessen (Objektmessplatte, Genauigkeit 0,1 mm). Die Größe der Larven von *Hydropsyche* spp. wurde über die Kopfkapselbreite bestimmt.

Die Ermittlung der Größenstruktur der Populationen erfolgte anhand der relativen Häufigkeit [%] der Individuen in den verschiedenen Größenklassen. Die Analyse basierte auf allen vermessenen Individuen der 25 quantitativen Probenahmen von Nov 2004 bis Okt 2006. Zur Auswertung der Größenstruktur von *G. pulex* kamen ausschließlich die Individuen aus den quantitativen Proben von Juli und Oktober 2006 zum Einsatz, wobei durch Vermessung der Kopflängen (Kopfkapsel plus erstes Peraeonsegment; Okularmikrometer, Genauigkeit 0,05 mm) eine wesentlich genauere Längenbestimmung möglich war.

Zum Vergleich der Räuber- und Omnivorenbiomassen im Benthos beider Untersuchungsstrecken wurden die mittleren monatlichen Biomassen der Größe nach sortiert und als Dauerlinien gegen die Unterschreitungswahrscheinlichkeit [%] aufgetragen. So konnten saisonale Schwankungen in den Zeitreihen eliminiert werden. Diese Dauerlinien geben die Wahrscheinlichkeit wieder, mit der die entsprechenden Werte der Biomassen während der Untersuchung unterschritten wurden.

Die Biomasse der Larven und der adulten Stadien wurde anhand von Länge-Masse-Regressionen ermittelt (Benke *et al.* 1999; eigene Regressionen für Adulte: Tabelle 3-7, für Larven: Anhang A-1). Bei der Ermittlung der Larvenabundanzen und -biomassen von *Hydropsyche* spp. wurden die zwei im Gauernitzbach vorkommenden Arten (*H. instabilis* und *H. saxonica*) zusammengefasst, da diese besonders in jungen Larvenstadien kaum auftrennbar sind. Aufgrund eines hohen Verhältnisses von *H. instabilis* zu *H. saxonica* (17:1) in der Emergenz konnten die gemessenen Larvenabundanzen als Werte für *H. instabilis* interpretiert und somit der Anteil der Larven von *H. saxonica* vernachlässigt werden. Zudem wurde ausschließlich die Emergenz und Fortpflanzung der Adulten von *H. instabilis* untersucht.

Zur Ermittlung von Länge-Masse-Regressionen verschiedener Taxa wurden Individuen verschiedener Größenklassen vermessen und auf kleinen vorgewogenen Filterstückchen (Cellulosefilter, Sartorius AG, 55 mm) positioniert, auf denen auch die Gefriertrocknung für 24 h bei -57°C erfolgte (Alpha 1-2, Martin Christ, Germany). Nach einer Akklimatisierung der behandelten Proben von etwa 60 min bei trockenen, zugfreien Raumbedingungen blieb das Gewicht der Filter konstant und die Proben konnten mit einer Mikropräzisionswaage (M3P Mikrowaage, Sartorius AG, Germany, Genauigkeit 0,001 mg) gewogen werden. Der Zusammenhang zwischen der Trockenmasse (TM [mg]) und der Körperlänge (KL [mm]) konnte anhand einer potentiellen Funktion $TM = a \cdot KL^b$ beschrieben werden. Für die Länge-Masse-Regressionen der adulten Köcherfliegen wurden die Individuen außerdem nach Geschlecht und Untersuchungsstrecke getrennt. Da für *R. fasciata* und *P. conspersa* keine Unterschiede zwischen den Regressionen der weiblichen und männlichen Individuen und beider Untersuchungsstrecken nachweisbar waren, konnte für diese Arten jeweils eine Funktion an die gesamten Daten angepasst werden (Tabelle 3-7). Dagegen unterschieden sich die Trockenmassen zwischen den Weibchen und Männchen von *H. instabilis*, so dass getrennte Regressionen für die Geschlechter ermittelt wurden (Tabelle 3-7).

Tabelle 3-7 Parameter der potentiellen Funktionen $TM = a \cdot KL^b$ zur Beschreibung der Abhängigkeit der individuellen Trockenmasse (TM [mg]) von der Körperlänge (KL [mm]) für die Adulten der Köcherfliegen *R. fasciata*, *P. conspersa* und *H. instabilis* (N = Anzahl der gemessenen Individuen).

Art	Datensatz	a	b	r^2	N	P -Wert
<i>R. fasciata</i>	gesamt	0,395	1,16	0,24	28	0,008
<i>P. conspersa</i>	gesamt	0,444	1,09	0,26	20	0,03
<i>H. instabilis</i>	Weibchen	0,197	1,64	0,25	85	< 0,001
	Männchen	0,089	1,91	0,66	39	< 0,001

Um die Emergenzproduktion der Köcherfliegenarten abzuschätzen, erfolgte anhand der ermittelten Länge-Masse-Regressionen die Berechnung eines theoretischen Trockengewichtes für jedes adulte Individuum. Damit wurde die Emergenzproduktion als die Summe der Trockenmasse aller gefangenen adulten Individuen in einer Emergenzperiode der Jahre 2005 und 2006 [$\text{mg TM m}^{-2} \text{a}^{-1}$] definiert. Dabei wurden jeweils die drei Werte der Emergenzfallen in der Fischstrecke und der fischfreien Strecke gemittelt.

3.5.2 Analyse der Fortpflanzung

Die Bestimmung der individuellen Fitness der weiblichen Köcherfliegen fand anhand der absoluten Eimasse statt. Dazu wurden die Eipakete säuberlich aus dem Abdomen herauspräpariert und getrennt vom restlichen Körper des Tieres jeweils auf ein vorgewogenes Filterpapier gelegt. Die Proben wurden unter gleichen Bedingungen wie die Individuen für die Länge-Masse-Regressionen gefriergetrocknet und ihr Gewicht bestimmt. Die mittlere Fitness der Population wurde definiert als die Eiproduktion [$\text{mg TM m}^{-2} \text{a}^{-1}$], d.h. die Gesamtmenge aller in einer Emergenzperiode produzierten Eier pro Flächeneinheit. Um die Unterschiede in der individuellen Eimasse in Abhängigkeit von der Körpermasse zu eliminieren, erfolgte die Berechnung eines mittleren relativen Anteils (Eimasse/Körpermasse inkl. Eipaket). Die Eiproduktion war demnach das Produkt aus relativem Anteil und gesamter Weibchenbiomasse einer Emergenzperiode.

Die Datenaufnahme zur Fortpflanzung von *G. pulex* erfolgte zeitgleich zu dieser Studie im Rahmen einer Diplomarbeit (Details siehe F. Schulz, Diplomarbeit 2007, Institut für Hydrobiologie, TU Dresden). Um die individuelle Fitness der Weibchen zu bestimmen, wurde deren Kopflänge (Kopfkapsel plus erstes Peraeonsegment) vermessen und die Eier bzw. Juvenilen aus dem Brutraum entfernt, gezählt und deren Entwicklungsstadium bestimmt (9 Stadien). Schließlich konnten die Ovarien und der restliche Körper (ohne Darm) getrennt auf vorgewogenen Aluminiumfolienstückchen identisch dem oben beschriebenen Verfahren gefriergetrocknet und gewogen werden. Die Fekundität wurde ausschließlich von Weibchen mit Eiern und ohne Juvenile im Brutraum bestimmt. Die Berechnung des individuellen Eivolumens erfolgte durch Messung der breitesten Längs- und Querachse über die Volumenformel eines Ellipsoids. Die Eibreite war dabei identisch der Eitiefe. Da junge Eistadien (1-4) schwierig zu bestimmen waren, wurden nur die lebenden Stadien > 5 berücksichtigt. Das individuelle Ovariengewicht [mg] wurde relativ zum Körpergewicht [mg] (ohne Brut und Darm) angegeben. Dieses Verhältnis diente als Indikator für die Investition

der Weibchen in die Nachkommen des nächsten Brutzyklus. Leere Ovarien wurden ebenfalls erfasst.

Schließlich wurde die mittlere Fitness der Population [Eier m⁻²] von *G. pulex* für die Monate Juli und Okt 2006 abgeschätzt. Aus den quantitativen Benthosproben wurde für jedes Weibchen die Kopflänge [mm] gemessen und der Reproduktionszustand (eiertragend oder nicht eiertragend) festgestellt. Die tatsächliche Anzahl der Eier konnte aus den in Ethanol fixierten Individuen nicht bestimmt werden, da die Eier infolge der Fixierung häufig aus dem Brutraum entlassen werden (F. Schulz, pers. Mitteilung). Daher wurde die Eizahl jedes vermessenen Weibchens anhand einer linearen Regression zwischen Eizahl und Kopflänge (Gl. 3-6) aus den Fitnessuntersuchungen (Aug bis Okt 2006; *N* = 86) abgeschätzt.

$$Eizahl = 20,44 * Kopflänge - 20,53 \quad \text{Gl. 3-6}$$

3.5.4 Produktion der Invertebraten und Konsumtion der Fische

Um die Gefährdung der untersuchten Räuber- und Omnivorenpopulationen durch den Fischfraßdruck abzuschätzen, wurde sowohl die tägliche Sekundärproduktion jeder Art [mg TM m⁻² d⁻¹] als auch deren tägliche Konsumtion durch die Fische [mg TM m⁻² d⁻¹] berechnet und gegenübergestellt. Je größer das Verhältnis von Konsumtion zu Produktion war, umso gefährdeter war die Population durch Fraßmortalität. Für die Arten *I. grammatica* und *D. gonocephala* konnte diese Analyse aufgrund des schwierigen Nachweises in der Fischnahrung nicht durchgeführt werden.

Die Abschätzung der Sekundärproduktion erfolgte über eine temperatur- und größenspezifische Wachstumsrate nach einem Modellansatz von Morin & Dumont (1994). Die Produktion der Trichopteren-Arten wurde dabei aufgrund einer leichten Überschätzung durch das Modell mit einem Wert von 0,67 korrigiert (Morin & Dumont 1994). Die vor Ort gemessenen Wassertemperaturen, die mittleren Körperlängen und Gesamtbiosmassen der jeweiligen Arten gingen als monatliche Mittelwerte ein, um mithilfe des Modells eine tägliche Rate für den gesamten Zeitraum zu erhalten.

Die tägliche Fischkonsumtion wurde aus der täglichen Konsumtionsrate, berechnet nach der Methode von Elliott & Persson (1978) (siehe auch Kap. 3.6.5), und der Fischbiomasse, zeitgewichtet für bestimmte Abschnitte des Jahres, abgeschätzt (S. Worischka, Institut für Hydrobiologie, TU Dresden, unveröff. Daten). Für die Bestimmung der täglichen Rate fand einerseits eine 24 h-Probenahme zur Fraßaktivität im Freiland (Messung im 4 h-Intervall; Gründling: 25.05.2004, *N* = 63; Bachschmerle: 08.06.2005, *N* = 30) und andererseits die Messung der Darmentleerrate (Laborexperiment; siehe Details in Winkelmann *et al.* 2007) Anwendung. Mittels Nahrungsuntersuchungen der Fische konnten die Anteile der betrachteten Beuteorganismen in den Fischmägen ermittelt und die Konsumtion anteilig errechnet werden. Die Nahrungsuntersuchungen erfolgten in allen Jahreszeiten über den gesamten Untersuchungszeitraum (Dez 2004: *N* = 10, Apr 2005: *N* = 19, Juni 2005: *N* = 39, Aug 2005: *N* = 20, Okt 2005: *N* = 19, Apr 2006: *N* = 9, Juni 2006: *N* = 10, Aug 2006: *N* = 10, Okt 2006: *N* = 56). Alle Fische für die Nahrungsanalysen wurden in der Fischstrecke des Gauernitzbaches durch Elektrofischung gefangen. Aufgrund fehlender Nahrungsanalysen im Winter 2005 und der Abhängigkeit der Fischkonsumtion von der Temperatur (Kishi *et al.*

2005) wurde der Zeitraum von Dez 2005 bis Feb 2006 in der Berechnung und im anschließenden Vergleich zwischen Sekundärproduktion und Fischkonsumtion nicht berücksichtigt.

3.6 Untersuchung des Ernährungsverhaltens der Invertebraten

3.6.1 Freilandprobenahmen für die qualitativen Nahrungsanalysen

Alle Larven von *R. fasciata* und *P. conspersa*, die während der 24 h-Beprobungen zur Fraßaktivität untersucht wurden (19.10.2005, 12.06.2006; je 30 Ind), konnten ebenso zu Nahrungsanalysen herangezogen werden. Zusätzlich wurden Individuen in beiden Untersuchungsstrecke zu weiteren Terminen gesammelt und vor Ort in flüssigem Stickstoff (-196°C) konserviert (27.05.2005: je 29-30 Ind über 24 h, 22.06.2005: je 9-10 Ind, 27.07.2005: je 10-12 *P. conspersa*, 30.08.2005: je 10-12 *R. fasciata*). Qualitative Nahrungsanalysen bei *Hydropsyche* spp. fanden anhand der Individuen statt, die für die Isotopenanalysen gesammelt wurden (25.04.2006: 8 Ind, 05.10.2006: 7 Ind).

3.6.2 Freilandprobenahmen für die quantitativen Nahrungsanalysen

Die Ermittlung der Fraßaktivität der drei Arten *R. fasciata*, *P. conspersa* und *G. pulex* in beiden Untersuchungsstrecken erfolgte durch mehrere Probenahmen über eine Dauer von 24 h in 4 h-Intervallen (Tabelle 3-8). Die Organismen wurden zeitgleich in der Fischstrecke und der fischfreien Strecke, beginnend etwa 1 h nach Sonnenaufgang, aufgesammelt. Dies erfolgte durch zwei Teams innerhalb einer möglichst kurzen Zeitspanne (ca. 30 min). Während der 24 h-Beprobung wurde am unteren Ende der jeweiligen Strecke begonnen und zu jedem Zeitpunkt ein neuer stromaufwärts gelegener Bachabschnitt von etwa 50 m Länge ausgewählt. Dadurch war eine Vermeidung der Störung der Organismen vor der Probenahme möglich. Die aufgesammelten Individuen wurden schließlich gegen Ende jeder Beprobung etwa zeitgleich in flüssigem Stickstoff (-196°C) konserviert.

Tabelle 3-8 Anzahl der aufgesammelten Individuen (Fischstrecke/fischfreie Strecke) und Zeitpunkte der Aufsammlung (angegeben sind die Stunden nach SA) sowie Zeiten des Sonnenaufgangs (SA) der Probenahmeterminale zur quantitativen Nahrungsanalyse von *R. fasciata*, *P. conspersa* und *G. pulex*.

Datum	SA	Art	1 h	5 h	9 h	13 h	17 h	21 h
19.10.2005	07:32	<i>R. fasciata</i>	6/6	6/6	6/6	6/6	6/6	6/6
		<i>G. pulex</i>	10/9	10/5	10/10	10/10	9/9	10/11
12.06.2006	04:50	<i>R. fasciata</i>	7/8	6/6	6/6	6/6	6/7	6/6
		<i>P. conspersa</i>	6/6	6/7	6/7	6/8	6/7	6/7
		<i>G. pulex</i>	10/10	10/10	10/10	10/10	8/10	10/9
16.10.2006	07:27	<i>G. pulex</i>	10/10	10/10	10/10	10/10	10/10	10/10

Tabelle 3-9 Mittlere Körperlänge [mm] (± 1 SE) der Individuen von *R. fasciata* und *P. conspersa* bzw. mittlere Kopflänge [mm] (± 1 SE) der Individuen von *G. pulex* aus den 24 h-Beprobungen in beiden Untersuchungsstrecken. Die Mittelwerte wurden mit dem Student's t-Test^(a) (normalverteilte Daten), dem Wilcoxon-Test^(b) (nicht normalverteilte Daten) oder dem Welch-Test^(c) (nicht varianzhomogene Daten) verglichen.

Datum	Art	Fischstrecke	Fischfreie Strecke	P-Wert
19.10.2005	<i>R. fasciata</i>	11,44 \pm 0,23	12,12 \pm 0,24	0,046 ^(a)
	<i>G. pulex</i>	2,12 \pm 0,04	2,27 \pm 0,03	0,004 ^(c)
12.06.2006	<i>R. fasciata</i>	12,12 \pm 0,29	11,79 \pm 0,24	0,317 ^(a)
	<i>P. conspersa</i>	17,74 \pm 0,29	17,59 \pm 0,39	0,479 ^(b)
	<i>G. pulex</i>	2,21 \pm 0,03	2,09 \pm 0,04	0,013 ^(b)
16.10.2006	<i>G. pulex</i>	2,07 \pm 0,03	2,04 \pm 0,04	0,274 ^(b)

Die Aufsammlung wurde dabei durch gezieltes Absuchen von möglichst großen Individuen von Substrat und Steinen bzw. Netzen (*P. conspersa*) vorgenommen. Da der Darminhalt vom Larvenstadium bzw. der Körpergröße abhängig sein kann (Elliott 2005a, b), sollte durch diese Methode eine größenbedingte Variabilität der individuellen Darmmasse vermieden werden. Abweichungen in der mittleren Körpergröße von *G. pulex* zwischen den beiden Untersuchungsstrecken können mit der Beprobung durch unterschiedliche Personen begründet werden (Tabelle 3-9). Diese waren jedoch so gering (etwa 5 %), dass nicht von einem erheblichen Einfluss auf die Darmmasse ausgegangen werden kann.

3.6.3 Bestimmung der Darmentleerungsrate

Die Experimente zur Bestimmung der Darmentleerungsraten der beiden Räuberarten *R. fasciata* und *P. conspersa* erfolgten in einem klimatisierten Raum unter Verwendung von Aquarien mit zirkulärer Strömung nach Tikkanen *et al.* (1994) (40 x 20 x 20 cm Kantenlänge, Abbildung 3-11), die mit gefiltertem Wasser (Maschenweite 100 μ m) aus dem Untersuchungsgewässer befüllt waren. Während der Versuche wurde ein Hell-Dunkel-Rhythmus von 16:8 h und eine Raumtemperatur von 8°C eingestellt, was in etwa den Gegebenheiten im Freiland im Frühling entsprach. Die Strömung in den Becken war luftblasenbetrieben (Kompressoren Julabo F12) und die zirkuläre Wasserbewegung wurde durch 14 cm-lange Ausströmsteine und halbrunde Einbauten aus Plexiglas erreicht. Die Aufsammlung der Versuchsorganismen im Gauernitzbach und deren Transport ins Labor, vereinzelt in gekühlten Boxen, erfolgte jeweils drei Tage vor Versuchsbeginn. Die Zeit wurde benötigt, um die Larven an die Laborbedingungen zu akklimatisieren und eine ausreichende Hungerzeit bzw. Entleerung des Darmes vor Start des Experimentes zu gewährleisten.

Der Darmentleerungsversuch mit *P. conspersa* fand im Juli 2005 in fünf Parallelen mit jeweils sechs Larven ähnlicher Körperlänge (17,5 \pm 2,3 mm, MW \pm SD) pro Aquarium statt. Dazu wurden jeweils mehrere kleine handelsübliche Keramikkacheln (5 x 5 cm) zu sechs Nischen arrangiert (Abbildung 3-11), die als Substrat zum Netzbau der Larven dienen sollten. Diese Verstecke wurden von den Tieren gut angenommen und separierten die Individuen ausreichend voneinander. Jede Nischenkonstruktion bestand aus vier

aufeinandergestapelten und einer schräg angelehnten Kachel. Nach der Hungerphase von drei Tagen wurde jedes Individuum für etwa eine halbe Stunde in eine mit Wasser befüllte Glaspetrischale gesetzt und mit jeweils einer handelsüblichen Chironomiden-Larve gefüttert. Es fanden nur die Tiere für das Experiment Verwendung, die ihre Beute vollständig verzehrt hatten. Die sofortige Fixierung von sechs Individuen in flüssigem Stickstoff war als Startwert für die Darmfüllung notwendig. Danach wurde pro Becken zu jedem Zeitpunkt des Experimentes (1, 3, 6, 10 und 14 h nach Start) je eine der zu Beginn zufällig in die Aquarien verteilten Larven entnommen und tiefgefroren, um 4-5 parallele, unabhängige Stichproben zu erhalten. Die abiotischen Wasserbedingungen waren, zu Beginn und Ende des Experimentes gemessen, in allen Becken ähnlich (Start: Temperatur: $7,5 \pm 0,5^\circ\text{C}$, Sauerstoff: $12,4 \pm 0,2 \text{ mg L}^{-1}$ und $106 \pm 2,5 \%$; Ende: Temperatur: $7,6 \pm 0,6^\circ\text{C}$, Sauerstoff: $10,1 \pm 0,2 \text{ mg L}^{-1}$ und $88 \pm 0 \%$; $\text{MW} \pm \text{SD}$, $N = 5$). Während die Temperatur über die Versuchsdauer konstant blieb, war eine leichte, aber unbedenkliche Abnahme der Sauerstoffkonzentration zu verzeichnen. Die in allen Becken gleich eingestellte Strömungsgeschwindigkeit ($0,024 \pm 0,005 \text{ m s}^{-1}$, $\text{MW} \pm \text{SD}$, $N = 5$) war mit den Strömungen vergleichbar, die Larven von *P. conspersa* im Freiland bevorzugt aufsuchen (Lillpopp *et al.* 1998: Maximum $0,03 \text{ m s}^{-1}$, Scott 1958: $0,0\text{-}0,2 \text{ m s}^{-1}$) bzw. mit der Geschwindigkeit, die in anderen Laborversuchen verwendet wurden (Townsend & Hildrew 1979a: $0,015\text{-}0,058 \text{ m s}^{-1}$).

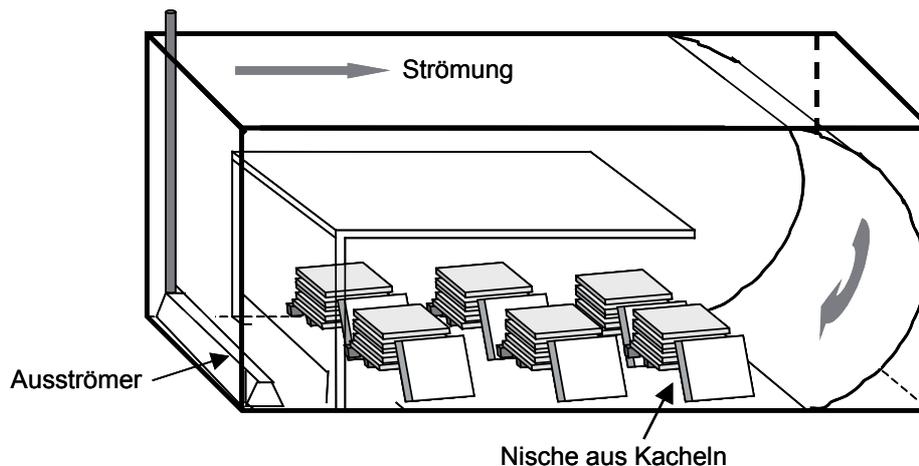


Abbildung 3-11 Versuchsbecken (nach Tikkanen *et al.* 1994); zur Durchführung des Darmentleerungsversuchs mit *P. conspersa* wurden sechs kleine Nischen aus Kacheln arrangiert.

Der Darmentleerungsversuch mit *R. fasciata* fand im Mai 2007 in sechs Aquarien statt, die nun aber mit je sechs kleinen zylindrischen grauen Kunststoffröhren (Volumen 100 cm^3 , $500 \mu\text{m}$ Gaze an beiden Enden) versehen wurden (Abbildung 3-12). Die Gaze schien ausreichend weit genug, um eine genügend große Strömung in den Röhren zu gewährleisten. Die Röhren wurden nebeneinander in der zirkulären Strömung positioniert, je drei am Boden und drei unter der Wasseroberfläche, um eine möglichst geringen Strömungsschatten zu haben. Sie dienten als Käfige für die Larven während des Experimentes, um einerseits eine räumliche Abgrenzung der Individuen zu erreichen und andererseits Kannibalismus und stressintensive Kämpfe untereinander auszuschließen. Auf

diese Weise konnten sechs Individuen annähernd gleicher Körperlänge ($17,3 \pm 1,6$ mm, MW \pm SD) pro Aquarium gehalten werden. Nach drei Tagen Hungerzeit wurden auch hier die Larven vereinzelt in Petrischalen mit Wasser gesetzt und der etwa gleichen Menge an handelsüblichen Chironomiden-Larven gefüttert. Nach etwa 1 h Fütterungsdauer kamen sechs Individuen als Startwert zur Fixierung in flüssigen Stickstoff, während die restlichen Tiere, die ihre Nahrung verzehrt hatten, zufällig in die Aquarien verteilt wurden. Nach 2, 4, 10, 16 und 24 h wurde je eine Larve pro Becken entnommen, so dass 5-6 parallele, unabhängige Stichproben gewonnen werden konnten. Die abiotischen Wasserbedingungen waren zwischen den Parallelen ähnlich und änderten sich kaum während der Versuchsdauer (Start: Temperatur: $10,6 \pm 0,9^\circ\text{C}$, pH: $7,6 \pm 0,06$, Leitfähigkeit: $663 \pm 8,7 \mu\text{S cm}^{-1}$; Ende: Temperatur: $9,5 \pm 0,3^\circ\text{C}$, pH: $8,5 \pm 0,01$, Leitfähigkeit: $666 \pm 9,6 \mu\text{S cm}^{-1}$; MW \pm SD, $N = 6$). Die Sauerstoffkonzentrationen befanden sich am Ende des Experimentes im Sättigungsbereich ($11,8 \pm 0,2 \text{ mg L}^{-1}$, $105,2 \pm 1,0 \%$; MW \pm SD, $N = 6$). Verglichen mit dem Experiment von *P. conspersa* wurden in diesem Versuch zehnfach höhere Strömungsgeschwindigkeiten eingestellt ($0,22 \pm 0,04 \text{ m s}^{-1}$, $N = 6$; gemessen jeweils hinter einem Käfig). Die Werte sind verglichen mit den im Freiland beobachteten Habitatbedingungen von *Rhyacophila* als relativ gering einzustufen (Scott 1958: $\sim 0,1$ - $1,0 \text{ m s}^{-1}$, Cèrèghino 2002: $0,3$ - $1,2 \text{ m s}^{-1}$). Es war aber nicht möglich bei den technischen Gegebenheiten höhere Strömungsgeschwindigkeiten ohne größere Turbulenzen in den Aquarien einzustellen. In anderen Aquariexperimenten wurden allerdings ähnliche Strömungen verwendet (Huhta *et al.* 1999: $0,15 \text{ m s}^{-1}$, Elliott 2005a: $0,07 \text{ m s}^{-1}$).

Abbildung 3-12 Versuchsbecken zur Durchführung des Darmentleerungsversuches mit *R. fasciata*; zur Separierung der Larven wurden Käfige eingebracht.



3.6.4 Qualitative und quantitative Bestimmung des Darminhaltes

Die Individuen aus den Freilandaufsammlungen und den Laborexperimenten wurden in ihrer Gesamtlänge und Kopfkapselbreite vermessen (GSZ Binokular, Carl Zeiss Jena, Germany). Danach wurde der Kopf entfernt und das Hinterende der Larve mit den Nachschiebern abgetrennt. Dabei konnte meist schon der Darm in seiner ganzen Länge mit herausgezogen werden. War dies nicht der Fall, erfolgte die Zerlegung des Körpers Segment für Segment bis der Darmschlauch vorsichtig entfernt werden konnte. Der Inhalt des Darmes wurde auf einem Objektträger in einem Wassertropfen ausgequetscht und der leere Darmschlauch sowie die restlichen Körperteile auf vorgewogene kleine Filterpapiere gelegt (Sartorius AG, 55 mm, zerteilt). Schließlich konnte der Darminhalt anhand der vorhandenen Sklerite der Beutetiere auf das niedrigst mögliche Taxon bestimmt werden. Dem folgte die Vermessung

der Sklerite in ihrer Länge und Breite. Pflanzen- und Detritusreste in den Därmen von *Hydropsyche*-Larven wurden notiert. Nach Beendigung der qualitativen Analyse wurde der Wassertropfen mit dem untersuchten Darminhalt mit einem vorgewogenen Stückchen Filterpapier aufgenommen. Nach der Gefrierdrying (24 h bei -57°C , Alpha 1-2, Martin Christ, Germany) und der Akklimatisierung der Proben bei trockenen und zugfreien Raumbedingungen bis zu einem konstant bleibenden Gewicht (etwa 60 min) konnten diese mit einer Mikropräzisionswaage (M3P Mikrowaage, Sartorius AG, Germany; Genauigkeit 0,001 mg) gewogen werden. Aus dem Verhältnis des Darminhaltsgewichtes zum Gesamtkörpergewicht (Körper plus Darminhalt) ließ sich der Darmfüllungsgrad ermitteln.

Mithilfe von potentiellen Funktionen wurden Regressionen zwischen den entsprechenden Körperteilen (Länge oder Breite) und der Trockenmasse des Gesamtkörpers der Beuteorganismen berechnet (Anhang A-1). Diese dienten als Grundlage für die Abschätzung des Beutegewichtes aus den im Darm der Räuber *R. fasciata* und *P. conspersa* vorhandenen Fragmenten. Aus den abgeschätzten Trockenmassen der Beuteorganismen konnten schließlich die Anteile der Beutetaxa an der Gesamtnahrung für jeden Untersuchungstermin ermittelt werden. Der Gewichtsanteil der terrestrischen Beute ergab sich aus einer Abschätzung der mittleren Trockenmassen der entsprechenden Gruppen, die in den Emergenzfallen zur Zeit der Probenahme gefangen wurden (Anhang A-2). Reste von Larven der Diptera (außer Chironomidae), die nur sehr selten in Darm der Räuber vorkamen, und Carapaxteile von *G. pulex* konnten nicht vermessen werden, so dass eine Berechnung anhand von Regressionen zwischen Körperteilen und Masse der Beute nicht sinnvoll erschien. Daher wurde eine mittlere Trockenmasse der Dipterenlarven und von *G. pulex* (beide bis 10 mm, gemittelt aus allen Untersuchungsmonaten) aus den Benthosproben für die Abschätzung des Beutegewichtes verwendet (Anhang A-3). Dies war möglich, weil diese Taxa in allen Monaten in ähnlichen Größen im Gewässer vorhanden waren. Die Länge von 10 mm wurde dabei als maximale Beutelänge definiert. Für die Beutetaxa Ostracoda und *Hydraena* spp. (Coleoptera) wurden mittlere individuelle Trockenmassen bestimmt (Anhang A-3).

Für die wichtigsten Beutetaxa von *R. fasciata* und *P. conspersa* (mit einem Anteil von mehr als 5 %) wurde der Selektivitätsindex D nach Ivlev (Jacobs 1974) berechnet, wonach der Biomasseanteil einer Beute in der Nahrung r mit dessen Biomasseanteil im Benthos p korrigiert wurde (Gl. 3-7). Eine negative Selektion der Beute wird durch $-1 \leq D < 0$ angezeigt, während bei einer positiven Selektion Werte von $0 < D \leq 1$ angenommen werden; $D = 0$ bedeutet keine Selektion.

$$D = \frac{r - p}{r + p - 2rp} \quad \text{Gl. 3-7}$$

3.6.5 Abschätzung der täglichen Konsumtionsrate

Die täglichen Konsumtionsraten wurden mithilfe der „Bootstrap“-Methode ermittelt (siehe Kap. 3.7), wobei mehrere 24 h-Probenahmen zusammengefasst in die Analyse gingen. Die Berechnung der individuellen täglichen Rate C_d [d^{-1}] der räuberischen Köcherfliegenlarven *R. fasciata* und *P. conspersa* erfolgte aus dem Darmfüllungsgrad DF über 24 h im Intervall von $t = 4$ h (siehe Kap. 3.6.2) und der im Labor bestimmten

Darmentleerungsrate ER nach der Methode von Elliott & Persson (1978) (Gl. 3-8). Die Rate wurde durch die Summe aller Zeitpunkte der 24 h-Beprobung aus der jeweiligen Differenz des Darmfüllungsgrades zum Zeitpunkt t (DF_i) und des vorangegangenen Zeitpunktes (DF_{i-1}) abgeschätzt.

$$C_d = \frac{ER \cdot t}{1 - e^{-ER \cdot t}} \sum_{i=1}^n (DF_i - DF_{i-1} e^{-ER \cdot t}) \quad \text{Gl. 3-8}$$

Die Entleerungsrate von *G. pulex* konnte aus den Freilanddaten zur Fraßaktivität (4 h-Intervalle) abgeschätzt werden, da die Abnahme des Darmfüllungsgrades stets über die Dauer von mehreren Zeitintervallen erfolgte. Dabei wurde die jeweils steilste Abnahme zwischen den Zeitpunkten der einzelnen Aktivitätskurven beider Untersuchungsstrecken bestimmt (Abbildung 3-13). Der Maximalwert DF_0 war demnach dem Startpunkt bei $t=0$ gleichzusetzen, während der Minimalwert DF_t dem Endpunkt der Abnahme nach $n \cdot 4h$ (n = Anzahl der Intervalle) entsprach. An diese Punkte wurde eine exponentielle Funktion unter der Annahme angepasst, dass die Abnahme des Darmfüllungsgrades ähnlich wie bei *R. fasciata* und *P. conspersa* erfolgte. Eine Bestimmung unter Laborbedingungen wurde nicht durchgeführt. Die tägliche Rate nach Gl. 3-8 wurde aus der Fraßaktivität aller drei Probenahmeterminale und der Verdauungsrate gebildet.

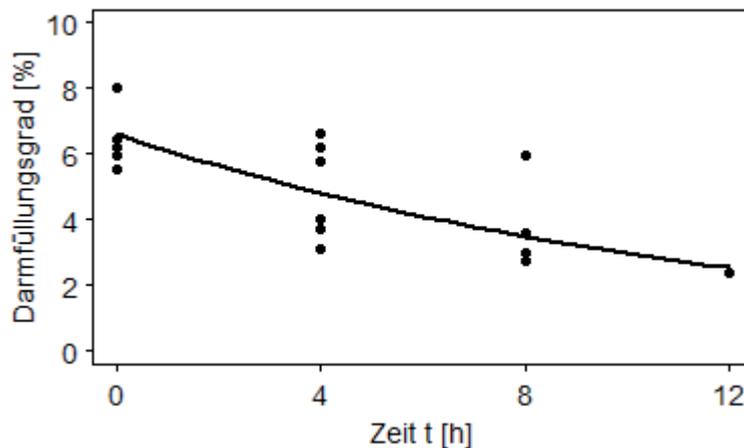


Abbildung 3-13 Exponentielle Abnahme des Darmfüllungsgrades DF [%] über die Zeit t [h] während der 24 h-Probenahmen: $DF = 6,613 \cdot e^{-0,0796 \cdot t}$ (Verdauungsrate $ER = 0,0796$; Daten logarithmisch transformiert, $r^2 = 0,58$, $N = 17$, $P < 0,001$).

3.7 Bestimmung des Gesamtfraßdruckes der Invertebraten

3.7.1 Berechnung der jährlichen Gesamtkonsumtion

Die jährliche Konsumtion C [$\text{mg TM m}^{-2} \text{a}^{-1}$] der untersuchten Räuber und omnivoren Arten konnte aus der täglichen Konsumtionsrate C_d (siehe Kap. 3.6.5) und der mittleren Biomasse (BM) aller untersuchten Monate eines Jahres abgeschätzt werden (Gl. 3-9). Die jährliche Gesamtkonsumtion ergab sich dann aus der Summe der Konsumtionen aller Räuber. Diese wurde der Konsumtion der Fische gegenübergestellt, die ebenfalls nach den Gl. 3-8 bis 3-9 berechnet wurden (siehe auch Kap. 3.5.4; S. Worischka, unveröff. Daten).

$$C = C_d \cdot BM \cdot 365d \quad \text{Gl. 3-9}$$

Für die Arten *R. fasciata*, *P. conspersa* und *G. pulex* konnten die täglichen Konsumtionsraten nach Gl. 3-8 errechnet werden. Für die hier nicht näher untersuchten Räuberarten (*D. gonocephala*, *I. grammatica*, *Hydropsyche* spp.) wurde eine mittlere Rate aus den Werten von *R. fasciata* und *G. pulex* bestimmt (Fischstrecke: $C_d = 0,109 \text{ d}^{-1}$; fischfreie Strecke: $C_d = 0,116 \text{ d}^{-1}$) und zur Abschätzung der Konsumtion verwendet. Die hohe tägliche Rate, die für *P. conspersa* geschätzt wurde, fand hierbei keine Berücksichtigung, um eine Überschätzung zu vermeiden.

Die jährliche Konsumtion der omnivoren Arten *G. pulex* und *Hydropsyche* spp. wurde zusätzlich mit den Anteilen ihrer tierischen Nahrung an der Gesamtnahrung (ermittelt mit ISO SOURCE) in den jeweiligen Untersuchungsstrecken und Jahreszeiten korrigiert. Dabei wurde der im Frühjahr ermittelte Nahrungsanteil auf das Winterhalbjahr (Dez – Mai) und der im Herbst ermittelte Anteil auf das Sommerhalbjahr (Jun – Nov) bezogen.

3.7.2 Bestimmung der Bedeutung von dichte- und verhaltensinduzierten Fischeffekten auf die Konsumtion

Die Effekte der Fische auf die Konsumtion der Invertebraten können entweder verhaltensbedingt sein, die Invertebraten reduzieren dabei ihre Fraßaktivität bei Anwesenheit der Fische, oder aber durch eine tatsächliche Dichteänderung der Invertebraten verursacht werden. Die Bedeutung der Änderungen in der Fraßaktivität sowie in der Biomasse für die Gesamtkonsumtion unter Fischeinfluss wurde beispielhaft für *R. fasciata* und *P. conspersa* abgeschätzt. Dazu wurden die dichte- und verhaltensinduzierten Effekte der benthivoren Fische in zwei hypothetischen Szenarien berechnet und diese dem tatsächlich gemessenen Fischeffekt gegenübergestellt. Der tatsächliche Fischeffekt ergab sich aus der Differenz der geschätzten Gesamtkonsumtion in der Fischstrecke und der fischfreien Strecke. In Szenario 1 wurden nur die dichteinduzierten Effekte berücksichtigt, wobei die Konsumtion in der Fischstrecke dem Produkt der Räuberbiomasse in der Fischstrecke und der täglichen Konsumtionsrate in der fischfreien Strecke entsprach. Szenario 2 berücksichtigte dagegen nur die verhaltensinduzierten Effekte, indem die Konsumtion in der Fischstrecke aus der Räuberbiomasse in der fischfreien Strecke und der täglichen Konsumtionsrate in der Fischstrecke berechnet wurde. Für beide Szenarien wurde schließlich ebenfalls die Differenz aus der jeweils hypothetischen Konsumtion in der Fischstrecke und der tatsächlichen Konsumtion in der fischfreien Strecke gebildet.

3.8 Statistische Analysen

Alle statistischen Tests wurden mit der Computersoftware R (Version 2.8, R Development Core Team 2006) durchgeführt. Alle Datensätze wurden zunächst auf ihre Normalverteilung (Shapiro-Wilk Normalitätstest) und Varianzhomogenität (Fligner-Killeen Test) überprüft. War eines der Kriterien nicht erfüllt, wurden die Daten transformiert ($y = y^2$; Tabelle 3-10). Mithilfe des Boxcox-Verfahrens wurde dafür die geeignete Transformation ermittelt (Crawley 2002). Mittelwerte wurden entweder mit dem Student's t-test (bei normalverteilten Daten), dem

Welch-Test (bei nicht varianzhomogenen Daten) oder dem Wilcoxon-Rangsummentest (bei nicht normalverteilten Daten) verglichen.

Für Varianzanalysen (ANOVA/ANCOVA) wurden stets lineare Modelle zwischen der Antwortvariablen y und den Faktoren definiert (Tabelle 3-10). Die notwendigen Voraussetzungen waren varianzhomogene Daten und normalverteilte Residuen (Crawley 2002). Für die Durchführung einer zweifaktoriellen ANOVA (Waldtest) mussten die Stichproben der zu vergleichenden Datensätze außerdem den selben Umfang haben (balanciertes Design). War dies nicht der Fall, wurde eine Modellselektion nach dem Likelihood-Kriterium durchgeführt (Johnson & Omland 2004, Hobbs & Hilborn 2006). Dabei wurde das vollständige lineare Modell, das alle untersuchten Faktoren und deren Interaktionen beinhaltet, durch das schrittweise Entfernen der Interaktion und Faktoren vereinfacht. Das einfachere Modell wurde jeweils mit dem nächstkomplexeren Modell mittels ANOVA verglichen. Ein signifikanter Unterschied zwischen den Modellen (bei $\alpha < 0,5$) bedeutete, dass der eliminierte Faktor oder die Interaktion für die Anpassung des Modells an die Daten unabdingbar war. Dieser Faktor oder Interaktion wurde dann als Erklärung für den Unterschied zwischen den Untersuchungsstrecken herangezogen.

Tabelle 3-10 Vollständige lineare Modelle und verwendete Transformationen (y') der Antwortvariablen y für die Varianz- und Covarianzanalysen (ANOVA/ANCOVA); Covariate sind *kursiv* angegeben.

Variable y	y'	Vollständiges lineares Modell
Biomasse	$\ln(y)$	Biomasse ~ Strecke * Gruppe
Adulte Körperlänge	$\ln(y)$	Körperlänge ~ Strecke * Sex
Eimasse (Trichoptera)	-	Eimasse ~ Strecke * <i>Körperlänge</i>
Eizahl (<i>G. pulex</i>)	-	Eizahl ~ Strecke * <i>Kopflänge</i>
Eivolumen (<i>G. pulex</i>)	$y^{-0,5}$	Eivolumen ~ Strecke * <i>Eistadium</i> * Datum
Ovariengewicht (<i>G. pulex</i>)	$y^{0,7}$	Ovariengewicht ~ Strecke * <i>Eistadium</i>
Emergenzdichte (Trichoptera)	$\ln(y + 0,0001)$	Emergenz ~ Strecke * Jahr
Emergenzmasse (Trichoptera)	$\ln(y + 0,0001)$	Emergenz ~ Strecke * Jahr
Körperlänge (Isotopenproben)	-	Körperlänge ~ Strecke * Jahreszeit
Isotopensignatur $\delta^{13}\text{C}/\delta^{15}\text{N}$	-	Signatur ~ Strecke * Jahreszeit

Die Nahrungszusammensetzung der untersuchten Räuberarten wurde in Abhängigkeit von den Untersuchungsstrecken und Monaten, definiert durch das lineare Modell $y \sim \text{Strecke} * \text{Monat}$, mit einem nicht-stratifizierten ADONIS-Randomisierungstest geprüft (1000 Permutationen). Dieser multivariate Varianztest ermöglichte es, mehrere Beutespektren verschiedener Monate miteinander zu vergleichen, nachdem deren Ähnlichkeit mit dem nichtmetrischen Bray-Curtis-Distanzmaß (untransformiert) bestimmt wurde.

Die Fehlerabschätzung der täglichen Konsumtionsrate erfolgte mit dem Bootstrap-Verfahren (Venables & Ripley 2003) durch Stratifizierung verschiedener Kombinationen aus Zeitpunkten und Untersuchungsstrecke (Fisch- und fischfreie Strecke). Diesen Kombinationen wurden die gemessenen Darmfüllungsgrade randomisiert zugeordnet (1000 Randomisierungen). Dafür wurden die tägliche Fraßaktivität von *R. fasciata* der zwei 24 h-

Beprobungen gemittelt (19.10.2005, 12.06.2006), während für *P. conspersa* nur ein 24 h-Termin zur Verfügung stand (12.06.2006). Für die Abschätzung der täglichen Konsumtionsrate von *G. pulex* wurden drei 24 h-Tagesgänge gemittelt (19.10.2005, 12.06.2006, 16.10.2006). Die Unterschiede zwischen den mittleren täglichen Raten beider Untersuchungsstrecken wurden mit einem Permutationstest (1000 Permutationen) verifiziert.

3.9 Diskussion der Methoden

3.9.1 Freilanduntersuchungen und Biomanipulationsstudien

Um die Struktur von Nahrungsnetzen, die Bedeutung einzelner Gilden und die Dynamik gesamter Populationen zu studieren, sind Untersuchungen im Freiland trotz der unvermeidlichen Nachteile von unerlässlicher Notwendigkeit. Bei der Durchführung von Freilandexperimenten zur Bestimmung ökologischer Prozesse ist jedoch immer zu berücksichtigen, dass die abiotischen und biotischen Umweltbedingungen ein hoch komplexes Netzwerk bilden (Petersen & Englund 2005). So ist die Prädation, die neben den Konkurrenzbeziehungen das wichtigste biotische Strukturmerkmal in einem Nahrungsnetz darstellt, in Fließgewässern stark abhängig von der Substrat- und Habitatkomplexität (Dahl & Greenberg 1996, 1997, Nyström & Pérez, 1998, Rosenfeld 2000a, Turnbull & Barmuta 2002), der Temperatur (Kishi *et al.* 2005), der räumlichen Skala (Englund & Cooper 2003, Bergström & Englund 2004) und von biotischen Interaktionen zwischen multiplen Räubern (Griffen & Williamson 2008) oder zwischen Räuber und Beute (Vance-Chalcraft & Soluk 2005). Daher werden sich bei Freilandexperimenten die meisten Umweltfaktoren der Kontrolle des Untersuchenden entziehen und eine entgeltliche Bewertung eines bestimmten Einflusses schwierig machen. Im Gegensatz dazu stellen Laborversuche und Mesokosmosexperimente eine wichtige Methode in der Ökologie dar, um den Einfluss einzelner Faktoren auf Individuenebene oder spezielle ökologische Erkenntnisse unter exakt kontrollierbaren Bedingungen zu überprüfen (Carpenter 1996). Der große Vorteil dabei ist die Möglichkeit, replizierte experimentelle Einheiten und damit gesicherte statistische Analysen der Ergebnisse durchzuführen. Allerdings sind diese Erkenntnisse oft schwer auf natürliche Ökosysteme übertragbar (Carpenter 1996, Schindler 1998, Petersen & Hastings 2001, Petersen & Englund 2005), besonders unter Betrachtung populationsdynamischer Aspekte innerhalb der Komplexität des Nahrungsnetzes in Raum, Zeit und Diversität. So scheint doch das räumliche und zeitliche Ausmaß ökologischer Prozesse oft zu groß zu sein, um sie in vergleichbaren künstlichen Experimenten zu untersuchen (Carpenter 1996, Benndorf *et al.* 2002).

Um auch im Freiland zeitlich und räumlich replizierte Untersuchungen von Fließgewässernahrungsnetzen unter dem Einfluss von Fischen durchzuführen, wären dennoch verschiedene Methoden möglich. Ein großer Nachteil ist dabei in jedem Fall ein hoher Arbeitsaufwand über eine relativ lange Zeitperiode. Außerdem wäre beispielsweise bei parallelen Untersuchungen mehrerer Gewässer eine hohe Variabilität der Umweltfaktoren und Besiedlung vorhanden (Schindler 1998, Entekin *et al.* 2007, Schmidt *et al.* 2008). Eine nahezu ideale Herangehensweise stellt der Vorher-Nachher-Ansatz (BACI, Stewart-Oaten *et al.* 1986) dar, bei dem der Einfluss von Fischen in zwei möglichst ähnlichen Gewässern geprüft werden kann. Dabei ist die Durchführung verschiedener Phasen notwendig, die in Fließgewässern aufgrund langer Entwicklungsperioden der Organismen, in der Regel einige

Monate bis Jahre, sehr zeitaufwendig sind. Bei einem BACI-Ansatz ist in der ersten Phase ein Vergleich zweier Bäche unter ähnlich eingestellten Manipulationsbedingungen (z.B. gleicher Fischbesatz) notwendig, um in einer zweiten Phase eine unterschiedliche Steuerung beider Gewässer vorzunehmen. In der ersten Phase wird die natürlich vorhandene Variabilität zwischen den Gewässern analysiert. Die Differenz wird anschließend mit der Differenz zwischen den Gewässern in der zweiten Phase verglichen. Ändert sich die Differenz signifikant gegenüber der ersten Phase, wird von einem Einfluss des Steuerfaktors (z.B. Fische) ausgegangen (Carpenter *et al.* 1989). Erst eine anschließende Kausalitätsprüfung durch erneute Gleichsteuerung der Gewässer lässt dann aber eine gesicherte Aussage über den tatsächlichen Grund der Veränderungen zu. Dieses experimentelle Design ist aufgrund seiner außerordentlich langen Dauer (mindestens 5 Jahre) in der hier zeitlich beschränkten Studie nicht möglich gewesen. Somit blieb die Untersuchung zweier Bachabschnitte (mit und ohne Fisch) des selben Gewässers innerhalb einer relativ geringen räumlichen Distanz. Dies führte zwar zu Problemen in der statistischen Auswertung aufgrund der fehlenden räumlichen Replikation, bot jedoch auch eine Reihe von Vorteilen. So zeigten die beiden Untersuchungsstrecken nur extrem geringe faunistische Unterschiede und auch die abiotischen Umweltfaktoren glichen sich weitestgehend. Die hier durchgeführte vergleichende Analyse der Emergenz und der Nahrungsnetze mittels stabiler Isotope wurde erst durch diese Ähnlichkeit der Bachabschnitte möglich.

Obwohl unerwünschte Randeffekte und Artefakte nicht generell auszuschließen waren, wurde durch das verwendete experimentelle Design versucht, diese Einflüsse zu minimieren. Der Aufbau beider Untersuchungsstrecken fand daher in stromabwärtsgerichteter Abfolge, oberhalb mit einer fisch- und kairomonfreien Strecke und einer unterhalb gelegenen Fischstrecke, statt. Eine Trennung der Strecken durch eine 200 m lange Pufferzone minimierte die Wahrscheinlichkeit eines direkten Austausches zwischen der Makroinvertebratenfauna deutlich. Dabei waren 200 m eine zu lange Fließstrecke für die Invertebraten, um diese innerhalb kurzer Zeit zu überwinden und von der fischfreien Strecke in die Fischstrecke einzudriften. Aus der Literatur ist bekannt, dass die Organismen nur relativ kurze Distanzen von maximal wenigen Metern pro Tag driften (Holomuzki & Van Loan 2002, Elliott 2002b, 2003). Somit konnte davon ausgegangen werden, dass abwärtsdriftende Organismen vor einer Analyse genügend an die neue Umgebung konditioniert waren, um mit möglichen Verhaltensänderungen zu reagieren. Dies wird ebenso für die Aufwärtswanderung von Organismen angenommen, da diese geringer als die Abwärtswanderung ist (Holomuzki & Van Loan 2002: geringe Distanzen; Holomuzki & Hoyle 1990: geringe Aktivität).

Aufgrund einer hohen zeitlichen Variabilität der Fischdichte im Untersuchungszeitraum musste ein relativ inhomogener Fischeinfluss auf die Makroinvertebraten in Kauf genommen werden. Diese Variabilität wurde größtenteils durch nicht zu verhindernde Fischverluste während starker Hochwasserereignisse (Ausspülen der Fische über die Absperrgitter), durch extreme Winter- oder Sommertemperaturen und durch Fraß der Fischreiher (insbesondere der in Pools lebenden Fischschulen) verursacht. Die Entnahme von Fischen aus experimentellen Gründen zur Analyse ihrer Nahrung und Aktivität war dagegen in geringerem Maße für die Schwankung der Bestände verantwortlich. Die Fischverluste wurden meist zeitverzögert durch zweimaligen Besatz pro Jahr ausgeglichen, was zeitweise zu sehr hohen Fischdichten führte. Letztendlich wurde mit einer zeitgewichteten mittleren Gesamtfischdichte von etwa $0,47 \text{ Ind m}^{-2}$ und einer ebenso zeitgewichteten mittleren

Biomasse von $3,52 \text{ g m}^{-2}$ über den gesamten zweijährigen Untersuchungszeitraum ein sehr gut mit natürlichen Gewässern vergleichbarer Fischbestand erreicht. Natürliche Dichten kleiner benthivorer Fischarten wurden in Europa und Nordamerika mit bis zu einem Fisch m^{-1} dokumentiert (Santoul *et al.* 2005: bis zu $0,76 \text{ B. barbatula m}^{-2}$; Fairchild & Holomuzki 2005: $0,3\text{-}1 \text{ Cottus gobio m}^{-2}$; Erös *et al.* 2003: $0,21\text{-}0,95 \text{ B. barbatula m}^{-2}$, $0,0\text{-}0,14 \text{ Gobio gobio m}^{-2}$; Huhta *et al.* 2000: $0,5\text{-}0,8 \text{ Cottus gobio m}^{-2}$, Schwoerbel 1994: $0,29 \text{ Cottus gobio m}^{-2}$ bzw. $2,8 \text{ g m}^{-2}$). Verglichen mit kleinskaligen Experimenten war die Fischdichte im Untersuchungszeitraum allerdings relativ niedrig (Dahl 1998b: $1,3 \text{ Salmo trutta m}^{-2}$; Anderson *et al.* 1986: $2,5 \text{ Cottus gobio m}^{-2}$). Da die Intensität der Fischprädation von der Temperatur abhängt (Kishi *et al.* 2005), war ein geringerer Fraßdruck bei niedrigen Temperaturen im Herbst und Winter zu erwarten. In Enclosureexperimenten wurde festgestellt, dass sowohl die Fischdichte als auch die Fischarten die Stärke der letalen Einflüsse auf ihre Beute bestimmen kann (Dahl 1998a, b, Rosenfeld 2000b, Ruetz III. *et al.* 2004). Deshalb könnten letale Effekte zeitweise schwach geblieben sein und eine hohe zeitlich variable Mortalität der Beutepopulationen hervorgerufen haben. Solche Effekte können dennoch nachgewiesen werden, da sie eher langfristig als sogenannter Nettoeffekt auf die Population (z.B. Fortpflanzung) wirken. Die Auswahl zweier kleiner benthivorer Fischarten, Gründling und Bachschmerle, als natürliche Bewohner einheimischer Fließgewässer erwies sich aufgrund ihrer unterschiedlichen Nahrungsspektren und bevorzugten Habitate für das Experiment als sehr effektiv. Außerdem war ein größerer Effekt von benthivoren Fischen auf das gesamte Nahrungsnetz in Bächen zu erwarten, wogegen der Einfluss von driffressenden Fischarten (z.B. Bachforellen) nur auf bestimmte aktiv driftende Arten wirkt und als relativ schwach einzuschätzen gewesen wäre (Dahl & Greenberg 1996, Dahl 1998a).

3.9.2 Stabile Isotopenanalysen

Die analysierten invertebraten Organismen und pflanzlichen Substrate konnten aufgrund des hohen Messaufwandes nur ein Ausschnitt aus dem Nahrungsnetz des Gauernitzbaches darstellen. Es wurde darauf geachtet, aus jeder Gilde wichtige und aspektbildende Taxa zu untersuchen. Die Probenahmen der potentiellen Nahrungsquellen der omnivoren Arten (Primärkonsumenten und –produzenten bzw. Detritus) fanden teilweise zu unterschiedlichen Zeitpunkten und nicht konsistent in beiden Untersuchungsstrecken statt. Während Laub im Herbst und Periphyton im Frühjahr 2006 nur in der fischfreien Strecke beprobt wurde, wurde FPOM nur im Frühjahr des darauffolgenden Jahres in beiden Strecken entnommen. Diese inkonsistente Probenahme kann zu Problemen bei der Auswertung führen, wenn man berücksichtigt, dass einige Ernährungstypen oder Kohlenstoffquellen eine orts- und zeitabhängige Isotopensignatur zeigen können (Rounick *et al.* 1982, Finlay 2001, Grey *et al.* 2004). Dabei scheinen die Signaturen autochthoner Kohlenstoffquellen und deren Nutzer eine stärkere Abhängigkeit zu zeigen als allochthon basierte Nahrungsnetzkomponenten. So fand Finlay (2001) beispielsweise eine starke probestellenspezifische Abhängigkeit der Kohlenstoffsignatur aquatischer Algen oder Weidegänger im Einzugsgebiet, wohingegen die Kohlenstoffsignaturen der Zerkleinerer und deren terrestrischer Nahrung (CPOM, FPOM) räumlich unabhängig waren. Ebenso können die Signaturen von Periphyton bei unterschiedlichen Strömungen und Lichtintensitäten (McLoad & Barton 1998, Finley *et al.* 1999, Trudeau & Rasmussen 2003) oder saisonal bedingt (Yam & Dudgeon 2005) variieren. Dagegen fanden Finlay *et al.* (1999), dass benthische Algen in beschatteten kleineren

Fließgewässern mit hoher Strömung vermutlich weniger variabel sind. Jahreszeitlich bedingte Unterschiede in den Isotopensignaturen der Weidegänger wurden nicht gemessen, da eine Beprobung nur im Frühjahr während der höchsten Biomassen stattfand. Vergleichsproben von Periphyton für den Herbst stammten aus dem Folgejahr nach der Beprobung der Konsumenten, so dass eine entgeltliche Abschätzung ihrer Bedeutung schwierig war. Nichtsdestotrotz wurden sie für die trophischen Analysen herangezogen, wobei sie aber aufgrund einiger Indizien als Nahrung im Herbst kaum eine Rolle zu spielen schienen. Zudem waren die wichtigsten Weidegänger in dieser Zeit nur in geringer Biomasse vorhanden. Um zeitlich bedingte Fehlerquellen bei der Analyse der trophischen Beziehungen so weit wie möglich zu vermeiden, wurden ausschließlich die Invertebraten innerhalb einer Jahreszeit verglichen. Dagegen mussten meist nur einmalig gemessene Kohlenstoffquellen (FPOM, Laub) in die Analysen beider Jahreszeiten einbezogen werden. Dabei ist eine saisonbedingte Variabilität für Falllaub nicht zu erwarten gewesen, wohingegen die Beschaffenheit und damit die Kohlenstoffsignaturen von FPOM durchaus variieren können (Yam & Dudgeon 2005). Winterbourn *et al.* (1984) dokumentierten dagegen keine stromaufwärts bedingte Variabilität der Signaturen von FPOM oder verschiedener Detrituskonsumenten innerhalb eines Einzugsgebietes. Unterschiede in den Isotopensignaturen zwischen den Kohlenstoffquellen und Organismen aus der Fischstrecke und der fischfreien Strecke aufgrund von ortsspezifischen Umweltbedingungen wurden anfangs ausgeschlossen, da beide Strecken durch das gleiche Einzugsgebiet innerhalb einer maximalen Distanz von 1000 m beeinflusst waren. Anhand der Daten zeigte sich allerdings später, dass im Spätsommer 2007 gemessene Vergleichswerte von Periphyton sich zwischen den Strecken unterschieden (ANOVA; $\delta^{13}\text{C}$: $P = 0,004$, $\delta^{15}\text{N}$: $P = 0,008$). Auch eine deutliche ortsabhängige Variabilität im $\delta^{13}\text{C}$ der fädigen Algen wurde gefunden (ANOVA; $\delta^{13}\text{C}$: $P < 0,001$, $\delta^{15}\text{N}$: $P = 0,15$). Anders als die autochthonen Kohlenstoffquellen unterschieden sich die Signaturen der Weidegänger nicht deutlich zwischen den Untersuchungsstrecken (ANOVA; $\delta^{13}\text{C}$: $P = 0,32$, $\delta^{15}\text{N}$: $P = 0,06$). Außerdem schienen autochthone Kohlenstoffquellen als Nahrung der untersuchten omnivoren Taxa nur eine sehr geringe Rolle zu spielen. Dagegen hätten die gemessenen Unterschiede in der $\delta^{15}\text{N}$ -Signatur des anteilmäßig stark assimilierten FPOM zwischen den Untersuchungsstrecken (ANOVA; $\delta^{13}\text{C}$: $P = 0,99$, $\delta^{15}\text{N}$: $P = 0,01$) eher problematisch für die Auswertung sein können. Dies war aber nicht der Fall, da sich die untersuchten Omnivoren der Strecken ausschließlich in den Kohlenstoffsignaturen, nicht im $\delta^{15}\text{N}$ unterschieden. Die $\delta^{15}\text{N}$ -Variabilität des FPOM war also nicht in den Konsumenten nachweisbar und sollte demnach nur einen geringen Einfluss auf deren Nahrungszusammensetzung ausgeübt haben. Trotzdem schien die Bildung eines räumlichen Mittelwertes der Isotopensignaturen der Primärkonsumenten und Kohlenstoffquellen für die Berechnung der Nahrungsanteile der Omnivoren die beste Lösung für dieses Probenahmeraster zu sein.

Da zwischen den einzelnen Geweben der Organismen natürlicherweise Unterschiede in der Isotopenzusammensetzung bestehen, werden bei größeren Organismen gewöhnlich bestimmte Körpergewebe getrennt analysiert (DeNiro & Epstein 1978, 1981). Bei der Analyse von invertebraten Tieren scheint dagegen eine Verwendung des gesamten Körpergewebes sinnvoller, weil diese Organismen einfach zu klein für eine Auftrennung der Gewebe sind (DeNiro & Epstein 1978, Ponsard & Arditi 2000, Lancaster & Waldron 2001). Da die Kohlenstoffsignaturen auch vom Fett- und Proteingehalt eines Organismus abhängen

(Lancaster & Waldron 2001, Stenroth *et al.* 2006, Post *et al.* 2007), können Fette und Proteine durch Waschverfahren entfernt werden (DeNiro & Epstein 1978). Dies hat allerdings auch eine erhebliche Reduktion der nutzbaren Biomasse und Veränderungen der Stickstoffsignaturen zur Folge (Bunn *et al.* 1995). Aus diesen Gründen wurde auf eine solche Probenaufbereitung verzichtet. Demzufolge spiegelt aber die Variabilität des Messwertes neben den Unterschieden durch unterschiedliche Ressourcennutzung auch spezifische individuelle Unterschiede aufgrund physiologischer Ernährungszustände wieder. Um die Variabilität der Isotopensignaturen aufgrund ontogenetischer Nischenwechsel während der Entwicklung zu minimieren (Branstrator *et al.* 2000, Lancaster & Waldron 2001, Limén *et al.* 2005), wurde dagegen darauf geachtet, möglichst Individuen gleicher Größe zu sammeln. Die vorherige Entfernung der Därme stellte die ausschließliche Messung der assimilierten Nahrung sicher und verhinderte eine Verfälschung der Messwerte durch den Mageninhalt (Feuchtmayr & Grey 2003). Dabei ist die Entfernung des Darmes nachweislich wichtiger für die Räuber und weniger für die Primärkonsumenten (Jardine *et al.* 2005).

Da die Isotopenfraktionierung für die analysierten Omnivoren nicht im Labor bestimmt wurde und diese außerdem unterschiedlich für einzelne Nahrungsressourcen sein kann, sind die Fraktionierungswerte $\Delta^{13}\text{C}$ und $\Delta^{15}\text{N}$ mit einiger Unsicherheit belegt. Eine Über- oder Unterschätzung hätte Auswirkungen auf die Berechnung der trophischen Positionen und der Nahrungsanteile mit dem Mischungsmodell (McCutchan *et al.* 2003). Ein $\Delta^{13}\text{C}$ von 1,3 ‰ ist relativ hoch, schien aber realistisch, da dieser Wert mithilfe der Methode nach Caut *et al.* (2009) bestätigt werden konnte (siehe Kap. 3.4.3). Durch eine Unterschätzung des nach Caut *et al.* (2009) berechneten $\Delta^{15}\text{N}$ von 3,0 ‰ durch den *a priori* festgelegten Wert von 2,2 ‰ (siehe Kap. 3.4.3) würden die trophischen Positionen nur um eine Differenz von etwa 0,1-0,3 ‰ überschätzt werden, was immer noch innerhalb der Standardabweichung der errechneten Werte läge (siehe Kap. 4.1). Durch den Vergleich der Differenzen zwischen den Signaturen der trophischen Ebenen (durchschnittlich 2,3 ‰) konnte außerdem der hier verwendete $\Delta^{15}\text{N}$ -Wert als realistisch angesehen werden.

Isotopenanalysen mit qualitativen Untersuchungen zu kombinieren stellt in jedem Fall die beste Methode dar, um wahrscheinliche Ressourcen der Konsumenten zu identifizieren (Mihuc & Toetz 1993, Jardine *et al.* 2005). Die Auswahl möglicher Nahrungsquellen für die Larven von *Hydropsyche* spp., basierend auf den qualitativen Darminhaltsanalysen von Individuen aus dem Gauernitzbach vom April und Oktober 2006, konnte relativ sicher vorgenommen werden. Damit erschien auch eine weitere Prüfung anhand der euklidischen Abstände zwischen Nahrung und Konsument nicht notwendig. Wesentlich komplexer und unsicherer gestaltete sich dagegen die Identifizierung wahrscheinlicher Nahrungsressourcen von *G. pulex*. Da qualitative Darminhaltsanalysen zwar prinzipiell möglich sind (Felten *et al.* 2008), aber bezüglich der Bestimmung tierischer Bestandteile eher zweifelhaft erschienen (eigene Beobachtung), wurde hierbei für die erste Auswahl auf umfangreiche Literaturquellen zurückgegriffen. Dies war weniger schwierig für pflanzliche Nahrung, da das Ernährungsverhalten von *G. pulex* diesbezüglich bisher sehr gut untersucht wurde. So stellen Detritus (grobes und feines partikuläres organisches Material), Algen und Aufwuchs einen großen Anteil der Nahrung verschiedener *Gammarus*-Arten dar, wobei diese meist sogar als die ausschließlichen Ressourcen betrachtet wurden (Friberg & Jacobsen 1994, DeLange *et al.* 2005, Limén *et al.* 2005). Dieser Befund schien jedoch fragwürdig, da nicht zuletzt eigene Beobachtungen zu der Erkenntnis führten, dass sich große Individuen von

G. pulex sehr aggressiv gegenüber anderen Invertebraten verhalten und diese durchaus als leichte Beute betrachten. Dabei ernährten sich die Tiere meist von den Weichteilen ihrer Beute, v.a. nicht sklerotisierte Abdomenabschnitte, wobei sie diese in den Beinzangen festhielten. Vermutlich stellt diese Methode aufgrund ihrer zerkleinernden Mundwerkzeuge den einfachsten Weg dar, an die proteinreiche Nahrung zu gelangen. Voraussetzung für das räuberische Verhalten schien eine geringe räumliche Distanz zur Beute, aber auch deren geringe Aktivität und Mangel an Versteckmöglichkeiten zu sein. Eigene Vorversuche im Labor mit *G. pulex* aus dem Gauernitzbach bei verschiedenem Nahrungsangebot (Falllaub und Chironomidenlarven) zeigten, dass die Tiere zu etwa einem Viertel die angebotenen Chironomiden aktiv ingestierten. Bei anschließenden Magenanalysen wurden allerdings keine Sklerite der Chironomidenköpfe gefunden. Dies lässt vermuten, dass tierische Nahrung bei mikroskopischen Analysen unterschätzt oder gar übersehen wird. Bei erhöhter Mobilität von *G. pulex* während der Tageszeit waren sie zudem räuberischer als während den weniger aktiven Nachtstunden. Ähnliche Ergebnisse zeigten Experimente von Kelly *et al.* (2002a), in denen *G. pulex* die Larven von *Baetis* spp. als Nahrung eindeutig vor dem angebotenen Falllaub präferierten. Ebenfalls wird ein starkes kannibalistisches Verhalten beschrieben (MacNeil *et al.* 1997, McGrath *et al.* 2003), wobei *Gammarus* genauso seine eigenen Häutungsprodukte, andere Artgenossen oder deren Aas nutzen könnte. Schließlich ist auch bekannt, dass Gammariden Fische attackieren (MacNeil *et al.* 1997). Obwohl Fische hier nicht analysiert wurden, sollten sie allerdings aufgrund ihrer gewöhnlich sehr viel höheren Signaturen (Vander Zanden & Rasmussen 1999) keine Rolle gespielt haben. Somit waren verschiedene tierische Nahrungsquellen für die vorliegende Analyse denkbar, die anhand der euklidischen Abstände ihrer Signaturen zum Konsumenten überprüft wurden. Danach kristallisierten sich fünf sehr wahrscheinliche Ressourcen heraus, die eine gute Übereinstimmung zu den Literaturquellen zeigten. Ob dies letztendlich die einzigen Nahrungsquellen darstellten oder weitere nicht gemessene und vielleicht ähnliche Isotopensignaturen aufweisende Ressourcen eine Rolle spielen könnten, kann hier nicht beantwortet werden. Auch die Annahme, dass Artgenossen eine wichtige Nahrung darstellen, ließ die Möglichkeit zu, dass dabei teilweise oder sogar ausschließlich Aas oder Häutungsprodukte ingestiert wurden. Aufgrund ähnlicher Signaturen von frisch gestorbenen und lebenden Organismen (B. Wissel, EQAL, University of Regina, persönliche Mitteilung), war dies durch die Isotopenanalyse nicht auftrennbar.

Da die Isotopensignaturen beider untersuchter Konsumenten (*Hydropsyche* spp. und *G. pulex*) mindestens auf der Grenze des Polygons der über die euklidischen Abstände verbundenen Ressourcen lagen, war eine Berechnung der Nahrungsanteile mit ISO-SOURCE möglich (Phillips & Gregg 2003). Dabei können die Eingangsparameter „Schrittweite der Anteile“ und „Toleranzbereich“ die Verteilung der Ressourcen beeinflussen (Phillips & Gregg 2003). Diese wurden daher so gering wie möglich gewählt und waren nach Phillips & Gregg (2003) optimal, um präzise Ergebnisse zu erhalten. Bei der Auswertung muss zusätzlich berücksichtigt werden, dass mit dem dualen Mischungsmodell selten genutzte Ressourcen überschätzt, während häufig genutzte Ressourcen unterschätzt werden können (Phillips & Gregg 2001). Außerdem wird bei dieser Methode vorausgesetzt, dass die Stickstoff- und Kohlenstoffisotope aus allen Ressourcen im Gewebe des Konsumenten vollständig gleichverteilt sind (Phillips & Koch 2002). Mit dem Modell hätte keine Berechnung durchgeführt werden können, wenn eine wichtige Nahrungsquelle der Konsumenten nicht gemessen worden wäre oder eine extreme Verschätzung der Ressourcenfraktionierung

stattgefunden hätte (Ben-David & Schell 2001, Phillips & Koch 2002). Damit wären die Konsumenten außerhalb des Polygons zu finden gewesen. Dies lieferte schließlich einen weiteren Hinweis dafür, dass die verschiedenen Annahmen bezüglich möglicher Nahrungsquellen und der Isotopenfraktionierung realistisch und wahrscheinlich waren.

3.9.3 Populationsdynamische Untersuchungen

Die monatliche Durchführung der Benthosprobenahmen und die wöchentliche Überprüfung der Emergenzfallen stellten sicher, dass die Arten und deren Populationsdynamik ausreichend erfasst werden konnte. Eine zeitlich höher aufgelöste Beprobung hätte nicht nur zu einer aufwendigeren Bearbeitung geführt, sondern vermutlich die Genauigkeit der Ergebnisse nur gering verbessert. Auch die Heterogenität zwischen den Habitaten innerhalb eines Bachabschnittes schien mit der Wahl von jeweils sechs Benthosproben und drei Emergenzproben gut erfasst. Letztlich führt dies immer zu unvermeidbaren starken Schwankungen zwischen den Stichproben eines Probenahmezeitpunktes, was den Nachweis von Unterschieden zwischen den Untersuchungsstrecken schwierig machen kann. Zudem bedeutet die Aufnahme mehrerer Stichproben innerhalb eines Gewässerabschnittes auch nur eine Aufnahme von Pseudoreplikaten, wodurch statistische Analysen nur unter Vorbehalt möglich sind. Obwohl die Effizienz der Benthosbeprobung nur beschränkt ist, da mit dem Surber Sampler nie alle Organismen gefangen werden (Schwoerbel 1966), war diese Methode das Mittel der Wahl. Der Probenahmefehler wurde deutlich reduziert, indem die Bearbeitung meist durch die selbe Person stattfand und das Substrat einige Minuten mehrmals mit der fließenden Welle aufgewühlt und abgewaschen wurde, um die daran haftenden Tiere zum größten Teil in das Netz zu spülen. Es zeigte sich aber, dass vermutlich die Abundanz der Köcherfliege *P. conspersa* gegenüber den anderen Arten eher unterschätzt wurde, da die Tiere ihre Netze häufig in seichten, strömungsberuhigten Randbereichen bauen, wo sie mit dem Surber Sampler nicht erfasst werden konnten. Ein Vergleich zwischen den Untersuchungsstrecken sollte aber ausreichend möglich gewesen sein, wohingegen der Fraßdruck der Fische auf die Produktion von *P. conspersa* vermutlich überschätzt wurde.

Mit der Erfassung der Gesamtmenge der schlüpfenden Insekten eines Gewässerabschnittes pro Jahr (Emergenz) konnte der Überschuss und damit die Nettoproduktion des Gewässers repräsentativ erfasst (Illies 1971) und letztlich eine gesicherte Aussage über die Fortpflanzungsfähigkeit der Populationen getroffen werden. Aufgrund der ständigen Abwärtsdrift und der Kompensationsflüge der merolimnischen Lebensgemeinschaft kann man davon ausgehen, dass die in der Falle gefangenen Insekten sich zwar nicht direkt an der Messstelle entwickelt haben, aber als solche betrachtet werden können (Illies 1983). Dabei wurde ein etwa 30-50 m oberhalb der Fallen befindlicher Abschnitt beprobt (Illies 1983), wobei große Schwankungen im Substrat auch zu einer großen Variabilität zwischen den Fallen führten. Damit schien es unwichtig, über welchem Habitat oder Substrat die Fallen positioniert wurden, viel wichtiger war es demnach, die Fallen in ausreichendem Abstand voneinander aufzubauen. Dabei konnte eine gegenseitige Beeinflussung trotzdem nicht ausgeschlossen werden. Ideal wäre eine Positionierung nebeneinander gewesen, was aber aufgrund der geringen Bachbreite nicht möglich war. Der verwendete Emergenzfallentyp „week“ ist für wöchentliche Beprobungen gut geeignet und fängt nicht nur

selektiv bestimmte Insektengruppen (LeSage & Harrison 1979). Ein generelles und bekanntes Problem dabei ist trotzdem die Unterschätzung der Plecopteren-Fauna, da adulte Steinfliegen aufgrund ihrer schlechten Flugfähigkeiten nicht in der fließenden Welle schlüpfen wie Trichoptera, sondern meist krabbelnd die Ufervegetation oder Steine aufsuchen (Hynes 1976). Dies führte dazu, dass die Adulten der einzigen räuberischen Plecopteren-Art im Gauernitzbach, *Isoperla grammatica*, nicht ausreichend nachgewiesen werden konnten und somit eine Ermittlung des Fortpflanzungserfolges unmöglich war. Die räuberischen Trichopteren schienen dagegen für eine Analyse der Populationsfitness repräsentativ erfasst worden zu sein, da diese Gruppe nach Williams (1982) deutlich dominant in Emergenzfallen gefangen wird und etwa 90 % der Insekten während der Abdrift emergieren. Dabei könnten wenige Individuen zufällig nach der Eiablage anstatt während des Schlüpfens gefangen worden sein (Malicky 1976).

Zur Bestimmung der individuellen Fitness der Trichoptera wurden die Eipakete der Weibchen gründlich vom restlichen Körpergewebe entfernt. Da die Weibchen ihre Eier nach und nach an verschiedenen Stellen ablegen (Malicky 1976), war nicht immer auszuschließen, dass einzelne Tiere während der Eiablage gefangen wurden. Manche Individuen hatten daher sehr prall gefüllte Abdomen und schienen direkt geschlüpft, andere hatten weniger ausgeprägte Eipakete. Ob dieser Unterschied in der bereits begonnenen Eiablage oder einfach in der individuellen Variabilität der Fitness begründet war, konnte dabei nicht festgestellt werden. Deshalb wurden alle Eipakete für die Fitnessberechnung verwendet und eine höhere Varianz wurde dabei in Kauf genommen. Die Weibchen ohne Eipakete im Abdomen wurden aus der Fitnessanalyse ausgeschlossen. Da die Eier in den weiblichen Trichopteren sehr stark verklumpt und schwer voneinander trennbar waren, war es nur möglich die Eier im Paket ohne vorherige Zählung der Eier zu wiegen. Die individuelle Fitness, die gewöhnlich durch die Anzahl der möglichen Nachkommen über die Fekundität definiert wird (Wissinger *et al.* 2004, Jannot *et al.* 2007), wurde demnach durch die Gesamtmasse der Eier beschrieben (siehe auch Greig & McIntosh 2008) und vorausgesetzt, dass mögliche Unterschiede in der mittleren Größe oder im Volumen der Eier vernachlässigbar gering waren.

3.9.4 Untersuchungen zum Ernährungsverhalten

Während der 24 h-Beprobung zur Fraßaktivität wurden die Individuen nicht zufällig, sondern die möglichst größten ausgewählt, um eine größenabhängige Variabilität im Darmfüllungsgrad zu vermeiden. Dies gelang leider aufgrund der Tatsache, dass verschiedene Bearbeiter die Aufsammlungen vornahmen, nicht konsistent. Es hatte aber keinen Einfluss auf die Fraßaktivität der Köcherfliegenlarven, da sich kein Zusammenhang zwischen dem relativen Darmfüllungsgrad und der Körperlänge zeigte (*R. fasciata*: $r^2 = 0,006$, $P = 0,33$; *P. conspersa*: $r^2 = 0,004$, $P = 0,58$). Es gab dagegen eine Abhängigkeit der Darmfüllung von der Kopflänge von *G. pulex* ($r^2 = 0,029$, $P = 0,002$), was zur Verwischung schwacher Fischeffekte geführt haben könnte. Weniger problematisch erschienen mögliche Größenunterschiede der Köcherfliegenlarven für qualitative Darminhaltsuntersuchungen, da eine umfassende Analyse der Beutespektren vorgenommen werden sollte. Die Nahrung kann sowohl vom Larvenstadium (Elliott 2005a, b, Céréghino 2002, Basaguren *et al.* 2002) als auch die Beutegröße von der Größe des invertierten Räubers (Allan *et al.* 1987)

abhängen. Auch ein ontogenetischer Wechsel in der Nahrung von einem omnivor geprägten zu einem karnivoren Ernährungsverhalten älterer Stadien wäre denkbar (Céréghino 2002). Mit der Aufsammlung von ausschließlich 4. und 5. Larvenstadien von *P. conspersa* (Kopfkapselbreite: 1,2-2,7 mm; Hildrew & Townsend 1976) und 3. und 4. Larvenstadien von *R. fasciata* (Kopfkapselbreite: 0,8-1,4 mm; Céréghino 2002) konnten deutliche Unterschiede in der Nahrungszusammensetzung jedoch ausgeschlossen werden (vgl. Townsend & Hildrew 1977, 1979b, Céréghino 2002, Elliott 2005a, b). Generell wurde bei der Bestimmung der Beutereste in den Därmen der Köcherfliegenlarven davon ausgegangen, dass die Beutetiere vollständig ingestiert wurden. Dabei war natürlich nicht auszuschließen, dass Beute nur teilweise oder ausschließlich die Weichteile gefressen wurden, wodurch ein Nachweis schwierig wäre (Martin & Mackay 1982). Demnach wurden auch „weiche“ Beutetiere z.B. Würmer und manche Dipterenlarven nicht erfasst.

Während durch die Experimente zur Darmentleerung für die Köcherfliegen recht eindeutige Ergebnisse für die Verdauungsrate erzielt werden konnten und damit eine relativ genaue Abschätzung der täglichen Konsumtionsrate möglich war, wurde die Verdauungsrate für *G. pulex* aus dem Freiland abgeschätzt. Diese Methode erschien genauer als die Annahme, dass die Verdauungszeit etwa 24 h beträgt, wie dies z.B. von Allan (1982b) durchgeführt wurde. Die Abschätzung war generell recht gut durchführbar, da mehrere 24 h-Beprobungen zur Verfügung standen, in denen zum Teil eine Abnahme des Darmfüllungsgrades über mehrere Zeitintervalle stattgefunden hatte. Damit konnte unter der Annahme, die Verdauung erfolgte ähnlich wie bei den Köcherfliegen, eine exponentielle Abnahme berechnet werden. Dabei muss berücksichtigt werden, dass im Freiland aktivitätsabhängige, sehr variable Startwerte der Tiere gemessen wurden und gleichzeitig auch eine weitere Nahrungsaufnahme nicht auszuschließen war. Trotzdem erschien die berechnete Rate realistisch und ordnete sich in die der Köcherfliegen ein. Zudem brachte ein Vergleich der Entleerungsrate von *R. fasciata*, gemessen im Laborexperiment ($ER = 0,029$), mit der aus dem Freiland abgeschätzten Rate ($ER = 0,035$), nach derselben Methode wie für *G. pulex*, ein ähnliches Ergebnis. Die Rate von *P. conspersa* aus dem Freiland ($ER = 0,111$) unterschätzte den Laborwert zwar ($ER = 0,351$), aber dafür war die Abnahme im Freiland nur über ein Zeitintervall von 4 h errechenbar und bewegte sich in derselben Größenordnung wie im Labor.

4 Ergebnisse

4.1 Trophische Einordnung wichtiger Räuber und Omnivorer im Nahrungsnetz

4.1.1 Stabile Isotopenanalysen der Organismen im Gauernitzbach

Anhand der Isotopensignaturen für $\delta^{15}\text{N}$ wurde eine grobe Zuordnung der untersuchten Organismen zu den verschiedenen trophischen Ebenen des Nahrungsnetzes im Gauernitzbach vorgenommen (Abbildung 4-1). Danach waren die Räuber *R. fasciata*, *I. grammatica* und der Omnivore *Hydropsyche* spp. im Frühling eindeutig einem höheren trophischen Level zuzuordnen, da sie die höchsten Stickstoffs Signaturen der räuberischen und omnivoren Organismen aufwiesen. Dagegen zeigten die Stickstoffs Signaturen von *G. pulex* scheinbar eine Zugehörigkeit zu den unteren Ebenen des Nahrungsnetzes. Im Herbst waren *D. gonocephala* und *R. fasciata* mit den höchsten Stickstoffs Signaturen der Konsumenten im obersten trophischen Level des invertebraten Nahrungsnetzes zu finden, während *G. pulex* und *Hydropsyche* spp. mit sehr geringen Werten deutlich in Richtung der Nahrungsnetzbasis verschoben waren.

Die als Primärkonsumenten untersuchten Organismen zeigten im Frühling ebenso eine starke Variabilität der Stickstoffs Signaturen. Dabei wiesen die grazenden Eintagsfliegenlarven (Baetidae, Hepageniidae) die höchsten Signaturen in Abhängigkeit von den erhöhten Stickstoffs Signaturen der autochthonen Kohlenstoffbasis (Periphyton, Algen) auf. Die Limnephiliden als Zerkleinerer hatten dagegen ähnlich wie ihre vermutliche Hauptnahrung Detritus die geringsten Stickstoffs Signaturen. Im Herbst waren die Primärkonsumenten mit deutlich geringeren Signaturen dagegen einheitlich und gemeinsam mit den omnivoren Arten in den unteren Ebenen des Nahrungsnetzes zu finden. Während die geringen Stickstoffs Signaturen der meisten Kohlenstoffquellen erwartungsgemäß eine Einordnung zur Nahrungsnetzbasis möglich machten, lag der Aufwuchs unvermutet in einer gesonderten Stellung vor. Obwohl dieser im Frühjahr mit den anderen Kohlenstoffressourcen die Basis des Nahrungsnetzes bildete, zeigte der Aufwuchs im Herbst die höchste mittlere Stickstoffs Signatur. Dies schien verwirrend, da Aufwuchs nicht im eigentlichen Sinne als „Räuber“ funktionieren kann und ließ vermuten, dass sich der Aufwuchs dann aus einem hohen Anteil von Mikro- und Meioorganismen deutlich heterotropher als im Frühling zusammensetzte.

Aufgrund einer geringen Anreicherung von ^{13}C aus der Nahrung im Gewebe waren die Kohlenstoffsignaturen der Konsumenten ähnlich zu denen ihrer Nahrung. Damit konnten zwei wichtige trophische Nahrungspfade identifiziert werden. Während ein Teil der Konsumenten hauptsächlich autochthone Kohlenstoffquellen wie z.B. fädige Grünalgen und Periphyton nutzten (Baetidae und Heptageniidae im Frühjahr), waren einige Konsumenten (z.B. Limnephilidae und *Gammarus* im Frühjahr) innerhalb des allochthonen Nahrungspfades zu finden (Basis: FPOM und Laub). Da jedoch die meisten Konsumenten autochthone und allochthone Kohlenstoffquellen gleichzeitig nutzten (z.B. *Hydropsyche*, Chironomidae), lagen deren Kohlenstoffsignaturen zwischen denen beider Kohlenstoffquellen. Im Frühjahr war eine relativ hohe Variabilität der $\delta^{13}\text{C}$ -Signaturen zu erkennen, da aufgrund eines verstärkten Algenwachstums im Bach die autochthone Nahrung eine ebenso große Rolle spielte wie

allochthone Quellen (Abbildung 4-1). Diese Verteilung änderte sich im Herbst zugunsten des allochthonen trophischen Pfades. Die Konsumenten zeigten dann ähnliche Signaturen wie die allochthonen Kohlenstoffressourcen (Abbildung 4-1). Zudem war der Aufwuchs im Herbst durch eine sehr hohe mittlere Kohlenstoffsignatur geprägt, die mit der von Laub vergleichbar war. Dies könnte durch verstärkte Nutzung von allochthonem Kohlenstoff durch die im Biofilm lebenden Mikroorganismen erklärt werden. Das macht die Zuordnung des Aufwuchs zum autochthonen Nutzungspfad unwahrscheinlich und seine allochthone Funktion im Nahrungsnetz umso wahrscheinlicher.

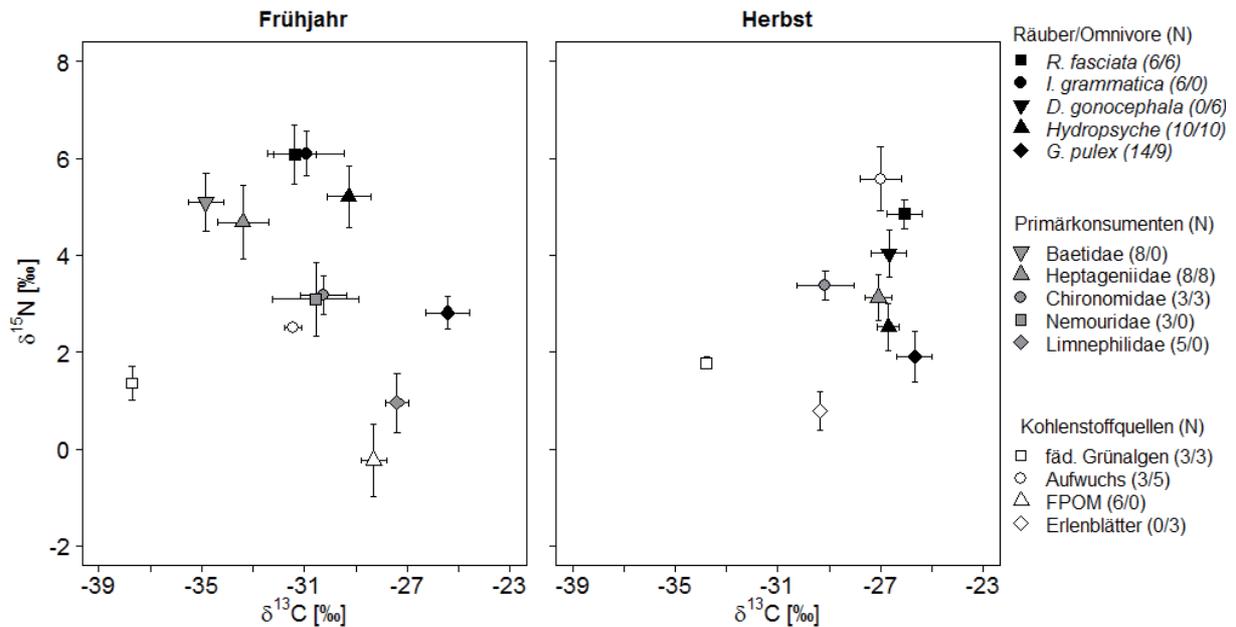


Abbildung 4-1 Isotopenzusammensetzung aus Kohlenstoff ($\delta^{13}\text{C}$ ‰) und Stickstoff ($\delta^{15}\text{N}$ ‰) (MW \pm SD) ausgewählter wichtiger Kohlenstoffquellen, Primärkonsumenten und Räuber bzw. Omnivorer im Nahrungsnetz des Gauernitzbaches, gemessen im Frühjahr und im Spätsommer/Herbst (N = Anzahl der Individuen (Frühjahr/Herbst)); Baetidae: *Baetis* spp., Heptageniidae: *Rhithrogena semicolorata* (Frühjahr), *Ecdyonurus* sp. (Herbst), Limnephilidae: *Potamophylax* spp.

4.1.2 Gesamtbioasse mit räuberischen Anteil

Anhand der Gesamtbioassen im Gauernitzbach konnten die Arten *R. fasciata* und *D. gonocephala* mit etwa gleich hohen Bioassen als die wichtigsten Räuber identifiziert werden (Abbildung 4-2). Gefolgt wurden sie von *P. conspersa* und *I. grammatica*, die einen vergleichsweise geringen Anteil an der Biomasse der Räuber hatten. Während die als Omnivore eingestuft Larven von *Hydropsyche* spp. ebenfalls eine ähnliche Biomasse wie *D. gonocephala* aufwiesen, stellte *G. pulex* mit zehnmahl höheren Werten den bei weitem größten Teil der Omnivorenbiomasse (Abbildung 4-2).

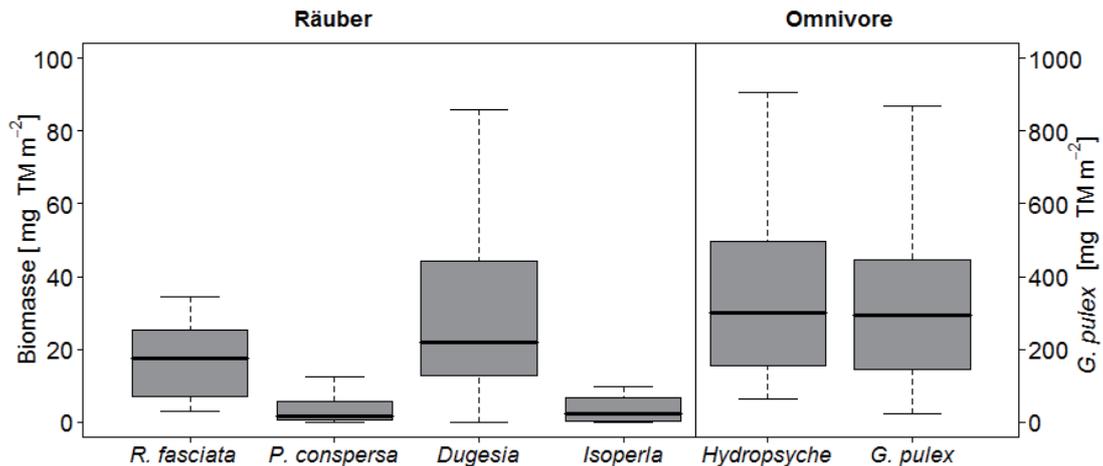


Abbildung 4-2 Die Gesamtbiosmassen [mg TM m⁻²] der am häufigsten vorkommenden Räuber und Omnivoren im Gauernitzbach (Boxplot; Median, Quartile, 10. und 90. Perzentil, Nov 2004 – Okt 2006: N = 25). Beachte die veränderte Skalierung für die Biomasse von *G. pulex* (rechts)!

4.1.3 Trophische Position der invertebraten Räuber und Omnivoren

Anhand der mittleren trophischen Position (TP) wurden die omnivoren Arten teilweise dem trophischen Level 2 und 3 mit einer mittleren TP von 2,5 und die Räuberarten dem trophischen Level 3 (Sekundärkonsumenten) mit einer mittleren TP von 3,1 zugeordnet (Tabelle 4-1).

Tabelle 4-1 Mittlere trophische Position (TP) ± SD der einzelnen omnivoren und räuberischen Invertebraten sowie mittlerer Gesamt-TP der untersuchten Ebenen.

Taxon	Jahreszeit	TP	± SD
Omnivore		2,5	0,5
<i>Gammarus pulex</i>	Frühjahr	2,8	0,1
	Herbst	2,0	0,3
<i>Hydropsyche</i> spp.	Frühjahr	3,0	0,3
	Herbst	2,2	0,2
Räuber		3,1	0,2
<i>Rhyacophila fasciata</i>	Frühjahr	3,0	0,2
	Herbst	3,3	0,2
<i>Isoperla grammatica</i>	Frühjahr	3,1	0,3
<i>Dugesia gonocephala</i>	Herbst	2,8	0,3

Durch die Zuordnung der betrachteten Organismen zu den trophischen Ebenen (Abbildung 4-3) wurde deutlich, dass die Räuberarten *R. fasciata*, *I. grammatica* und *D. gonocephala* im Frühling und Herbst der dritten trophischen Ebene zugehörten, d.h. diese Arten ernährten sich praktisch ausschließlich räuberisch von der darunter liegenden Ebene der Primärkonsumenten. Betrachtet man nur die Ergebnisse der Frühjahrsanalysen von *Hydropsyche* spp. und *G. pulex*, so zeigten diese ebenfalls eine deutliche Zugehörigkeit zum trophischen Level 3 und damit ein starkes räuberisches Ernährungsverhalten. Dieses änderte sich aber im Herbst grundlegend, da die untersuchten Arten dann dem trophischen

Level 2 zugeordnet wurden, also zu den Primärkonsumenten zählten. Dies deutet auf einen saisonal bedingten Wechsel im Ernährungsverhalten der omnivoren Arten hin.

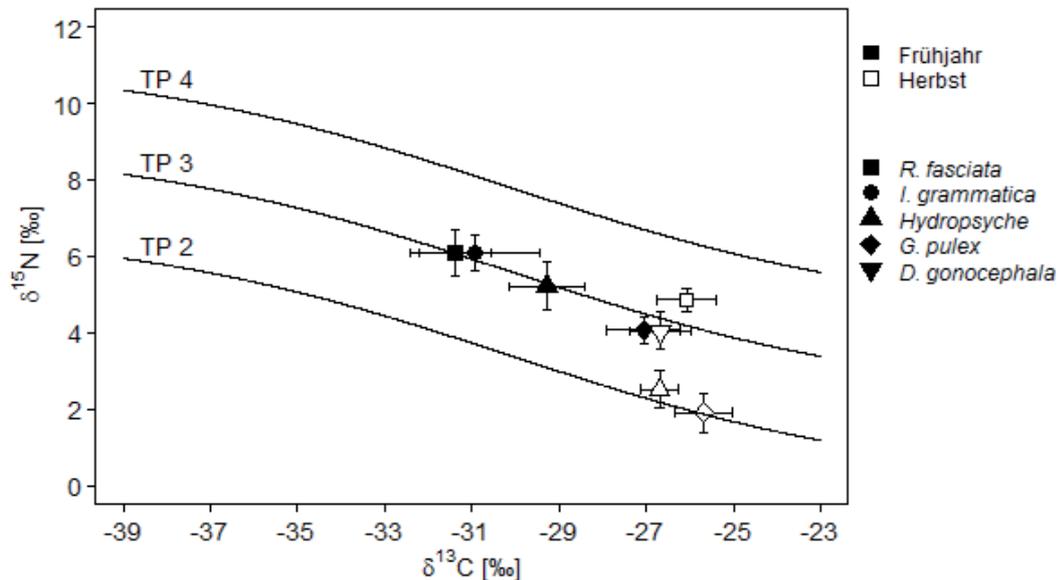


Abbildung 4-3 Isotopenzusammensetzung aus Kohlenstoff ($\delta^{13}\text{C}$ ‰) und Stickstoff ($\delta^{15}\text{N}$ ‰) ($\text{MW} \pm \text{SD}$, N = Anzahl im Frühjahr/Herbst) von *R. fasciata* ($N = 6/6$), *I. grammatica* ($N = 6/0$), *D. gonocephala* ($N = 0/6$), *Hydropsyche* spp. ($N = 10/10$) und *G. pulex* ($N = 14/9$) im Frühjahr und Herbst im Nahrungsnetz des Gauernitzbaches, zugeordnet zu den trophischen Positionen (TP; schwarze Linien, berechnet nach Gl. 3-5); TP 2: Primärkonsument, TP 3: Sekundärkonsument, TP 4: Tertiärkonsument.

4.2 Räuberisches Potential wichtiger Omnivorer im Nahrungsnetz

4.2.1 Saisonale Variabilität in der Nahrungswahl der Omnivoren

Gammarus pulex

Die Isotopensignaturen $\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{15}\text{N}$ von *G. pulex* unterschieden sich signifikant zwischen Frühjahr und Herbst (ANOVA; $\delta^{13}\text{C}$: $F = 81,83$, $P = 0,01$; $\delta^{15}\text{N}$: $F = 7,11$, $P < 0,001$, $N = 59$; Tabelle 4-2), daher wurde eine getrennte Betrachtung der Nahrungsressourcen in Abhängigkeit von den Jahreszeiten durchgeführt.

Tabelle 4-2 Mittlere Isotopensignaturen von $\delta^{15}\text{N}$ [‰] und $\delta^{13}\text{C}$ [‰] ($\pm \text{SD}$, N = Anzahl der Individuen) der omnivoren Art *G. pulex* (Jahre 2005 und 2006 gemittelt) und der omnivoren Larven von *Hydropsyche* spp. (2006) in Abhängigkeit von der Jahreszeit.

Taxon	Jahreszeit	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	N
<i>G. pulex</i>	Frühjahr	$4,3 \pm 0,6$	$-26,5 \pm 0,9$	26
	Herbst	$2,5 \pm 0,9$	$-26,0 \pm 0,7$	33
<i>Hydropsyche</i> spp.	Frühjahr	$5,2 \pm 0,6$	$-29,3 \pm 0,9$	10
	Herbst	$2,5 \pm 0,5$	$-26,7 \pm 0,4$	10

Anhand der Isotopenzusammensetzung konnten FPOM, Erlenlaub (*Alnus glutinosa*) und Periphyton als pflanzliche Nahrungsquellen sowie Artgenossen und kleine Detritivore (z.B. Chironomidae, Nemouridae) als tierische Nahrung von *G. pulex* identifiziert werden. Dabei konnte anhand der Isotopensignaturen nicht unterschieden werden, ob *G. pulex* sich kannibalistisch von lebenden Artgenossen oder von Häutungsprodukten bzw. toten Tieren (Aas) ernährt hat. Die mittlere Isotopenzusammensetzung von *G. pulex* als Konsument, die eine Mischung der Ressourcen darstellen sollte, lag graphisch in beiden Jahreszeiten fast bzw. vollständig auf der Linie des Polygons, das sich durch das Verbinden der Ressourcensignaturen bildet (Abbildung 4-4). Damit wurde bereits ein Hinweis auf die deutliche Nutzung zweier Nahrungsressourcen (Gammaridae, FPOM) geliefert.

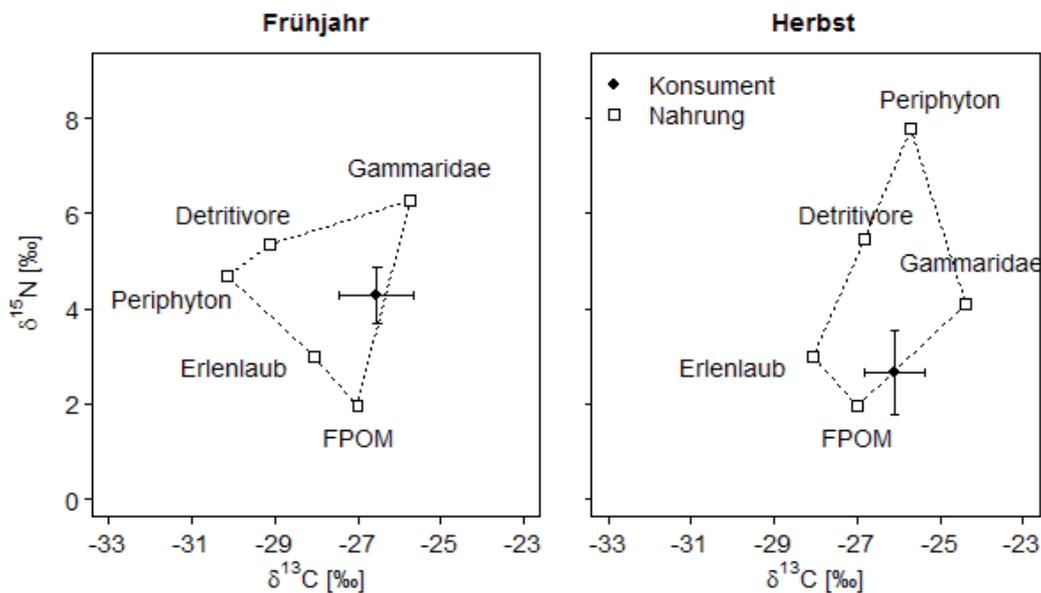


Abbildung 4-4 Die Isotopenzusammensetzung des Konsumenten *G. pulex* (MW \pm SD) und seiner potentiellen Nahrung (MW) im Frühjahr und Herbst 2006. Die gemessenen Signaturen des Konsumenten sind eine Mischung aus denen seiner Nahrungsquellen (korrigiert durch trophische Fraktionierung) und müssen mindestens auf der Grenze des Polygons liegen (gepunktete Linie).

Der Anteil an Gammariden in der Nahrung war im Frühjahr mit 45-60 % höher als im Herbst mit nur noch 30-40 % (Abbildung 4-5). FPOM wurde dagegen im Frühjahr mit etwa 25-50 % weniger genutzt als im Herbst mit 56-70 % (Abbildung 4-5). Beide Ressourcen konnten somit als die wichtigsten Nahrungsanteile identifiziert werden. Deutlich geringere Biomasseanteile an der Nahrung stellten in beiden untersuchten Jahreszeiten Detritivore (0-10 %), Falllaub (0-25 %) und Periphyton (0-10 %) dar (Abbildung 4-5). Damit spielten sie mit einem Anteil von meist 0 % als Nahrung keine Rolle.

Aufgrund der engen Häufigkeitsverteilungen der Nahrungsquellen, die mit ISOSOURCE berechnet wurden, konnten die Mittelwerte als vertrauenswürdige Schätzwerte für die Biomasseanteile in der Nahrung angesehen werden (Abbildung 4-5). Somit wurden Gammariden und Detritivore, also tierische Nahrung insgesamt, zu fast 55 % im Frühjahr, aber dagegen nur zu 34 % im Herbst genutzt. Pflanzliche Nahrung hingegen (FPOM, Laub, Periphyton) waren nur zu etwa 45 % im Frühjahr, aber zu 66 % im Herbst an der Nahrungsbiomasse beteiligt. Dies zeigte einen jahreszeitlich bedingten Wechsel von einer

durch tierische Nahrung dominierten Ernährungsweise im Frühjahr hin zu einer hauptsächlich pflanzlich geprägten Nahrung im Herbst.

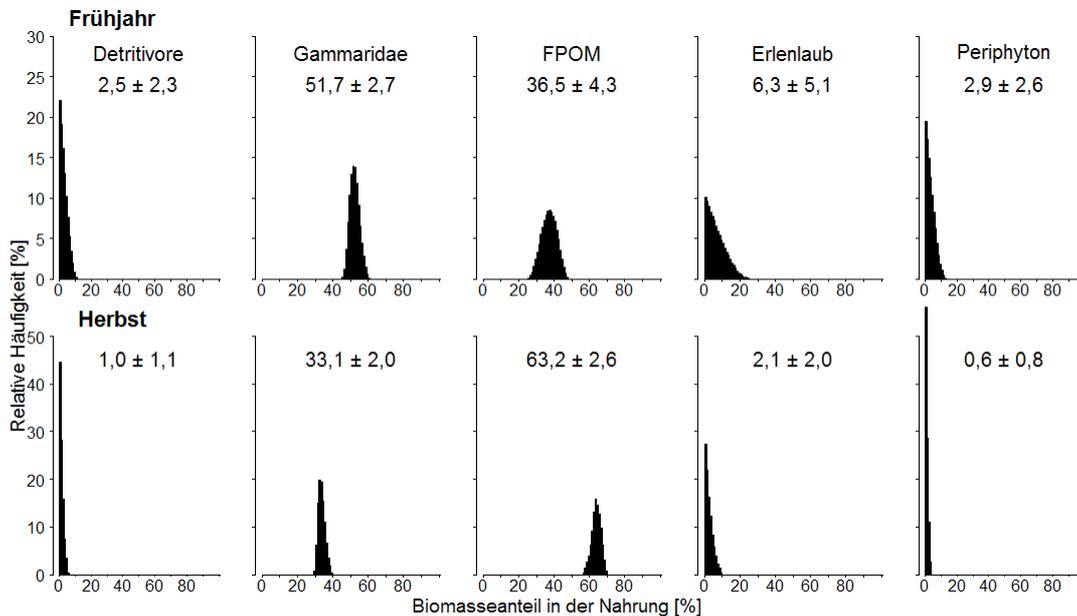


Abbildung 4-5 Die Häufigkeitsverteilungen der möglichen Nahrungsanteile [%] von *G. pulex* im Frühjahr und Herbst 2006 im Gauernitzbach. Die Verteilung spiegelt alle potentiellen Lösungen von ISO SOURCE wider (Schrittweite: 1 %, Toleranzbereich: 0,11 ‰). Die mittleren Biomasseanteile in der Nahrung ± SD [%] sind in jedem Plot angegeben.

***Hydropsyche* spp.**

Die Isotopensignaturen von *Hydropsyche* spp. zeigten deutliche Unterschiede zwischen Frühjahr und Herbst 2006 (ANOVA; $\delta^{13}\text{C}$: $F = 138,21$, $P < 0,001$; $\delta^{15}\text{N}$: $F = 104,83$, $P < 0,001$, $N = 20$; Tabelle 4-2), so dass auch für diesen Omnivoren, wie für *G. pulex*, saisonal unterschiedliche Nahrungsanteile angenommen werden mussten.

Die Analyse der Isotopenzusammensetzung ergab vier wichtige potentielle Nahrungsressourcen von *Hydropsyche* spp. im Frühjahr und Herbst. Dabei stellten FPOM und fädige Grünalgen die pflanzlichen Nahrungsquellen dar, während kleine detritivore Organismen (z.B. Chironomidae, Nemouridae) und Grazer (Heptageniidae) als tierische Nahrung identifiziert wurden. Die mittlere Isotopenzusammensetzung von *Hydropsyche* spp. positionierte sich graphisch wiederum mehr oder weniger auf der Linie des Polygons, das sich durch das Verbinden der Ressourcensignaturen bildete (Abbildung 4-6). Damit konnte bereits auch für diesen Omnivoren vermutet werden, dass die Verbindungspunkte die wichtigsten Ressourcen darstellten.

Für *Hydropsyche* spp. waren unterschiedliche Nahrungsanteile für Frühling und Herbst sehr wahrscheinlich (Abbildung 4-7). Während im Frühjahr kleine detritivore Organismen mit einem Anteil von 40-100 % den Hauptanteil der Nahrung ausmachten, spielten diese im Herbst keine Rolle mehr (0-3 %). Gegensätzlich dazu wurde FPOM im Herbst mit 79-86 % verglichen mit dem Frühjahr (0-30 %) häufiger bzw. fast ausschließlich genutzt. Zusätzlich

spielten Grazer im Herbst mit 15-20 % eine größere Rolle als im Frühjahr (0-30 %). Fädige Algen waren in beiden Jahreszeiten als Nahrung nicht relevant.

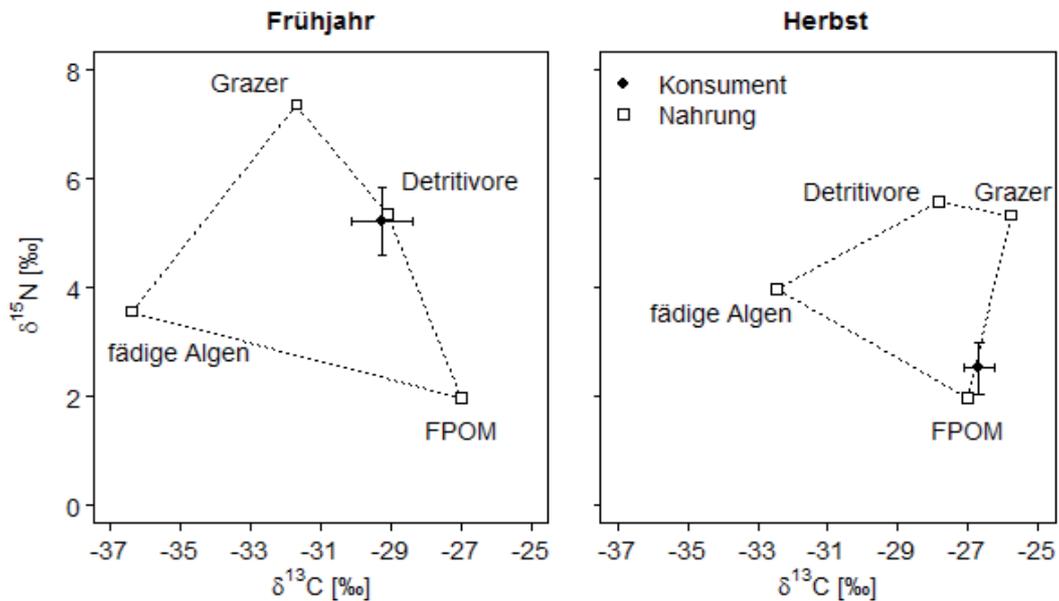


Abbildung 4-6 Die Isotopenzusammensetzung von *Hydropsyche* spp. (MW \pm SD) und seiner potentiellen Nahrungsquellen (MW) im Frühjahr und Herbst 2006. Die gemessenen Signaturen des Konsumenten sind eine Mischung aus denen seiner Nahrungsquellen (korrigiert durch trophische Fraktionierung) und müssen mindestens auf der Grenze des Polygons liegen (gepunktete Linie).

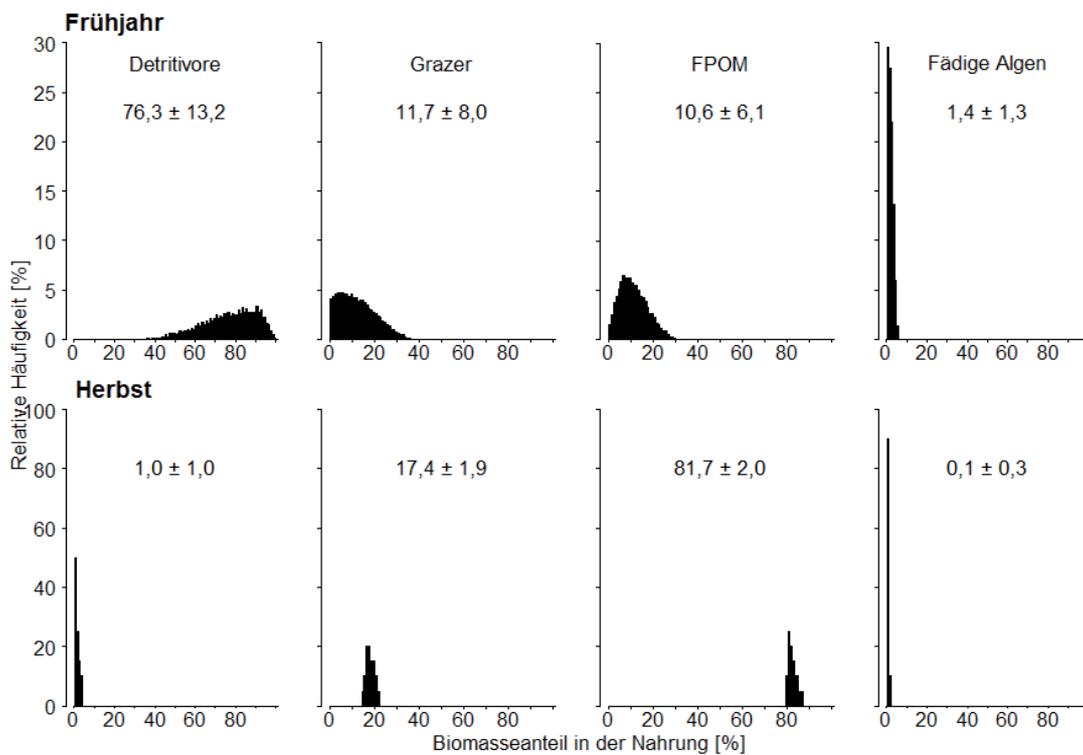


Abbildung 4-7 Die Häufigkeitsverteilungen der möglichen Nahrungsanteile [%] von *Hydropsyche* spp. im Frühjahr und Herbst 2006 im Gauernitzbach. Die Verteilung spiegelt alle potentiellen Lösungen von ISO-SOURCE wider (Schrittweite: 1 %, Toleranzbereich: 0,15 %). Die mittleren Biomasseanteile in der Nahrung \pm SD [%] sind in jedem Plot angegeben.

Betrachtet man die Mittelwerte der Häufigkeitsverteilung der Biomasseanteile in der Nahrung von *Hydropsyche* spp. (Abbildung 4-7), schienen die Larven im Frühjahr durchschnittlich 88 % tierische Nahrung, aber nur 12 % pflanzliche Nahrung zu ingestieren. Der saisonal bedingte Wechsel im Ernährungsverhalten führte zu einer gegensätzlichen Nahrungszusammensetzung im Herbst mit etwa durchschnittlich 82 % pflanzlicher und etwa 18 % tierischer Nahrungsanteile. Aufgrund der Lage der meist engen Häufigkeitsverteilungen der Nahrungsquellen im Modellergebnis, konnten die mittleren Biomasseanteile der einzelnen Ressourcen als zuverlässige Schätzungen betrachtet werden (Abbildung 4-7).

4.2.2 Die Bedeutung der omnivoren Arten als Räuber

Bezogen auf seine hohe Biomasse über den Untersuchungszeitraum ließ der ebenfalls konsistent hohe Anteil räuberischer Ernährungsweise von *G. pulex* vermuten, dass er einen starken räuberischen Einfluss auf seine Beute ausübte (Abbildung 4-8a). Da durch die Analyse der Isotopenverhältnisse die langfristige Anreicherung der Stickstoff- und Kohlenstoffisotope aus der Nahrung der vorangegangenen Monate im Gewebe gemessen wurde, konnte der räuberische Anteil von *G. pulex* an der Gesamtbiomasse [mg TM m^{-2}] jahreszeitlich gewichtet abgeschätzt werden. Dabei wurde der höhere räuberische Anteil von 54 % dem Zeitraum Dezember bis Mai (Winter bis Frühjahr) und der niedrigere Anteil von 35 % den Monaten Juni bis November (Sommer bis Herbst) beider Untersuchungsjahre zugrunde gelegt.

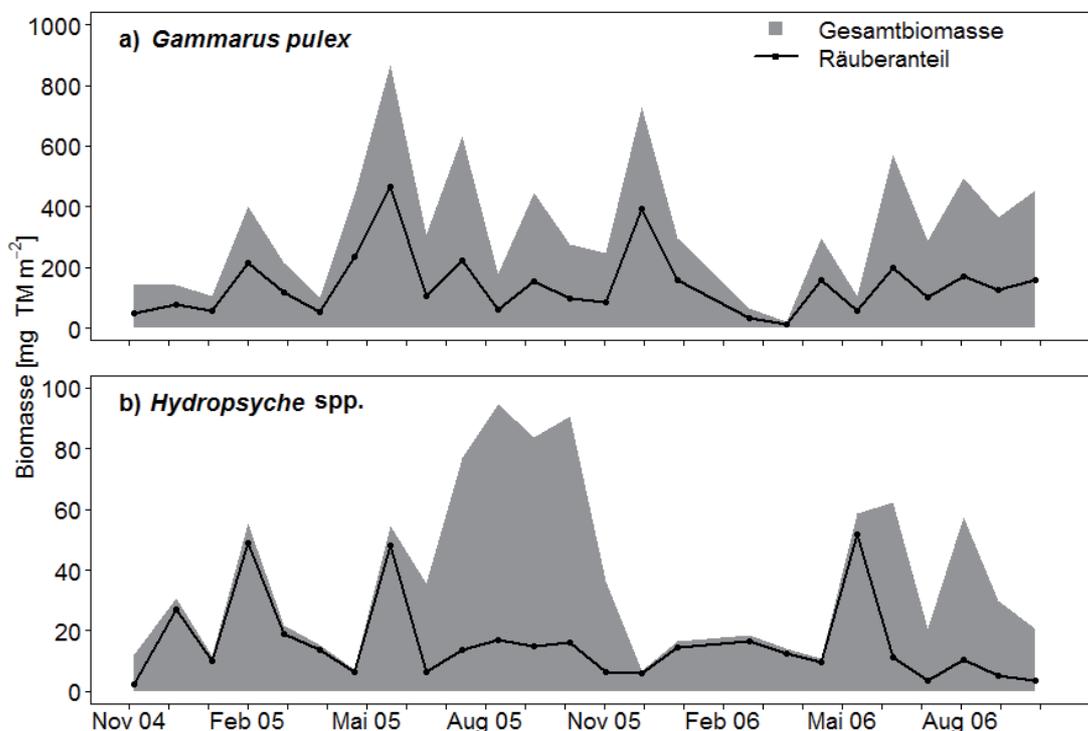


Abbildung 4-8 Mittlere Biomasse im Benthos und der jahreszeitlich gewichtete mittlere Anteil der Räuberbiomasse (Gesamtbiomasse · Räuberanteil) [mg TM m^{-2}] von a) *G. pulex* und b) *Hydropsyche* spp. von Nov 04 bis Okt 06 im Untersuchungsgebiet.

Die Larven von *Hydropsyche* spp. zeigten generell einen starken räuberischen Einfluss im Nahrungsnetz, der sich aber zu Zeiten hoher Biomassen im Sommer abschwächte

(Abbildung 4-8b). Auch hier wurde eine saisonal gewichtete Abschätzung des räuberischen Anteils bezogen auf die Biomasse von *Hydropsyche* spp. im Benthos [mg TM m^{-2}] nach der selben zeitlichen Einteilung wie für *G. pulex* vorgenommen. Die Larven von *Hydropsyche* spp. zeigten somit einen hohen mittleren tierischen Nahrungsanteil von 88 % vom Winter bis zum Frühjahr, während dieser von Sommer bis Herbst auf etwa durchschnittlich 18 % zurückging.

Die Räuberbiomassen (Räuberanteil · Gesamtbio­masse) von *G. pulex* und *Hydropsyche* spp. über den Untersuchungszeitraum, denen die Ergebnisse aus ISOSOURCE zugrunde gelegt wurden, waren signifikant höher als die Räuberbiomassen, berechnet anhand des räuberischen Ernährungsanteils nach Schmedtje (1996) (Welch-Test; *G. pulex*: $t = -6,72$, $df = 24$, $P < 0,001$; *Hydropsyche* spp.: $t = -4,38$, $df = 24$, $P < 0,001$; Abbildung 4-9). Für *G. pulex* konnte eine sehr viel höhere mittlere Räuberbiomasse (144 mg TM m^{-2}) als für die Larven von *Hydropsyche* spp. (16 mg TM m^{-2}) und sogar für andere Räuberarten gezeigt werden (z.B. *D. gonocephala*: 23 mg TM m^{-2} , *R. fasciata*: 27 mg TM m^{-2} ; Kap. 4.1.2). Verglichen mit Schmedtje (1996) konnte für *Hydropsyche* spp. eine etwa doppelt so hohe Räuberbiomasse abgeschätzt werden. Diese war vergleichbar mit der anderer Räuberarten (Kap. 4.1.2).

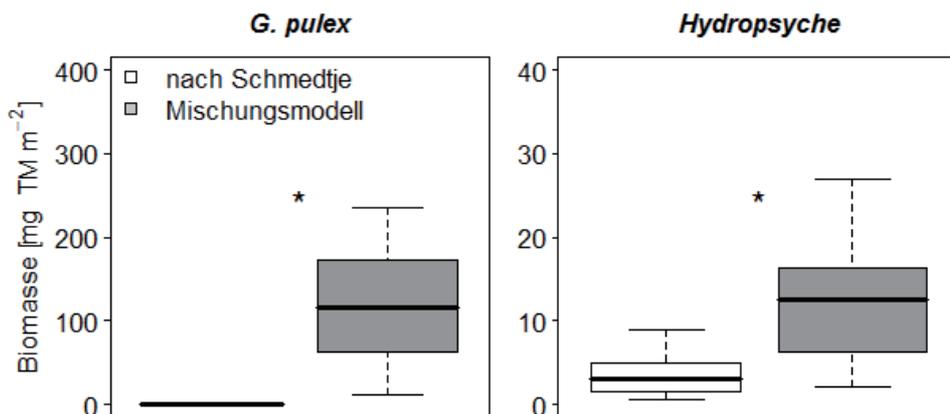


Abbildung 4-9 Die Räuberbiomassen [mg TM m^{-2}] der omnivoren Taxa *G. pulex* und *Hydropsyche* spp. (Boxplot; Median, Quartile, 10. und 90. Percentil, Nov 04-Okt 06: $N = 25$, *signifikant), abgeschätzt mit dem räuberischen Ernährungsanteil nach Schmedtje (1996) und dem Ressourcen-Mischungsmodell ISOSOURCE.

4.3 Einfluss benthivorer Fische auf die Populationsentwicklung invertebrater Räuber und Omnivorer

4.3.1 Gefährdungspotential der Populationen durch benthivore Fische

Die Population der netzbauenden Köcherfliege *P. conspersa* war am stärksten von den hier betrachteten Arten durch den Fischfraßdruck gefährdet, da mehr als das Doppelte der zuwachsenden Larvenproduktion durch Fische konsumiert wurde (Tabelle 4-3). Ebenso zeigte *G. pulex* eine deutliche konsumtive Mortalität, durch die fast die Hälfte der zuwachsenden Population pro Tag verloren ging (Tabelle 4-3). Die Anteile der Fischkonsumtion an der Produktion der Larven von *R. fasciata* und *Hydropsyche* spp. waren dagegen relativ gering (Tabelle 4-3) und zeigten ein geringes Gefährdungspotential.

D. gonocephala und *I. grammatica* wurden in den Fischmägen nicht eindeutig nachgewiesen.

Tabelle 4-3 Die tägliche Sekundärproduktion [$\text{mg TM m}^{-2} \text{d}^{-1}$] der Populationen von *R. fasciata*, *P. conspersa*, *Hydropsyche* spp. und *G. pulex* in der Fischstrecke und der fischfreien Strecke und die tägliche Konsumtion der Fische [$\text{mg TM m}^{-2} \text{d}^{-1}$] (Nov 04 - Okt 06). Das Verhältnis von Konsumtion (K) zur Produktion in der fischfreien Strecke (P) [%] spiegelt die Gefährdung der Population durch den Fischfraßdruck wider.

Art	Produktion (Fischstrecke)	Produktion (fischfreie Strecke)	Fisch- Konsumtion	K/P [%]
<i>R. fasciata</i>	0,24	0,31	0,06	19,8
<i>P. conspersa</i>	0,10	0,06	0,16	265,0
<i>Hydropsyche</i> spp.	0,83	0,66	0,09	13,0
<i>G. pulex</i>	2,99	4,38	1,96	44,7

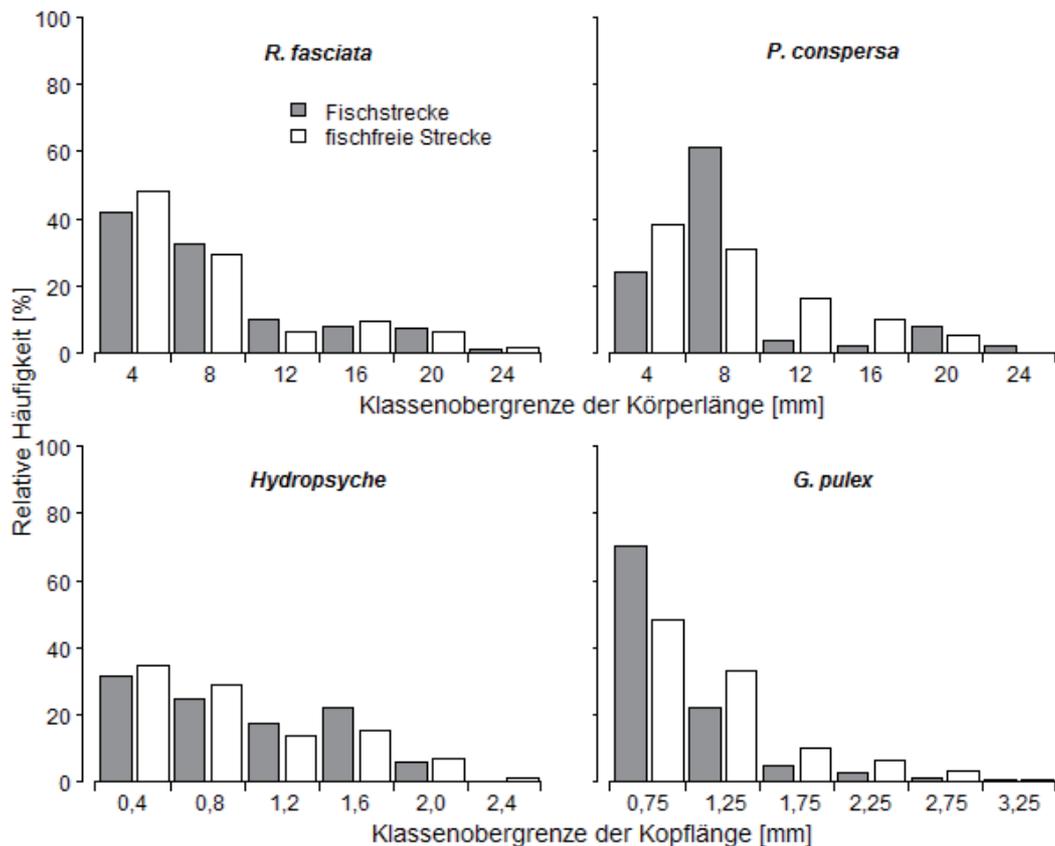


Abbildung 4-10 Relative Häufigkeit [%] der einzelnen Größenklassen der Larven von *R. fasciata*, *P. conspersa* und *Hydropsyche* spp. (Nov 2004 bis Okt 2006) und von *G. pulex* (Juli/Okt 2006, F. Schulz, Diplomarbeit 2007, unveröff. Daten) im Benthos der Fischstrecke und fischfreien Strecke des Gauernitzbaches. Die Körper- bzw. Kopflängen [mm] sind dargestellt als Klassenobergrenze.

Ein Blick auf die Größenstruktur der Populationen bestätigt die vorangegangenen Ergebnisse dahingehend, dass bestimmte Größenklassen von *P. conspersa* und *G. pulex* in der Fischstrecke beeinflusst wurden (Abbildung 4-10). So waren die mittleren Größenklassen der Larven von *P. conspersa* (8-16 mm Körperlänge) verglichen mit der fischfreien Strecke

reduziert. Die Population von *G. pulex* zeigte eine geringere Häufigkeit von mittleren bis großen Individuen ($> 0,75$ mm Kopflänge) in der Fischstrecke. Im Gegensatz dazu wiesen die Populationen von *R. fasciata* und *Hydropsyche* spp. in beiden Untersuchungsstrecken eine ähnliche Größenstruktur auf.

4.3.2 Einfluss der benthivoren Fische auf die Größe der Populationen

Die Räuberarten *Rhyacophila fasciata* und *Plectrocnemia conspersa*

Die Abundanzen der beiden Räuberarten unterlagen während des zweijährigen Untersuchungszeitraumes natürlichen (lebenszyklusbedingten), starken saisonalen Schwankungen, wodurch mögliche Unterschiede zwischen den beiden Untersuchungsstrecken überlagert gewesen sein könnten. Aufgrund der sehr heterogenen Verteilung der Larven im Benthos waren die einzelnen Stichproben eines Termins durch eine hohe Varianz gekennzeichnet (Abbildung 4-11). Obwohl sich die Larvenabundanzen von *R. fasciata* in beiden Strecken weitestgehend ähnlich entwickelten, gab es seltene Extremwerte in der Abundanz der fischfreien Strecke in den Winter- und Sommermonaten, die in der Fischstrecke weniger deutlich auftraten (Abbildung 4-11a). Im Gegensatz dazu gibt es deutliche Hinweise für einen kontinuierlichen Fischeinfluss auf die Larvenabundanzen von *P. conspersa*, da im Untersuchungszeitraum höhere Abundanzen in der fischfreien Strecke häufiger auftraten als in der Fischstrecke (Abbildung 4-11b).

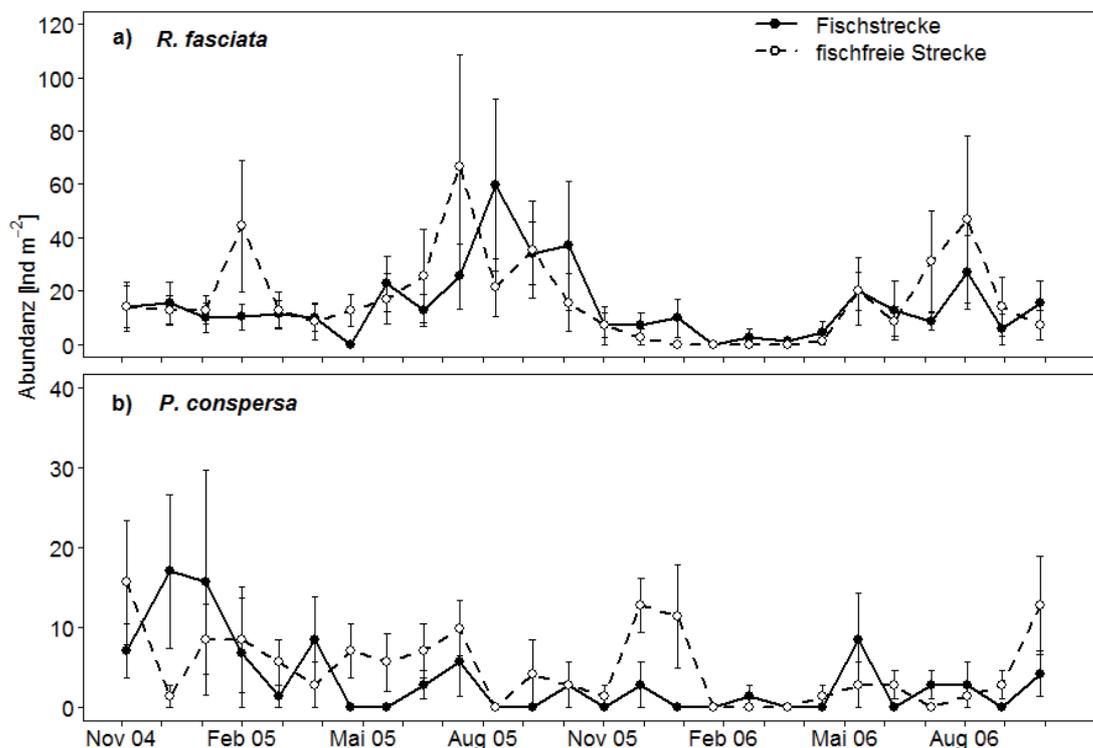


Abbildung 4-11 Abundanzen [Ind m⁻²] (MW \pm 1 SE, N = 6) der räuberischen Larven von a) *R. fasciata* und b) *P. conspersa* in der Fischstrecke und der fischfreien Strecke von Nov 04 bis Okt 06.

Die Muster, die sich im zeitlichen Verlauf der Larvenabundanz beobachten ließen, spiegelten sich ebenfalls in den Biomasseentwicklungen wider. Die Biomasse-Dauerlinien der fischfreien und der Fischstrecke für beide Räuberarten zeigte für die meisten Messereignisse keine deutlichen Unterschiede (Abbildung 4-12). Allerdings war auch hier, wie bei den Abundanz, eine unterschiedliche Ausprägung hoher Biomassen sichtbar. Die höchsten Biomassen von *R. fasciata* (15 % der Fälle) erreichten in der fischfreien Strecke deutlich höhere Werte (ca. 57-245 mg TM m⁻²) als in der Fischstrecke (ca. 40-75 mg TM m⁻²). Geringere Biomassen (85 % der Fälle) zeigten in den Untersuchungsstrecken ähnliche Werte (ca. 0-40 mg TM m⁻²; Abbildung 4-12a). Die geringeren Gesamtbiomassen von *P. conspersa* (70 % der Fälle) waren mit etwa 0-3 mg TM m⁻² in beiden Untersuchungsstrecken vergleichbar (Abbildung 4-12b). In den verbleibenden 30 % der Ereignisse wurden größtenteils höhere Räuberbiomassen in der fischfreien Strecke als in der Fischstrecke gemessen (ca. 10-25 mg TM m⁻²), während nur bei einer Beprobung eine sehr hohe mittlere Biomasse in der Fischstrecke zu beobachten war (Abbildung 4-12b).

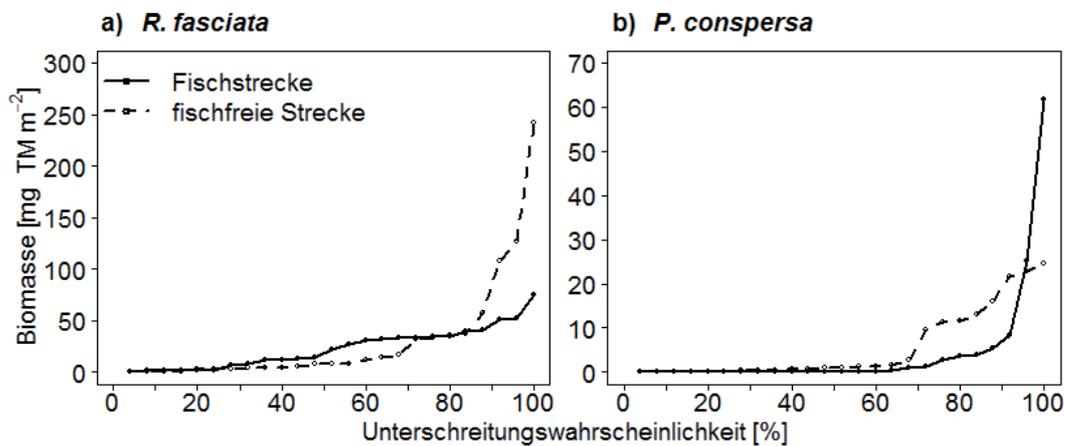


Abbildung 4-12 Die mittleren Biomassen [mg TM m⁻²] ($N = 6$, Nov 2004 – Okt 2006) der invertierten Räuber **a)** *R. fasciata* und **b)** *P. conspersa* dargestellt als Dauerlinien gegen die Unterschreitungswahrscheinlichkeit [%] vergleichend zwischen der fischfreien und der Fischstrecke im Gauernitzbach.

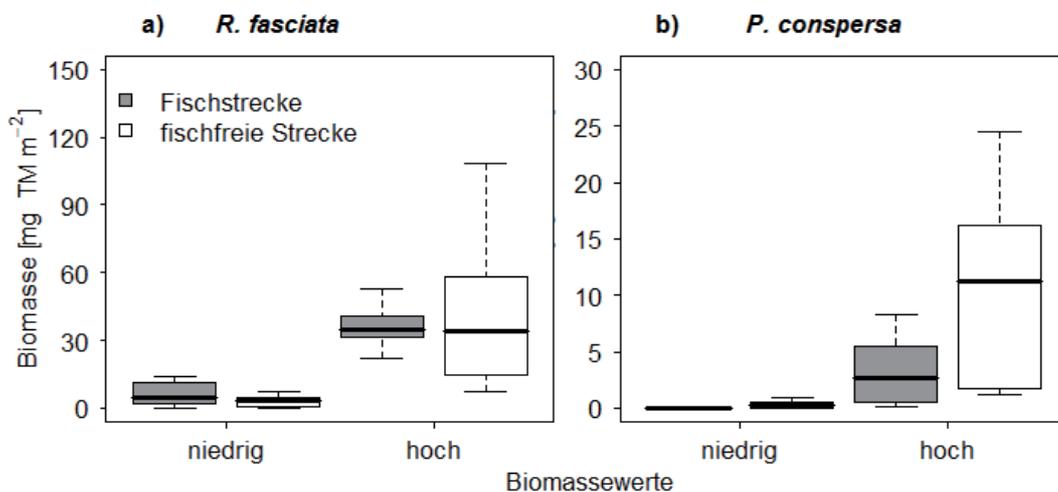


Abbildung 4-13 Vergleich der Biomassen [mg TM m⁻²] der invertierten Räuber **a)** *R. fasciata* und **b)** *P. conspersa* (Boxplot; Median, Quartile, 10./90. Perzentil); Gruppierung anhand der Werte oberhalb und unterhalb des Medians, niedrig ($N = 12$) und hoch ($N = 13$).

Aufgrund der großen Streuung der gemessenen Biomassen erfolgte eine Einteilung in zwei Gruppen, oberhalb und unterhalb des Medians (hohe und niedrige Werte; Abbildung 4-12), um die Unterschiede zwischen den Strecken identifizieren zu können. Dadurch ließen sich signifikant höhere Biomassen von *P. conspersa* in der fischfreien Strecke nachweisen (ANOVA, Strecke: $F = 12,3$, $P = 0,001$; Abbildung 4-13b), wobei dieser Unterschied nicht konsistent für beide Gruppen zutraf (ANOVA; Strecke x Gruppe: $F = 5,9$, $P = 0,02$). Die wenigen Extrembiomassen von *R. fasciata* in der fischfreien Strecke führten dagegen nicht zu einem signifikanten Unterschied der Biomassen zwischen den Strecken (ANOVA, Strecke: $F = 1,5$, $P = 0,23$; Abbildung 4-13a).

Die omnivoren Arten *Hydropsyche* spp. und *Gammarus pulex*

Die Abundanzen der omnivoren Arten unterschieden sich teilweise deutlich über den Untersuchungszeitraum (Abbildung 4-14). In den Winter- und Frühlingsmonaten kamen *Hydropsyche* spp. und *G. pulex* in reduzierter Individuenzahl vor, welche sich in beiden Untersuchungsstrecken größtenteils ähnelte. Während die Larven von *Hydropsyche* spp. im Sommer und Herbst 2005 höhere Abundanzen in der Fischstrecke als in der fischfreien Strecke entwickelten, trat dieser Unterschied im Jahr 2006 nicht mehr auf (Abbildung 4-14a). *G. pulex* zeigte dagegen ein deutlich gegensätzliches Muster, da die Population im Sommer und Herbst beider Jahre deutlich höhere Abundanzen in der fischfreien Strecke als in der Fischstrecke erreichte (Abbildung 4-14b).

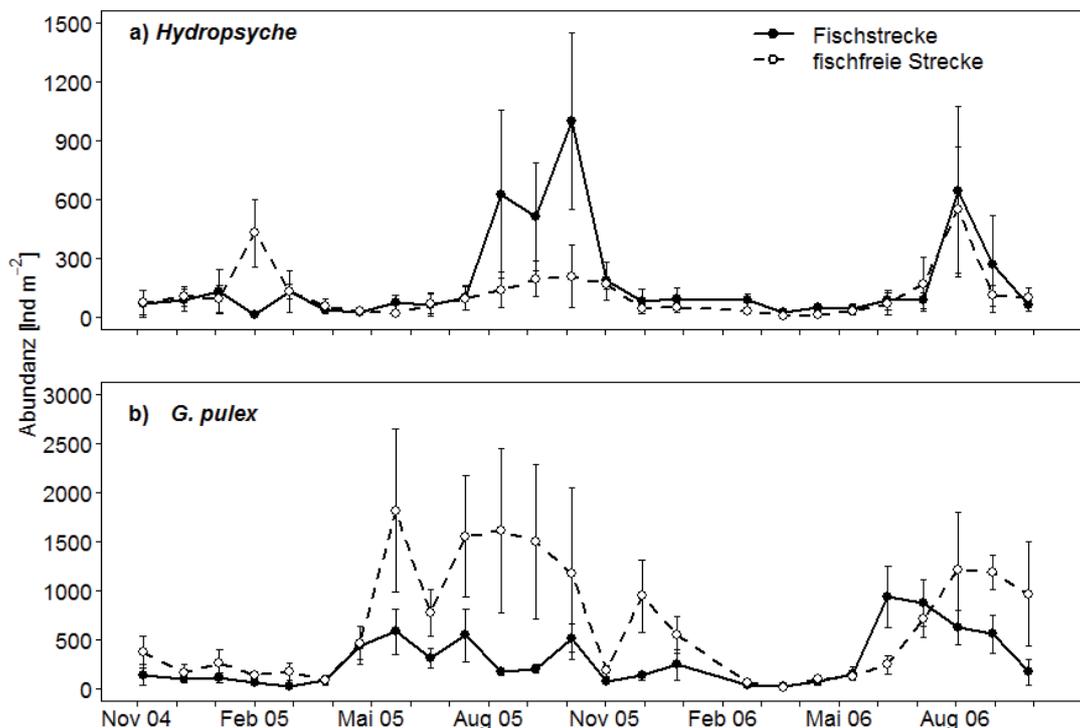


Abbildung 4-14 Abundanzen [Ind m⁻²] (MW \pm 1 SE, N = 6) von a) *Hydropsyche* spp. und b) *G. pulex* in der Fischstrecke und der fischfreien Strecke von Nov 04 bis Okt 06.

Ebenso zeigten die Verläufe der Biomasse-Dauerlinien zwischen den Strecken für beide Omnivoren konsistente Unterschiede (Abbildung 4-15). *Hydropsyche* spp. kamen in etwa 50% der Messereignisse in deutlich höherer Biomasse in der Fischstrecke vor (Abbildung

4-15a). Dagegen entwickelte *G. pulex* kontinuierlich in 95 % der Fälle höhere Biomassen in der fischfreien Strecke (Abbildung 4-15b). Nach der Einteilung der Werte in zwei Gruppen, oberhalb und unterhalb des Medians, konnten jedoch für die Larven von *Hydropsyche* spp. keine signifikanten Unterschiede zwischen den Untersuchungsstrecken nachgewiesen werden (ANOVA, Strecke: $F = 1,7$, $P = 0,2$; Abbildung 4-16a). Dagegen waren für *G. pulex* die Biomassen in der fischfreien Strecke signifikant höher (ANOVA, Strecke: $F = 3,9$, $P = 0,05$; Abbildung 4-16b).

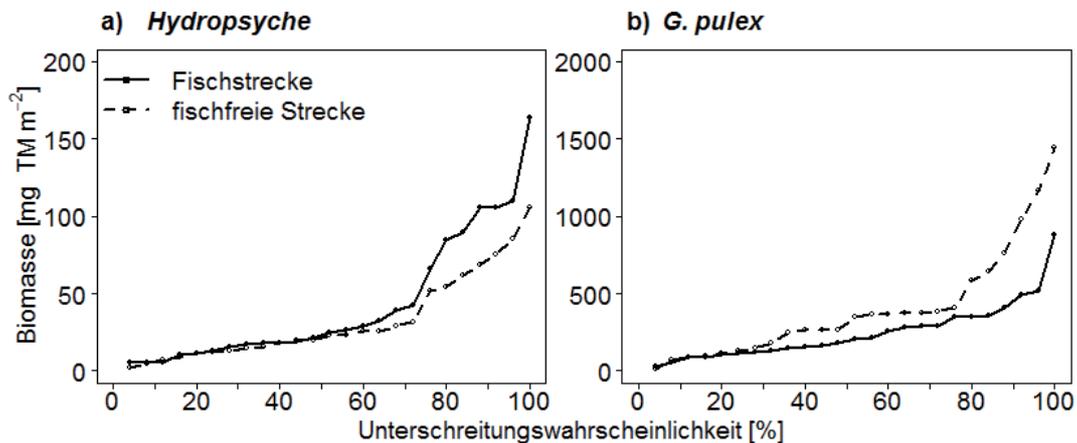


Abbildung 4-15 Die mittleren Biomassen [mg TM m⁻²] ($N = 6$, Nov 2004 – Okt 2006) von a) *Hydropsyche* spp. und b) *G. pulex*, dargestellt als Dauerlinien gegen die Unterschreitungswahrscheinlichkeit [%] vergleichend zwischen der fischfreien und der Fischstrecke im Gauernitzbach.

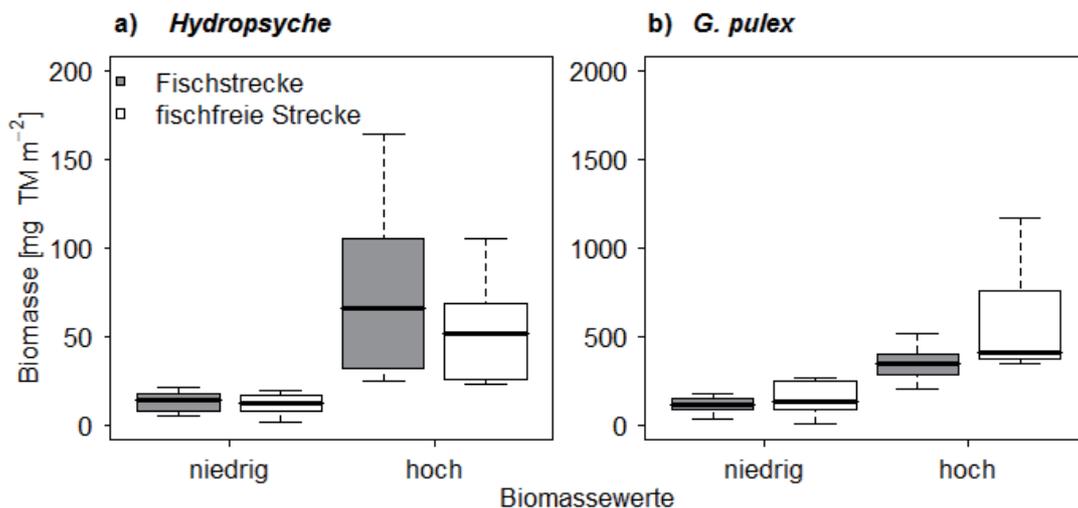


Abbildung 4-16 Vergleich der Biomassen [mg TM m⁻²] von a) *Hydropsyche* spp. und b) *G. pulex* (Boxplot; Median, Quartile, 10./90. Perzentil); Gruppierung anhand der Werte oberhalb und unterhalb des Medians, niedrig ($N = 12$) und hoch ($N = 13$).

Die räuberischen Begleitarten *Dugesia gonocephala* und *Isoperla grammatica*

Die Abundanzen der räuberischen Larven von *I. grammatica* waren im Winter (Nov bis März) meist in der Fischstrecke höher als in der fischfreien Strecke, während sie zu anderen Zeiten ähnlich häufig in beiden Strecken auftraten (Abbildung 4-17a). Dagegen zeigte sich ein

deutlicher Fischeinfluss auf die Abundanz von *D. gonocephala* über beide Untersuchungsjahre, da diese gegenüber der fischfreien Strecke in der Fischstrecke konsistent reduziert war (Abbildung 4-17b).

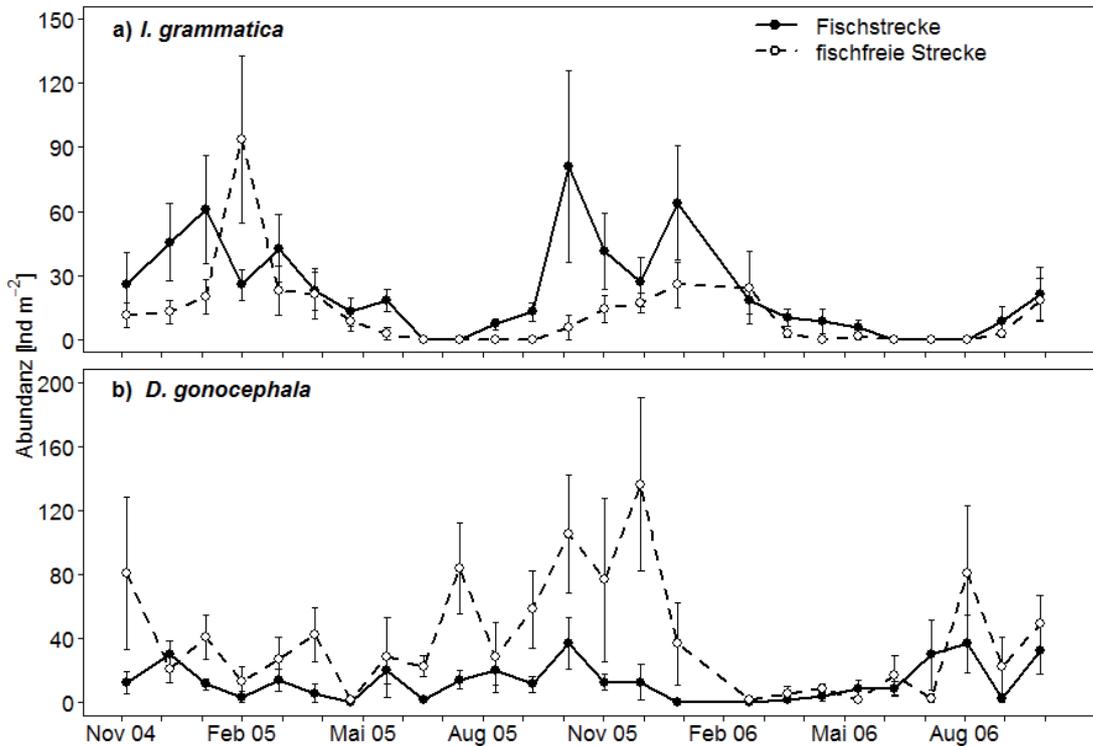


Abbildung 4-17 Abundanzen [Ind m^{-2}] ($\text{MW} \pm 1 \text{ SE}$, $N = 6$) der räuberischen Arten a) *I. grammatica* und b) *D. gonocephala* in der Fischstrecke und der fischfreien Strecke von Nov 04 bis Okt 06.

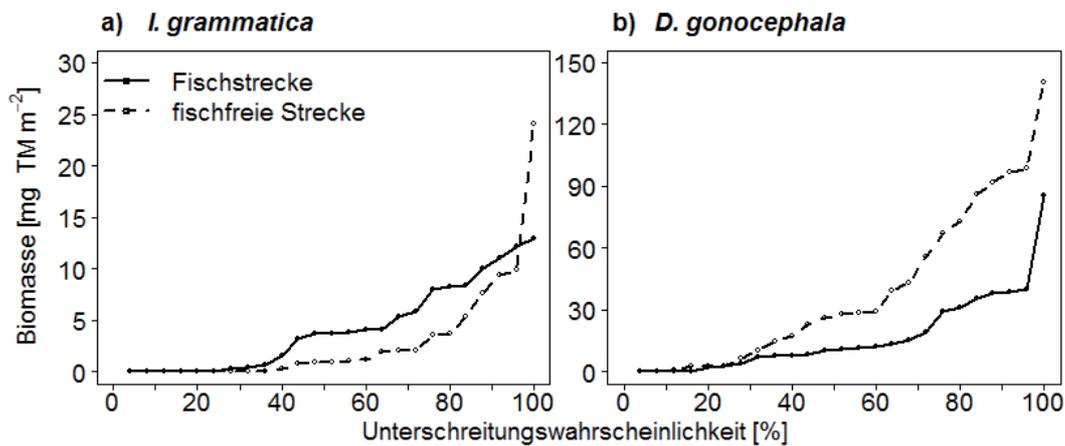


Abbildung 4-18 Die mittleren Biomassen [mg TM m^{-2}] ($N = 6$, Nov 2004 – Okt 2006) der invertebraten Räuber a) *I. grammatica* und b) *D. gonocephala* dargestellt als Dauerlinien gegen die Unterschreitungswahrscheinlichkeit [%] vergleichend zwischen der fischfreien und der Fischstrecke im Gauernitzbach.

Diese Tendenzen spiegeln sich in den Biomassen der Arten wider, die als Dauerlinien der Größe nach sortiert gegen die Unterschreitungswahrscheinlichkeit aufgetragen wurden. *I. grammatica* zeigte in 60 % der Messereignisse in der Fischstrecke höhere Biomassen als

in der fischfreien Strecke (Abbildung 4-18a), während dagegen *D. gonocephala* in 70 % der Fälle deutlich höhere Biomassen in der fischfreien Strecke erreichte (Abbildung 4-18b). Unter Betrachtung der eingeteilten Biomassen in zwei Gruppen, oberhalb und unterhalb des Medians, zeigten sich keine signifikanten Unterschiede in den Biomassen von *I. grammatica* zwischen den Untersuchungsstrecken (ANOVA; Strecke: $F = 3,17$, $P = 0,08$; Abbildung 4-19a). Die Biomassen von *D. gonocephala* waren dagegen konsistent in der fischfreien Strecke signifikant höher als in der Fischstrecke (ANOVA; Strecke: $F = 5,28$, $P = 0,026$; Abbildung 4-19b).

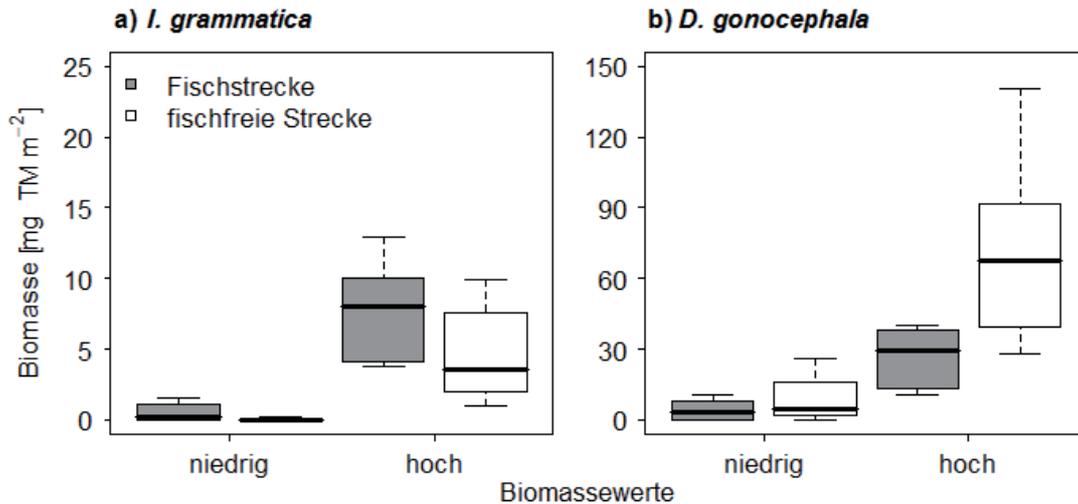


Abbildung 4-19 Vergleich der Biomassen [mg TM m^{-2}] von a) *I. grammatica* und b) *D. gonocephala* (Boxplot; Median, Quartile, 10./90. Perzentil); Gruppierung anhand der Werte oberhalb und unterhalb des Medians, niedrig ($N = 12$) und hoch ($N = 13$).

4.3.3 Einfluss der benthivoren Fische auf die Fortpflanzung der Populationen

Die Räuberarten *Rhyacophila fasciata* und *Plectrocnemia conspersa*

Die Körperlänge der Adulten von *R. fasciata* wurde nicht durch die benthivoren Fische beeinflusst. Es konnte kein signifikanter Unterschied zwischen den Untersuchungsstrecken festgestellt werden (ANOVA; $df = 26$, $F = 0,91$, $P = 0,35$), wobei sich die Körperlängen zwischen den Geschlechtern unterschieden (ANOVA; $df = 26$, $F = 21,1$, $P < 0,001$; Abbildung 4-20a). Ähnliche Ergebnisse fanden sich für *P. conspersa*. Während es keine Unterschiede in der Länge der Adulten zwischen den Untersuchungsstrecken gab (ANOVA; $df = 19$, $F = 0,24$, $P = 0,635$), war dies zwischen den männlichen und weiblichen Tieren der Fall (ANOVA; $df = 19$, $F = 7,02$, $P = 0,016$; Abbildung 4-20b).

Die Fitness der weiblichen Köcherfliegen wurde durch das absolute Trockengewicht der Eipakete [mg TM] definiert. Die Fische hatten zwar keinen negativen Effekt auf die Fitness der Weibchen von *R. fasciata*, beeinflussten diese jedoch positiv (Abbildung 4-21a). Das mittlere Gewicht der Eipakete war in der Fischstrecke signifikant höher verglichen mit der fischfreien Strecke (ANCOVA; $df = 14$, $F = 4,8$, $P = 0,047$). Eine deutliche Beziehung zwischen Eimasse und Körperlänge bestand nicht (ANCOVA; $df = 14$, $F = 3,5$, $P = 0,08$). Der mittlere relative Anteil der Eimasse zur Körpermasse betrug in der Fischstrecke 13,9 %, in

der fischfreien Strecke 9,1 %. Die Fische zeigten dagegen keinerlei Einfluss auf die Fitness von *P. conspersa* in der Fischstrecke (Abbildung 4-21b), da kein Unterschied im mittleren Gewicht der Eipakete (ANCOVA; $df = 15$, $F = 0,1$, $P = 0,76$) sowie keine deutliche Abhängigkeit von der Körperlänge (ANCOVA; $df = 15$, $F = 0,04$, $P = 0,85$) vorhanden war. Dies spiegelte sich ebenfalls in ähnlichen mittleren relativen Anteilen von Eimasse/Körpermasse wider (Fisch: 11,2 %; fischfrei: 12,2 %).

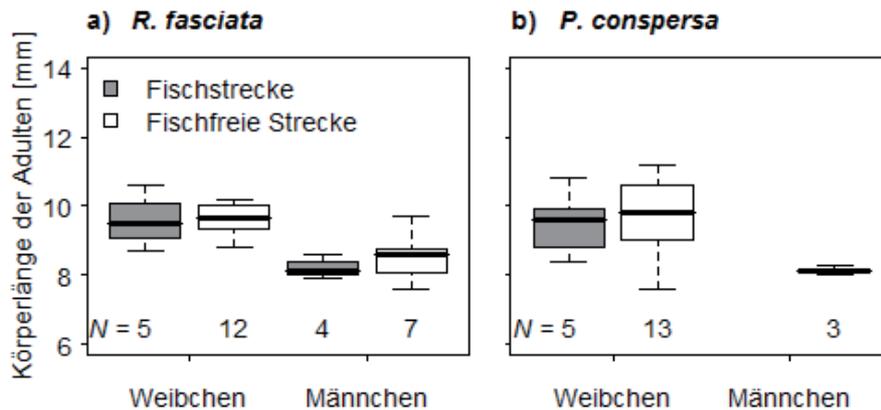


Abbildung 4-20 Körperlänge [mm] (Boxplot; Median, Quartile, 10./90. Perzentil) der adulten Weibchen und Männchen von a) *R. fasciata* und b) *P. conspersa* in der Fischstrecke und der fischfreien Strecke (beide Emergenzjahre gemittelt). Männliche Individuen von *P. conspersa* fehlten in den Emergenzfallen der Fischstrecke, N = Anzahl der gefangenen Individuen.

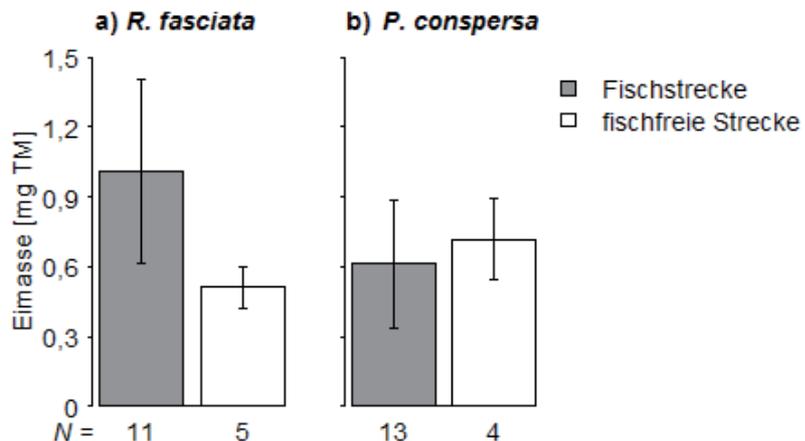


Abbildung 4-21 Die Masse der Eipakete [mg TM] ($MW \pm 1 SE$) der weiblichen Köcherfliegen von a) *R. fasciata* und b) *P. conspersa* in der Fischstrecke und der fischfreien Strecke. N = Anzahl der analysierten Weibchen.

Die Emergenz [$\text{Ind m}^{-2} \text{a}^{-1}$] von *R. fasciata* und *P. conspersa* war in beiden Untersuchungsjahren in der Fischstrecke etwa um die Hälfte reduziert verglichen mit der fischfreien Strecke, wobei *P. conspersa* im Jahr 2006 in der Fischstrecke überhaupt nicht mehr gefangen wurde (Tabelle 4-4). Aufgrund der hohen räumlichen Variabilität der Emergenz waren die Unterschiede jedoch nur schwach statistisch signifikant ($\alpha < 0,1$; ANOVA, *R. fasciata*: $F = 4,8$, $P = 0,06$; *P. conspersa*: $F = 4,2$, $P = 0,07$; $N = 3$), wobei sich die Untersuchungsjahre für beide Arten nicht unterschieden (ANOVA, *R. fasciata*: $F = 2,9$, $P = 0,13$; *P. conspersa*: $F = 1,7$, $P = 0,23$; $N = 3$). Die schwachen Unterschiede in der

Emergenz zwischen den Untersuchungsstrecken verstärkten sich bei der Betrachtung der Emergenzproduktion [$\text{mg TM m}^{-2} \text{a}^{-1}$] für beide Köcherfliegenpopulationen (Abbildung 4-22), da hier auch die Biomasse der emergierten Individuen berücksichtigt wurde. Dies spiegelte sich in einer signifikant reduzierten Emergenzproduktion beider Arten in der Fischstrecke verglichen mit der fischfreien Strecke wider (ANOVA; *R. fasciata*: $F = 5,1$, $P = 0,05$; *P. conspersa*: $F = 15,5$, $P = 0,004$; $N = 3$). Zwischen den beiden Jahren gab es, abgesehen vom völligen Fehlen der Emergenz im zweiten Jahr bei *P. conspersa*, keine deutlichen Unterschiede in der Emergenzproduktion (ANOVA; *R. fasciata*: $F = 0,79$, $P = 0,4$, $N = 3$; *P. conspersa*: $F = 3,99$, $P = 0,08$; $N = 3$).

Tabelle 4-4 Die Emergenz [$\text{Ind m}^{-2} \text{a}^{-1}$] ($\text{MW} \pm 1 \text{ SE}$, $N = 3$) der Köcherfliegen *R. fasciata*, *P. conspersa* und *H. instabilis* in den Untersuchungsjahren 2005 und 2006 in der Fischstrecke und der fischfreien Strecke.

Jahr	Strecke	<i>R. fasciata</i>	<i>P. conspersa</i>	<i>H. instabilis</i>
2005	Fisch	12,5 ± 6,3	10,4 ± 7,5	231,5 ± 128,3
	fischfrei	22,9 ± 2,1	18,8 ± 6,3	241,7 ± 116,4
2006	Fisch	6,3 ± 3,6	0	64,6 ± 30,3
	fischfrei	14,6 ± 4,2	14,6 ± 5,5	122,9 ± 46

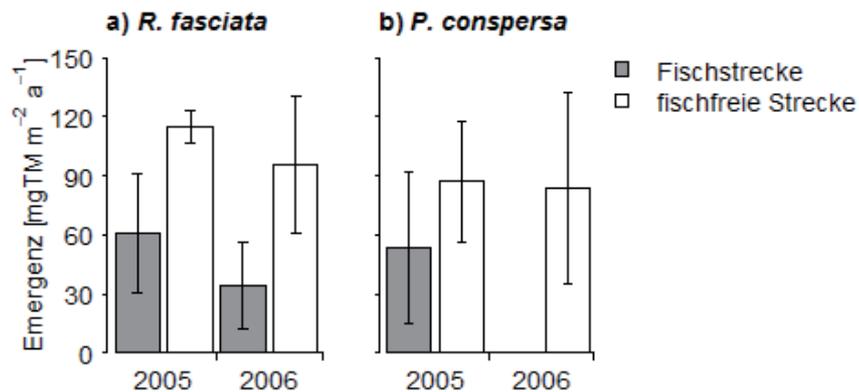


Abbildung 4-22 Emergenzproduktion [$\text{mg TM m}^{-2} \text{a}^{-1}$] ($\text{MW} \pm 1 \text{ SE}$, $N = 3$) der Populationen von a) *R. fasciata* und b) *P. conspersa* in den Untersuchungsjahren 2005 und 2006 in der Fischstrecke und der fischfreien Strecke des Gauernitzbaches.

Die aus der Emergenzproduktion und dem mittleren Anteil der Eimasse zum Körpergewicht abgeschätzte jährliche Eiproduktion [$\text{mg TM m}^{-2} \text{a}^{-1}$] der Köcherfliegenpopulationen zeigte eine deutliche Reduktion der potentiellen Nachkommen in der Fischstrecke verglichen mit der fischfreien Strecke in beiden Untersuchungsjahren (Abbildung 4-23). Dieser Effekt schien sich langfristig zu verstärken, da die Differenzen zwischen den untersuchten Strecken im zweiten Untersuchungsjahr 2006 gegenüber dem Jahr 2005 deutlich zugenommen hatten.

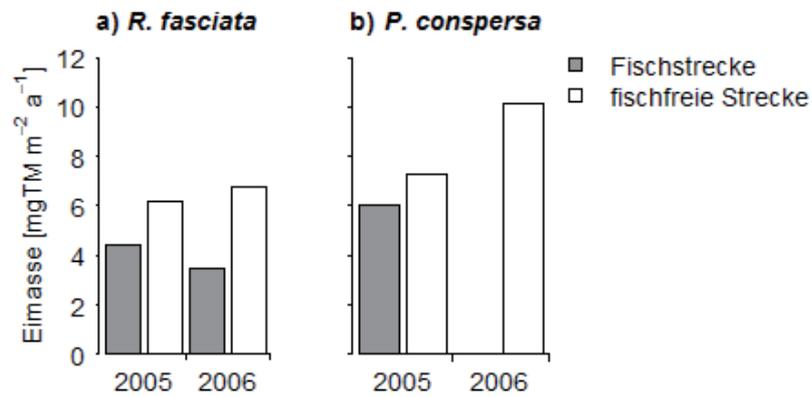


Abbildung 4-23 Jährliche Eiproduktion [mg TM m⁻² a⁻¹] von **a)** *R. fasciata* und **b)** *P. conspersa* in den Untersuchungsjahren 2005 und 2006 in der Fischstrecke und der fischfreien Strecke des Gauernitzbaches.

Die omnivoren Arten *Hydropsyche instabilis* und *Gammarus pulex*

Die Köcherfliege *H. instabilis* zeigte in der Fischstrecke eine signifikant geringere Körperlänge als in der fischfreien Strecke (ANOVA; $df = 315$, $F = 24,4$, $P < 0,001$), dabei unterschieden sich die Männchen und Weibchen in ihrer Körpergröße deutlich voneinander (ANOVA; $df = 315$, $F = 5,6$, $P = 0,02$; Abbildung 4-24a). Im Gegensatz zur Körperlänge gab es keinen messbaren Fischeffekt auf die Fitness der Weibchen (Abbildung 4-24b), da kein signifikanter Unterschied zwischen den Strecken nachgewiesen wurde (ANCOVA; $df = 33$, $F = 0,16$, $P = 0,69$). Allerdings bestand eine starke Abhängigkeit der Eimasse von der Körperlänge der Weibchen (ANOVA; $df = 33$, $F = 14,3$, $P < 0,001$). Der mittlere relative Anteil der Eimasse zur Körpermasse betrug 33,6 % in der Fischstrecke und 38 % in der fischfreien Strecke.

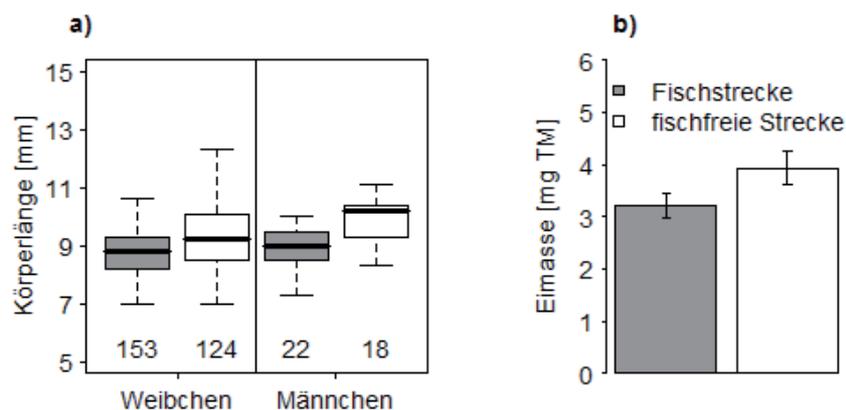


Abbildung 4-24 a) Körperlänge [mm] (Boxplot; Median, Quartile, 10./90. Perzentil und Anzahl der analysierten Individuen) der weiblichen und männlichen Adulten und **b)** Masse der Eipakete [mg TM] ($MW \pm 1 SE$, Fisch: $N = 11$, fischfrei: $N = 5$) der Weibchen von *H. instabilis* in der Fischstrecke und der fischfreien Strecke des Gauernitzbaches.

Die Abundanzen der emergierten *H. instabilis* [Ind m⁻² a⁻¹] unterschieden sich weder signifikant zwischen den Untersuchungsstrecken (ANOVA; $F = 0,1$, $P = 0,76$, $N = 3$) noch zwischen den untersuchten Jahren (ANOVA; $F = 1,8$, $P = 0,22$, $N = 3$; Tabelle 4-4). Konsistent zu den Abundanzen war zwar die Emergenzproduktion [mg TM m⁻² a⁻¹] in beiden

Strecken im Untersuchungsjahr 2005 ähnlich hoch, zeigte aber im darauffolgenden Jahr eine Reduktion in der Fischstrecke um etwa die Hälfte (Abbildung 4-25a). Aufgrund dieser hohen Variabilität war der Einfluss der Fische auf die Emergenzproduktion jedoch nicht statistisch nachweisbar (ANOVA; $F = 0,46$ $P = 0,52$, $N = 3$). Auch zwischen den Jahren 2005 und 2006 gab es keinen Unterschied (ANOVA; $F = 1,24$, $P = 0,3$, $N = 3$).

Die aus der Emergenzproduktion und dem mittleren Gewichtsanteil der Eimasse zur Körpermasse abgeschätzte jährliche Eiproduktion [$\text{mg TM m}^{-2} \text{a}^{-1}$] von *H. instabilis* zeigte eine deutliche Reduktion in der Fischstrecke in beiden Untersuchungsjahren (Abbildung 4-25b). Obwohl keine individuellen Fitnesskosten oder deutliche letale Effekte vorhanden waren, schien die Änderung dennoch indirekt durch subletale Effekte verursacht. Da die Eiproduktion unter Bezugnahme der Körpermasse berechnet wurde, die eine signifikante Beziehung mit der Körperlänge der Weibchen zeigte ($\text{Masse} = 0,197 \cdot \text{Länge}^{1,64}$; $r^2 = 0,25$, $P < 0,001$, $N = 85$), war dieser Effekt vermutlich hauptsächlich auf die geringeren Körperlängen der emergierten Weibchen in der Fischstrecke (Abbildung 4-24a) zurückzuführen. Der Unterschied in der Eiproduktion verstärkte sich im zweiten Jahr der Untersuchung.

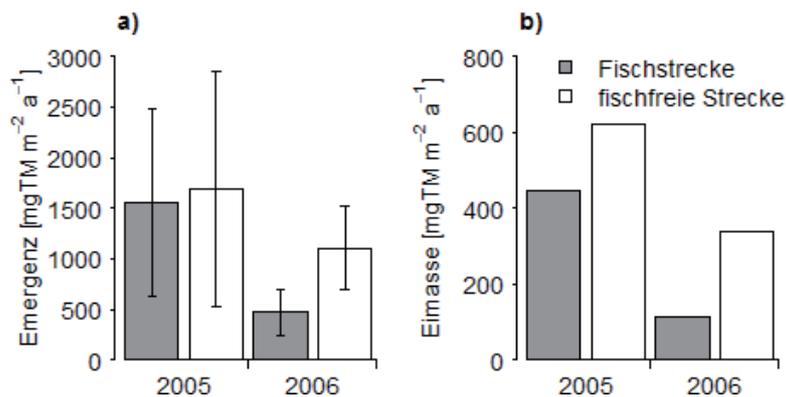


Abbildung 4-25 a) Emergenzproduktion [$\text{mg TM m}^{-2} \text{a}^{-1}$] (MW \pm 1 SE, $N = 3$) und b) abgeschätzte Eimasse [$\text{mg TM m}^{-2} \text{a}^{-1}$] als Nettosumme der Population von *H. instabilis* in 2005 und 2006 in der Fischstrecke und der fischfreien Strecke des Gauernitzbaches.

Für *G. pulex* wurde beispielhaft für das Untersuchungsjahr 2006 der Fortpflanzungserfolg der Population von Juli bis Oktober untersucht. Gammariden pflanzen sich, anders als merolimnische Insekten, ausschließlich aquatisch und mehrmals während eines Lebenszyklus fort (siehe Kap. 3.2.2). Demnach wurden z.T. andere Kenngrößen als für die Insekten zur Analyse der Fortpflanzung herangezogen, wie die Fitness der Weibchen, deren Ovariengewicht als Maß für die Investition in die nächste Brut sowie der Erfolg der gesamten Population anhand der Eizahl der eiertragenden Weibchen (F. Schulz, Diplomarbeit 2007, unveröff. Daten).

Die Fitness wurde über die individuelle Eizahl und das individuelle Eivolumen abgeschätzt. Es gab keinen deutlichen Einfluss der Fische auf die Eizahl der weiblichen *G. pulex*, da sich diese nicht zwischen Fischstrecke und der fischfreien Strecke unterschied (Tabelle 4-5; ANCOVA, $F = 0,40$, $P = 0,52$). Allerdings gab es einen starken positiven Zusammenhang zwischen individueller Eizahl und der Körpergröße (ANCOVA, $F = 14,73$, $P < 0,001$): je

größer die Weibchen waren, desto mehr Eier hatten sie angelegt (Abbildung 4-26). Das individuelle Eivolumen war ebenfalls vergleichbar zwischen den Untersuchungsstrecken (Tabelle 4-5; ANCOVA, $F = 2,27$, $P = 0,17$, Stadien ≤ 5), wobei dies erwartungsgemäß abhängig vom Stadium der Eier war (ANCOVA, $F = 171,9$, $P < 0,001$).

Tabelle 4-5 Die individuelle Eizahl [Ind^{-1}], das individuelle Eivolumen [mm^3] und das Ovariengewicht [mg] relativ zum Körpergewicht [mg] ($\text{MW} \pm \text{SD}$ (N)) weiblicher *G. pulex* in der Fischstrecke und der fischfreien Strecke im Gauernitzbach von Aug – Okt 2006.

Strecke	Eizahl [Ind^{-1}]	Eivolumen [mm^3]	rel. Ovariengewicht
Fisch	20 ± 7 (45)	$0,140 \pm 0,027$ (36)	$0,032 \pm 0,035$ (21)
fischfrei	19 ± 8 (43)	$0,147 \pm 0,031$ (32)	$0,064 \pm 0,059$ (18)

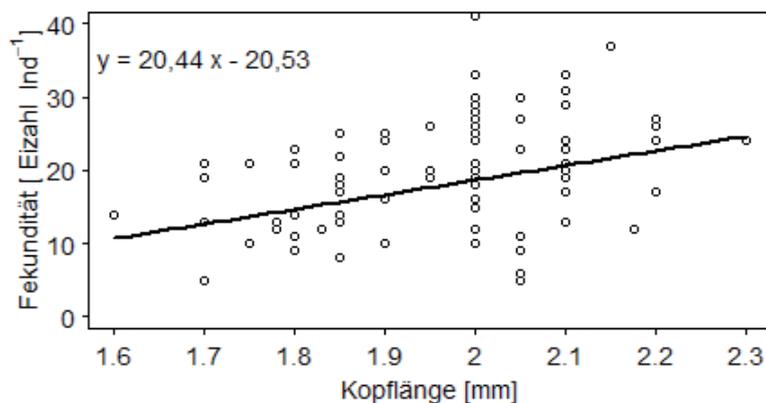


Abbildung 4-26 Linearer Zusammenhang zwischen der Kopflänge [mm] der weiblichen *G. pulex* und der Anzahl der Nachkommen [Eizahl Ind^{-1}] ($r^2 = 0,152$, $P < 0,001$).

Die Fortpflanzungszeit der Population von *G. pulex* konnte über den Anteil leerer Ovarien in den analysierten Weibchen identifiziert werden. Während des Untersuchungszeitraumes kam es zu einem Anstieg des Anteils von Weibchen mit leeren Ovarien (Abbildung 4-27). Da sich der Verlauf in beiden Strecken stark ähnelte (Anhang B), wurden die Daten aufgrund der Übersichtlichkeit gepoolt dargestellt. Somit schien die Fortpflanzung im Spätsommer bis zum Herbst stattzufinden, da im August nur 30 % der Weibchen leere Ovarien besaßen, während Mitte Oktober kein Weibchen in die nächste Generation investierte. Ein Einfluss der benthivoren Fische auf die Ovarienreifung war allerdings nicht festzustellen, da keine Unterschiede zwischen den relativen Ovariengewichten beider Strecken bestanden (Tabelle 4-5; ANCOVA; $F = 1,3$, $P = 0,262$). Da die Weibchen während der Entwicklungsdauer ihrer Nachkommen im Brutraum neue Ovarien für den nächsten Brutzyklus anlegen, gab es eine Zunahme des Ovariengewichts während der Embryoreifung (ANCOVA; $F = 14,02$, $P < 0,001$) mit maximalen Werten in Weibchen mit leerem Brutraum.

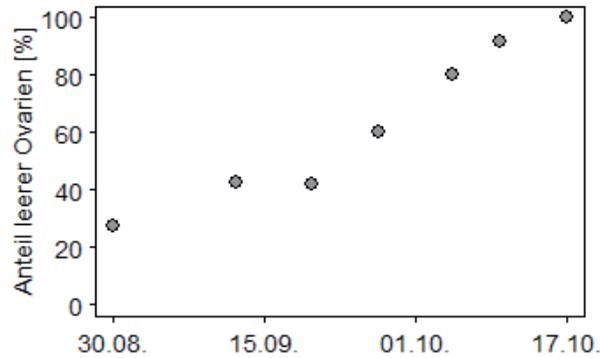


Abbildung 4-27 Der Anteil der Weibchen mit leeren Ovarien [%] von Aug bis Okt 2006 im Gauernitzbach (Untersuchungsstrecken gepoolt).

In der Fischstrecke konnte ein deutlicher Einfluss auf die Abundanzen der adulten Weibchen von *G. pulex* im Juli 2006 gezeigt werden (Wilcoxon-Test; $P = 0,004$, $N = 6$; Tabelle 4-10), was direkt auf den Fortpflanzungserfolg der Population gewirkt haben könnte. Dagegen wiesen die Männchen keine signifikant geringere Dichte auf (Wilcoxon-Test; $P = 0,13$, $N = 6$; Tabelle 4-6). Im Oktober 2006 waren die Abundanzen beider Geschlechter in der Fischstrecke tendenziell geringer als in der fischfreien Strecke, aber aufgrund der großen Streuungen zwischen den Stichproben nicht signifikant unterschiedlich (Wilcoxon-Test; Weibchen: $P = 0,11$, Männchen: $P = 0,26$, $N = 6$; Tabelle 4-6).

Tabelle 4-6 Abundanzen [Ind m^{-2}] ($\text{MW} \pm 1 \text{ SE}$, $N = 6$) der Weibchen und Männchen von *G. pulex* im Juli und Oktober 2006 im Benthos der Fischstrecke und der fischfreien Strecke im Gauernitzbach.

Strecke	Juli 2006		Oktober 2006	
	Weibchen	Männchen	Weibchen	Männchen
Fisch	10 ± 3	16 ± 6	24 ± 19	30 ± 22
Fischfrei	54 ± 16	31 ± 8	114 ± 76	128 ± 74

Die flächenbezogene Eizahl und damit die durchschnittliche Fitness der Population von *G. pulex* war während der Fortpflanzungszeit (Juli 2006) in der Fischstrecke deutlich reduziert (Fischstrecke: 61 Eier m^{-2} ; fischfreie Strecke: 961 Eier m^{-2}). Diese Reduktion um etwa 95 % konnte vor allem darauf zurückgeführt werden, dass die Abundanz großer Weibchen in der Fischstrecke und damit der Anteil eiertragender Weibchen in der Population deutlich verringert war (Abbildung 4-28). Der Unterschied wurde gegen Ende der Brutsaison (Okt 2006) nicht mehr beobachtet. Die Anzahl der Eier war im Oktober zwischen beiden Untersuchungsstrecken ähnlich (Fischstrecke: 43 Eier m^{-2} ; fischfreie Strecke: 41 Eier m^{-2}). Dies war auf eine ähnlich hohe Abundanz eiertragender Weibchen zurückzuführen, obwohl die Weibchen insgesamt in der fischfreien Strecke wesentlich häufiger als in der Fischstrecke vorkamen (Abbildung 4-28).

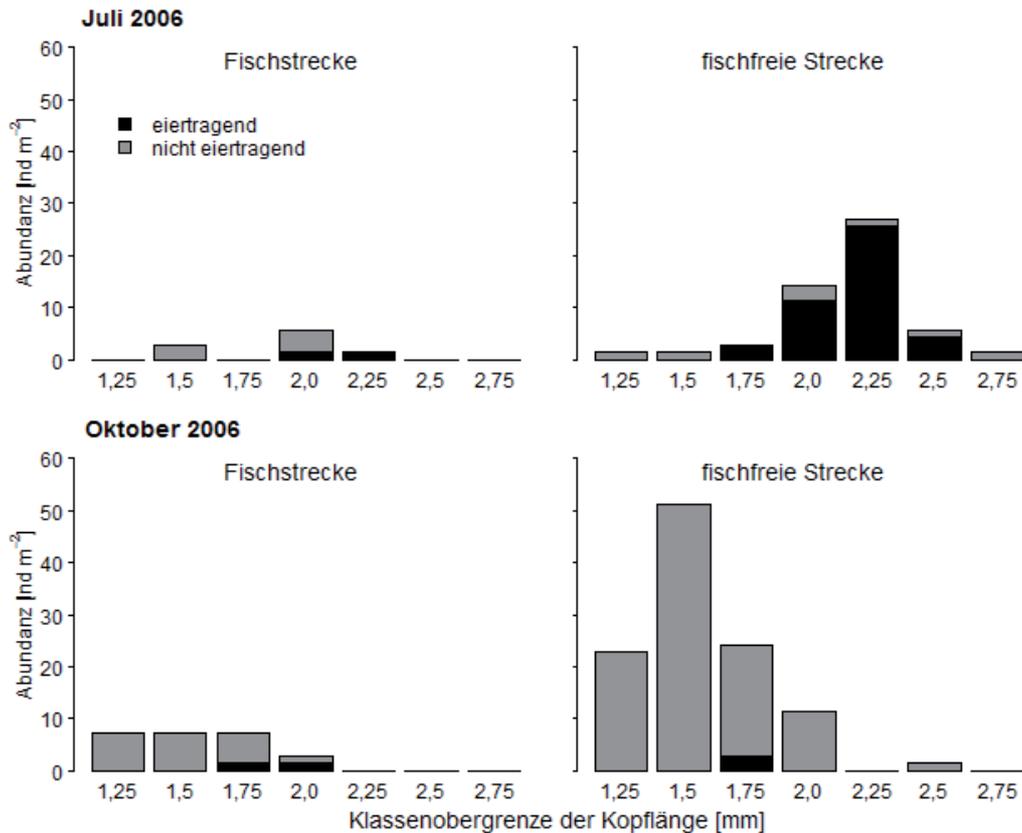


Abbildung 4-28 Mittlere Abundanz [Ind m^{-2}] der Weibchen ($N = 6$), in deren Brutraum Eier oder Juvenile vorhanden waren (eiertragend) und ohne Nachkommen (nicht eiertragend) im Juli und Oktober 2006 in der Fischstrecke und der fischfreien Strecke des Gauernitzbaches.

4.4 Einfluss benthivorer Fische auf das Ernährungsverhalten invertebrater Räuber und Omnivorer

4.4.1 Einfluss benthivorer Fische auf die Nahrungszusammensetzung

Die Räuberarten *Rhyacophila fasciata* und *Plectrocnemia conspersa*

Die Nahrungszusammensetzung der Köcherfliegenlarven *R. fasciata* und *P. conspersa* unterschied sich signifikant zwischen den Untersuchungsstrecken (ADONIS-Test, Tabelle 4-7). Zudem zeigte die Nahrung von *R. fasciata* auch eine saisonale Abhängigkeit, bei *P. conspersa* unterschied sie sich dagegen nicht zwischen den Monaten.

Die wichtigsten Beuteorganismen von *R. fasciata* waren Chironomiden, gefolgt von Plecopteren, *Hydropsyche*, *Baetis*, Simuliiden und terrestrischen Insekten (Tabelle 4-8). Plecopteren, *Hydropsyche* und *Baetis* wurden in der fischfreien Strecke häufiger ingestiert als in der Fischstrecke, während terrestrische Nahrung und alle Dipteren häufiger in der Fischstrecke erbeutet wurden (Tabelle 4-8). Wie die Ivlev Selektivitätsindizes zeigten, schien die höhere Ingestierung einiger Beutetaxa abhängig von der Präferenz der Räuber zu sein. Es gab eine deutlich positivere Selektivität für die Plecopteren, *Hydropsyche* und *Baetis* in der fischfreien Strecke, während Simuliiden positiver in der Fischstrecke selektiert wurden (Abbildung 4-29).

Tabelle 4-7 Ergebnisse des ADONIS Randomisierungstests (1000 Permutationen) zur Untersuchung der Einflussfaktoren "Strecke" (Fisch und fischfrei) und "Monat" (*R. fasciata*: Mai, Juni, Aug, Okt; *P. conspersa*: Mai, Juni, Juli) auf die Ähnlichkeit der Nahrungszusammensetzung von *R. fasciata* und *P. conspersa* (*signifikanter *P*-Wert). Als Maß wurde dabei der Bray-Curtis-Abstand (untransformiert) genutzt.

Art	Faktor	df	F-Wert	P-Wert
<i>R. fasciata</i>	Strecke	1	1,136	0,008*
	Monat	3	3,363	<0,001*
	Strecke x Monat	3	1,180	0,962
<i>P. conspersa</i>	Strecke	1	0,814	0,035*
	Monat	2	0,724	0,525
	Strecke x Monat	2	0,676	1,000

Tabelle 4-8 Die Anteile der Beutetaxa am Darminhalt [%] (MW \pm 1 SE) von *R. fasciata* (5 Monate) und *P. conspersa* (4 Monate) in der Fischstrecke und fischfreien Strecke; Chironomiden als Larven (L) und Puppen (P); *N* = Anzahl der analysierten Därme.

Beute	<i>R. fasciata</i>		Beute	<i>P. conspersa</i>	
	Fisch	fischfrei		Fisch	fischfrei
Chironom. (L)	32,0 \pm 6,5	27,7 \pm 6,8	<i>G. pulex</i>	21,7 \pm 8,3	49,5 \pm 17,2
Plecoptera	8,7 \pm 5,8	20,6 \pm 13,5	terrestrisch	12,8 \pm 4,9	13,5 \pm 6,4
<i>Hydropsyche</i>	11,9 \pm 3,2	16,1 \pm 7,3	Chironom. (L)	9,9 \pm 6,0	10,7 \pm 6,8
<i>Baetis</i> spp.	5,0 \pm 1,3	9,9 \pm 4,8	<i>Baetis</i> spp.	7,1 \pm 4,1	8,4 \pm 3,0
terrestrisch	16,4 \pm 8,3	6,6 \pm 5,6	Trichoptera	14,4 \pm 12,2	5,6 \pm 5,3
Simuliidae	7,3 \pm 5,9	5,2 \pm 2,1	Ephemeroptera	18,4 \pm 10,0	4,9 \pm 1,8
Trichoptera	3,0 \pm 1,3	5,2 \pm 2,6	Ostracoda	8,3 \pm 4,6	4,0 \pm 1,4
Ephemeroptera	4,2 \pm 3,4	4,4 \pm 3,4	<i>Hydraena</i> spp.	0,7 \pm 0,4	1,6 \pm 0,9
Chironom. (P)	4,1 \pm 1,2	3,2 \pm 1,4	Chironom. (P)	1,4 \pm 1,2	1,3 \pm 1,0
Diptera	3,6 \pm 2,3	1,1 \pm 2,4	Simullidae	1,1 \pm 0,7	0,5 \pm 0,5
<i>G. pulex</i>	3,5 \pm 3,5	0	Plecoptera	3,1 \pm 1,2	0,05 \pm 0,05
			Diptera	0,5 \pm 0,3	0
<i>N</i>	125	123	<i>N</i>	86	94

Die Hauptbeutetaxa in der Nahrung von *P. conspersa* waren *Gammarus pulex* gefolgt von terrestrischen Insekten, Baetiden, Chironomiden und Trichopteren sowie Ostracoden (Tabelle 4-8). In der fischfreien Strecke wurde als einziges Beutetaxa *G. pulex* deutlich mehr ingestiert als in der Fischstrecke, während Trichopteren, Plecopteren und Ephemeropteren in der Fischstrecke deutlich häufiger von den Räubern gefressen wurden. Die Unterschiede in der Beutewahl zwischen den Strecken schienen weniger abhängig von der Präferenz der Räuber zu sein als vom tatsächlichen Beuteangebot im Benthos. So zeigte *P. conspersa* tendenziell nur für *Baetis* spp. eine positive Selektivität in der fischfreien Strecke, während die Trichopteren vermutlich in der Fischstrecke bevorzugt wurden (Abbildung 4-29).

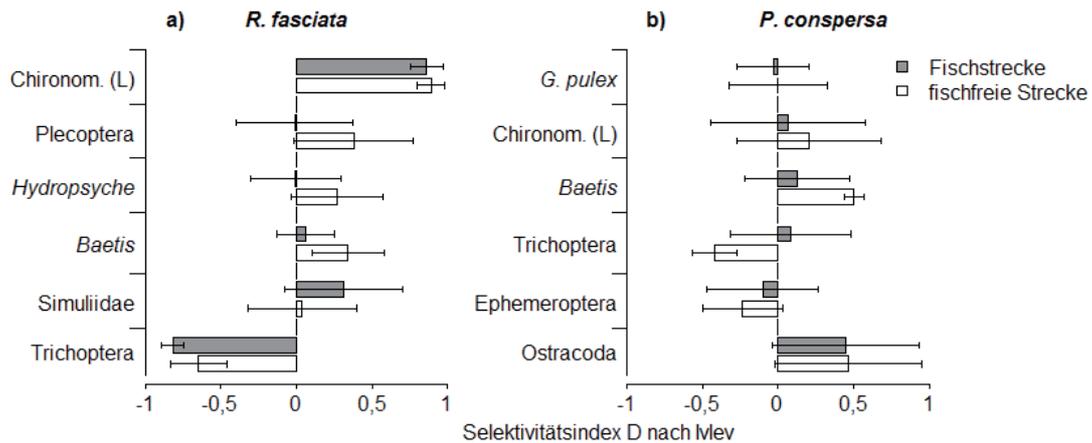


Abbildung 4-29 Die Selektivitätsindizes D nach Ivlev (MW \pm 1 SE) der wichtigsten Beutetaxa (Anteil > 5 % in mindestens einer Strecke) für die Räuber **a)** *R. fasciata* (aus 5 Monaten) und **b)** *P. conspersa* (aus 4 Monaten) in der Fischstrecke und der fischfreien Strecke.

Die omnivoren Arten *Gammarus pulex* und *Hydropsyche* spp.

Die quantitative Analyse der Nahrungszusammensetzung beider omnivorer Arten basierte ausschließlich auf der Berechnung der Ressourcen anhand der Isotopenverhältnisse, da eine quantitative mikroskopische Darmanalyse aufgrund einer hohen Feinpartikelanreicherung im Darm schwierig war. Die Analyse der Unterschiede zwischen der Fischstrecke und der fischfreien Strecke wurde beispielhaft für das Jahr 2006 durchgeführt. Eine unterschiedliche Nahrungszusammensetzung war bei einer deutlichen Unterscheidung der Isotopensignaturen von Kohlenstoff oder Stickstoff im Konsumenten zwischen den Strecken wahrscheinlich. Dann könnte einerseits eine Verschiebung der Anteile einzelner Ressourcen an der Nahrung oder andererseits ein kompletter Wechsel in der Nahrungswahl diese unterschiedlichen Isotopenzusammensetzungen verursacht haben.

Die Verhältnisse der Kohlenstoffisotope von *G. pulex* waren im Frühjahr 2006 in der fischfreien Strecke deutlich geringer als in der Fischstrecke (Abbildung 4-30; ANOVA & Tukey's Posthoc; $F = 1,25$, $P = 0,019$, $N = 35$). Dieser Unterschied war dagegen weder in der Kohlenstoffsignatur im Herbst 2006 (ANOVA & Tukey's Posthoc; $F = 1,25$, $P = 0,98$, $N = 35$) noch in der Stickstoffsignatur beider Jahreszeiten (ANOVA; $F = 0,12$, $P = 0,74$, $N = 35$) zu beobachten. Betrachtet man die mittleren Isotopensignaturen von Kohlenstoff und Stickstoff von *Hydropsyche* spp. (Abbildung 4-30), so unterschieden sich ebenfalls nur die Kohlenstoffsignaturen im Frühling zwischen den Untersuchungsstrecken (ANOVA & Tukey's Posthoc; $F = 1,08$, $P = 0,01$, $N = 20$). Keine Unterschiede waren für die Isotopenverhältnisse von Kohlenstoff im Herbst (ANOVA & Tukey's Posthoc; $F = 1,08$, $P = 0,159$, $N = 20$) und von Stickstoff in beiden Jahreszeiten zu finden (ANOVA; $F = 0,02$, $P = 0,9$, $N = 20$). Eine grundsätzliche Änderung der Isotopenzusammensetzung beider Konsumenten oder eine unterschiedliche Zuordnung zu den trophischen Positionen im Frühjahr wurde nicht beobachtet (Abbildung 4-30). Deshalb wurde kein genereller Wechsel in der Nahrungswahl vermutet und für die Berechnung der einzelnen Ressourcenanteile mit ISOSOURCE die bereits identifizierten Ressourcen verwendet (siehe Kap. 4.2.2). Die unterschiedlichen $\delta^{13}\text{C}$ -Signaturen beider Omnivorer ließ dagegen auf verschobene Anteile bestimmter Ressourcen

zwischen den Strecken schließen und machte eine getrennte Berechnung für beide Strecken im Frühjahr notwendig.

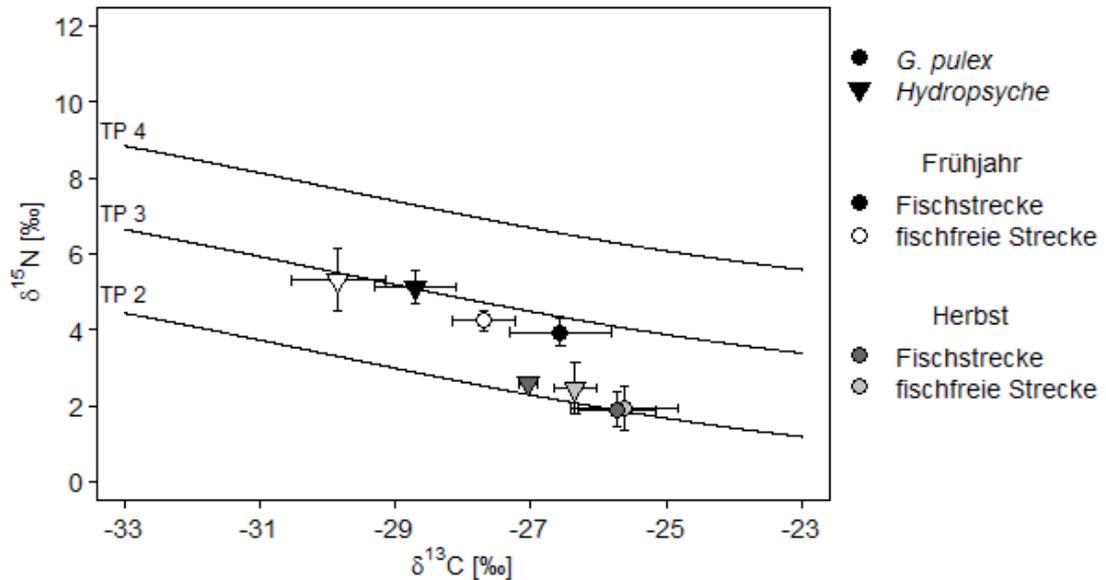


Abbildung 4-30 Die Isotopenzusammensetzung aus $\delta^{15}\text{N}$ [‰] und $\delta^{13}\text{C}$ [‰] ($\text{MW} \pm \text{SD}$) von *G. pulex* und *Hydropsyche* spp. in beiden Untersuchungsstrecken im Frühjahr und Herbst 2006 unter Zuordnung den trophischen Positionen TP 2-4 (schwarze Linien, nach Gl. 3-5).

Obwohl für beide omnivore Arten keine deutlichen Unterschiede in den Gesamtanteilen der pflanzlichen und tierischen Nahrung zwischen den Untersuchungsstrecken auftraten, wurde trotzdem eine Änderung der Relationen einzelner Ressourcen innerhalb dieser zwei Gruppen detektiert. Die subletalen Effekte der Fische zeigten sich durch eine eingeschränkte Nahrungswahl der Omnivoren in der Fischstrecke, was durch die Häufigkeitsverteilungen der Biomasseanteile an der Gesamtnahrung deutlich wurde (Abbildung 4-31a, 4-32a). Die Individuen in der fischfreien Strecke nutzten dagegen mehrere Nahrungsquellen mehr oder weniger gleichverteilt, da die Ressourcenanteile sehr breite Verteilungskurven zeigten (Abbildung 4-31b, 4-32b). Diese diversere Nutzung in der fischfreien Strecke wies auf ein erhöhtes Angebot verschiedener Ressourcen für die Konsumenten hin.

Für *G. pulex* in der Fischstrecke kristallisierten sich zwei Nahrungsquellen deutlich heraus. FPOM und Artgenossen stellten einen deutlich höheren Nahrungsanteil dar als in der fischfreien Strecke (Abbildung 4-31). Dagegen wurden die restlichen Ressourcen, Detritivore, Laub und Periphyton, häufiger in der fischfreien Strecke genutzt. So waren dort Detritivore und Gammariden zu ähnlichen Anteilen (insgesamt 58 %) in der Nahrung vertreten, während die pflanzlichen Ressourcen etwa gleichverteilt den Rest bildeten (insgesamt 42 %) (Abbildung 4-31b). Dagegen nutzte *G. pulex* in der Fischstrecke durchschnittlich etwa 46 % tierische Nahrung (ausschließlich Gammariden) sowie etwa 57 % pflanzliche Nahrung und Detritus (hauptsächlich FPOM).

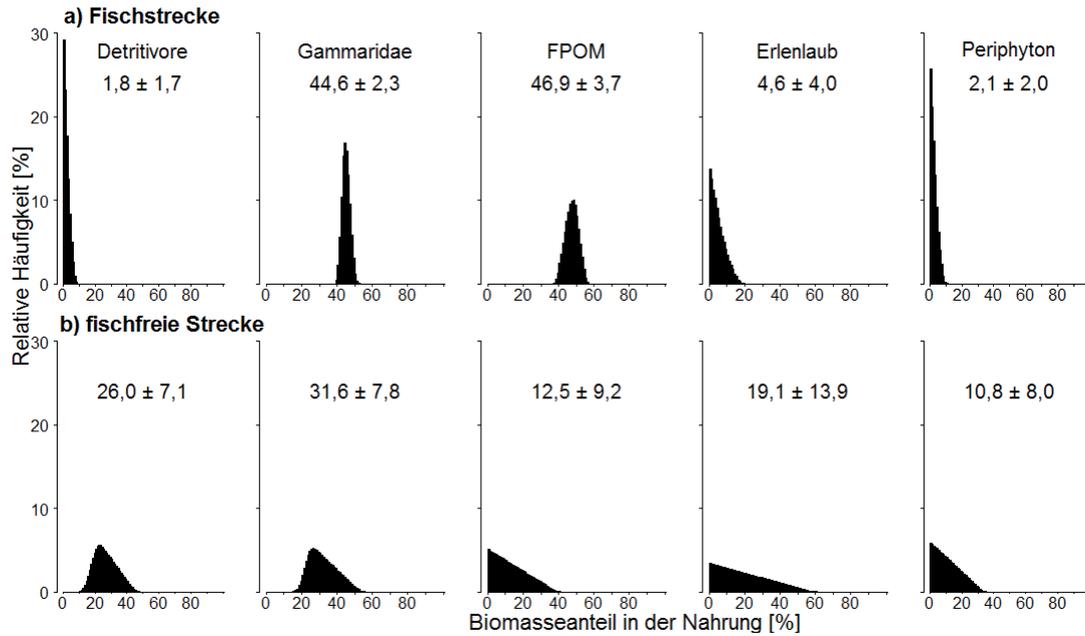


Abbildung 4-31 Die Häufigkeitsverteilungen der möglichen Nahrungsanteile [%] von *G. pulex* **a)** in der Fischstrecke und **b)** der fischfreien Strecke im Frühjahr 2006 im Gauernitzbach. Die Verteilung spiegelt alle potentiellen Lösungen von ISO-SOURCE wider (Schrittweite: 1 %, Toleranzbereich: 0,11 ‰). Die mittleren Biomasseanteile in der Nahrung \pm SD [%] sind in jedem Plot angegeben.

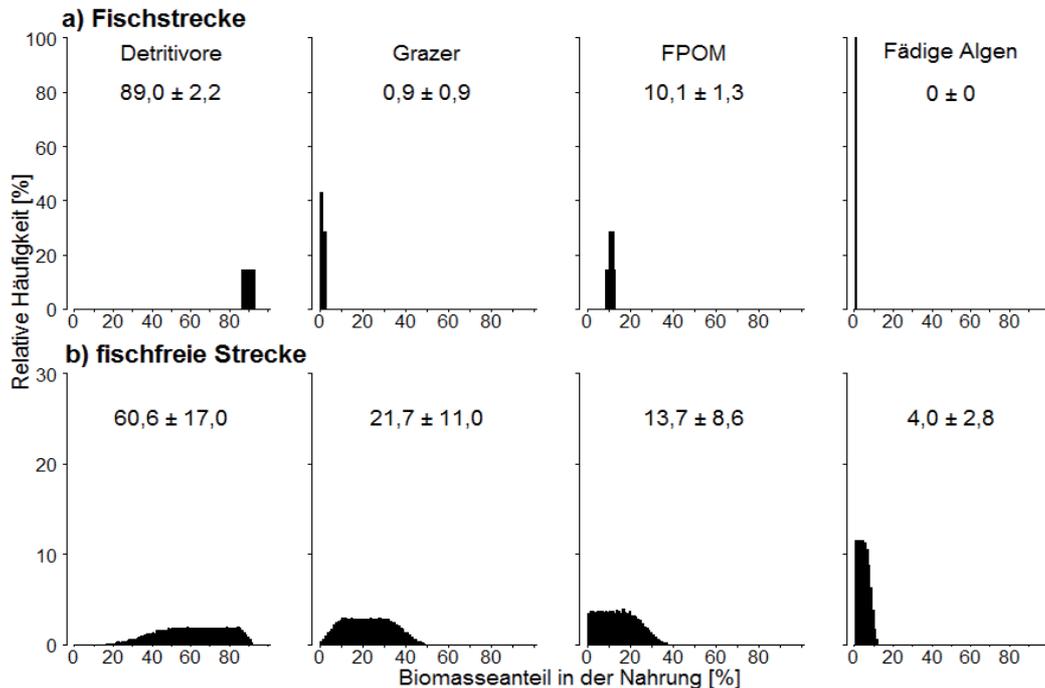


Abbildung 4-32 Die Häufigkeitsverteilungen der möglichen Nahrungsanteile [%] der Larven von *Hydropsyche* spp. **a)** in der Fischstrecke und **b)** der fischfreien Strecke im Frühjahr 2006 im Gauernitzbach. Die Verteilung spiegelt alle potentiellen Lösungen von ISO-SOURCE wider (Schrittweite: 1 %, Toleranzbereich: 0,11 ‰). Die mittleren Biomasseanteile in der Nahrung \pm SD [%] sind in jedem Plot angegeben.

Hydropsyche spp. nutzte in der Fischstrecke fast ausschließlich kleine Detritivore (durchschnittlich 89 %) und zu geringem Anteil FPOM (10 %) (Abbildung 4-32a). In der fischfreien Strecke bildeten Detritivore einen geringeren Nahrungsanteil, während Grazer

dagegen in höherem Maß genutzt wurden. Damit waren die tierischen Nahrungsanteile insgesamt in beiden Strecken ähnlich hoch (Fischstrecke: 91 %, fischfreie Strecke: 82 %). Die pflanzlichen Ressourcen setzten sich in der fischfreien Strecke zu etwas höheren Anteilen aus FPOM und fädigen Algen zusammen. Diese bildeten insgesamt 18 % der Nahrung, während in der Fischstrecke insgesamt 10 % pflanzliche Nahrung (nur FPOM) genutzt wurde (Abbildung 4-32b).

4.4.2 Einfluss benthivorer Fische auf die Fraßaktivität

Die Räuberarten *Rhyacophila fasciata* und *Plectrocnemia conspersa*

Die Fraßaktivität der beiden Räuber *R. fasciata* und *P. conspersa*, definiert durch den mittleren Darmfüllungsgrad über 24 h, war in der Fischstrecke und der fischfreien Strecke ähnlich hoch (Tabelle 4-9). Aufgrund dessen konnte kein statistisch signifikanter Unterschied in der individuellen täglichen Konsumtionsrate zwischen den Untersuchungsstrecken nachgewiesen werden (Tabelle 4-9; Permutationstest mit 1000 Permutationen; *R. fasciata*: $P = 0,439$, *P. conspersa*: $P = 0,207$).

Vergleicht man beide Köcherfliegenarten miteinander, so wird deutlich, dass die tägliche Rate von *P. conspersa* etwa zehnmal höher war als die von *R. fasciata*. Dieses Ergebnis lässt sich vermutlich auf die ebenfalls zehnmal höhere Verdauungsrate (ER) von *P. conspersa* zurückführen, welche in der Berechnung der täglichen Raten berücksichtigt wurde (Abbildung 4-33 a) *R. fasciata*: $ER = 0,0298$, b) *P. conspersa*: $ER = 0,3506$).

Tabelle 4-9 Die Fraßaktivität von *R. fasciata* und *P. conspersa* in der Fischstrecke und der fischfreien Strecke, gemessen als relativer Darmfüllungsgrad [$\text{mg TM mg}^{-1} \text{TM}^{-1}$] über 24 h ($\text{MW} \pm 1 \text{ SE (N)}$) und abgeschätzt als individuelle tägliche Rate [d^{-1}] nach Gl. 3-8 ($\text{MW} \pm 1 \text{ SE}$); für *R. fasciata* wurden der Darmfüllungsgrad beider Probenahmen (12.06.2006, 19.10.2005) gemittelt.

Strecke	<i>R. fasciata</i>		<i>P. conspersa</i>
	19.10.2005	12.06.2006	12.06.2006
Relativer Darmfüllungsgrad [$\text{mg TM mg}^{-1} \text{TM}^{-1}$]			
Fisch	0,164 \pm 0,013 (36)	0,173 \pm 0,015 (37)	0,151 \pm 0,012 (36)
Fischfrei	0,165 \pm 0,012 (36)	0,189 \pm 0,016 (39)	0,168 \pm 0,012 (42)
Individuelle tägliche Rate [d^{-1}]			
Fisch	0,121 \pm 0,026		1,101 \pm 0,099
Fischfrei	0,127 \pm 0,023		1,223 \pm 0,086

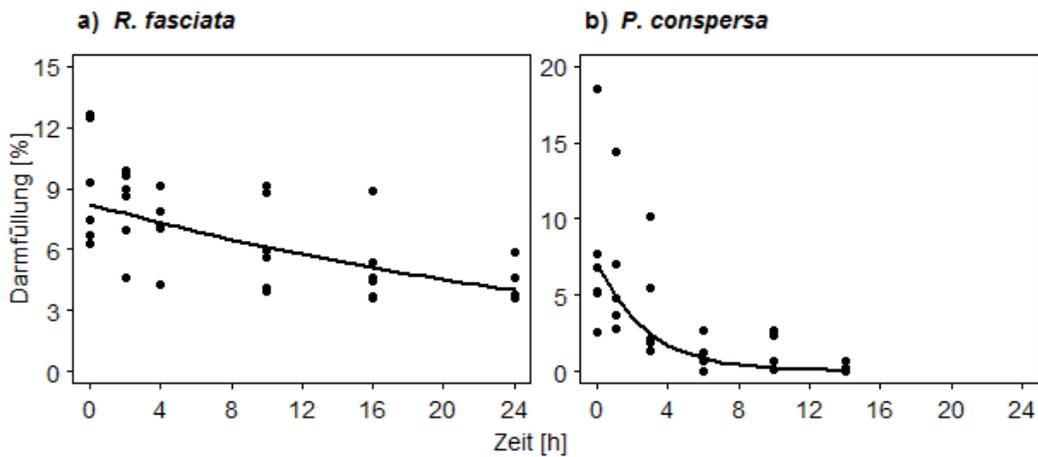


Abbildung 4-33 Exponentielle Abnahme der Darmfüllung DF [%] über die Zeit t [h] während des Verdauungsexperimentes für **a)** *R. fasciata* ($DF = 8,23 \cdot e^{-0,0298 \cdot t}$; $r^2 = 0,41$, $P < 0,001$, $N = 34$; logarithmisch transformiert) und *P. conspersa* ($DF = 7,02 \cdot e^{-0,3506 \cdot t}$; $r^2 = 0,49$, $P < 0,001$, $N = 28$; logarithmisch transformiert).

Die omnivore Art *Gammarus pulex*

Ein negativer Fischeinfluss auf den durchschnittlichen Darmfüllungsgrad und damit auf die Fraßaktivität von *Gammarus pulex* konnte während der drei durchgeführten 24 h-Beprobungen nicht gemessen werden (F. Schulz, Diplomarbeit 2007, unveröff. Daten; Abbildung 4-34). Der einzige signifikante Unterschied im Darmfüllungsgrad fand sich im Okt 2005, wobei zu diesem Zeitpunkt niedrigere Werte in der fischfreien Strecke gemessen wurden (Student's t-Test; $P = 0,013$, $N = 6$). In den beiden anderen Untersuchungsmonaten waren die Mittelwerte vergleichbar (Student's t-Test; Juni 2006: $P = 0,53$, $N = 6$; Okt 2006: $P = 0,20$, $N = 6$).

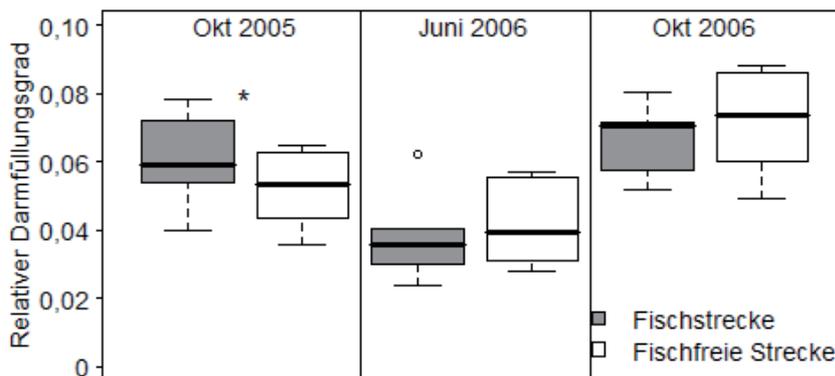


Abbildung 4-34 Relativer Darmfüllungsgrad [mg TM mg^{-1} TM] (Boxplot; Median, Quartile, 10./90. Perzentil, $N = 6$; *signifikant) von *G. pulex* während der 24 h-Messung (Intervall 4 h) im Okt 2005 und 2006 und Juni 2006 in der Fischstrecke und der fischfreien Strecke des Gauernitzbaches.

Die aus der Fraßaktivität aller Probenahmen und der aus dem Freiland abgeschätzten Verdauungsrate ($ER = 0,0796$) errechnete individuelle tägliche Konsumtionsrate unterschied sich nicht signifikant zwischen den beiden Untersuchungsstrecken (MW $\pm 1 SE$; Fisch: $0,098 \pm 0,016 \text{ d}^{-1}$, Fischfrei: $0,104 \pm 0,02 \text{ d}^{-1}$; Permutationstest mit 1000 Permutationen;

$P = 0,44$). Die Verdauungsrate könnte durch die Berechnungsmethode mit im Freiland gefangenen Tieren ohne Ausschluss der gleichzeitigen Nahrungsaufnahme unterschätzt worden sein und damit eher eine Unterschätzung der täglichen Raten von *G. pulex* verursacht haben.

4.5 Die Bedeutung des Fraßdruckes der räuberischen Invertebraten im Fließgewässernahrungsnetz

4.5.1 Der Einfluss benthivorer Fische auf die jährliche Gesamtkonsumtion

Die räuberischen Larven von *R. fasciata* und *P. conspersa* konsumierten etwa 20-50 % weniger Beuteorganismen in der Fischstrecke gegenüber der fischfreien Strecke in beiden Untersuchungsjahren (Abbildung 4-35). Aufgrund ihres teilweise höheren Anteils in der Nahrung und der höheren jährlichen Gesamtkonsumtion in der fischfreien Strecke wurden bestimmte Beutetaxa deutlich mehr konsumiert als in der Fischstrecke (Abbildung 4-36). Dies traf vor allem für *Baetis* spp., *Hydropsyche* spp. und Plecopteren zu, die mehr als doppelt so viel von *R. fasciata* konsumiert wurden (Abbildung 4-36a). Dagegen schien der Räuber in der Fischstrecke nur eine erhöhte Konsumtion von terrestrischer Nahrung aufzuweisen. Die wichtigste Beute von *P. conspersa*, der Amphipod *G. pulex*, wurde in der fischfreien Strecke etwa dreimal so häufig gefressen wie in der Fischstrecke, während die Konsumtion der Trichopteren, Ephemeropteren und Ostracoden in der Fischstrecke höher war (Abbildung 4-36b).

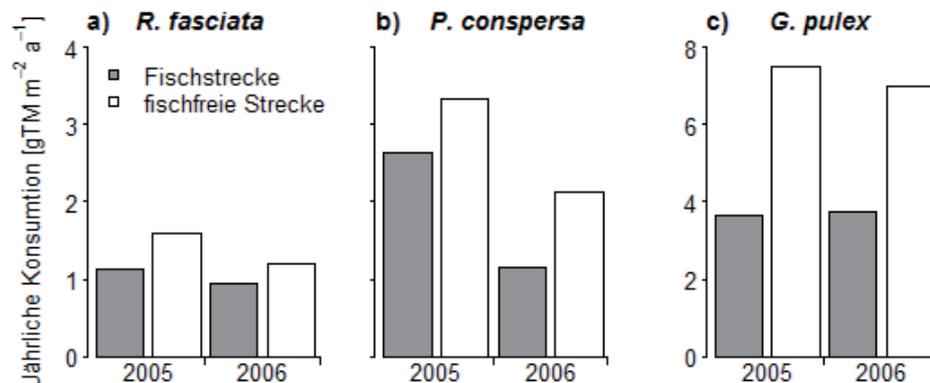


Abbildung 4-35 Die jährliche Konsumtion [g TM m⁻² a⁻¹] von a) *R. fasciata*, b) *P. conspersa* und c) *G. pulex* in der Fischstrecke und der fischfreien Strecke in 2005 und 2006. Während für die Köcherfliegen ein räuberischer Ernährungsanteil von 1,0 angenommen wurde, wurde die Konsumtion von *G. pulex* zeitgewichtet (Winter- und Sommerhalbjahr) bezogen auf seinen Anteil tierischer Nahrung (Beachte die abweichende Skalierung!).

Die jährliche Gesamtkonsumtion des Omnivoren *G. pulex* war in der fischfreien Strecke doppelt so hoch wie in der Fischstrecke, wobei hier zeitgewichtet für das Winter- und Sommerhalbjahr nur seine Anteile an tierischer Nahrung (vgl. Kap. 4.2.2, 4.4.1) berücksichtigt wurden (Abbildung 4-35). Aufgrund seiner sehr viel höheren Biomasse im Benthos über das ganze Jahr verglichen mit den Köcherfliegenlarven konsumierte *G. pulex* zudem doppelt so viel Nahrung wie die untersuchten Räuber. Durch die abweichende Methode zur Berechnung der Verdauungsrate ausschließlich aus Freilanddaten, während für

die Köcherfliegen ein Laborexperiment durchgeführt wurde, kann sogar eine Unterschätzung der Gesamtkonsumtion stattgefunden haben. Dies macht einen direkten Vergleich mit den anderen Arten nur eingeschränkt möglich.

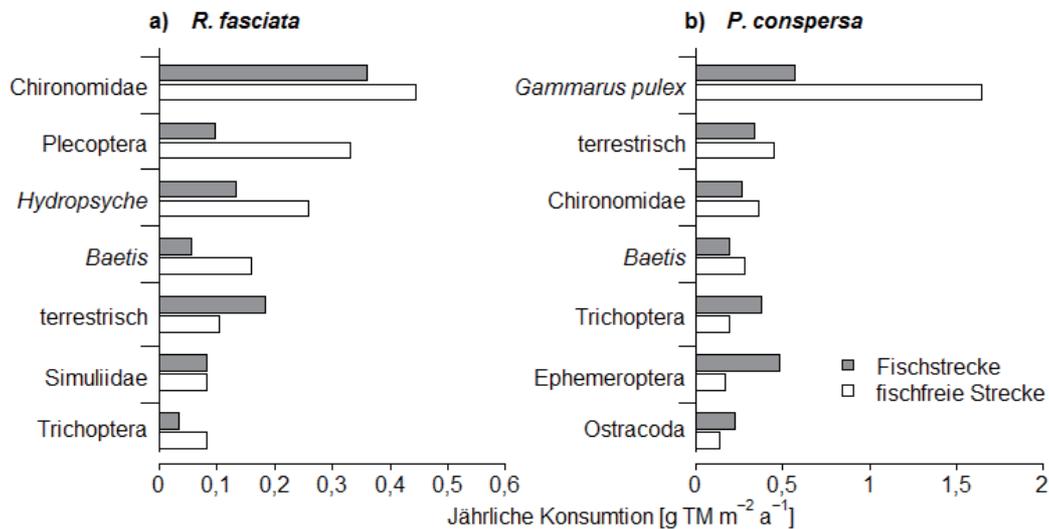


Abbildung 4-36 Die jährliche beutespezifische Konsumtion [g TM m⁻² a⁻¹] der wichtigsten Taxa durch a) *R. fasciata* und b) *P. conspersa*, abgeschätzt aus dem mittleren Beuteanteil in der Nahrung (Tabelle 4-8; > 5% in mind. einer Untersuchungsstrecke) und der jährlichen Konsumtion (Abbildung 4-35), exemplarisch für das Untersuchungsjahr 2005.

4.5.2 Differenzierung der dichte- und verhaltensinduzierten Fischeffekte auf die Konsumtion der Räuber

Dichteinduzierte Effekte, also Änderungen in der Invertebratenbiomasse durch die Fische, schienen bei dieser Untersuchung größere Bedeutung für die Änderung der jährlichen Konsumtion zu haben als verhaltensinduzierte, durch Änderungen in der Fraßaktivität verursachte Effekte. Dies zeigte der Vergleich von Szenario 1 (Sz 1, dichteinduziert) und Szenario 2 (Sz 2, verhaltensinduziert) mit dem tatsächlich gemessenen Fischereffekt (Tot; Abbildung 4-37). Obwohl die gemessenen Unterschiede zwischen den Untersuchungsstrecken in der Konsumtion nicht ausschließlich durch dichteinduzierte Effekte erklärt werden konnten, so zeigte Szenario 1 doch konsistent einen sehr viel höheren Fischereffekt als Szenario 2.

4.5.3 Vergleich des Gesamtfraßdruckes der Invertebraten und benthivoren Fische auf das Zoobenthos

Der Gesamtfraßdruck der invertebraten Räuber in der Fischstrecke überstieg in beiden Untersuchungsjahren 2005 und 2006 bereits ohne die Einbeziehung der omnivoren Ernährungstypen den der Fische (Abbildung 4-38). Addiert man die zeitgewichtete Konsumtion der Omnivoren von tierischer Nahrung, so war die Konsumtion der Invertebraten etwa um das 4-5-fache höher als die der Fische. In der fischfreien Strecke konnten allein die vier Räuberpopulationen durch eine erhöhte Gesamtkonsumtion gegenüber der Fischstrecke die fehlende Fischkonsumtion kompensieren. Während für einen Teil der Invertebraten eine konsistente Biomassereduktion in der Fischstrecke gemessen wurde (Kap. 4.3.2), konnte für

keine der untersuchten Arten eine deutliche Verringerung der Fraßaktivität bei Fischanwesenheit nachgewiesen werden (Kap. 4.4.2). Somit schienen die Unterschiede im Gesamtfraßdruck zwischen den Untersuchungsstrecken hauptsächlich durch Biomasseänderungen der Invertebraten verursacht worden zu sein. Diese Schlussfolgerung konnte ebenfalls durch die vorangehende Szenarienanalyse der dichte- und verhaltensinduzierten Fischeffekte unterstützt werden.

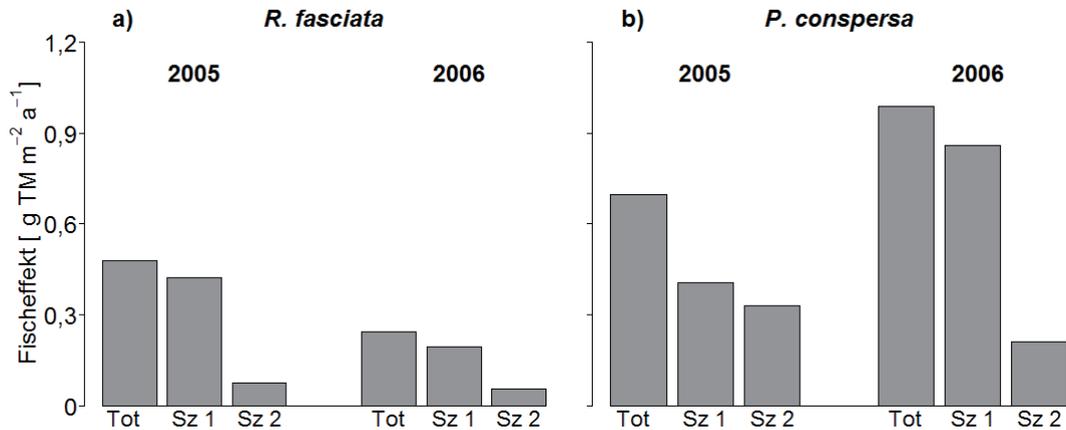


Abbildung 4-37 Die Abschätzung der dichteinduzierten Effekte (Sz 1) und verhaltensinduzierten Effekte (Sz 2) der benthivoren Fische auf die jährliche Gesamtkonsumtion von *R. fasciata* und *P. conspersa* verglichen mit dem gemessenen Fischeffekt (Tot), berechnet aus der Differenz der Konsumtionen [g TM m⁻² a⁻¹] der fischfreien und der Fischstrecke in 2005 und 2006.

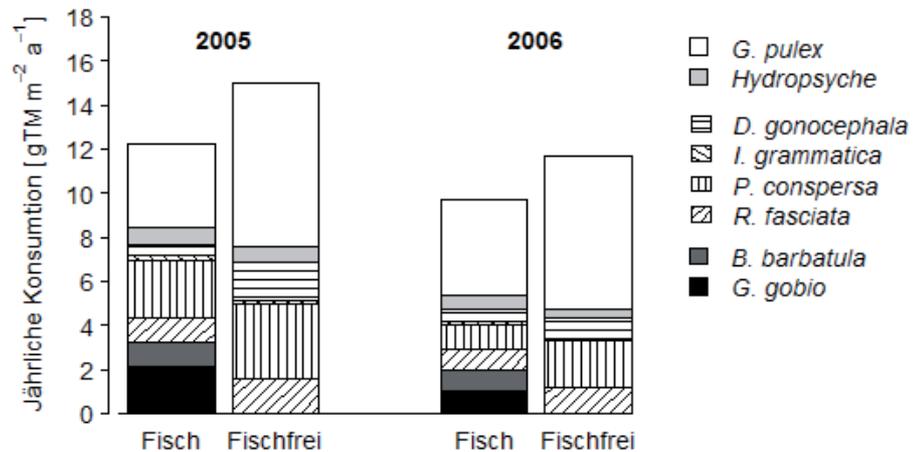


Abbildung 4-38 Jährliche Gesamtkonsumtion [g TM m⁻² a⁻¹] der biomasse-relevanten invertebraten Räuber (schraffiert) und Omnivoren (weiß, hellgrau) sowie der benthivoren Fische Gründling (*Gobio gobio*) und Bachschmerle (*Barbatula barbatula*) in der Fischstrecke und der fischfreien Untersuchungsstrecke in den Jahren 2005 und 2006.

5 Diskussion

5.1 Die trophischen Beziehungen im Nahrungsnetz des Gauernitzbaches

5.1.1 Die Nutzungspfade des Kohlenstoffes im Nahrungsnetz

Anhand der Isotopenanalysen konnten die Kohlenstoffwege im Nahrungsnetz des Gauernitzbaches identifiziert werden, wobei eine relativ eindeutige Trennung zwischen der Nutzung der allochthonen und autochthonen Kohlenstoffquellen möglich war. Während allochthone Kohlenstoffquellen für die Makroinvertebraten im Nahrungsnetz des Gauernitzbaches in den Frühjahr- und Herbstmonaten relevant waren, wurden autochthone Energieressourcen nur im Frühjahr genutzt. Autochthone und allochthone Kohlenstoffquellen waren dabei im Frühling gleichermaßen wichtig, da ein relativ breiter Bereich der Kohlenstoffsignaturen der Ressourcen durch die der Organismen abgedeckt wurde. Konsumenten derselben trophischen Ebene zeigten sehr variable $\delta^{13}\text{C}$ - sowie $\delta^{15}\text{N}$ -Signaturen, die vor allem auf die Nutzung unterschiedlicher Kohlenstoffquellen zurückgeführt werden konnten. Dies wurde ebenso aus einer Studie von Lancaster & Waldron (2001) deutlich, in der verschiedene Vertreter eines trophischen Levels sowie mehrerer trophischer Level miteinander verglichen wurden. Auch der Vergleich des Ressourcenangebotes in unterschiedlichen Mesohabitaten des Gauernitzbaches unterstützte diese Schlussfolgerung. In Pools war hauptsächlich allochthones Material (hohe $\delta^{13}\text{C}$ -Werte) vorzufinden, während in den Riffles autochthones Material (Algen, Periphyton, niedrige $\delta^{13}\text{C}$ -Werte) dominierte. Die Signaturen der verfügbaren Kohlenstoffquellen unterschieden sich damit vermutlich in Abhängigkeit von der Strömungsgeschwindigkeit. Dies führte zu dem Schluss, dass die Variation der $\delta^{13}\text{C}$ -Signaturen der Konsumenten abhängig von der Strömungsgeschwindigkeit ihres bevorzugten Habitats war (vgl. Finlay *et al.* 1999). Beispielsweise zeigten die strömungsliebenden Eintagsfliegenlarven *Baetis* spp. und *Rhithrogena semicolorata* die niedrigsten Kohlenstoffsignaturen, was die ausschließliche autochthone Ressourcennutzung im Riffle bestätigte. Dagegen zeigte der Amphipod *G. pulex* als Nutzer von allochthonen Quellen und Bewohner der Pools die höchste $\delta^{13}\text{C}$ -Signatur. Zu ähnlichen Ergebnissen kamen auch Lancaster & Waldron (2001), die die geringsten Kohlenstoffsignaturen in den genannten Eintagsfliegenarten und die höchsten in *G. pulex* gemessen hatten. Dass die Stickstoffsignaturen der Grazer gegenüber den Detritusnutzern (z.B. Limnephilidae, *G. pulex*) deutlich erhöht waren, lässt sich auf die ebenfalls höheren Signaturen der autochthonen Algen verglichen mit Detritus und Falllaub zurückführen (Lau *et al.* 2009a). Die Larven der Chironomidae und Nouridae nahmen im untersuchten Nahrungsnetz als Sammler bzw. Detritusfresser eine Zwischenstellung ein und nutzten beide Kohlenstoffquellen, autochthone und allochthone, bzw. Pool- und Riffle-Habitate gleichermaßen. Die Stellung dieser beiden Gruppen und ihre Ähnlichkeit ist auch für andere Fließgewässer dokumentiert (Ledger & Hildrew 2000, March & Pringle 2003). Larven von *Hydropsyche* spp. zeigten ebenso eine intermediäre $\delta^{13}\text{C}$ -Signatur, die auf eine Nutzung beider Ressourcen schließen ließ. Hier war aber das Vorkommen in beiden Habitaten unwahrscheinlich. Eher diente den Larven zusätzlich zu riffle-bewohnenden Algen und Organismen das in die Riffle transportierte allochthone Material als Nahrung (Finlay *et al.* 1999).

Im Spätsommer und Herbst nahm die Nutzung allochthoner Kohlenstoffquellen deutlich zu. Die Variabilität der untersuchten Konsumenten bezüglich ihrer $\delta^{13}\text{C}$ -Signaturen reduzierte sich auf einen engen Bereich, der ähnlich zu dem des allochthonen Materials war. Auch die $\delta^{15}\text{N}$ -Signaturen variierten innerhalb einer trophischen Ebene weniger als im Frühjahr. Dies wird vor allem bei der Betrachtung der räuberischen Art *Rhyacophila fasciata* und der omnivoren Larven von *Hydropsyche* spp. deutlich, deren Gewebe im Frühjahr weniger ^{13}C -angereichert waren als im Herbst. Auch die Eintagsfliegenlarven von *Ecdyonurus* sp., die klassischerweise den Weidegängern zugeordnet werden, waren aufgrund ihrer $\delta^{13}\text{C}$ -Signatur deutliche Detritusnutzer. Dies dürfte hier allerdings nicht allein saisonbedingt sein, da ähnliche Ergebnisse bereits unabhängig von der Jahreszeit von Lancaster & Waldron (2001) gefunden wurden. Diese Gattung scheint also möglicherweise eher dem Ernährungstyp Sammler oder Detritusfresser zu entsprechen als dem typischen Weidegänger. Da die Probenahmen für die Isotopenanalysen im Herbst bereits vor dem Laubfall am Gauernitzbach (Ende Oktober) stattgefunden haben, muss davon ausgegangen werden, dass FPOM gegenüber Falllaub bevorzugt wurde, welches zudem eine höhere Nährstoffverfügbarkeit zeigt (vgl. Lau *et al.* 2009a). Dies konnte durch die Analyse der Nahrungszusammensetzung der omnivoren Arten *Hydropsyche* spp. und *G. pulex* bestätigt werden. Autochthone Kohlenstoffquellen schienen dagegen im Herbst kaum mehr eine Rolle zu spielen. Dies war einerseits durch die geringsten $\delta^{13}\text{C}$ -Werte der fädigen Grünalgen zu vermuten, die in keinem untersuchten Konsumenten wiedergefunden wurden. Andererseits war die $\delta^{13}\text{C}$ -Signatur des Periphytons (-27 ‰) im Herbst ähnlich der des allochthonen Materials (-28 ‰) bei einer gleichzeitig höheren $\delta^{15}\text{N}$ -Signatur (5,6 ‰) als die Primärkonsumenten aufwiesen (maximal 3,4 ‰) (vgl. Lau *et al.* 2009a). Aufgrund des hohen $\delta^{15}\text{N}$ und der positiven ^{15}N -Anreicherung von einer trophischen Ebene zur höheren (DeNiro & Epstein 1981), war die Nutzung von Periphyton durch die Konsumenten extrem unwahrscheinlich.

Die Kohlenstoff- und Stickstoffsignaturen des Periphytons können sich stark in Abhängigkeit von der Jahreszeit verändern, während die Signaturen vieler allochthoner Quellen und fädiger Algen relativ stabil bleiben (McLoad & Barton 1998, Reid *et al.* 2008, Lau *et al.* 2009b). Im Frühjahr schien das frisch gewachsene Periphyton im Gauernitzbach bereits eine Stellung zwischen allochthonen und autochthonen Kohlenstoffquellen einzunehmen, da es eine mittlere $\delta^{13}\text{C}$ -Signatur zwischen fädigen Algen und Detritus und eine höhere $\delta^{15}\text{N}$ -Signatur als diese aufwies. Konsistent dazu wurde auch in anderen Studien solch eine Zwischenstellung des Periphytons bzw. eine hohe Ähnlichkeit mit allochthonem Material beobachtet (March & Pringle 2003, McNeely *et al.* 2006, Reid *et al.* 2008). Das liegt begründet in seiner diversen Zusammensetzung aus Algen, Mikro- und Meioorganismen sowie Detritus. Bisherige Untersuchungen zeigten, dass Periphyton im Gauernitzbach generell im Frühjahr einen relativ hohen Anteil an heterotrophen Organismen besitzt (M. Avramov, Diplomarbeit 2007, Institut für Hydrobiologie, TU Dresden). Dies könnte zudem für kleine unproduktive Bäche typisch sein (Hall & Meyer 1998, McNeely *et al.* 2006) und würde auch die höheren $\delta^{15}\text{N}$ -Werte gegenüber den anderen Kohlenstoffquellen erklären (vgl. Caraco *et al.* 1998, Reid *et al.* 2008). Der heterotrophe Anteil schien im Laufe des Jahres wegen zunehmender Lichtlimitation durch Beschattung deutlich zugenommen zu haben, da für Periphyton im Herbst die höchsten $\delta^{15}\text{N}$ -Werte analysiert wurden. Tatsächlich ließ die Isotopenzusammensetzung die Vermutung zu, dass Aufwuchs im Herbst nicht mehr

den autotrophen Kohlenstoffquellen zugeordnet werden konnte und Mikro- und Meioorganismen dominierten. Cross *et al.* (2005) zeigten in benthischen Nahrungsnetzen sogar die höchste Nährstoffanreicherung in Bakterien, absteigend gefolgt von den Räubern und Primärkonsumenten, was die höchste Stickstoffsignatur der Mikroorganismen im Nahrungsnetz zur Folge hätte. Die Einordnung des Periphytons innerhalb des Nahrungsnetzes im Herbst wurde anhand von Analysen aus dem Folgejahr 2007 getroffen. Somit konnte seine Position nicht eindeutig geklärt werden. Aber es kann davon ausgegangen werden, dass die Abweichung der Isotopenzusammensetzung von Konsumenten und Produzenten infolge ähnlicher Umweltbedingungen (Licht, Temperatur, Abfluss) zwischen gleichen Jahreszeiten gering war (vgl. Rounick & Winterbourn 1986, Lau *et al.* 2009b).

Schließlich war die hohe Bedeutung allochthoner Einträge im Gauernitzbach nicht unerwartet, da dies von kleinen Fließgewässern in bewaldeten Gebieten durchaus bekannt ist (Vannote *et al.* 1980, Rounick *et al.* 1982, Winterbourn *et al.* 1984, Junger & Planas 1994, Reid *et al.* 2008). Eine gleichermaßen starke Abhängigkeit der Invertebraten von autochthonen und allochthonen Ressourcen im Frühjahr wurde dagegen durch hohen Lichteinfall infolge unbelaubter Ufervegetation verursacht. Ähnlich ist dies für unbeschattete Tieflandbäche beschrieben (Rounick *et al.* 1982, Junger & Planas 1994). Dieses zeitliche Muster könnte somit typisch für kleine Fließgewässer in laubwaldbestandenen Gebieten sein.

5.1.2 Die trophische Stellung der invertebraten Räuber

Die Analysen der Isotopenzusammensetzung der invertebraten Räuberarten *Rhyacophila fasciata*, *Isoperla grammatica* und *Dugesia gonocephala* zeigten relativ eindeutig ihre Zugehörigkeit zum trophischen Level 3 und damit zur trophischen Ebene der primären Räuber (vgl. Lewis, Jr. *et al.* 2007). Die mittlere trophische Position der invertebraten Räuber von 3,1 war somit vergleichbar mit Literaturwerten (Anderson & Cabana 2007: MW = 2,9). Sie stellten vermutlich die Top-Prädatoren der Makroinvertebraten dar, da ihre ¹⁵N-Anreicherung am höchsten war und keine größeren Räuberarten, wie z.B. große Steinfliegen, im Gauernitzbach existierten. Die höheren trophischen Ebenen waren wahrscheinlich nur noch durch die Vertebraten vertreten. Im Gauernitzbach müssen dabei hauptsächlich die experimentell geförderten benthivoren Fische (*Barbatula barbatula*, *Gobio gobio*) und die (selten) natürlich vorkommenden Salamanderlarven (*Salamandra salamandra*) genannt werden. Wie verschiedene Untersuchungen zeigten, werden Fische, die sich hauptsächlich von Makroinvertebraten ernähren, in der Regel höheren trophischen Ebenen als die räuberischen Invertebraten zugeordnet (Fry 1988, Vander Zanden & Rasmussen 1999, Finlay *et al.* 1999, 2001, Anderson & Cabana 2007, Lau *et al.* 2009b). Ähnliches würde für Salamanderlarven zutreffen, unter der Voraussetzung, dass sich diese vertebraten Räuber ebenfalls von den invertebraten Räubern oder kannibalistisch ernähren (Weitere *et al.* 2004, Eitam *et al.* 2005). Die Isotopenzusammensetzung invertebrater Räuber ist stark von der lokal im selben Habitat verfügbaren Beute abhängig (Finlay *et al.* 1999). Somit zeigten die riffle-bewohnenden Räuber *R. fasciata* und *I. grammatica* auch ähnliche Kohlenstoffisotopen-Verhältnisse wie ihre riffle-bewohnende, von autochthonen Quellen abhängige Beute (z.B. Eintagsfliegenlarven, *Hydropsyche*, z.T. Chironomidae und

Plecoptera), während *D. gonocephala* deutlich von Beutetieren in Pools abhängig zu sein schien, die allochthone Quellen nutzten (Gammaridae, Chironomidae).

Die Räuberart *D. gonocephala* zeigte eine geringere trophische Position (2,8) als die räuberischen Insektenlarven ($\geq 3,0$). Dies ließe sich durch eine tendenziell omnivore Ernährung der Strudelwürmer erklären, die auch nach Schmedtje (1996) nur zu 80 % als Räuber gelten. Damit hätten sie sich zwar im Gauernitzbach vermutlich zum Großteil von anderen Invertebraten ernährt, könnten aber auch Detritus als Nahrung genutzt haben. Obwohl relativ wenige Untersuchungen zum Ernährungsverhalten der Turbellaria aus dem Freiland existieren, dokumentierten diese stets ein deutlich räuberisches Verhalten (Armitage & Young 1990, Gee & Young 1993, Kennedy 1994, Seaby *et al.* 1995). Wichtige Beuteorganismen stellten jedoch immer Oligochaeten, Chironomiden, Crustaceen und zu geringen Anteilen auch Eintags- und Köcherfliegenlarven dar. Auch die Larven von *I. grammatica* gelten mit einem räuberischen Ernährungsanteil von 70 % (Schmedtje 1996) nicht ausschließlich als räuberisch. Lancaster *et al.* (2005) untersuchten ihr Ernährungsverhalten und vermuteten eine relativ starke Omnivorie innerhalb der Population. Ein deutliches phytophages Ernährungsverhalten wurde in bisherigen Studien ebenfalls für jüngere Larvenstadien von *Rhyacophila* spp. festgestellt (Basaguren *et al.* 2002, Céréghino 2002, Lancaster *et al.* 2005), obwohl Schmedtje (1996) ein deutliches räuberisches Ernährungsverhalten von 100 % annimmt. Ein omnivores Verhalten der räuberischen Insektenlarven im Gauernitzbach konnte jedoch aufgrund der hohen $\delta^{15}\text{N}$ -Signaturen und der geschätzten trophischen Positionen von mindestens 3 ausgeschlossen werden und beide Arten können zu 100 % als Räuber betrachtet werden. Für die weitere invertebrate Räuberart im Gauernitzbach, *P. conspersa*, für die allerdings keine Isotopenanalysen vorlagen, wurde ebenfalls ein 100 %iges Räuberverhalten vermutet. Dies konnte einerseits aufgrund der Studien anderer Autoren geschlussfolgert werden, die für *P. conspersa* verglichen mit anderen Räubern die höchste $\delta^{15}\text{N}$ -Anreicherung und demnach eine sehr geringe Omnivorie feststellten (Lancaster *et al.* 2005) oder deren Nahrungsuntersuchungen ein ausschließliches Räuberverhalten der Art dokumentierten (Townsend & Hildrew 1977, 1979a, b, Lillpopp *et al.* 1998). Zudem stellt auch Schmedtje (1996) diese Art zu 90 % den Räubern zu. Ebenso zeigten eigene Untersuchungen, dass *P. conspersa* ebenso wie *R. fasciata* kaum pflanzliche Nahrung ingestierte. Die mittleren Biomassen aller identifizierten Räuberarten ließen weiterhin die Schlussfolgerung zu, dass sie unter Berücksichtigung ihres starken räuberischen Ernährungsverhaltens den Großteil der Räuberbiomasse im Gauernitzbach bildeten und somit einen deutlichen Einfluss auf die Ebene der Primärkonsumenten im Nahrungsnetz haben könnten.

Somit konnten alle biomasserelevanten Räuberarten, *R. fasciata* und *P. conspersa* (Trichoptera), *I. grammatica* (Plecoptera) sowie *D. gonocephala* (Tricladida), als die invertebraten Prädatoren im Nahrungsnetz des Gauernitzbaches identifiziert werden. Sie ernährten sich vermutlich zu etwa 100 % von anderen invertebraten Organismen, wobei eine geringe, nicht vollkommen auszuschließende phytophage Ernährung (v.a. für jüngere Entwicklungsstadien) unberücksichtigt blieb.

5.1.3 Invertebrate Omnivore als Räuber

Die Larven von *Hydropsyche* spp. und der Amphipod *G. pulex*, die in dieser Studie dem omnivoren Nahrungstyp zugeordnet wurden, zeigten im Frühjahr eine deutliche Zuordnung zur trophischen Ebene 3 und zählten damit zur Ebene der primären Räuber. Dabei war die mittlere trophische Position von *Hydropsyche* spp. mit einem Wert von 3,0 denen der invertebraten Räuber *R. fasciata* und *I. grammatica* gleichzusetzen. Einige bisherige Untersuchungen stellten die Larven der Hydropsychidae bereits als mögliche Räuber in Fließgewässernahrungsnetzen heraus (Wallace 1974, Malas & Wallace 1977, Benke & Wallace 1980, Benke *et al.* 2001). Zum Einen stellten sie aufgrund der höheren Biomassen verglichen mit anderen Räuberarten eine Beutekonsumtion fest, die vergleichbar oder höher als die anderer Räuber war (Benke & Wallace 1980, 1997, Benke *et al.* 2001). Zum Anderen wurde insgesamt ein hoher Anteil an invertebraten Organismen im Darm nachgewiesen (Wallace 1974, Malas & Wallace 1977, Benke & Wallace 1980). Neuere Studien zur Abschätzung der trophischen Position anhand von Isotopenanalysen zeigten dagegen unterschiedliche Ergebnisse über die Bedeutung der Hydropsychidae als Räuber. Lau *et al.* (2009b) zählten die Larven eher zur trophischen Ebene der Primärkonsumenten, während Anderson & Cabana (2007) eine mit den invertebraten Räubern vergleichbare trophische Position von *Hydropsyche* spp. im Nahrungsnetz ermittelten. Trotzdem gelten Hydropsychiden bisher generell als omnivor, da sie passiv Detrituspartikel filtrieren und nur einen gewissen Anteil an tierischer Nahrung aufnehmen (Scott 1958, Malas & Wallace 1977, Wallace & Webster 1996, Benke & Wallace 1997, Basaguren *et al.* 2002). Daher war die Zuordnung zur trophischen Ebene der Räuber in dieser Untersuchung unerwartet. Ein Grund für die widersprüchlichen Angaben in der Literatur könnte die starke saisonale Änderung des Ernährungsverhaltens darstellen. Tatsächlich waren die *Hydropsyche*-Larven im Herbst im Gauernitzbach mit einer mittleren trophischen Position von 2,2 unter den Primärkonsumenten zu finden. Zudem besitzen diese Arten bezüglich der Nahrungswahl ein sehr breites ökologisches Potential. Dies wurde zumindest durch die relativ breiten Verteilungskurven der Nahrungsanteile im Frühjahr aus dem Mischungsmodell unterstützt. Daher ist es denkbar, dass sich das Ernährungsverhalten von *Hydropsyche*-Arten verschiedener Gewässer in Abhängigkeit von der Nahrungsverfügbarkeit deutlich voneinander unterscheidet (Scott 1958).

Wie die Analyse der Nahrungszusammensetzung der *Hydropsyche*-Larven im Frühjahr zeigte, bestand ihre Nahrung zu durchschnittlich 76 % aus Chironomiden und immerhin zu etwa 11 % aus Eintagsfliegenlarven (hauptsächlich Heptageniidae). Der Anteil an Chironomiden konnte für einzelne Individuen aber auch bis zu 100 % betragen. Der mittlere Anteil an tierischer Nahrung machte insgesamt fast 90 % aus. Eigene Darminhaltsuntersuchungen bestätigten zudem, dass die Larven nicht nur einzelne Beutefragmente, sondern größtenteils vollständige kleine Beuteindividuen verzehrt hatten. Die Wahl der Beuteorganismen für die Abschätzung der Nahrungsanteile mit ISO-SOURCE fand zwar aufgrund der Darminhaltsuntersuchungen statt, war aber durchaus konsistent mit Ergebnissen anderer Autoren, die die Beutegruppen Chironomidae, Plecoptera und Ephemeroptera als die wichtigsten identifizierten (Scott 1958, Benke *et al.* 2001, Basaguren *et al.* 2002). Allerdings wurde nur in wenigen Fällen tierische Nahrung in ähnlich hohen Anteilen festgestellt (Wallace 1974, Benke & Wallace 1980), während meist tierisches Material mit weniger als 50 % im Darm vorhanden war (Malas & Wallace 1977, Benke &

Wallace 1997, Basaguren *et al.* 2001). Auch das im Mischungsmodell berücksichtigte pflanzliche Material (fädige Grünalgen) und amorpher Feindetritus wurde bei zahlreichen Studien als mögliche Nahrung von Hydropsychiden-Larven betrachtet (Scott 1958, Benke & Wallace 1980, 1997, Basaguren *et al.* 2002). Dagegen waren vermutlich Falllaub und Periphyton als Ressourcen wenig bedeutsam. Der frühjährliche Anteil des gesamten pflanzlichen Materials (inkl. Detritus) rangierte in dieser Studie zwischen 0 und 30 % und lag durchschnittlich bei etwa 11 %. Ähnlich geringe pflanzliche Anteile fanden bisher beispielsweise Wallace (1974) und Benke & Wallace (1980), wohingegen meist auch deutlich höhere Werte angegeben werden (75-95 %; Malas & Wallace 1977, Basaguren *et al.* 2002).

Auch *Gammarus pulex* hatte im Frühjahr mit einer trophischen Position von 2,8 ein hohes räuberisches Potential ähnlich dem von *D. gonocephala*. Dies war ein überraschendes Ergebnis, da die Arten der Gattung *Gammarus* klassischerweise als Zerkleinerer organischen Materials (z.B. Falllaub) oder Detritusfresser bezeichnet werden. Eine räuberische Aktivität wurde ihnen bisher in geringem Maße zugestanden, wobei aktuellere Laborexperimente eine deutliche Präferenz von Beuteorganismen gegenüber Laub dokumentierten (Kelly *et al.* 2002a). Auch stark kannibalistisches Verhalten (Hynes 1954), vor allem größerer Individuen gegenüber kleineren Artgenossen sowie in substratarmlen Habitaten (McGrath *et al.* 2007: Laborexperimente), wurde beobachtet. Zudem ist *G. pulex* meist in extrem hohen Biomassen in Fließgewässern vorhanden (MacNeil *et al.* 1997, Winkelmann *et al.* 2007, Cross *et al.* 2008), was seine Bedeutung als Räuber deutlich verstärken könnte. Die meisten Studien beschäftigten sich allerdings ausschließlich mit pflanzlichem Material oder Detritus als mögliche Nahrungsressourcen von Gammariden. Dabei wurden hauptsächlich Falllaub, FPOM und Periphyton, selten auch fädige Grünalgen und Moose berücksichtigt (Friberg & Jacobsen 1995, Lancaster & Waldron 2001, Limén *et al.* 2005, DeLange *et al.* 2005). Meist wurden Detritus und Grünalgen als die bedeutendsten Ressourcen identifiziert (Limén *et al.* 2005, Felten *et al.* 2008). Eine Zunahme der Ressourcendiversität und des tierischen Nahrungsanteiles bei zunehmender Größe der Individuen ist aber ebenfalls denkbar (Limén *et al.* 2005, Felten *et al.* 2008). Bei Untersuchungen zum räuberischen Potential wurden meist Chironomiden, kleine Plecopteren-Arten und Ephemeropteren als Beuteorganismen festgestellt (Hynes 1954, MacNeil *et al.* 1997, Lancaster & Waldron 2001, Kelly *et al.* 2002b). In der vorliegenden Untersuchung konnten die Eintagsfliegenlarven aufgrund der deutlichen Trennung ihrer Isotopenzusammensetzung von *G. pulex* als Beuteorganismen ausgeschlossen werden. Chironomiden und kleine Plecopteren wurden berücksichtigt, spielten aber eine geringe Rolle. Die wichtigste tierische Nahrungsquelle zu reichlich 50 % stellten schließlich Artgenossen dar, wobei keine Aussage über den Zustand der Beute gemacht werden konnte. Da ebenso bekannt ist, dass Gammariden Häutungsprodukte und Aas fressen, muss der hohe Anteil in der Nahrung nicht durch direktes Erbeuten von Artgenossen verursacht worden sein. Trotzdem war der hier festgestellte tierische Nahrungsanteil damit höher als von anderen Autoren dokumentiert wurde (z.B. Felten *et al.* 2008: *G. fossarum* max. 20 %). Eine räuberische Aktivität von *G. pulex* könnte zu einem deutlichen energetischen Vorteil und damit zu einer besseren Fitness führen (DeLong *et al.* 1993, Cruz-Rivera & Hay 2000, Kelly *et al.* 2002a). Der Anteil pflanzlicher Nahrung (inkl. Detritus) lag insgesamt durchschnittlich bei 45 %, wobei FPOM mit mehr als 35 % die wichtigste Ressource darstellte. Dagegen wurden Falllaub und Periphyton kaum genutzt. Ähnliche

Untersuchungen von Lau *et al.* (2009a) zeigten für unterschiedliche Konsumenten ebenfalls eine stärkere Präferenz von FPOM gegenüber Laubfragmenten. Die Ursache dafür könnte in der diversen Zusammensetzung des FPOM aus abgestorbenem pflanzlichen Material, Pilzen, Bakterien und Diatomeen sowie der leichteren Handhabung dieses amorphen Materials liegen. Zudem besitzt FPOM einen höheren Nährstoffgehalt als grobes organisches Material, z.B. Laub (Cross *et al.* 2005). Die Verfügbarkeit von Laub war im Frühjahr hoch, wodurch eine Limitierung der Ressource ausgeschlossen war. Eine indirekte Nutzung des Falllaubs könnte jedoch stattgefunden haben, wenn man berücksichtigt, dass es das Substrat für Pilze und Bakterien bildet und durch diese abgebaut wird. Damit könnten die mikrobiellen Laubbesiedler die eigentliche Nahrung dargestellt haben. Es kann dabei nicht ausgeschlossen werden, dass dieser „Laubaufwuchs“ die gleiche Signatur wie FPOM aufweisen würde, da er nicht gesondert analysiert wurde. Bisherige Untersuchungen zeigten, dass Invertebrate weniger das Laub selbst präferierten als die sich darauf entwickelnde Lebensgemeinschaft (France 1994, Friberg & Jacobson 1994, DeLange *et al.* 2005). Andererseits haben Gammariden eine wichtige Funktion als Zerkleinerer von CPOM, wobei sie daraus FPOM produzieren, welches ihnen später als Nahrung dienen würde. Aufgrund der Habitattrennung war eine Nutzung des Periphytons (hauptsächlich im Riffle) durch *G. pulex* (hauptsächlich im Pool) relativ unwahrscheinlich. Dagegen waren Artgenossen und FPOM innerhalb seines Habitats schnell und ausreichend verfügbar.

Im Herbst waren beide omnivoren Konsumenten in der trophischen Ebene der Primärkonsumenten mit einer Präferenz zu allochthonen Ressourcen zu finden. Die Analysen der Nahrungszusammensetzung mit ISO SOURCE unterstützten dieses Ergebnis. Die Nahrungszusammensetzung der Omnivoren änderte sich im Herbst deutlich gegenüber dem Frühjahr, da die Anteile tierischer Nahrung abnahmen und die von Detritus deutlich zunahmen. Während *Hydropsyche* spp. über den Spätsommer bis zum Herbst etwa 80 % FPOM nutzten, stellten invertebrate Organismen nur noch 18 % der Nahrung dar. Dies ist vermutlich auf die veränderte Verfügbarkeit der Nahrungsressourcen im Herbst zurückzuführen. Kleine Beuteorganismen wie Chironomiden und kleine Heptageniiden waren im Winter und Frühjahr viel häufiger im Benthos vorhanden als im Spätsommer und Herbst, da ihre Emergenz größtenteils beendet war. Ebenso fand der Laubabbau bereits fast vollständig im Sommer statt und das Algenwachstum war aufgrund des mangelnden Lichteinfalls stark reduziert. Detrituspartikel schienen damit im Herbst die einzige ausreichend verfügbare Nahrung zu sein. Die Nahrung von *Hydropsyche* ist stark abhängig von der Abdrift in der fließenden Welle. Die Larven sind somit auf die in ihre Netze verfrachteten Partikel und Organismen angewiesen. Wenn ausreichend und diverses Material herantransportiert wurde (z.B. im Frühjahr), könnten sie selektiv hoch-qualitative Nahrung (z.B. tierisches Material) ausgewählt und qualitativ geringe Ressourcen wie Detritus verschmäht haben. Dieses Verhalten wäre im Herbst aufgrund des weniger diversen Angebotes nicht mehr sinnvoll gewesen. Verschiedene Untersuchungen haben die geringere Qualität des allochthonen Materials gegenüber Algen und Invertebraten gezeigt (Reid *et al.* 2008, Lau *et al.* 2009a, b). Auch für die im Gauernitzbach analysierten Ressourcen wurden aufgrund der C/N-Verhältnisse qualitative Unterschiede vermutet (Tabelle 5-1). So waren Invertebrate aufgrund des geringeren C/N-Verhältnisses wie erwartet nährstoffreicher als allochthone Nahrung. In anderen Studien wurde beobachtet, dass invertebrate omnivore Organismen durch die Assimilation qualitativ hochwertiger Nahrung (tierisches Material) eine höhere Wachstumsrate sowie eine bessere physiologische Kondition und Fitness erreichen

konnten als durch die Nutzung minderwertigen pflanzlichen Materials (Delong *et al.* 1993, Bowen *et al.* 1995, Cruz-Rivera & Hay 2000, Wissinger *et al.* 2004, Gergs & Rothhaupt 2008). Da in beiden Jahreszeiten ähnlich große Larven analysiert wurden, ist ein ontogenetischer Nahrungswechsel in Abhängigkeit der Larvenstadien, wie dies beispielsweise für *Rhyacophila* spp. beobachtet wurde (Céréghino 2002), als Ursache für die saisonalen Unterschiede ausgeschlossen.

Tabelle 5-1 Die mittleren C/N-Verhältnisse aller möglichen Nahrungsressourcen der Omnivoren.

Ressource	Nahrungstyp	C/N
Chironomidae/Nemouridae	tierisch	6,4
Gammaridae	tierisch	5,9
Heptageniidae	tierisch	5,0
FPOM	allochthon	16,4
Fallaub	allochthon	27,2
Periphyton	autochthon	6,9
Fädige Grünalgen	autochthon	10,5

G. pulex nutzte im Spätsommer bis Herbst gegenüber dem Frühjahr ebenfalls mehr FPOM (63 %), wobei die Assimilation von Nährstoffen aus Artgenossen abnahm (33 %). Dieses Verhalten lässt sich möglicherweise auf die Fortpflanzung der Gammariden zurückführen. Da eine Prädation auf Artgenossen (z.B. kleinere Weibchen) oder Juvenile zur Paarungszeit im Gauernitzbach (Hochsommer) scheinbar weniger intensiv stattgefunden hat, könnten Unterschiede in der Habitatpräferenz zwischen adulten und juvenilen *G. pulex* eine mögliche Ursache sein (F. Schulz, Diplomarbeit 2007, unveröff. Daten). So wanderten adulte Tiere im Sommer (Juli 2006) eher in die Riffle ein, während Juvenile in den Pools blieben. Nach der Paarungszeit (Okt 2006) waren dagegen keine Unterschiede in der Habitatnutzung mehr sichtbar. Möglicherweise waren die Individuen während der Paarung auch zu sehr mit der Partnersuche beschäftigt, um Beutetiere zu jagen und nutzten leicht verfügbares FPOM. Schließlich können Gründe für den Wechsel im Ernährungsverhalten von *G. pulex* nur vermutet werden, da beide Hauptressourcen zu jeder Jahreszeit ausreichend vorhanden waren. Obwohl die Änderung seiner Nahrungszusammensetzung in Abhängigkeit von der Jahreszeit nicht so deutlich sichtbar war wie für *Hydropsyche* spp., so ist es eine Tatsache, dass *G. pulex* im Herbst verglichen zum Frühjahr einer niedrigeren trophischen Ebene angehörte und damit sein räuberisches Verhalten deutlich reduziert hatte.

Aufgrund der sehr hohen Biomassen der untersuchten omnivoren Arten und deren zeitweise hohen Anteile tierischer Nahrung war die Räuberbiomasse der omnivoren Invertebraten (Gesamtbiomasse · tierischer Anteil) insgesamt im Gauernitzbach vergleichbar mit der Biomasse der invertebraten Räuber. Daher konnte das räuberische Potential beider Omnivoren im Nahrungsnetz des Gauernitzbaches als ebenso bedeutend eingeschätzt werden wie das der obligaten Räuber. Zu ähnlichen Ergebnissen führten Freilanduntersuchungen von Benke *et al.* (2001). Verglichen mit der Abschätzung der gemessenen Räuberbiomassen von *Hydropsyche* spp. anhand des Ernährungsanteils nach Schmedtje (1996) lagen die eigenen Schätzwerte mehrfach höher. Zwar galt zu den Zeiten höchster Larvenbiomassen (Juli bis November) der geringste tierische Nahrungsanteil von

nur 18 % (Sommeraspekt), dies verminderte aber insgesamt nicht die hohe räuberische Bedeutung von *Hydropsyche*-Larven. *G. pulex* wurde dagegen nach der klassischen Ernährungstypentabelle (Schmedtje 1996) nicht als Räuber eingestuft und erreichte durch die eigenen Abschätzungen eine sehr viel höhere mittlere Räuberbiomasse als die invertebraten Räuberarten.

5.1.4 Das Nahrungsnetz des Gauernitzbaches

Durch die Analyse der stabilen Isotope von Kohlenstoff und Stickstoff konnten die wichtigsten Stoffflüsse und die trophischen Beziehungen im Nahrungsnetz des Gauernitzbaches identifiziert werden. Die Bedeutung autochthoner und allochthoner Kohlenstoffquellen für die Konsumenten war jahreszeitlich verschieden, so dass gleiche Ernährungstypen im Frühjahr und Herbst unterschiedlichen Stoffflüssen im Nahrungsnetz zugeordnet werden mussten (z.B. invertebrate Räuber, Weidegänger). Grundlegende Unterschiede des Nahrungsnetzes zwischen den beiden Jahreszeiten waren hauptsächlich: (1) die veränderte trophische Position der omnivoren Invertebraten und (2) die wechselnde Bedeutung des autochthonen Kohlenstoffs. Während die Omnivoren im Frühjahr fast den invertebraten Räubern gleichgestellt waren, wechselten sie im Herbst zu den Primärkonsumenten. Außerdem waren autochthone und allochthone Ressourcen im Frühjahr gleichbedeutend, im Herbst spiegelten die Ernährungstypen aber fast nur noch den allochthon geprägten Stofffluss wider. Damit kam es zu einer deutlichen Vereinfachung der trophischen Beziehungen im Gauernitzbach im Jahresverlauf.

Anhand der Isotopenzusammensetzung beispielhafter Vertreter unterschiedlicher Ernährungstypen des Gauernitzbaches konnte ein Schema des Nahrungsnetzes entworfen werden (Abbildung 5-1). Letztlich ist die Bedeutung verschiedener Kohlenstoffquellen und die Anzahl der trophischen Ebenen aber immer vom jeweiligen Fließgewässer abhängig (France 1994, Finlay *et al.* 1999). Das hier vorgestellte Schema kann somit als wahrscheinlich für den Gauernitzbach oder strukturell ähnliche, kleine laubwaldgeprägte Fließgewässer angesehen werden, muss aber nicht für andere Fließgewässer zutreffen. Die Zunahme der ^{13}C -Anreicherung identifiziert die Kohlenstoffquellen, die Zunahme der ^{15}N -Anreicherung prägt die trophischen Positionen. Der Ernährungstyp „Zerkleinerer“ wurde im Herbst nicht analysiert, hätte aber vermutlich die selbe Position wie im Frühjahr. Periphyton hatte im Herbst eine Sonderstellung. Dessen genaue Bedeutung im Nahrungsnetz zu dieser Jahreszeit schien unklar, denn aufgrund seines hohen Anteils an heterotrophen Organismen muss er wohl eher den allochthon basierten Destruenten zugeordnet werden und weniger der Kohlenstoffbasis.

Bei der Analyse stellten die untersuchten Arten immer nur Beispiele einer Gilde oder eines Ernährungstyps dar, welche auch durch andere Arten ersetzt werden könnten. Die Tertiärebene der vertebraten Räuber, in dem System hauptsächlich durch die benthivoren Fische *Gobio gobio* und *Barbatula barbatula* vertreten, wurden im Schema aufgrund der Übersichtlichkeit und der fehlenden Isotopenanalysen nicht berücksichtigt. Sie wären aber vermutlich über der Ebene der Sekundärkonsumenten bzw. der invertebraten Räuber einzuordnen und aufgrund ihrer Habitat- und Beutepräferenzen stärker vom allochthonen Stofffluss abhängig.

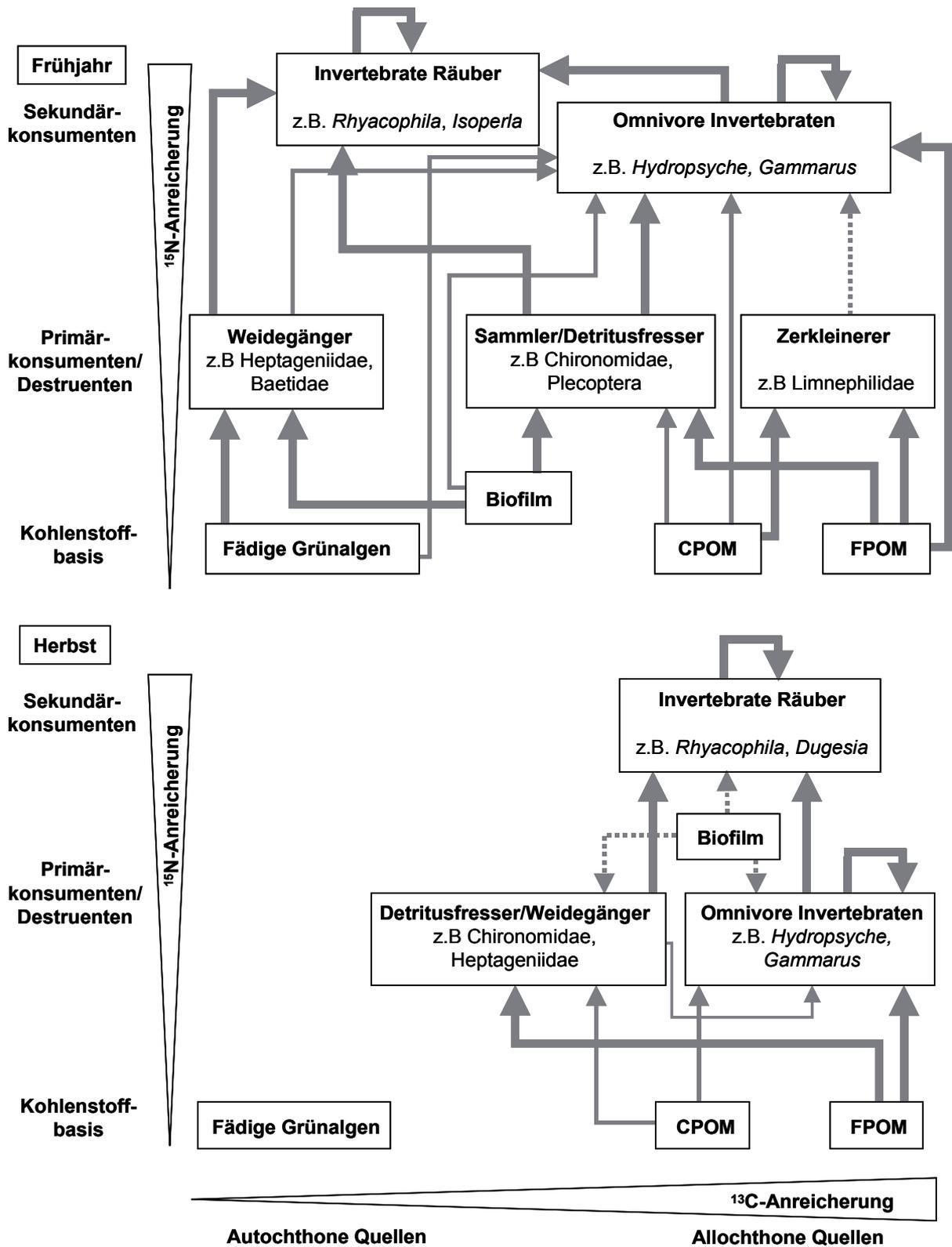


Abbildung 5-1 Schema des Nahrungsnetzes im Gauernitzbach für Frühjahr und Herbst, dargestellt in zwei Dimensionen: (1) die unterschiedlichen Stoffflüsse in Abhängigkeit von der ^{13}C -Anreicherung und (2) die trophische Position in Abhängigkeit von der ^{15}N -Anreicherung. Die Pfeile kennzeichnen die Nutzung im System: dick = bedeutend, dünn = gering, gestrichelt = unklar.

5.2 Der Einfluss benthivorer Fische auf die Populationsentwicklung räuberischer und omnivorer Invertebraten

5.2.1 Letale Effekte benthivorer Fische auf Populationsebene

Die Populationen der untersuchten invertebraten Räuber und Omnivoren wurden durch die Anwesenheit der benthivoren Fische unterschiedlich beeinflusst. Konsistent zu diesen Ergebnissen sind variable letale Effekte von Fischen auf mehr oder weniger empfindliche Beuteorganismen in bisherigen Studien beobachtet worden (Dahl 1998a, Ruetz III. *et al.* 2004, Winkelmann *et al.* 2007). Letale Effekte konnten in der vorliegenden Untersuchung hauptsächlich auf die artspezifische, konsumtive Mortalität zurückgeführt werden, da die Fische gegenüber den Beutearten eine unterschiedliche Präferenz zeigten. So wurden von Gründling und Bachschmerle die Larven von *P. conspersa* relativ zu ihrer Produktion am meisten konsumiert, gefolgt von *G. pulex*. Dies spiegelte sich deutlich in den Biomassen ihrer Populationen wider. Für beide Arten traten mittlere bis hohe Biomassen häufiger in der fischfreien Untersuchungsstrecke auf, während niedrige Biomassen in beiden Strecken ähnlich häufig waren. Auch die Population von *D. gonocephala* war in der Fischstrecke stark reduziert. Aufgrund der schlechten Nachweisbarkeit der weichhäutigen Turbellarien in den Fischmägen, konnte deren Konsumtion jedoch nicht abgeschätzt werden (S. Worischka, pers. Mitteilung). Die Ursachen könnten also neben einer direkten Fraßbeziehung auch in erhöhter Konkurrenz zwischen Fischen und Turbellarien begründet sein. Eine hohe Gefährdung durch Fraß schien kaum wahrscheinlich, da diese Würmer im Allgemeinen durch ihre schleimigen Sekrete und ihre feste Haftung an den Untergrund vor Fraßfeinden geschützt sind. Unter der Annahme, dass *D. gonocephala* hauptsächlich Chironomiden oder *Gammarus* als Nahrung nutzten, wie dies für Turbellarien häufig dokumentiert wurde (Armitage & Young 1990, Gee & Young 1993, Seaby *et al.* 1995), könnte eine starke Überlappung der Nahrungsnische mit den benthivoren Fischen existiert haben. Außerdem bewohnte *D. gonocephala* häufig Pool-Habitats, die sich weitestgehend mit den Habitats der Gründlinge deckten. Die unterschiedliche Gefährdung der untersuchten räuberischen und omnivoren Invertebraten durch konsumtive Mortalität konnte durch die Analyse der Größenstruktur der Populationen bestätigt werden. So wurde ausschließlich für *P. conspersa* und *G. pulex* eine deutlich größe selektive Konsumtion durch die benthivoren Fische festgestellt. Dabei ist bereits bekannt, dass Fische große Individuen selektiv konsumieren (Newman & Waters 1984, Bechara *et al.* 1992, Rosenfeld 2000a, b, Baumgärtner & Rothhaupt 2005), vor allem wenn die Invertebraten in mittleren oder hohen Abundanzen vorhanden sind (Zhao *et al.* 2006). Konsistent dazu waren in der Fischstrecke hohe Abundanzen und mittlere bis große Individuen von *P. conspersa* und *G. pulex* reduziert. Ein mit Sicherheit geringer Fraßdruck herrschte dagegen auf die restlichen Arten, *R. fasciata*, *Hydropsyche* spp. und vermutlich auch *I. grammatica*. Letztere wurde in den Fischmägen nur selten gefunden, was einerseits bedeuten könnte, dass sie kaum gefressen wurde oder andererseits aufgrund fortgeschrittener Digestion von anderen Plecopteren in den Mägen nicht unterscheidbar war (S. Worischka, pers. Mitteilung). Die Biomassen aller drei Arten waren nicht deutlich durch die Fischanwesenheit reduziert. Sehr hohe Biomassen von *R. fasciata* (> 100 mg TM m⁻²) traten zwar ausschließlich in der fischfreien Strecke auf, aber diese Ereignisse waren zu selten, um einen Fischeffekt statistisch signifikant nachweisen zu können (12 % der Messereignisse). Larven von *Hydropsyche* und *Isoperla* erreichten in der

Fischstrecke sogar tendenziell höhere Biomassen. Die Populationen von *Hydropsyche* und *R. fasciata* zeigten keine Unterschiede in den Abundanzen der einzelnen Größenklassen zwischen den Untersuchungsstrecken, was schließlich aufgrund des geringen Fraßdruckes der Fische nicht zu erwarten war.

Auffällig war die Abhängigkeit des Fraßdruckes und des daraus resultierenden Einflusses auf die Biomassen von der Habitatpräferenz der Beutetiere. Während die unbeeinflussten Arten ausschließlich Riffle-Bewohner waren, lebten die stark reduzierten Arten (*G. pulex*, *P. conspersa*, *D. gonocephala*) bevorzugt in strömungsberuhigten Bereichen des Gauernitzbaches. Die Nahrungsanalysen und Befischungen zeigten, dass die Gründlinge vorrangig in Pool-Habitaten lebten und konsumierten, während die Schmerlen vermutlich Pools und Riffle als Nahrungshabitate nutzten (S. Worischka, unveröff. Daten). Rosenfeld (2000a) beobachtete beispielsweise eine starke Abhängigkeit des Fischeinflusses vom Nahrungshabitat. So zeigten die Fische (*Cottus asper*) in ihrem bevorzugten Nahrungshabitat „Riffle“ deutliche Abundanzeffekte auf die riffle-bewohnenden, grazenden Invertebraten. Am ehesten schien somit der deutliche Fraßdruck durch eine hohe Habitatüberlappung und Begegnungswahrscheinlichkeit zwischen Fischen und Pool-Arten verursacht worden zu sein (Winkelmann *et al.* 2007). Zudem könnten die strukturärmeren Mikrohabitate in den Pools, die weniger Refugien für die Invertebraten boten, einen höheren Fischeinfluss induziert haben. Auch andere Untersuchungen dokumentierten einen substratabhängigen Einfluss der Fische auf ihre Beute. So fand Power (1992) deutlichere trophische Effekte driffressender Fische auf verschiedene benthische Organismen in Pools mit grobem felsigen Untergrund als im kiesigen Riffle. Ebenso wurden Invertebrate von benthisch fressenden Fischen häufiger in strukturarmen Habitaten konsumiert als in strukturreichen (Rosenfeld 2000a: *Cottus asper*, Zhao *et al.* 2006: *Lepomis gibbosus*). Dies könnte erklären, warum die gleichermaßen im Riffle und Pool konsumierenden Bachschmerlen keinen Einfluss auf die Riffle-Arten hatten. Bei der Interpretation der letalen Effekte auf *P. conspersa* muss berücksichtigt werden, dass der sehr hohe Anteil der Fischkonsumtion an der Larvenproduktion wahrscheinlich überschätzt wurde. Die Ursache dafür ist in der Unterschätzung der Larvenabundanz bei der verwendeten Probenahmetechnik zu finden. So fand die Beprobung der Benthosorganismen in deutlichen Riffle- und Poolbereichen statt, während die netzbauenden *Plectrocnemia*-Larven auch häufig die flachen Übergangs- oder Seitenzonen mit steinigem Substrat bevorzugten und sich somit der Beprobung entzogen. Trotzdem war die tägliche Konsumtionsrate der Fische bezüglich dieser Art mindestens doppelt so hoch wie für die anderen Köcherfliegenarten.

Während die Biomassen einiger räuberischer und omnivorer Arten entweder konsistent oder überhaupt nicht über den Untersuchungszeitraum durch die benthivoren Fische beeinflusst wurden, gab es einen Fischeinfluss ausschließlich auf die extremen Biomasseentwicklungen der Larven von *R. fasciata*. Dies konnte jedoch weder durch populationsdynamische noch durch jahreszeitliche Aspekte erklärt werden. Hohe Abundanzen traten in der fischfreien Strecke unabhängig von der Jahreszeit (Winter und Sommer) und somit bei verschiedenen Temperaturen auf. Außerdem wurden extreme Biomassen einerseits durch große Larven in hohen Abundanzen (im Winter), andererseits durch überwiegend kleine Larven während und kurz nach der Emergenzphase der Population (im Sommer) verursacht (Abbildung 3-3). Insgesamt waren die Biomasseentwicklungen über das Jahr sehr variabel, da *R. fasciata* keinen deutlich synchronisierten Lebenszyklus aufwies. Wahrscheinlich ist, dass ein hohes

Angebot an Larven in der Fischstrecke zu einer zeitweise erhöhten Fischkonsumtion der Beute geführt haben könnte, wodurch die potentiellen Extremabundanzen „weggefressen“ wurden. So zeigte Kratz (1996), dass der Räubereinfluss positiv abhängig von der Beutedichte ist, da die Refugien als Beuteverstecke übersättigt sein könnten. Eine weitere mögliche Erklärung wäre, dass die Konkurrenz zwischen Fischen und invertebratem Räuber in einer reduzierten Habitat- und Nahrungsverfügbarkeit für die Invertebraten resultiert haben könnte. Eine verminderte Beutekonsumtion der Larven als Vermeidungsstrategie würde somit eine höhere intraspezifische Variabilität im Energiespeicher hervorrufen, wodurch schwächere Individuen auskonkurriert werden. Diese durch die Anwesenheit der Fische verursachte dichteabhängige Selektion wäre somit an eine bestimmte Schwelle der Abundanzentwicklung gekoppelt, die sehr hohe Biomassen der Population nicht zulässt (vgl. Soluk & Collins 1988a).

Die Abundanzen der adulten Stadien wurden stärker letal beeinflusst als die Abundanzen und Biomassen der Larven- oder Juvenilstadien. Neben den größtenteils schwachen letalen Effekten der Fische auf die Larven der untersuchten Köcherfliegen (ausschließlich für *P. conspersa* waren deutliche Effekte nachweisbar), waren einheitlich deutliche Dichteabnahmen der Adulten zu beobachten. Insgesamt schienen sich diese Effekte zudem über den Untersuchungszeitraum zu verstärken, da die Dichteunterschiede zwischen den Untersuchungsstrecken für alle drei Trichopteren-Arten im zweiten Jahr der Studie konsistent höher waren als im ersten Jahr. So zeigte sich eine statistisch signifikante Reduzierung der Emergenzproduktion der räuberischen *R. fasciata* und *P. conspersa*. Demnach könnten immobile Puppenstadien oder aufsteigende schlüpfende Puppen eine wehrlose, leicht zu erreichende, lukrative Beute dargestellt haben. Da der Fraßdruck auf Puppen oder schlüpfende aufsteigende Tiere nicht nachgewiesen werden konnte, könnten aber auch subletale Effekte auf die Einzelindividuen eine große Rolle gespielt haben. Eine hohe intraspezifische Variabilität im Energiespeicher der Larven könnte durch Verhaltensänderungen in Anwesenheit der Fische, wie größere Fluchtaktivität, geringere Konsumtionsraten oder minderwertigere Beute, verursacht werden (Hanson *et al.* 1985). Dadurch werden unterschiedliche Voraussetzungen für die Verpuppungsphase und die Emergenz geschaffen, wobei nur die Individuen mit den besten Konditionen die energieaufwendige Metamorphose überleben können (Cargill *et al.* 1985). Im Gegensatz zu den räuberischen Invertebraten konnten für die Adulten der omnivoren Köcherfliege *H. instabilis* keine signifikanten letalen Effekte nachgewiesen werden, da keine konsistenten Unterschiede zwischen den Strecken in beiden Jahren gefunden wurden. Allerdings gab es eine langfristig beobachtete Zunahme letaler Effekte über den gesamten Untersuchungszeitraum. Dies lässt sich möglicherweise anhand der mehrfach höheren Abundanz der omnivoren Art verglichen mit den Räubern erklären. Demnach könnte im ersten Untersuchungsjahr noch eine gute Pufferung der letalen Fischeffekte durch die hohe Dichte von *Hydropsyche* möglich gewesen sein, so dass Fischprädation auf Puppen und emergierende Tiere bei sehr hohen Beutedichten keinen Einfluss auf die Nettobilanz der Population (Emergenzdichte) hatte. Nach Poepperl (2000) ist der Anteil an emergierenden Tieren aus dem Benthos aufgrund unterschiedlichster Umweltbedingungen bzw. intraspezifischer Konkurrenz gewöhnlich sehr gering. Eine „Ausdünnung“ der (dichten) Population durch die Fische könnte aber eine reduzierte Konkurrenz innerhalb der Population und damit bessere individuelle Kondition der Larven bewirkt haben, die zu einer erhöhten Emergenzrate führen würde. Dadurch wären mögliche Unterschiede in der

Emergenzdichte zwischen den Untersuchungsstrecken ausgeglichen, da in der fischfreien Strecke eine hohe intraspezifische Konkurrenz eine Verringerung der Überlebenschancen der Individuen verursachte. Im zweiten Jahr ließ dann diese Pufferung nach und die Emergenz in der Fischstrecke wurde tendenziell geringer als in der fischfreien Strecke. Eine zeitgewichtete Abschätzung des mittleren Verhältnisses der Emergenz- zur Benthosdichte zeigte Indizien für die Wahrscheinlichkeit dieser Hypothese. So war dieses Verhältnis in der Emergenzperiode 2005 in beiden Strecken ähnlich hoch (Fischstrecke: 0,63, fischfrei: 0,68), während sie in der Emergenzperiode 2006 in der Fischstrecke (0,18) geringer war als in der fischfreien Strecke (0,4).

Während der Fortpflanzungszeit von *G. pulex* im Juli 2006 konnte eine bis zu 80 %ige Reduzierung der Weibchen in der Fischstrecke beobachtet werden. Wie bereits anhand der Größenstruktur der Population beschrieben wurde, wirkte sich der Fischfraßdruck somit deutlich auf die geschlechtsreifen adulten Stadien aus. Letale Effekte auf Gammariden durch Fische wurden gleichermaßen in anderen Studien beschrieben, wobei aber keine Separierung der Geschlechter erfolgte (Dahl & Greenberg 1997, Dahl 1998a, b, Wooster 1998, Cross *et al.* 2008). Ein erhöhter Fraßdruck auf große Individuen von *G. pulex* beider Geschlechter sollte aber einen negativen Einfluss auf den Fortpflanzungserfolg haben, da aufgrund einer geringen Anzahl von Weibchen weniger Nachkommen geboren werden. Dies spiegelte sich im Juli 2006 in einer etwa 95 % geringeren flächenbezogenen Eizahl in der Fischstrecke wider. Dieses Ergebnis war dabei hauptsächlich auf die reduzierte Anzahl der eiertragenden Weibchen während der Fortpflanzungszeit (Juli) zurückzuführen. Gegensätzlich dazu wurde zwar später im Oktober eine tendenziell verringerte mittlere Weibchenabundanz, jedoch kein Unterschied in der Anzahl eiertragender Weibchen beobachtet. Somit konnte eine reduzierte mittlere Fitness der Population nicht nachgewiesen werden. Verringerte mittlere Abundanzen der Männchen wurden in beiden Untersuchungsmonaten (Juli und Oktober) in der Fischstrecke zwar ebenso tendenziell festgestellt, konnten aber aufgrund einer großen räumlichen Heterogenität im Gauernitzbach nicht statistisch nachgewiesen werden. Der Fischeffekt wirkte sich somit am deutlichsten auf große Weibchen im Sommer aus, der aufgrund der geringsten Anteile leerer Ovarien in der Population als Fortpflanzungszeit identifiziert wurde. Als Gründe für die sensible Reaktion der weiblichen *G. pulex* im Juli auf die Fischanwesenheit, können folgende Vermutungen angeführt werden. (1) Die positiv größe selektive Konsumtion der Fische führte zu einer Reduzierung großer Weibchen (> 2 mm Kopflänge), die sich mit höherer Wahrscheinlichkeit reproduzierten als kleinere (Abbildung 4-28). (2) Im Gegensatz zu den nicht eiertragenden könnten eiertragende Weibchen eine attraktivere Beute für die Fische gewesen sein, da sie korpulenter wirkten. (3) Möglicherweise stellten die eiertragenden Weibchen für die Fische eine leichter zu fangende Beute dar als die Männchen.

5.2.2 Subletale Effekte benthivorer Fische auf Individuenebene

Die räuberischen Köcherfliegen *R. fasciata* und *P. conspersa* und die omnivoren Arten *H. instabilis* und *G. pulex* zeigten sehr unterschiedliche subletale Antworten auf die Anwesenheit der Fische. So emergierten die adulten *H. instabilis* in der Fischstrecke zwar kleiner als in der fischfreien Strecke, die Weibchen zeigten aber keine Unterschiede in der Fitness. Dagegen hatten die Fische überhaupt keine subletalen Effekte auf adulte *G. pulex*.

Für die invertebraten Räuber wurde erwartet, dass sie aufgrund von stark überlappenden Nahrungsnischen mit den Fischen und fischinduzierten Verhaltensänderungen weniger Beute konsumieren könnten. Dies würde einen negativen Fischeinfluss auf die Größe und Fitness der invertebraten Räuber bewirken. Aber in dieser Untersuchung wurde weder eine Reduzierung der Körpergröße noch der Fitness adulter räuberischer Köcherfliegen (*R. fasciata* und *P. conspersa*) beobachtet. Tatsächlich resultierte die Anwesenheit der Fische sogar in einer erhöhten Fitness der Weibchen von *R. fasciata*, was eine Strategie zum Ausgleich der letalen Effekte auf die Population darstellen könnte. Ähnliche Ergebnisse zeigten auch Greig & McIntosh (2008) in einer Untersuchung von detritivoren Köcherfliegen (*Zelandopsyche ingens*) in einem Forellenbach. Aufgrund einer indirekt reduzierten intraspezifischen Konkurrenz wurden deutlich mehr Eier produziert als in einem fischfreien Gewässer. Die in der vorliegenden Studie beobachtete erhöhte Masse der Eipakete könnte bedeuten, dass die Weibchen in mehr oder größere Eier bzw. in beides investiert haben. Parker & Begon (1986) gingen davon aus, dass das Überleben der Nachkommen von der Menge der Ressourcen, die in den Eiern von der Mutter angelegt wurden, abhängig ist. Somit wäre selbst eine Vergrößerung der Eier ein Fitnessvorteil, ohne die Fekundität zu erhöhen. Im Gegensatz dazu zeigten andere Untersuchungen deutliche negative subletale Einflüsse von Fischen auf merolimnische Insekten (z.B. Taylor *et al.* 1998: *Megarcys signata*, Peckarsky *et al.* 2002: *Baetis bicaudatus*, Dahl & Peckarsky 2002: *Drunella coloradensis*). Solche Antworten wurden hier nur für die omnivore Art *H. instabilis* gefunden. Die geringere Emergenzgröße dieser Art in der Fischstrecke könnte sich direkt auf eine geringere Energieverfügbarkeit durch reduzierte Nahrungsaufnahme oder Fraßaktivität zurückführen lassen. Größere adulte Individuen haben vermutlich deutliche Vorteile bei der Fortpflanzung, da sie mehr Eier produzieren (Hônek 1993, Sokolovska *et al.* 2000), langlebiger sind (Sokolovska *et al.* 2000) und einen Konkurrenzvorteil bei der Partnerwahl haben (Greig & McIntosh 2008). Obwohl keine Unterschiede in der relativen Eimasse von *H. instabilis* gefunden wurden, erreichten die kleineren Weibchen aufgrund einer deutlichen Abhängigkeit zwischen Eimasse und Körpergröße indirekt eine geringere durchschnittliche Fitness.

Im Gegensatz dazu zeigte die omnivore Art *G. pulex* keine Änderungen in der individuellen Fitness. Weder konnte eine reduzierte Fekundität noch ein geringeres Eivolumen festgestellt werden. Letzteres definierte die Qualität der Eier, da die Größe der Eier in eine entsprechende Größe der Juvenilen und deren Überlebenschancen übersetzt werden kann (Goulden *et al.* 1987, Wilhelm & Schindler 2000). Da die Eier während der Vitellogenese hauptsächlich aus Phospholipiden und Triglyceriden gebildet werden (Clarke *et al.* 1985), ließ die geringere Fettkonzentration der Weibchen in der Fischstrecke, wie sie in vorherigen Untersuchungen bei *G. pulex* im Gauernitzbach nachgewiesen wurde (etwa 27 % reduziert gegenüber der fischfreien Strecke; F. Schulz, Diplomarbeit 2007, unveröff. Daten), eine geringere Eiqualität oder Eimenge erwarten. Die Abhängigkeit der Fitness vom Fettgehalt weiblicher Crustaceen (Cladocera) wurde bereits von Glazier (2000) beschrieben. Auch die direkte Investition in die Nachkommen des nächsten Brutzyklus, die als Gesamtgewicht der Ovarien gemessen wurde, war nicht durch die Fische beeinflusst. Als Interpretation für die fehlenden Fitnessverluste der Weibchen kann das Vorhandensein von immer noch ausreichenden Energiereserven für die Investition in die nächste Generation angeführt werden. Eine zweite Erklärung ist, dass eine hohe intraspezifische Variabilität durch die Fische verursacht wurde und nur Weibchen mit ausreichend Fettreserven die optimale Anzahl und Qualität der Nachkommen sicher stellen konnten, während andere überhaupt

keine Eier anlegten. In diesem Fall wäre kein Unterschied in der Fitness der eiertragenden Weibchen zwischen den Strecken zu finden gewesen. Eine Folge dessen wäre eine deutliche Reduzierung der Anzahl eiertragender Weibchen. Dieses Ergebnis konnte im Gauernitzbach tatsächlich im Juli nachgewiesen werden und zeigte sich somit direkt während der Fortpflanzungszeit, als die Anteile leerer Ovarien in der Population gering waren.

Die Stärke der subletalen Effekte schien möglicherweise vom Ernährungstyp abhängig zu sein, denn es traten relativ konsistent unterschiedliche Muster zwischen den merolimnischen Räubern und Omnivoren auf. Dagegen war eine Abhängigkeit der Antworten vom Habitat oder von der Aktivität der untersuchten Arten eher unwahrscheinlich, da innerhalb der Gilden unterschiedliche Aktivitätsmuster und Habitatpräferenzen ausgeprägt waren. Während eine eventuell aufgetretene Räubermeidung für die räuberischen Köcherfliegen (*R. fasciata*, *P. conspersa*) keine Kosten in der individuellen Fitness bedeutete, waren solche Kosten für die untersuchte omnivore Köcherfliege *H. instabilis* zu beobachten. Tierische Bestandteile stellen in der Ernährung der Omnivoren einen wichtigen Teil dar, da diese Nahrung qualitativ wesentlich hochwertiger ist als Detritus (Cross *et al.* 2005, Fink *et al.* 2006, Reid *et al.* 2008). Ein hoher Anteil tierischer Nahrung wirkt also unterstützend, um eine optimale Körpergröße und Fekundität im adulten Stadium zu erreichen (Wissinger *et al.* 2004). Dies impliziert, dass die Reduktion der Körpergröße von *H. instabilis* durch fischinduzierte Änderungen im räuberischen Ernährungsverhalten verursacht sein könnte. Ein Wechsel im Nahrungsangebot in den Netzen von *H. instabilis* oder in der Nahrungsselektion bei Fischanwesenheit sollte in einer geringeren Energieverfügbarkeit oder physiologische Kondition für die Fortpflanzung resultieren (Wissinger *et al.* 2004). Beide omnivore Arten nutzten zwar insgesamt keinen geringeren Anteil tierischer Nahrung in der Fischstrecke, zeigten aber eine weniger diverse Nahrungszusammensetzung, was ein Indiz für eine qualitativ minderwertigere Ernährung sein könnte. Dagegen wurden für die untersuchten invertebraten Räuber keine Fitnessverluste gefunden. Ein aktiv jagender Räuber wie *Rhyacophila* kann stets die am besten verfügbare Beute wählen. Er kann entweder sessile oder mobile Beuteorganismen in Abhängigkeit von der Begegnungswahrscheinlichkeit, des Aufwandes oder Fangerfolgs nutzen (Woodward & Hildrew 2002, Elliott 2003, Muotka *et al.* 2006). Durch diese Ausweichmöglichkeiten konnte ein Nachteil in der Beutekonsumtion für die Larven in der Fischstrecke vermieden werden. So konnte für die Larven von *R. fasciata* keine Änderung in der Fraßaktivität nachgewiesen werden, wohl aber in der Nahrungszusammensetzung. Für einen passiven und netzbauenden Räuber hingegen entfallen diese Ausweichmöglichkeiten. So ist *P. conspersa* stark abhängig von der in das Netz driftenden Beute (Townsend & Hildrew 1979a). Winkelmann *et al.* (2008) konnte allerdings eher eine Änderung in der Zusammensetzung der Drift als eine Reduktion der Driftaktivität der gesamten Benthosgemeinschaft in der Fischstrecke des Gauernitzbaches nachweisen. Nur einige Arten reduzierten ihre Driftaktivität, während andere sie verstärkten. Konsistent zu dieser Beobachtung wurde für *P. conspersa* lediglich ein Wechsel in der Nahrungszusammensetzung, aber keine reduzierte Beutekonsumtion gemessen. Da eine geringere Nahrungsqualität in diesem Zusammenhang wenig wahrscheinlich ist, war der Befund der unveränderten Fitness nicht überraschend.

Warum Fitnessnachteile für die omnivore Köcherfliege *H. instabilis*, nicht aber für den omnivoren Amphipoden *G. pulex* gefunden wurde, könnte durch die Unterschiedlichkeit der

Lebenszyklen bzw. ihrer Fortpflanzungsstrategien erklärt werden. Da *G. pulex* ausschließlich aquatisch lebt und während aller Lebensphasen stetig Biomasse aufbaut, können Energieverluste durch aufwendiges Fluchtverhalten oder Hungerzeiten aufgrund von Fischanwesenheit auch während der Fortpflanzung relativ leicht abgepuffert werden. Merolimnische Insekten sind dagegen hauptsächlich von der Wachstumsphase im Larvenstadium abhängig und können Energieverluste kaum im adulten Stadium ausgleichen. Die Puppenphase vermindert zusätzlich die Energiereserven, die für die Fortpflanzung benötigt werden und macht die Individuen anfälliger für fischinduzierte Fitnesskosten. Hier schienen möglicherweise unterschiedliche Überlebensstrategien für die beiden omnivoren Arten eine Rolle zu spielen. *H. instabilis* entwickelte eine Räubervermeidung, die zwar individuell subletale Kosten verursacht hat (geringe Größe), dafür konnten aber letale Effekte für die Population vermieden werden. Dadurch können so viele Individuen wie möglich zur Fortpflanzung gelangen, wodurch die Diversität des genetischen Pools der Population aufrechterhalten wird, was für eine sich einmalig reproduzierende Insektenart eine gute Strategie darstellt. *G. pulex* zeigte dagegen keine Vermeidungsstrategie mit subletalen Fitnesskosten, wurde aber letal beeinflusst (hohe Fraßmortalität). Da sich die Individuen mehrmals im Leben fortpflanzen können, scheint die Strategie sinnvoll, sich so oft wie möglich maximal zu reproduzieren, um potentielle Fraßmortalität abzupuffern. Dabei wird das erhöhte Risiko des Gefressenwerdens als trade-off in Kauf genommen.

5.2.3 Die Bedeutung subletaler und letaler Effekte für die mittlere Populationsfitness

Für alle untersuchten räuberischen und omnivoren Arten konnten deutliche Nettoeffekte der Fische auf Populationsebene festgestellt werden. Dies spiegelte sich immer in einer reduzierten Eimasse bzw. Eizahl der Population pro m² wider. Diese Einbußen waren besonders im zweiten Untersuchungsjahr durchweg sehr massiv. Bei *P. conspersa* konnte keine Reproduktion festgestellt werden und bei *G. pulex* reduzierte sich die Eizahl auf etwa ein Zehntel der Werte der fischfreien Strecke. *R. fasciata* und *H. instabilis* zeigten in der Fischstrecke Reduktionen der Populationsfitness um 50 %. Der Nettoeffekt der Fische auf die Populationen ergab sich aus der Synthese letaler Effekte (Dichte der Adulten) und subletal bedingter phänotypischer Änderungen der Individuen (Größe der Adulten bzw. Fekundität). Dieser Nettoeffekt wurde bisher selten untersucht (aber siehe Greig & McIntosh 2008). In anderen Studien wurde angenommen, dass subletale Effekte wie eine Reduzierung der Fitness oder Körpergröße der Individuen in geringere Fortpflanzungschancen der Population übersetzt werden können, während letale Effekte weniger berücksichtigt wurden (Scrimgeour & Culp 1994, McPeck & Peckarsky 1998, Peckarsky *et al.* 2001, 2002). Im Gegensatz dazu konnte in dieser Untersuchung gezeigt werden, dass es meist die direkte Dichtereduktion durch Fischprädatoren war, die die Überlebenschancen einer Population wesentlich beeinflussten und weniger die aus den Verhaltensänderungen resultierenden Fitnessverluste der Individuen.

Die letalen und individuenbasierten subletalen Antworten auf die Fischanwesenheit unterschieden sich zwischen den Arten stark (Abbildung 5-2). Ausgehend von einer potentiell ähnlich großen Bedeutung beider Effekttypen für die Populationen, verringerte bzw. erhöhte sich deren Relevanz für die Populationsfitness aufgrund der Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung (Zu- bzw. Abnahme der Flächen in vertikaler Richtung in Abbildung 5-2). Die

Populationen der invertebraten Räuber *R. fasciata* und *P. conspersa* schienen fast ausschließlich durch letale Fischeffekte, nämlich durch die Reduzierung der Larven- oder Emergenzdichte und damit durch eine geringere Emergenzproduktion beeinflusst zu sein. Dies führte zu einem deutlich geringeren Reproduktionserfolg der Population in der Fischstrecke verglichen mit der fischfreien Untersuchungsstrecke. Negative subletale Effekte auf die Fitness der Weibchen wurden dagegen nicht gemessen. Auch durch die höhere individuelle Fitness der Weibchen von *R. fasciata* in Anwesenheit der Fische, die als Kompensationsversuch letaler Effekte verstanden wurde, konnte in der Fischstrecke keine ähnlich hohe durchschnittliche Fitness der Population wie in der fischfreien Strecke erreicht werden. Dieses Ergebnis ist vergleichbar mit dem von Greig & McIntosh (2008), in deren Untersuchung trotz erhöhter individueller Fitness von weiblichen Köcherfliegen nur letale Fischeffekte den Erfolg der Population beeinflussten. Ähnliches gilt auch für *G. pulex*. Hier war der Hauptgrund für die reduzierte mittlere Fitness der Population die reduzierte Abundanz der eiertragenden Weibchen, die sich letztlich auf die erhöhte Mortalität der geschlechtsreifen Individuen in der Fischstrecke zurückführen ließ. Einzig für die Reduktion des Fortpflanzungserfolgs der omnivoren Art *H. instabilis* spielten vermutlich subletale Fischeffekte eine größere Rolle als letale. Obwohl auch für diese Art keine statistisch signifikanten individuellen Fitnessverluste festgestellt wurden, so war die reduzierte Körpergröße adulter Weibchen aufgrund ihres starken Zusammenhangs mit der Eimasse indirekt für eine verringerte Fitness der Population verantwortlich. Die Emergenzproduktion unterschied sich zwischen den Untersuchungsstrecken zwar nicht signifikant, war aber langfristig in der Fischstrecke tendenziell geringer. Bei der multiplikativen Kombination letaler und subleterer Fischeffekte könnten somit auch schwache letale Effekte in ihrer Wirkung auf die Populationsfitness verstärkt worden sein.

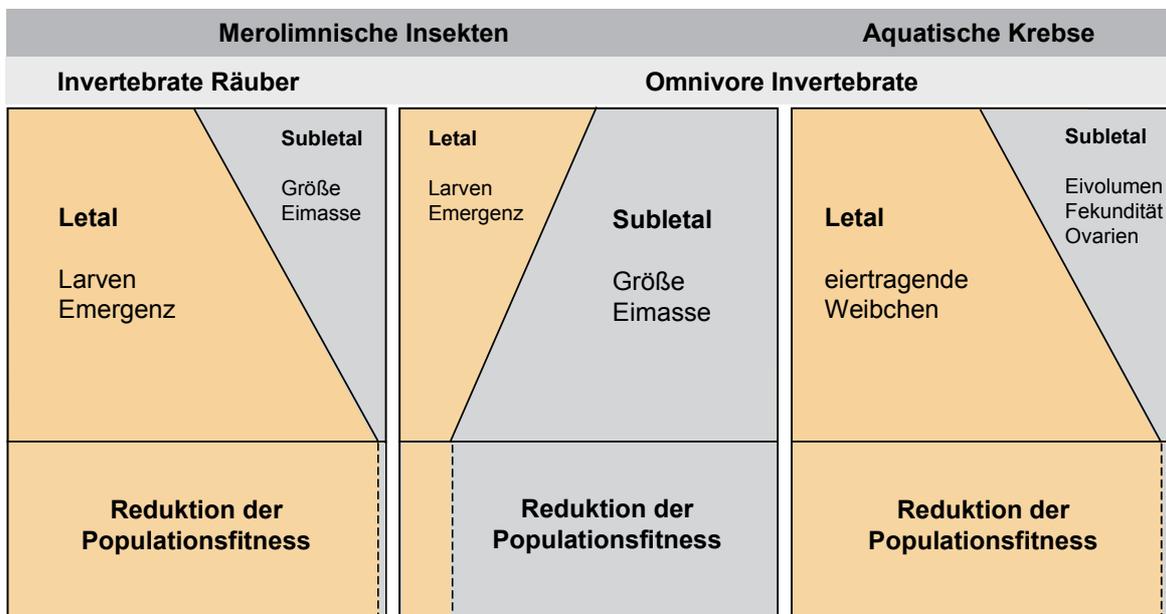


Abbildung 5-2 Schema zur Bedeutung letaler und subleterer Effekte der benthivoren Fische auf die Fitnessreduktion der Populationen der invertebraten Räuber und Omnivoren; ausgehend von *a priori* gleichbedeutenden Effekttypen nehmen die farbigen Flächen in vertikaler Richtung zu oder ab (obere Boxen); die farbigen Flächen (untere Boxen) kennzeichnen den theoretischen Grad ihrer Bedeutung für die Population.

5.3 Der Einfluss benthivorer Fische auf das Ernährungsverhalten

5.3.1 Änderungen im Ernährungsverhalten invertebrater Räuber

Bisherige Untersuchungen haben verschiedene Strategien von räuberischen Invertebraten zur Vermeidung vertebrater Räuber gefunden. Dabei wurde eine generelle Reduzierung der Aktivität genauso beobachtet wie eine Änderung der Aktivitätsperiodik (Feltmate *et al.* 1992, Otto 1993, Huhta *et al.* 1999). Ein reduzierter Beutefangenerfolg der invertebraten Räuber in Fischanwesenheit konnte vor allem in Laborexperimenten gemessen werden (Soluk & Collins 1988a, Feltmate & Williams 1989, Otto 1993, Koperski 1997, Huhta *et al.* 1999). Es wurde daher angenommen, dass Verhaltensänderungen der Invertebraten unter Fischeneinfluss (z.B. Verstecken vor dem Räuber) oder erhöhte Nahrungskonkurrenz zu einer geringeren Fraßaktivität bzw. verringertem Fangenerfolg und damit zu einer reduzierten Beutekonsumtion führen würden. Im Gegensatz zu dieser Hypothese wurde für keine der untersuchten Arten eine zeitliche Änderung in der Fraßaktivität, gemessen als relative Darmfüllung, und damit auch keine Reduktion der aufgenommenen Nahrungsmenge beobachtet. Änderungen im Ernährungsverhalten der räuberischen Köcherfliegenlarven aufgrund von Aktivitätsänderungen schienen daher weniger bedeutend zu sein als zuvor erwartet. Ähnliche Ergebnisse fanden beispielsweise auch Huhta *et al.* (1999) für die Larven von *Rhyacophila nubila*, die in einem Bach mit Fischen keine Änderung des Darmfüllungsgrades verglichen mit einem fischfreien Referenzgewässer zeigten. Dabei könnte *R. fasciata* eine aufgrund der Gefährdung durch Fischprädation schwer erreichbare Beute durch andere, leicht zu greifende Beute ersetzt haben. Dagegen wäre ein Lauerjäger wie *P. conspersa* während des Wartens und Fressens immer ähnlich empfindlich gegenüber Angriffen durch wühlende benthivore Fische. Eine Reduktion der Fraßaktivität würde demnach keine Vorteile für die Individuen bringen, da sie auch während des Fressvorganges innerhalb ihres Netzes ähnlich stark oder gering geschützt sind wie während des bloßen Lauerns. Eine Verminderung der Fraßaktivität würde subletale individuelle Kosten hervorrufen, die den Reproduktionserfolg verringern, ohne dass eine gleichzeitige Erhöhung der Überlebensrate der Larven erreicht wird. Daher wäre höchstens eine veränderte Wahl der verfügbaren Beutetaxa im Fangnetz zu erwarten. Diese Überlegungen führen zwangsläufig zur zweiten Hypothese, dass Fischanwesenheit eine veränderte Beutepräferenz der invertebraten Räuber induziert, was entsprechend von anderen Autoren dokumentiert wurde (Soluk & Collins 1988a, Koperski 1997). Diese Hypothese konnte sowohl für den aktiv suchenden Räuber *R. fasciata* als auch für den Lauerjäger *P. conspersa* unterstützt werden, da deutliche Unterschiede in der Nahrungszusammensetzung zwischen den Untersuchungsstrecken analysiert wurden. Durch dieses Verhalten konnte vermutlich insgesamt eine Reduktion der Fressrate vermieden werden. Die Mechanismen, die sich hinter der Änderung der Beutespektren verbergen, schienen jedoch für beide Räuberarten aufgrund ihrer unterschiedlichen Jagdweise grundsätzlich verschieden zu sein.

Wenn keine Fische anwesend waren, fraßen die Larven von *R. fasciata* häufiger mobile Beuteorganismen wie Plecopteren und *Baetis* spp. Auch Larven von *Hydropsyche* spp., die entweder unter Steinen in Netzen leben oder auch eine relativ hohe Mobilität z.B. durch Drift zeigen können (Fairchild & Holomuzki 2005), wurden häufiger erbeutet. Dagegen ingestierte *R. fasciata* in der Fischstrecke tendenziell mehr sessile oder wenig mobile Beute (Simuliidae,

andere Diptera und Chironomidenpuppen), deren Anteile allerdings insgesamt immer noch geringer waren als die der mobilen Beutearten. Tatsächlich könnte mobile Beute für diesen invertebraten Räuber in der fischfreien Strecke aufgrund einer höheren Begegnungswahrscheinlichkeit besser erreichbar gewesen sein (Woodward & Hildrew 2002), setzt man voraus, dass sein Jagdverhalten deutlich aktiver als in der Fischstrecke war. So bewirkt eine aktive Jagd einen effektiven Fangerfolg mobiler Beute (Otto 1993, Elliott 2003, 2005a). Bezüglich der generellen Beutepräferenz aktiver Räuber unterschieden sich allerdings die Ergebnisse anderer Autoren. Eine Laborstudie ohne Fische zeigte, dass große räuberische Steinfliegen (*Hesperoperla pacifica*) große, aktive Beute wie *Baetis*-Larven aufgrund einer höheren Begegnungswahrscheinlichkeit bevorzugten, wenn sie zwischen Larven von *Baetis* und sesshaften Larven der Simuliiden wählen konnten (Allan *et al.* 1987). Dagegen dokumentierte Muotka *et al.* (2006) eine stärkere Präferenz von *Rhyacophila obliterata* für Simuliidenlarven vor mobilen Larven (*Baetis*, *Amphinemura*) im Freiland und im Labor ohne Fischbezug. Vermutlich ist die Nahrungswahl im vorliegenden Fall ein trade-off. Um große, mobile Beute zu fangen bedarf es einer stärkeren Exposition gegenüber dem vertebraten Räuber, während sesshafte oder langsame Beuteorganismen auch mit geringerer Aktivität „abgesammelt“ werden können. Die Begegnungswahrscheinlichkeit mit häufiger Beute (z.B. *Baetis*, Plecoptera, *Hydropsyche*) war andererseits viel höher als mit den weniger häufigen Simuliiden. Das Ergebnis dieses Kompromisses war in dem hier untersuchten Fall die generell höhere Konsumtion aktiver (häufiger) Beute, die in Abwesenheit der Fische noch zunahm. So zeigten die Selektivitätsindices, dass dies keine Abhängigkeit von der Beuteverfügbarkeit im Benthos darstellte. Eine deutlich positive Selektion mobiler Arten in der fischfreien Strecke und sessiler Simuliidenlarven in der Fischstrecke lässt eine Aktivitätsänderung, wie sie oben beschrieben wurde, vermuten. Konsistent dazu wurden diese Beutetaxa in der jeweils anderen Untersuchungsstrecke kaum selektiv gefressen. Eine andere Interpretationsmöglichkeit für die stärkere Nutzung mobiler Beute in der fischfreien Strecke liegt im Verhalten der Beuteorganismen. Diese könnten aktiver und exponierter gewesen sein, da sie in fischfreier Umgebung eine höhere Mobilität zeigen als in Anwesenheit von Fischen (Fairchild & Holomuzki 2005, Winkelmann *et al.* 2008). In diesem Falle läge die Änderung der Nahrungszusammensetzung in der Verhaltensänderung der Beute, nicht der Räuber, begründet. *R. fasciata* nutzte in der Fischstrecke terrestrische Insekten, lebend oder als Aas, zu etwa 15 %, während diese in der fischfreien Strecke eine untergeordnete Rolle spielten. Da terrestrische Beute vermutlich in beiden Untersuchungsstrecken ähnlich häufig verfügbar war, wird die verstärkte Nutzung in der Fischstrecke ebenfalls als Räubervermeidungsstrategie interpretiert. Terrestrische Nahrung kann vermutlich mit geringerem Aufwand gefangen werden und stellte anscheinend eine einfache Möglichkeit dar, die geringere Ingestion anderer Beutearten auszugleichen.

Im Gegensatz zu *R. fasciata* konnte das Fraßverhalten der Larven von *P. conspersa* nur durch die Beuteverfügbarkeit in den Netzen beeinflusst werden, in denen sich driftende und umherwandernde Beuteorganismen verfangen (Townsend and Hildrew 1979a). Die Beutemenge und Zusammensetzung hing dabei entweder vom Transport der Beute mit der Drift oder von der Menge aktiver Beute in der Umgebung ab. Die Aktivität kann durch zahlreiche Faktoren wie Strömung (Ciborowski *et al.* 1977, Borhardt 1993), Lichtperiodizität (Ciborowski 1979), Jahres- oder Tageszeit (Elliott 2002a), dem Vorhandensein von Refugien (Borhardt 1993) und dem Beuteverhalten in Abhängigkeit von anwesenden Räubern (Andersson *et al.* 1986, Forrester 1994, Winkelmann *et al.* 2008) gesteuert werden. Da im

Gauernitzbach weder Unterschiede in den Driftdichten zwischen den Untersuchungsstrecken ohne und mit Fischen auftraten (Winkelman *et al.* 2008) noch eine Reduktion der Makroinvertebratendichte in der Fischstrecke beobachtet wurde (Winkelman 2008), war keine höhere Beuteverfügbarkeit für *P. conspersa* in der fischfreien Strecke zu erwarten. Allerdings unterschied sich sowohl die Zusammensetzung der Drift als auch die der Benthosgemeinschaft zwischen den Strecken. Dies resultierte aus einer artspezifischen Beeinflussung der Benthosorganismen durch die Fische (Winkelman *et al.* 2008, Winkelman 2008). Dieser Wechsel in der Zusammensetzung der Lebensgemeinschaft wurde auch in der sich ändernden Nahrungszusammensetzung der räuberischen Larven wiedergefunden. Dabei sollten die Beutetaxa von *P. conspersa* allerdings eher mit der Driftgesellschaft korrespondieren als mit der Benthosgemeinschaft (Williams & Hynes 1973, Townsend & Hildrew 1979a). Deutliche Unterschiede in der Nahrungszusammensetzung bestanden zwischen den Untersuchungsstrecken hauptsächlich im zweimal höheren Nahrungsanteil von *G. pulex* in der fischfreien Strecke, was sich mit seiner erhöhten Drift in dieser Strecke erklären ließe (Winkelman *et al.* 2008). Diese Erhöhung des Gammaridenanteils in der Nahrung bedeutete auch einen Anstieg der Gesamtkonsumtion von *G. pulex* durch *P. conspersa* in Fischabwesenheit. Eine deutlich höhere Ingestion von Larven der Trichopteren und Ephemeropteren (außer Baetidae) fand dagegen in der Fischstrecke statt. Möglicherweise waren diese ansonsten wenig konsumierten Beutetaxa in der Fischstrecke wiederum als Ausgleich für nicht ausreichend vorhandene Gammariden willkommen, ähnlich wie es für *R. fasciata* mit terrestrischer Beute gezeigt wurde. Unterstützt wird diese Interpretation auch durch die Analyse der Beuteselektivitäts-Indices von *P. conspersa*. So zeigte dieser Räuber im Gegensatz zu *R. fasciata* kaum eine deutliche positive Selektion für bestimmte Arten, vor allem nicht konsistent zum Anteil stark konsumierter Beute. So wurden lediglich Larven von *Baetis* spp. in der fischfreien Strecke deutlich selektiert, während deren mittlere Präferenz in der Fischstrecke sehr gering war. Dies scheint ein indirekter Effekt der sehr hohen Driftaktivität der Baetiden zu sein, die zudem aktiver in der fischfreien Strecke drifteten (Winkelman *et al.* 2008). Relativ gesehen zu ihrer dadurch erhöhten Verfügbarkeit in den Netzen hatte diese Tatsache allerdings keinen Einfluss auf den Anteil dieser Beute in der Nahrung des Räubers. Eine deutliche Selektion der Ostracoden unabhängig von der Fischanwesenheit resultierte ebenso wenig in einem allgemein hohen Beuteanteil. Allerdings könnte dafür auch das extrem geringe Gewicht der Krebschen verantwortlich sein. Diese Invertebraten sind aufgrund ihrer schwimmenden Fortbewegungsart an der Wasseroberfläche seichter Bereiche vermutlich besonders gefährdet, sich in den Netzen zu verfangen. Sie schienen somit eine gut verfügbare und aufgrund ihrer geringen Größe leicht zu fressende Nahrung zu sein.

Die im Gauernitzbach beobachtete Nahrungszusammensetzung beider Räuberarten stimmte im Wesentlichen mit den Analysen anderer Autoren überein. Die Larven der Chironomiden, Plecopteren, Baetiden und Hydropsychiden waren die wichtigsten Beuteorganismen für *R. fasciata*. Diese Taxa wurden auch in vielen Studien als häufigste Beute identifiziert (Otto 1993, Céréghino 2002, Lancaster *et al.* 2005, Elliott 2005a). Simuliiden und *Rhyacophila*-Artgenossen, die nach Literaturangaben ebenfalls eine größere Rolle spielen (Otto 1993, Céréghino 2002, Elliott 2005a), stellten hier insgesamt einen geringen Nahrungsanteil dar. Alle konsumierten Beutegruppen enthalten zudem ausgeprägte Riffle-Arten, die von *R. fasciata* im selben Habitat genutzt wurden. Für *P. conspersa* schienen neben terrestrischer Beute einige der am häufigsten driftenden Taxa im Gauernitzbach, wie *G. pulex* und Larven

der Chironomiden und Baetiden (Winkelman *et al.* 2008), bedeutend zu sein. Die Präferenz von Chironomiden und terrestrischen Insekten als Nahrung wurde ebenso mehrfach von anderen Autoren bestätigt (Townsend & Hildrew 1976, 1977, 1979b, Lancaster *et al.* 2005). Den größten Anteil in der Nahrung stellten aber Gammariden dar, was vermutlich auch durch die Ingestion relativ großer Individuen verursacht wurde. Dies konnte allerdings nur vermutet werden, da eine direkte Bestimmung der Körpergröße von ingestierten Gammariden aufgrund des bruchstückhaften Vorhandenseins einzelner Fragmente im Darm nicht möglich war. Ebenso könnte diese Beute überschätzt worden sein, da *P. conspersa* von den relativ wehrhaften Individuen auch nur Körperteile gefressen haben könnte. Außerdem bestand ein deutlicher Zusammenhang zwischen den bevorzugten Habitaten von *P. conspersa* und ihren Beutearten. So bewohnten Gammariden, kleine *Baetis*-Larven (v.a. *B. muticus*), köchertragende Trichopteren und Ostracoden neben tiefen Pools ebenso die flachen, seichten Gewässerrandbereiche, in denen die räuberischen Larven bevorzugt ihre Netze bauten. Die Beuteorganismen schienen damit nicht nur durch Drift, sondern auch durch das Umherlaufen am Gewässergrund in die Netze zu geraten (Townsend & Hildrew 1979a).

5.3.2 Änderungen im räuberischen Verhalten der omnivoren Invertebraten

Gegensätzlich zu den invertebraten Räubern können Omnivore verschiedene Nahrungsquellen effektiv nutzen (allochthon und autochthon pflanzliche sowie tierische) und sich somit die zu jeder Zeit die am einfachsten zu erreichende Nahrung aussuchen. Eine generelle reduzierte Fraßaktivität der Omnivoren wäre demnach zwar möglich, aber nicht unbedingt zu erwarten gewesen. Selbst wenn eine Aktivitätsänderung in der Fischstrecke stattgefunden hat, führte diese nicht zu einer reduzierten Fraßaktivität bzw. Konsumtionsrate. Anscheinend waren trotzdem genügend Nahrungsressourcen verfügbar, um z.B. ein inaktiveres Verhalten durch die Nutzung leicht und schnell erreichbarer Nahrung auszugleichen. So beobachteten Cruz-Rivera & Hay (2000) beispielsweise bei verschiedenen Arten von Crustacea kompensatorisches Fraßverhalten, wenn ihnen nur Nahrung geringer Qualität (Algen) angeboten wurde, während hoch-qualitative Nahrung (Fischpellets) ansonsten immer bevorzugt gefressen wurde. In der aktuellen Untersuchung war die Fressrate nicht abhängig von der Anwesenheit der Fische und einer dadurch möglichen veränderten Mobilität von *G. pulex*. Gegensätzlich zu den hier beobachteten Ergebnissen konnten in anderen Studien durchaus reduzierte Fressraten von Crustacea bzw. Zerkleinerern unter Fischeinfluss nachgewiesen werden (Short & Holomuzki 1992, Ruetz *et al.* 2002), wobei oft auch nur kurzfristige Experimente zu diesen Beobachtungen führten (Abjörnsson *et al.* 2000, Holomuzki & Hatchett 1994). Bei längerfristiger Fischanwesenheit hatten sich die Krebstiere vermutlich an die Fische gewöhnt und ähnlich wie in dieser Studie waren schließlich keine Veränderungen in der Fressrate feststellbar (Abjörnsson *et al.* 2000, Holomuzki & Hatchett 1994). So könnte auch hier längerfristig eine Adaptation an die benthivoren Fische stattgefunden haben, um eine optimale Konsumtionsrate beizubehalten.

Anstatt einer Verringerung der Fraßaktivität wurde vielmehr angenommen, dass die omnivoren Arten in der Fischstrecke ihren tierischen Anteil in der Nahrung reduzieren. Da Organismen aufgrund höherer Nährstoffverfügbarkeit gegenüber pflanzlicher Nahrung eine bessere Qualität aufweist, würde eine Reduzierung zu deutlichen Fitnessnachteilen führen

(Cruz-Rivera & Hay 2000, Wissinger *et al.* 2004). Zudem könnten die Omnivoren aufgrund einer geringeren Mobilität in Anwesenheit der Fische, wie sie in vielen Studien beobachtet wurde (z.B. Andersson *et al.* 1986, Dahl & Greenberg 1996, Abjörnsson *et al.* 2000), weniger Energie zum Suchen und Jagen mobiler invertibrater Organismen aufwenden und stattdessen leicht verfügbare Nahrung fressen. Jedoch zeigten beide omnivoren Arten unter Fischeinfluss keine grundsätzliche Änderung des räuberischen Ernährungsanteiles. So war der tierische Anteil in der Nahrung von *Hydropsyche*-Larven in beiden Untersuchungsstrecken mit etwa 80-90 % ähnlich hoch. Auch *G. pulex* nutzte tierische Nahrung in der fischfreien Strecke im Mittel ähnlich häufig wie in der Fischstrecke (etwa 50 %). Während allerdings die enge Verteilungskurve der einzigen tierischen Ressource (Gammaridae) in der Fischstrecke eine sehr zuverlässige Schätzung des Mittelwerts erlaubte (45 %), konnten die tierischen Ressourcen (Gammaridae, Detritivore) in der fischfreien Strecke deutlich häufiger oder auch seltener genutzt werden als der Mittelwert (58 %) zeigte. Dies resultierte aus den relativ breiten Verteilungskurven der wahrscheinlichen Nahrungszusammensetzung des Mischungsmodells. Da allerdings eine linksschiefe Verteilung vorlag, ist sogar eine höhere Nutzung als zu 58 % wahrscheinlicher, was das räuberische Ernährungsverhalten in der fischfreien Strecke gegenüber der Fischstrecke deutlich erhöhen könnte. Da diese Aussage aber nicht sehr belastbar untermauert werden kann, muss davon ausgegangen werden, dass sich der Anteil der tierischen Nahrung durch die Anwesenheit von Fischen nicht veränderte.

In dieser Untersuchung wurde ein Effekt der Fische auf die Nahrungspräferenz der Omnivoren festgestellt. Eine durch benthivore Fische induzierte Änderung der Habitatnutzung von *G. pulex* könnte zur verstärkten Nutzung der Riffles in der fischfreien Strecke geführt haben, obwohl Pools weiterhin das am häufigsten genutzte Habitat der Gammariden darstellten (F. Schulz, unveröff. Daten; siehe auch Dahl & Greenberg 1996). Die Riffle bieten den Vorteil eines breiteren Nahrungsangebots. Dies kann wiederum eine Maximierung ihrer Größe und Fitness bedeuten (Delong *et al.* 1993, Cruz-Rivera & Hay 2000, Gergs & Rothhaupt 2008). Ein wesentlicher Nachteil der Riffle ist dagegen die starke Strömung, die ein hohes Maß an Aktivität zur Nahrungssuche von den Gammariden verlangt. Pools bieten im Gegensatz dazu eher geschützte Bereiche, in denen sich auch praktisch inaktive Tiere problemlos am Boden aufhalten können. Den wesentlichen Nachteil dieses Habitats stellt die sehr eingeschränkte Nahrungsverfügbarkeit dar. Die am häufigsten vorhandenen und leicht zugänglichen Ressourcen sind FPOM und Laub, die im Allgemeinen als minderwertige Nahrung angesehen werden (Friberg & Jacobsen 1994, Cross *et al.* 2005). Dies könnte zu einer deutlichen Präferenz laubbewohnender Invertebraten gegenüber allochthoner Ressourcen führen (Kelly *et al.* 2002a) und erleichtert durch die relative Strukturarmut dieser Bereiche einen erhöhten Kannibalismus (McGrath *et al.* 2007). Dies bedeutet einen Nachteil für die eigene Population, da einerseits die Populationsdichte durch Kannibalismus reduziert wird und andererseits die minderwertige Nahrung zu Fitnessverlusten führen könnte.

Die verstärkte Nutzung der Riffles durch *G. pulex* in der fischfreien Strecke des Gauernitzbaches erscheint aus folgenden Gründen sehr wahrscheinlich. (1) Die Isotopenzusammensetzung von *G. pulex* zeigte im Frühjahr deutliche Unterschiede zwischen den Untersuchungsstrecken mit höheren $\delta^{13}\text{C}$ -Werten in der Fischstrecke. Berücksichtigt man, dass die autochthonen Kohlenstoffquellen und die riffle-bewohnenden

Primärkonsumenten die geringsten $\delta^{13}\text{C}$ -Signaturen hatten, unterstützt das die These eines Wechsels aus Pool- in Riffle-Bereiche in der fischfreien Strecke. (2) Die Berechnung der wahrscheinlichsten Ressourcennutzung mit dem Mischungsmodell zeigte, dass die Tiere in der Fischstrecke ein recht enges Ressourcenspektrum nutzten und vermutlich neben Artgenossen hauptsächlich FPOM (v.a. in Pools) konsumierten. Die Modellergebnisse für die Tiere in der fischfreien Strecke zeigten eine sehr viel breitere Verteilung der möglichen Ressourcen, was als Nutzung eines breiteren Nahrungsspektrums interpretiert wurde. Dies könnte durch eine Vergrößerung des Nahrungshabitates verursacht worden sein. (3) In einer vorangegangenen Studie wurde im Gauernitzbach beobachtet, dass große Individuen die Riffle tendenziell häufiger in der fischfreien Strecke als in der Fischstrecke aufsuchten (F. Schulz, Diplomarbeit 2007, unveröff. Daten). (4) In Anwesenheit von Fischen wurden die Pools vermutlich intensiver genutzt, weil inaktive Tiere sich dort aufgrund der geringen Turbulenzen besser aufhalten und verstecken können, obwohl dort auch ein Großteil der benthivoren Fische vorhanden war. Konsistent dazu war in einer Studie von Holomuzki & Hoyle (1990) die Prädationsrate der Fische geringer, wenn sich *Gammarus* zwischen Laub aufhielt. Eine deutlich verminderte Aktivität der Gammariden war daher anzunehmen, weil dies im Gauernitzbach bereits vorher beobachtet wurde (Winkelmann *et al.* 2008, M. Schäffer, Diplomarbeit 2005, TU Dresden, unveröff. Daten) und auch aus anderen Untersuchungen bekannt ist (Andersson *et al.* 1986, Wooster 1998, Dahl & Greenberg 1996, Abjörnsson *et al.* 2000).

Die Ressourcennutzung von *Hydropsyche* spp. unterschied sich zwischen den Untersuchungsstrecken, ähnlich wie für *G. pulex* dargestellt, mit einem breiteren Nahrungsspektrum und einer deutlich höheren Nutzung rifflebewohnender Organismen (Grazer) in der fischfreien Strecke. Dies resultierte in geringeren Kohlenstoffsignaturen von *Hydropsyche* spp. in der fischfreien Strecke gegenüber der Fischstrecke und lieferte damit deutliche Hinweise auf die verstärkte Nutzung des autochthonen Ernährungspfades. Anders als für *G. pulex* wird diese Änderung aber nicht als Habitatwechsel interpretiert. Dafür gibt es zwei Gründe, die hauptsächlich der unterschiedlichen Lebensweise geschuldet sind. (1) Da die Larven meist eine passive Lebensweise zeigen und damit an die geschützten Zwischenräume steinigem Substrates für den Netzbau gebunden sind (Scott 1958, Fairchild & Holomuzki 2005), ist auch ihr Wanderverhalten wenig ausgeprägt. Obwohl für *Hydropsyche*-Larven ein aktives Driftverhalten dokumentiert wurde (Fairchild & Holomuzki 2005), spielten sie in der Driftgesellschaft des Gauernitzbaches keine Rolle (Winkelmann *et al.* 2008). (2) Die Larven sind bereits Bewohner stark strömender Riffle (Scott 1958), wo sie mit ihren Fangnetzen die meist aus Pools angeschwemmten Ressourcen nutzen können (Williams & Hynes 1973, Finlay *et al.* 1999). In den Pool-Bereichen würden dagegen die Voraussetzungen für den Netzbau fehlen, nämlich die hohe Strömung und diverses Substrat (Fairchild & Holomuzki 2005). Sie sind demzufolge als Habitat ungeeignet.

Damit schienen die Gründe für das diversere Nahrungsspektrum von *Hydropsyche* mit häufiger genutzten rifflebewohnenden Grazern eher in der Nahrungsverfügbarkeit in den Netzen begründet zu liegen als im Wechsel ihres Aktivitätsmusters, ähnlich wie dies für den invertierten Räuber *P. conspersa* vermutet wurde. Die omnivoren Larven zeigten eine deutliche Verschiebung in der Zusammensetzung der tierischen Nahrung zwischen einem hohen mittleren Anteil der Chironomiden in der Fischstrecke zu einem geringeren in der fischfreien Strecke. Dagegen stellten Eintagsfliegenlarven in der Fischstrecke keine, dafür

aber in der fischfreien Strecke eine bevorzugte Beute dar. So wurde vermutlich ein geringes Vorkommen der Eintagsfliegen in den Fangnetzen in der Fischstrecke von zwei Mechanismen verursacht: (1) durch eine geringere Verfügbarkeit der Beute im Benthos bzw. (2) durch eine geringere Driftrate oder Aktivität der Beute. So wurde in vorherigen Untersuchungen im Gauernitzbach eine geringere Dichte bestimmter Heptageniiden (Ephemeroptera), die hauptsächlich im Darm der Larven gefunden wurden, unter Fischeinfluss bestätigt. Während benthivore Fische zwar keinen letalen Effekt auf Larven von *Rhithrogena semicolorata* hatten (Winkelman *et al.* 2007), wurden die Dichten der Larven von *Electrogena ujhelyii* während des Untersuchungszeitraumes dramatisch reduziert (Winkelman 2008). Zusätzlich könnte eine geringere Mobilität der Heptageniidae auf den Oberflächen der Steine unter Fischeinfluss, wie dies für Grazer in verschiedenen Studien gezeigt wurde (McIntosh & Townsend 1996, Rosenfeld 1997), für eine geringe Verfügbarkeit in den Netzen verantwortlich gewesen sein. Dies würde bedeuten, dass also eine höhere Mobilität in der fischfreien Strecke ein Verfangen der Beute in den Köcherfliegennetzen wahrscheinlicher machte. Dabei muss die Mobilität auf Substratoberflächen nicht unbedingt mit erhöhter Driftaktivität einhergehen, da Heptageniiden durch ihre Körperform optimal strömungsangepasst sind. Diese Eintagsfliegen waren zudem in der Drift im Gauernitzbach weniger bedeutend. Dagegen zeigte doch die sehr aktiv driftende Eintagsfliege *Baetis rhodani* bei Fischanwesenheit eine deutliche Driftreduktion (Winkelman *et al.* 2008). Baetiden stellen zudem die zweitbedeutendsten Grazer im Gauernitzbach mit einer ähnlichen Isotopenzusammensetzung wie Heptageniidae dar. Daher ist nicht auszuschließen, dass sie von *Hydropsyche* in der fischfreien Strecke nicht ebenso häufig genutzt wurden wie die Heptageniiden. Obwohl sie bei den eigenen qualitativen Darminhaltsuntersuchungen nicht festgestellt wurden, waren Baetiden eine der wichtigsten Beutetaxa in anderen Studien (Benke *et al.* 2001, Basaguren *et al.* 2002). Im Gegensatz zu den Eintagsfliegen wurden Chironomiden nicht durch die Fische beeinflusst, weder letal bezüglich ihrer Benthosdichte (Winkelman 2008) noch subletal in ihrer Driftaktivität (Winkelman *et al.* 2008). Die Beute stellte jedoch immer eine der meistdriftenden Organismen im Gauernitzbach dar (Winkelman *et al.* 2008). Dies führte zu einer hohen Bedeutung der Chironomiden in der Nahrung von *Hydropsyche* beider Untersuchungsstrecken und sogar zu einer fast ausschließlichen Nutzung in der Fischstrecke. So war die Änderung der Chironomidenanteile in der Nahrung zwischen den Untersuchungsstrecken vermutlich auf die höhere Verfügbarkeit der Grazer in der fischfreien Strecke zurückzuführen, die dann bevorzugt gefressen wurden. Schließlich konnte die Kombination der Gründe für die höhere Verfügbarkeit bestimmter Beuteorganismen ein größeres Beutespektrum von *Hydropsyche* in der fischfreien Strecke verglichen mit der Fischstrecke bewirkt haben. Autochthone Nahrung und Detritus wurde dagegen im Frühjahr aufgrund der Modellergebnisse in keiner der beiden Untersuchungsstrecken deutlich genutzt.

Im Herbst wurde gegensätzlich zum Frühjahr von keinem Fischeinfluss auf die Nahrungszusammensetzung der Omnivoren ausgegangen. Dies resultierte im Wesentlichen aus der starken Ähnlichkeit der Isotopensignaturen von *Hydropsyche* spp. und *G. pulex* zwischen den Untersuchungsstrecken. Demnach wären die Nahrungsanteile aus der Modellberechnung nicht verschieden zwischen der fischfreien und der Fischstrecke gewesen. Das lässt sich hauptsächlich durch die generelle Nutzung der Ressourcen im Herbst erklären. So war die wichtigste Nahrungsquelle beider Omnivoren zu dieser Zeit allochthones Material, während tierische Nahrung insgesamt geringe Bedeutung hatte. Dabei

schien die Nutzung allochthoner Kohlenstoffquellen als teilweise einzige Nahrung, z.B. für *Hydropsyche*, kaum von der Anwesenheit der benthivoren Fische abhängig zu sein. Die im Frühjahr am deutlichsten assimilierten invertebraten Organismen (Ephemeroptera, Plecoptera, Chironomidae) standen nach ihrer Emergenz im Sommer als mögliche Nahrung für die Omnivoren in keiner Untersuchungsstrecke mehr ausreichend zur Verfügung. Nur ein Ausweichen auf weniger qualitative Nahrung wie FPOM ermöglichte daher eine ausreichende Nahrungsaufnahme und damit Energieverfügbarkeit.

5.4 Die Bedeutung invertebrater Prädation in Nahrungsnetzen von Fließgewässern

5.4.1 Vergleich des Fraßdruckes zwischen vertebraten und invertebraten Räubern

Die jährliche Gesamtkonsumtion aller räuberischen und omnivoren Invertebraten in dieser Studie überstieg deutlich die Konsumtion der benthivoren Fische, die im selben Gewässer in einer Paralleluntersuchung abgeschätzt wurde (S. Worischka, unveröff. Daten). Allein aufgrund der theoretischen Abschätzung der Gesamtkonsumtion für alle im Gauernitzbach bedeutenden Räuberarten (ohne Omnivore) konnte geschlossen werden, dass der Einfluss der invertebraten Räuber ähnlich oder sogar deutlich höher sein kann als der Fischeinfluss. Zu vergleichbaren Ergebnissen kamen ebenfalls andere Studien (Wooster 1994, Sih & Wooster 1994, Wooster *et al.* 1997, Dahl & Greenberg 1997). Räuberische Invertebraten schienen damit einen hohen Prädationsdruck auf ihre Beute im untersuchten Fließgewässernahrungsnetz auszuüben. Konsistent dazu vermuteten bereits Townsend & Hildrew (1977) aufgrund von Konsumtionsabschätzungen relativ zum Benthos einen enormen Fraßdruck von invertebraten Räubern (*Plectrocnemia conspersa*) auf bestimmte Beuteorganismen.

Die Ursachen für die hohe Konsumtion der Invertebraten sind (1) in den hohen Biomassen der Invertebraten und (2) in deren hohen Konsumtionsraten zu finden. Die mittleren Dichten der räuberischen Invertebraten überstiegen die Fischdichte im Gauernitzbach um ein Vielfaches (MW im Untersuchungszeitraum: invertebrate Räuber 55 Ind m⁻², Omnivore 408 Ind m⁻², Fische 0,47 Ind m⁻²). Dieses Phänomen trifft natürlich für viele Fließgewässer zu (Wooster *et al.* 1997). Berücksichtigt man ein Verhältnis TM/FM von etwa 0,2 für Invertebrate (Smit *et al.* 1993; S. Worischka, unveröff. Daten), betrug die mittlere Gesamtfrischmasse der invertebraten Räuber und Omnivoren in der Fischstrecke des Gauernitzbaches aufgrund der geringeren individuellen Biomasse etwa die Hälfte der mittleren Fischbiomasse (MW im Untersuchungszeitraum: Invertebrate 1730 mg FM m⁻², Fische 3500 mg FM m⁻²). Dagegen waren die spezifischen täglichen Konsumtionsraten der invertebraten Räuber und Omnivoren in dieser Studie (0,12-1,22 d⁻¹) um ein bis zwei Zehnerpotenzen höher als die der Fische (~0,017 d⁻¹; S. Worischka, unveröff. Daten). Dieses Ergebnis lässt die Frage zu, ob diese enormen Unterschiede in der Konsumtionsrate unter Umständen auf methodische Probleme zurückzuführen sein könnten. Dem steht entgegen, dass die praktischen Arbeiten und Berechnungen für die Konsumtionsschätzung der Fische und Invertebraten parallel durchgeführt wurden und im Wesentlichen der selben Methodik folgten. Die geschätzten Konsumtionsraten der invertebraten Räuber waren zudem ähnlich zu dokumentierten Werten anderer Invertebraten in der Literatur (z.B. Allan 1982b: *Megarcys signata* 0,11 d⁻¹, Cross *et*

al. 2008: *Atya* spp. 0,28-0,3 d⁻¹). Die hier aus dem Freiland berechnete Konsumtionsrate von *G. pulex* (0,1 d⁻¹) war sogar geringer als im Labor bestimmte Werte anderer Gammariden (Gergs & Rothhaupt 2008: *Gammarus roeselii*: bis 0,1-0,6 d⁻¹; *Dikkerogammarus villosus*: 0,1-0,3 d⁻¹). Daher war an dieser Stelle sogar eine Unterschätzung seiner Konsumtion möglich. Außerdem lagen die hier für die Fische abgeschätzten Werte in ähnlicher Größenordnung wie die in anderen Studien beschriebenen Konsumtionsraten (Hayward & Weiland 1998: *Oncorhynchus mykiss* 0,02-0,18 d⁻¹; Stuart-Smith *et al.* 2006: *Galaxia auratus* 0,004-0,008 d⁻¹). Im Gegensatz zu methodischen Problemen scheint es wesentlich wahrscheinlicher, dass eine höhere Wachstumsrate der Invertebraten im Vergleich zu den in dieser Studie adulten Fischen der Grund für die hohe spezifische Konsumtion der Invertebraten war. Vor dem Hintergrund der allometrischen Abhängigkeit vieler Stoffwechselprozesse von der Körpergröße der Individuen, folgt die Wachstumsrate bei zunehmender Größe einem potenziellen Zusammenhang. Daher müssen kleine Organismen sehr viel mehr Energie aufnehmen als große, wobei die hier untersuchten Invertebraten bis zu 40 % ihres Körpergewichts an Nahrung konsumiert haben, während die Fische nur bis zu 7 % ihres Eigengewichts fraßen (S. Worischka, unveröff. Daten). Diese Annahme wird durch den Vergleich verschiedener experimenteller Untersuchungen zur Wachstumsrate von Invertebraten und Fischen untermauert. So können Invertebrate eine 10- bis 100fach höhere Wachstumsrate als Fische haben (Invertebrate: Gergs & Rothhaupt 2008: *G. roeselii* 0,04-0,08 d⁻¹ & *D. villosus* 0,03-0,16 d⁻¹; Fische: Elliott *et al.* 1996: *B. barbatula* (1,6 g) bis 0,01 d⁻¹, Hofmann & Fischer 2003: *Lota lota* (8 cm) 0,002-0,01 d⁻¹).

Ein weitere Möglichkeit einer unterschätzten Fischkonsumtion, wie sie in natürlichen Fließgewässern vorhanden sein könnte, besteht in dem manipulierten Fischbesatz. So sind für diese Studie nur zwei relativ kleine benthivore Fischarten ausgewählt worden, wie sie zwar typisch für kleine Fließgewässer sind, aber meist natürlicherweise zusätzlich durch größere Fischarten ergänzt sind (z.B. Bachforellen). Trotzdem kann davon ausgegangen werden, dass die eingestellte Fischdichte im Experiment nicht zu gering für das untersuchte Gewässer war. Die mittlere erreichte Fischdichte war einer natürlichen Dichte benthivorer Fische ähnlich (Huhta *et al.* 2000, Erös *et al.* 2003, Santoul *et al.* 2005, Fairchild & Holomuzki 2005). Obwohl sehr viele Individuen besetzt wurden (150-350 Fische pro Besatztermin), konnte sich nur eine verhältnismäßig geringe Fischdichte dauerhaft im Untersuchungsgewässer halten. Dies lässt vermuten, dass die Kapazitätsgrenze dieses Gewässers bezüglich der Habitat- und Nahrungsverfügbarkeit für benthivore Fische sich etwa in der Größenordnung der erreichten Fischdichte befand. Da die Makrozoobenthosbiomassen durch den Fischbesatz nicht wesentlich reduziert wurden (Winkelmann 2008), ist nicht von einem Mangel an benthischer Nahrung auszugehen. Invertebrate Räuber können dagegen kleine Mikrohabitate genauso optimal nutzen wie ihre Beute, weshalb die Begegnungswahrscheinlichkeit vermutlich sehr hoch ist. Die Beuteorganismen sind dann sehr viel empfindlicher und weniger vor ihnen geschützt als vor Fischen (Soluk & Collins 1988b, Peckarsky & Cowan 1995, Tikkanen *et al.* 1997). Dagegen kann sich die Beute vor Fischangriffen in Refugien in Substratzwischenräumen besser schützen (Wooster 1994). So haben Fische über diversen Substraten geringere Effekte auf ihre Beute als über refugienarmen (Power 1992). Unter Umständen könnte die reale Beuteverfügbarkeit für die invertebraten Räuber deutlich höher gewesen sein als für die Fische und ersteren damit einen wesentlichen Konkurrenzvorteil verschafft haben.

Studien zur quantitativen Analyse der Ernährung von Invertebraten sind bis zum jetzigen Zeitpunkt eher selten. In diesen Untersuchungen wurde dann die Konsumtion der Räuber meist in Laborstudien über den Fangerfolg der Beute bestimmt (Woodward & Hildrew 2002, Nilsson *et al.* 2006, Beveridge & Lancaster 2007). Noch weniger Studien beschäftigten sich dagegen mit der Abschätzung einer jährlichen Gesamtkonsumtion von Invertebraten im Freiland. Die artspezifischen jährlichen Konsumtionen der unterschiedlichen invertebraten Räuberpopulationen von 1-3,5 g m⁻² a⁻¹, die aus der vorliegenden Untersuchung resultierten, waren jedoch mit diesen anderen Freilandstudien vergleichbar (Allan 1982b: Plecoptera 2,7-3,3 g m⁻² a⁻¹; Benke *et al.* 2001: verschiedene Arten 0,07-2,6 g m⁻² a⁻¹). Im Gauernitzbach war selbst unter der Annahme, dass ihr räuberischer Ernährungsanteil bedeutend geringer war als der der invertebraten Räuberarten, die jährliche Gesamtkonsumtion der Omnivoren (insgesamt bis zu 9 g TM m⁻² a⁻¹) höher als die aller invertebrater Räuber (insgesamt ~7 g TM m⁻² a⁻¹) oder der benthivoren Fische (~3 g m⁻² a⁻¹). Da die omnivoren Arten meist in sehr hohen Dichten bzw. Biomassen in Fließgewässern vorkommen, scheint ihr Einfluss als Räuber mindestens genauso bedeutend zu sein. Dieses Phänomen konnten auch Benke *et al.* (2002) für die Larven der Hydropsychiden in einem subtropischen Fluss zeigen. Die Omnivoren verursachten dort einen enorm erhöhten Fraßdruck auf Beuteorganismen (< 15 g TM m⁻² a⁻¹) gegenüber allen invertebraten Räubern im Nahrungsnetz zusammen (< 6,2 g TM m⁻² a⁻¹). Dies war, ähnlich wie in dieser Studie, vor allem verursacht durch eine zehnmal höhere Produktion der Omnivoren verglichen mit den Räubern. Damit war die Studie von Benke *et al.* (2002) vermutlich eine der ersten, die eine Abschätzung des Fraßdruckes räuberischer Invertebraten in Fließgewässern versucht hatte. Der größte Fraßdruck fand dabei auf die Larven der Chironomiden und Eintagsfliegen statt, wie dies auch in der vorliegenden Arbeit gezeigt werden konnte.

5.4.2 Der Einfluss benthivorer Fische auf den Fraßdruck der räuberischen Invertebraten

In Anwesenheit der benthivoren Fische war die jährliche Gesamtkonsumtion der räuberischen Invertebraten um etwa 20-50 % reduziert verglichen mit der fischfreien Strecke. Die Kombination von reduzierter Räuberbiomasse (dichteinduzierter Fischereffekt) und spezifischer Konsumtionsrate (verhaltensinduzierter Fischereffekt) und die daraus resultierende Multiplikation der einzelnen Faktoren schien diese deutlich geringere Gesamtkonsumtion in der Fischstrecke verursacht zu haben. Denn es wurde keine deutliche Verringerung der spezifischen Konsumtionsraten beobachtet und die Reduktion der Biomasse war nur für einen Teil der untersuchten Arten signifikant. Die dichteinduzierten Effekte der benthivoren Fische, insbesondere die fischbedingte Mortalität der Invertebraten, stellte vermutlich den Hauptgrund für diesen Unterschied dar. Dies wurde aus dem Vergleich zweier Szenarien zum Einfluss dichte- und verhaltensinduzierter Fischereffekte auf die Konsumtion der invertebraten Räuber mit den tatsächlich gemessenen Effekten geschlussfolgert. Der größte Anteil des gemessenen Unterschiedes zwischen den Untersuchungsstrecken konnte demnach durch die Biomasseänderungen der Invertebraten erklärt werden, während nur ein sehr geringer Anteil durch Verhaltensänderungen zu erklären war.

Wechselt man allerdings die Perspektive und analysiert nicht die Gesamtkonsumtion der räuberischen Invertebraten sondern das Prädationsrisiko für einzelne Beutearten, stellt sich ein anderes Bild dar. Unterschiede der beutespezifischen jährlichen Konsumtion zwischen den Untersuchungsstrecken wurden nicht allein durch die Biomasseänderungen der Räuber, sondern genauso durch die veränderte Beutezusammensetzung hervorgerufen. So zeigten sich in der Fischstrecke Verringerungen des Fraßdruckes von *R. fasciata* auf die am häufigsten genutzten Beutetaxa Plecopteren, Baetiden und Hydropsychiden, die höchstens halb so stark konsumiert wurden. *P. conspersa* reduzierte ihren Einfluss hauptsächlich auf die Beute *G. pulex* um mehr als die Hälfte der jährlichen Konsumtion gegenüber der fischfreien Strecke. Besonders bedeutsam sind Veränderungen für Beutetaxa, die von mehreren invertebraten Räubern genutzt werden, wie beispielsweise Chironomiden und *Baetis* spp., weil sich damit die konsumtive Mortalität unter fischfreien Bedingungen extrem erhöhen kann. Die Synthese dieser Beobachtungen lässt annehmen, dass sehr aktive bzw. häufig driftende Benthosorganismen durch invertebrate Räuber deutlich mehr gefährdet sind, wenn keine benthivoren Fische im Gewässerabschnitt vorhanden sind. Diese Erhöhung der konsumtiven Mortalität könnte sogar die Überlebensvorteile der Beutepopulationen aufgrund des Fehlens vertebrater Räuber ausgleichen. Dies ist sehr wahrscheinlich eine wesentliche Ursache dafür, dass deutliche letale Effekte benthivorer Fische auf Benthosorganismen im Gauernitzbach insgesamt bisher nicht nachweisbar waren (Winkelmann 2008).

5.4.3 Die Bedeutung der invertebraten Prädation für die Biomanipulation von Fließgewässern

Ziel der Biomanipulation in Fließgewässern ist es, durch die Steuerung des Fischbesatzes die Entwicklung der benthischen Grazerpopulationen zu fördern, indem der Prädationsdruck auf bestimmte Schlüsselarten reduziert wird. Durch die erhöhte Dichte der Grazerarten könnte dabei hauptsächlich eine interne Reduzierung der benthischen Algen erreicht werden (Bechara *et al.* 1992, McIntosh & Townsend 1996, Rosenfeld 2000b, Biggs *et al.* 2000). Dies spielt vor allem im Frühjahr in kleinen waldbeschatteten Fließgewässern eine große Rolle, wenn aufgrund optimaler Licht- und Temperaturbedingungen die Hauptwachstumszeit der Algen stattfindet und die Grazerbiomassen hoch sind. Durch starkes Grazing könnte dabei verhindert werden, dass sich die benthischen Algen nach einem starken Wachstum ablösen und durch Kolmation des hyporheischen Interstitials den Sauerstoffhaushalt stören (Ibisch & Borchardt 2002, Ibisch *et al.* 2009).

Das Prädationsrisiko für wichtige Schlüsselarten der benthischen Weidegänger resultiert aber einerseits aus dem Fraßdruck der Fische und andererseits aus dem der invertebraten Räuber und Omnivoren. Das Fehlen der Fische eliminiert zwar deren Fraßdruck, kann aber gegebenenfalls zu einer Erhöhung der invertebraten Konsumtion führen, wie dies in der vorliegenden Arbeit gezeigt wurde. Eine ähnliche Situation ist während eines Biomanipulationsexperimentes im Pelagial eines Steinbruchrestgewässers aufgetreten. In diesem Fall wurde in einem fischfreien Gewässer kein Unterschied der Zooplanktonbiomasse zu einem mit planktivoren Fischen besetzten Gewässer beobachtet, da sich eine Population großer invertebrater Räuber (*Chaoborus obscuripes*) im fischfreien Gewässer ansiedelte. Dieser invertebrater Räuber bewirkte eine ebenso deutliche Reduzierung der Schlüsselarten *Daphnia pulex* und *D. rosea* wie die planktivoren Fische

(Wissel & Benndorf 1998, Wissel *et al.* 2000, Benndorf *et al.* 2000). Vor diesem Hintergrund stellt sich die Frage der Effektivität der top-down Steuerung zur Optimierung der Gewässergüte in Fließgewässern. Anders als in dem zitierten Pelagial-Nahrungsnetz bevorzugten die meisten räuberischen Invertebraten des Gauernitzbaches nicht die Schlüsselarten der Biomanipulation (Heptageniidae, *Baetis* spp.), sondern hauptsächlich Dipteren, Plecopteren, *Hydropsyche* sowie Gammariden. Diese Taxa spielen als Grazer kaum eine Rolle und sind somit für das eigentliche Ziel der Biomanipulation unbedeutend. Durch eine Gesamtkonsumtionsabschätzung der Invertebraten und Fische für zwei Beutegruppen konnte diese Annahme unterstützt werden (Abbildung 5-3). So wurden beispielhaft die jeweiligen Anteile der Chironomiden, die allerdings nicht für die Biomanipulation relevant sind, und der Weidegänger als Schlüsselorganismen auf die Gesamtkonsumtion der Invertebraten bezogen, deren Nahrungsanteile in dieser Studie bestimmt wurden. Diese Abschätzung zeigte, dass (1) der Fraßdruck durch Invertebrate auf Chironomiden deutlich höher war als auf die grazenden Eintagsfliegen (Baetidae und Heptageniidae) und (2) der Fraßdruck auf Chironomiden in der fischfreien Strecke enorm anstieg, während er auf die Weidegänger nur gering zunahm. Addiert man die beutespezifische Fischkonsumtion hinzu, wurden die Weidegänger in der fischfreien Strecke kaum mehr konsumiert als in der Fischstrecke. Dadurch wird die Bedeutung der invertebraten Prädation für die Biomanipulation von Fließgewässern relativiert. Ein grundsätzlicher Erfolg einer top-down Steuerung wäre damit unter der Voraussetzung gewährleistet, dass invertebrate Räuber im Wesentlichen nicht-grazende Organismen konsumieren. Allerdings ist dann eine gleichzeitige Betrachtung der räuberischen Invertebraten immer erforderlich.

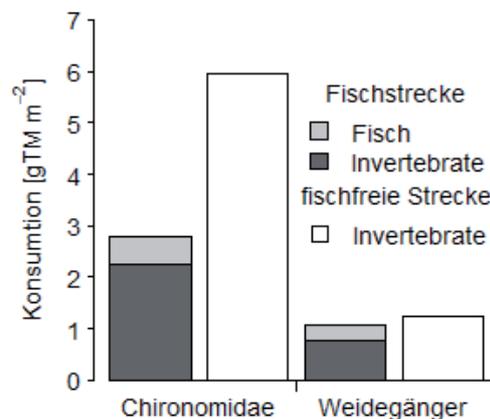


Abbildung 5-3 Konsumtion [g TM m⁻²] der invertebraten Räuber und Omnivoren (*R. fasciata*, *P. conspersa*, *Hydropsyche* spp., *G. pulex*) und der benthivoren Fische (*G. gobio*, *B. barbatula*) auf Chironomidae und Weidegänger (Baetidae, Heptageniidae) als Summe über den Untersuchungszeitraum (Nov 2004 bis Okt 2006) in der Fischstrecke und der fischfreien Strecke des Gauernitzbaches.

Bei der Durchführung von Biomanipulationsexperimenten in Fließgewässern scheint es von enormer Bedeutung zu sein, optimale Fischbiomassen abzuschätzen und die geeigneten Fischarten zu besetzen. Zu ähnlichen Schlussfolgerungen kamen Studien zur Manipulation von Standgewässern, in denen ein optimaler Bestand piscivorer Fische zur Eliminierung planktivorer Fische vorgeschlagen wurde (Benndorf *et al.* 2000, Mehner *et al.* 2002). Dabei kann nicht nur ein zu geringer Raubfischbesatz und daraus resultierende erhöhte Dichte

planktivorer Fische, sondern auch eine Übersteuerung des Gewässers (überhöhter Raubfischbesatz) mit extrem reduzierter Friedfischdichte zum Misslingen der Biomanipulation führen (Benndorf *et al.* 2000, Kasprzak *et al.* 2007). Dabei scheint eine optimale Dichte planktivorer Fische für die Biomanipulation von Seen notwendig, damit invertebrate Räuber ausreichend reguliert werden (Sell *et al.* 1997, Wissel *et al.* 2000). Da es im Freiland kaum möglich ist die Dichte der invertebraten Räuber direkt zu manipulieren (Hildrew *et al.* 2004), muss die Steuerung über die trophische Ebene der Fische stattfinden. Fließgewässer beherbergen eine Vielzahl unterschiedlicher Arten invertebrater Räuber und wie sich in dieser Studie gezeigt hat, kann der Einfluss jedes einzelnen Räubers auf die Beutegemeinschaft groß sein. Die im Gauernitzbach vorhandene Anzahl und Biomasse der Räuberarten war noch relativ gering, wenn man bedenkt, dass häufig bedeutend mehr und größere Arten, wie Plecopteren und Odonaten, in Fließgewässern vorkommen. Eine vollkommene Eliminierung der Fische aus dem Nahrungsnetz würde sehr wahrscheinlich zu einem übermäßigen Anwachsen der invertebraten Prädation führen, die letale und subletale Fischeinflüsse auf die Benthosorganismen vollständig kompensiert. Daher scheint ein bestimmter („optimaler“) Fischbestand die richtige Lösung zu sein. Weitere Experimente sollten klären, welche Fischbiomassen zwar zu einer ausreichenden Hemmung der invertebraten Räuber, zugleich aber nicht zu einer Dezimierung der Grazergemeinschaft beitragen. Dabei sollte berücksichtigt werden, dass eine große Nischenüberlappung bzw. Konkurrenz zwischen vertebraten und invertebraten Räubern meist zu einer Hemmung der Invertebraten führt (Feltmate & Williams 1989, Dahl & Greenberg 1996, Wooster *et al.* 1997, Dahl 1998b, Huhta *et al.* 1999). Zudem können Verhaltensänderungen der invertebraten Räuber durch die Anwesenheit der Fische zu einem veränderten Ernährungsverhalten führen, so dass für die Algenreduzierung wichtige große Grazerorganismen weniger beeinflusst werden als für die Manipulation unbedeutende Arten (z.B. der Diptera), wie es für *R. fasciata* in dieser Studie gezeigt wurde. Benthisch lebende Fische scheinen dabei die beste Wahl zu sein, da diese die größte Nischenüberlappung mit invertebraten benthischen Räubern aufweisen sollten. Driffressende Fische haben dagegen vermutlich einen geringeren direkten Einfluss auf benthische Invertebrate in kleinen Fließgewässern (Allan 1982a, Dahl 1998a). Welchen indirekten Effekt driffressende Fische, die als Adulte auch piscivor sind (z.B. Forellen), über die Prädation benthischer Kleinfische auf die Makrozoobenthosgemeinschaft haben, bleibt eine spannende Fragestellung für die Zukunft. Auch die Biomasse großer omnivorer Arten sollten bei Biomanipulationsexperimenten berücksichtigt werden, da diese zu einem enormen Prädationsdruck führen können, wie aufgrund dieser Studie angenommen werden muss. Anders als manche invertebrate Räuber, die von Fischen oftmals kaum konsumiert werden, werden diese in meist großer Zahl vorhandenen Omnivoren (z.B. *G. pulex* oder *Hydropsyche* spp.) teilweise deutlich konsumtiv beeinflusst. Die top-down Manipulation eines Gewässers stellt daher letztlich einen Kompromiss zwischen der optimalen Dichte vertebrater und invertebrater Räuber dar. Die optimale Dichte beider Räubergilden muss sich an der Maximierung der Schlüsselarten benthischer Grazer orientieren.

6 Kurzfassung

Bio-manipulation im Sinne einer top-down Steuerung des Nahrungsnetzes wurde in Standgewässern intensiv erforscht und wird als Mittel zur Verbesserung der Wasserqualität bzw. Verringerung der Eutrophierungserscheinungen eingesetzt. Ebenso könnte die Idee der Bio-manipulation genutzt werden, um die Eutrophierung in kleinen Fließgewässern zu verringern. Eine Förderung benthischer herbivorer Schlüsselorganismen (z.B. Eintagsfliegenlarven) durch die Reduzierung des Fischfraßdruckes könnte helfen, Algenmassenentwicklungen zu vermeiden. Studien zur Bio-manipulation von Nahrungsnetzen in Standgewässern zeigten allerdings eine zunehmende Entwicklung von planktischen invertebraten Räubern bei Abwesenheit planktivorer Fische. Die Bedeutung des Fraßdruckes invertebrater Räuber in fischfreien Fließgewässernahrungsnetzen ist dagegen noch unbekannt. Aufgrund von letalen und subletalen Fischeffekten könnte die Konsumtion räuberischer Invertebraten bei Fischabwesenheit so stark gefördert werden, dass das Ziel der Bio-manipulation verfehlt wird.

Invertebrate Räuber haben insgesamt einen relativ hohen Anteil an der Biomasse der Benthogemeinschaft in Fließgewässernahrungsnetzen. Sie könnten somit potentiell einen ähnlichen Fraßdruck wie vertebrierte Räuber (z.B. benthivore Fische) auf die unteren trophischen Ebenen ausüben. Auch der Anteil der Omnivorie ist in Fließgewässernahrungsnetzen hoch. Ziel dieser Arbeit war es deshalb, die Bedeutung invertebrater Prädation im Nahrungsnetz eines kleinen Fließgewässers (Gauernitzbach) unter Berücksichtigung der obligaten Räuber sowie des räuberischen Potentials Omnivorer abzuschätzen. Außerdem wurde der Einfluss benthivorer Fische auf die Populationsentwicklung und das Ernährungsverhalten der wichtigsten invertebraten Räuber und Omnivoren untersucht. Dazu wurde ein Bachabschnitt, der mit benthivoren Fischen (*Gobio gobio*, *Barbatula barbatula*) besetzt war, mit einem fischfreien Abschnitt über zwei Jahre verglichen.

Nach der Identifizierung wichtiger Räuber- und Omnivorenarten anhand ihrer Biomasse und ihrer trophischen Positionen mittels Isotopenanalyse wurde ihr Gesamtfraßdruck abgeschätzt. Invertebrate Prädatoren im Nahrungsnetz des Gauernitzbaches waren *Rhyacophila fasciata* und *Plectrocnemia conspersa* (Trichoptera), *Isoperla grammatica* (Plecoptera) sowie *Dugesia gonocephala* (Turbellaria). Wichtige Omnivore aufgrund ihrer hohen Biomassen waren *Gammarus pulex* (Amphipoda) und *Hydropsyche* spp. (Trichoptera). Anhand eines Mischungsmodells (ISOSOURCE), das auf der Basis der stabilen Isotopensignaturen $\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{15}\text{N}$ die einzelnen Ressourcenanteile einer gemischten Signatur berechnet, konnte das ausgeprägte räuberische Potential der Omnivoren gezeigt werden, da sie einen hohen tierischen Anteil in der Nahrung aufwiesen (20-90 %). Im Nahrungsnetz des Gauernitzbaches waren Omnivore als Räuber damit ebenso bedeutsam wie obligat räuberische Invertebrate. Der Gesamtfraßdruck der invertebraten Räuber und Omnivoren auf die Beuteorganismen (bis $16 \text{ g TM m}^{-2} \text{ a}^{-1}$) in der Fischstrecke war höher als der Fraßdruck der benthivoren Fische ($\sim 3 \text{ g TM m}^{-2} \text{ a}^{-1}$). Dieser Unterschied lag hauptsächlich in höheren täglichen Konsumtionsraten bei ähnlich hohen Biomassen der Invertebraten begründet.

Durch die Analyse der stabilen Isotope von Kohlenstoff und Stickstoff konnten die trophischen Beziehungen im Nahrungsnetz des Gauernitzbaches identifiziert werden. Dabei stellten allochthone Kohlenstoffquellen im Frühjahr und Herbst die bedeutendste Ressource für die Primärkonsumenten dar, während autochthone Ressourcen nur im Frühjahr für wenige Herbivore relevant waren. Dies spiegelte sich ebenso in der Nahrung der Omnivoren wider, die neben Organismen hauptsächlich Detritus nutzten. Ebenso zeigten die invertebraten Räuber eine deutliche Abhängigkeit vom allochthonen Kohlenstoff über die Nutzung der Primärkonsumenten.

Letale Effekte der Fische auf die räuberischen und omnivoren Populationen im Gauernitzbach fanden hauptsächlich in Abhängigkeit von den bewohnten Habitaten statt. Die Pool-Arten (*P. conspersa*, *D. gonocephala*, *G. pulex*) entwickelten geringere Biomassen in der Fischstrecke, während die Biomassen riffle-bewohnender Invertebraten (*R. fasciata*, *I. grammatica*, *Hydropsyche* spp.) nicht deutlich reduziert wurden. Dabei waren allerdings meist hohe Biomassen in der Fischstrecke weniger stark ausgeprägt als in der fischfreien Strecke. Die Adulten der untersuchten Arten wurden oft stärker letal beeinflusst als die Juvenilstadien. So war die Emergenzproduktion der räuberischen Köcherfliegen und die Abundanz großer und eiertragender Weibchen von *G. pulex* in der Fischstrecke deutlich verringert.

Subletale Effekte der Fische traten im Gauernitzbach in Abhängigkeit von den Ernährungstypen auf. Während die adulten räuberischen Köcherfliegenarten *R. fasciata* und *P. conspersa* keine negative Beeinflussung der Fitness und Größe zeigten, emergierte die omnivore Köcherfliege *H. instabilis* in der Fischstrecke kleiner als in der fischfreien. Außerdem unterschieden sich die Antworten der omnivoren Arten vermutlich aufgrund ihrer unterschiedlichen Lebenszyklen. *G. pulex* zeigte als ausschließlich aquatisch lebende Art keine subletalen Kosten (unveränderte Fitness) bei Fischanwesenheit wie dies für die omnivore merolimnische Insektenart *H. instabilis* beobachtet wurde.

Die mittlere Fitness der Populationen (gemessen an der Eiproduktion pro Zeit- und Flächeneinheit) war für alle untersuchten invertebraten Räuber und Omnivoren bei Fischanwesenheit deutlich geringer als in der fischfreien Strecke. Für die Räuber (*R. fasciata*, *P. conspersa*) und *G. pulex* waren vermutlich letale Fischeffekte für den geringen Reproduktionserfolg verantwortlich. Dagegen wurde die Fitness der Population von *H. instabilis* durch die Kombination aus der geringeren individuellen Körpergröße (subletal) und den schwachen letalen Effekten auf die Emergenz reduziert.

Der Einfluss der Fische auf die räuberischen Larven von *R. fasciata* und *P. conspersa* resultierte in einem Wechsel der Beutezusammensetzung, nicht in der Reduzierung der täglichen Fraßaktivität. Dies war vermutlich auf eine Aktivitätsänderung des Räubers *R. fasciata* bzw. auf die veränderte Beuteverfügbarkeit für *P. conspersa* unter Fischeinfluss zurückzuführen. Eine grundsätzliche Verringerung der Fraßaktivität oder der tierischen Anteile in der Nahrung der omnivoren Arten unter dem Einfluss benthivorer Fische wurde nicht festgestellt. Dagegen änderten sich die Relationen der Ressourcen Omnivorer zueinander, so konnte in der fischfreien Strecke eine flexiblere Ressourcennutzung nachgewiesen werden.

Die jährliche Gesamtkonsumtion der räuberischen und omnivoren Invertebraten wurde durch die Anwesenheit der benthivoren Fische um 20-50 % reduziert, wofür hauptsächlich fischinduzierte Biomasseänderungen verantwortlich waren. In der fischfreien Strecke konnte dagegen die erhöhte Konsumtion der Invertebraten den fehlenden Fischfraßdruck mehr als kompensieren. Allerdings änderte sich die beutespezifische Konsumtion der Räuber in der fischfreien Strecke durch den verhaltensinduzierten Wechsel in der Beutezusammensetzung. Damit fand ein erhöhter Fraßdruck auf detritusfressende Arten (z.B. Diptera) statt, während die vermuteten Schlüsselarten einer potentiellen Biomanipulation (grazende Eintagsfliegen) in der fischfreien Strecke relativ unbeeinflusst blieben.

Da die invertebrate Prädation in Fließgewässern sehr bedeutend sein kann, ist Biomanipulation nur unter Berücksichtigung aller Populationen räuberischer Invertebraten möglich. Nur durch Einstellung einer optimalen (relativ hohen) Biomasse geeigneter benthivorer Fischarten kann eine ausreichende Hemmung der invertebraten Räuber erreicht werden, so dass grazende Arten indirekt profitieren.

7 Literaturverzeichnis

- Abjörnsson K, Dahl J, Nyström P & Brönmark C (2000) Influence of predator and dietary chemical cues on the behaviour and shredding efficiency of *Gammarus pulex*. *Aquatic Ecology* **34**:379-387.
- Allan JD (1982a) The effects of reduction in trout density on the invertebrate community of a mountain stream. *Ecology* **63**(5):1444-1455.
- Allan JD (1982b) Feeding habitats and prey consumption of three setipalpiid stoneflies (Plecoptera) in a mountain stream. *Ecology* **63**(1):26-34.
- Allan JD, Flecker AS & McClintock NL (1987) Prey preference of stoneflies: sedentary vs. mobile prey. *Oikos* **49**:323-331.
- Anderson C & Cabana G (2007) Estimating the trophic position of aquatic consumers in river food webs using stable nitrogen isotopes. *Journal of the North American Benthological Society* **26**(2):273-285.
- Andersson KG, Brönmark C, Herrmann J, Malmqvist B, Otto C & Sjöström P (1986) Presence of sculpins (*Cottus gobio*) reduces drift and activity of *Gammarus pulex* (Amphipoda). *Hydrobiologia* **133**:209-215.
- Armitage MJ & Young JO (1990) The realized food niches of three species of stream-dwelling triclads (Turbellaria). *Freshwater Biology* **24**:93-100.
- Basaguren A, Riano P & Pozo J (2002) Life history patterns and dietary changes of several caddisfly (Trichoptera) species in a northern Spain stream. *Archiv für Hydrobiologie* **155**(1):23-41.
- Baumgärtner D & Rothhaupt K-O (2005) The impact of predation by burbot (*Lota lota* L.) on the macroinvertebrate community in the littoral zone of a large lake. *Aquatic Ecology* **39**:79-92.
- Bechara JA, Moreau G & Planas D (1992) Top-down effects of Brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in a boreal forest stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **49**:2093-2103.
- Ben-David M, Flynn RW & Schell DM (1997) Annual and seasonal changes in diets of martens: evidence from stable isotope analysis. *Oecologia* **111**:280-291.
- Ben-David M & Schell DM (2001) Mixing models in analysis of diet using multiple stable isotopes: a response. *Oecologia* **127**:180-184.
- Benke AC, Huryn AD, Smock LA & Wallace JB (1999) Length-mass relationships for freshwater macroinvertebrates in North America with particular reference to the southeastern United States. *Journal of the North American Benthological Society* **18**(3):308-343.
- Benke AC & Wallace JB (1980) Trophic basis of production among net-spinning caddisflies in a southern Appalachian stream. *Ecology* **61**(1):108-118.
- Benke AC & Wallace JB (1997) Trophic basis of production among riverine caddisflies: implications for food web analysis. *Ecology* **78**(4):1132-1145.
- Benke AC, Wallace JB, Harrison JW & Koebel JW (2001) Food web quantification using secondary production analysis: predaceous invertebrates of the snag habitat in a subtropical river. *Freshwater Biology* **46**:329-346.

- Benndorf J (1990) Conditions for effective biomanipulation; conclusions derived from whole-lake experiments in Europe. *Hydrobiologia* **200/201**:187-203.
- Benndorf J, Böing W, Koop JHE. & Neubauer Y. (2002) Top-down control of phytoplankton: the role of time scale, lake depth and trophic state. *Freshwater Biology* **47**:2282-2295.
- Benndorf J, Wissel B, Sell AF, Hornig U, Ritter P & Böing W (2000) Food web manipulation by extreme enhancement of piscivory: an invertebrate predator compensates for the effects of planctivorous fish on a plankton community. *Limnologia* **30**:235-245.
- Bergström U & Englund G (2004) Spatial scale, heterogeneity and functional responses. *Journal of Animal Ecology* **73**:487-493.
- Beveridge OS & Lancaster J (2007) Sub-lethal effects of disturbance on a predatory net-spinning caddisfly. *Freshwater Biology* **52**:491-499.
- Biggs BJJ & Francoeur SN (2000) Trophic cascades in streams: effects of nutrient enrichment on autotrophic and consumer benthic communities under two different fish predation regimes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **57**:1380-1394.
- Blumenshine SC & Hambright KD (2003) Top-down control in pelagic systems: a role for invertebrate predation. *Hydrobiologia* **491**:347-356.
- Borchardt D (1993) Effects of flow and refugia on drift loss of benthic macroinvertebrates: implications for habitat restoration in lowland streams. *Freshwater Biology* **29**:221-227.
- Bowen SH, Lutz EV & Ahlgren MO (1995) Dietary protein and energy as determinants of food quality: trophic strategies compared. *Ecology* **76**(3):899-907.
- Branstrator DK, Cabana G, Mazumder A & Rasmussen JB (2000) Measuring life-history omnivory in the opossum shrimp, *Mysis relicta*, with stable nitrogen isotopes. *Limnology and Oceanography* **45**(2):463-467.
- Bunn SE, Loneragan NR & Kempster MA (1995) Effects of acid washing on stable isotope ratios of C and N in penaeid shrimp and seagrass: implications for food web studies using multiple stable isotopes. *Limnology and Oceanography* **40**:622-625.
- Caraco NF, Lampman G, Cole JJ, Limburg GE, Pace ML & Fischer D (1998) Microbial assimilation of DIN in a nitrogen rich estuary: implication for food quality and isotope studies. *Marine Ecology Progress Series* **167**:59-71.
- Cargill II. AS, Cummins KW, Hanson BJ & Lowry RR (1985) The role of lipids as feeding stimulants for shredding aquatic insects. *Freshwater Biology* **15**:455-464.
- Carpenter SR (1996) Microcosm experiments have limited relevance for community and ecosystem ecology. *Ecology* **77**(3):677-680.
- Carpenter SR, Frost TM, Heisey D & Kratz TK (1989) Randomized intervention analysis and the interpretation of whole-ecosystem experiments. *Ecology* **70**(4):1142-1152.
- Carpenter SR, Kitchell JF, Cottingham KL, Schindler DE, Christensen DL, Post DM & Voichick N (1996) Chlorophyll variability, nutrient input, and grazing: evidence from whole-lake experiment. *Ecology* **77**(3):725-735.
- Caut S, Angulo E & Courchamp F (2009) Variation in discrimination factors ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *Journal of Applied Ecology* **46**:443-453.

- C  r  ghino R (2002) Shift from a herbivorous to a carnivorous diet during the larval development of some *Rhyacophila* species (Trichoptera). *Aquatic Insects* **24**(2):129-135.
- Ciborowski JH (1979) The effects of extended photoperiods on the drift of the mayfly *Ephemerella subvaria* McDunnough (Ephemeroptera: Ephemerellidae). *Freshwater Biology* **7**:567-572.
- Ciborowski JH, Pointing PJ & Corkum LD (1977) The effect of current velocity and sediment on the drift of the mayfly *Ephemerella subvaria* (Mcdunnough). *Freshwater Biology* **7**:567-572.
- Clarke A, Skadsheim A & Holmes LJ (1985) Lipid biochemistry and reproductive biology in two species of Gammaridae (Crustacea: Amphipoda). *Marine Biology* **88**:247-263.
- Copp GH, Spathari SI & Turmel M (2005) Consistency of diel behaviour and interactions of stream fishes and invertebrates during summer. *River Research and Applications* **21**:75-90.
- Crawley MJ (2002) *Statistical Computing*. John Wiley & Sons, Ltd.
- Cross WF, Benstead JP, Frost PC & Thomas SA (2005) Ecological stoichiometry in freshwater benthic systems: recent progress and perspectives. *Freshwater Biology* **50**:1895-1912.
- Cross WF, Covich AP, Crowl TA, Benstead JP & Ram  rez A (2008) Secondary production, longevity and resource consumption rates of freshwater shrimps in two tropical streams with contrasting geomorphology and food web structure. *Freshwater Biology* **53**:2504-2519.
- Cruz-Rivera E & Hay ME (2000) Can quantity replace quality? Food choice, compensatory feeding, and fitness of marine mesograzers. *Ecology* **81**(1):201-219.
- Dahl J (1998a) Effects of a benthivorous and a drift-feeding fish on a benthic stream assemblage. *Oecologia* **116**:426-432.
- Dahl J (1998b) The impact of vertebrate and invertebrate predators on a stream benthic community. *Oecologia* **117**:217-226.
- Dahl J & Greenberg L (1996) Effects of habitat structure on habitat use by *Gammarus pulex* in artificial streams. *Freshwater Biology* **36**(3):487-495.
- Dahl J & Greenberg L (1997) Foraging strategies of a vertebrate and an invertebrate predator in stream enclosures. *Oikos* **78**:459-466.
- Dahl J & Peckarsky BL (2002) Induced morphological defenses in the wild: predator effects on a mayfly, *Drunella coloradensis*. *Ecology* **83**(6):1620-1634.
- Dangles O (2002) Functional plasticity of benthic macroinvertebrates: implications for trophic dynamics in acid streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**:1563-1573.
- DeLange HJ, L  rling M, Van Den Borne B & Peeters ETHM (2005) Attraction of the amphipod *Gammarus pulex* to water-borne cues of food. *Hydrobiologia* **544**:19-25.
- DeLong MD, Summers RB & Thorp JH (1993) Influence of food type on the growth of a riverine amphipod, *Gammarus fasciatus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **50**:1891-1896.

- DeNiro MJ & Epstein S (1978) Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **42**:495-506.
- DeNiro MJ & Epstein S (1981) Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **45**:341-351.
- Dodds WK (2007) Trophic state, eutrophication and nutrient criteria in streams. *Trends in Ecology and Evolution* **22**(12):669-676.
- Dohet A (2002) Are caddisflies an ideal group for the biological assessment of water quality in streams? *Proceedings of the 10th International Symposium on Trichoptera - Nova Supplement Entomology*, Keltern **15**:507-520.
- Eitam A, Blaustein L & Mangel M (2005) Density and intercohort priority effects on larval *Salamandra salamandra* in temporary pools. *Oecologia* **146**:36-42.
- Elliott JM (2000) Contrasting diel activity and feeding patterns of four species of carnivorous stoneflies. *Ecological Entomology* **25**:26-34.
- Elliott JM (2002a) A continuous study of the total drift of freshwater shrimps, *Gammarus pulex*, in a small stony stream in the English Lake District. *Freshwater Biology* **47**(1):75-86.
- Elliott JM (2002b) The drift distances and time spent in the drift by freshwater shrimps, *Gammarus pulex*, in a small stony stream, and their implications for the interpretation of downstream dispersal. *Freshwater Biology* **47**(8):1403-1417.
- Elliott JM (2003) A comparative study of the dispersal of 10 species of stream invertebrates. *Freshwater Biology* **48**:1652-1668.
- Elliott JM (2005a) Contrasting diel activity and feeding patterns of four instars of *Rhyacophila dorsalis* (Trichoptera). *Freshwater Biology* **50**:1022-1033.
- Elliott JM (2005b) Ontogenetic shifts in the functional response and interference interactions of *Rhyacophila dorsalis* larvae (Trichoptera). *Freshwater Biology* **50**:2021-2033.
- Elliott, JM, Hurley MA & Allonby JD (1996) A functional model for maximum growth of immature stone loach, *Barbatula barbatula*, from three populations in north-west England. *Freshwater Biology* **36**(3):547-554.
- Elliott JM & Persson L (1978) The estimation of daily rates of food consumption for fish. *Journal of Animal Ecology* **47**:977-991.
- Ender G & Wagner R (1996) Mortality of *Apatania fimbriata* (Insecta: Trichoptera) during embryonic, larval and adult life stages. *Freshwater Biology* **36**(1):93ff.
- Englund G & Cooper SD (2003) Scale effects and extrapolation in ecological experiments. *Advances in Ecological Research* **33**:161-213.
- Entrekin SA, Rosi-Marshall EJ, Tank JL, Hoellein TJ & Lamberti GA (2007) Macroinvertebrate secondary production in 3 forested streams in the upper Midwest, USA. *Journal of the North American Benthological Society* **26**(3):472-490.
- Erös T, Botta-Dukát Z & Grossmann GD (2003) Assemblage structure and habitat use of fishes in a Central European submontane stream: a patch-based approach. *Ecology of Freshwater Fish* **12**:141-150.
- Fairchild MP & Holomuzki JR (2005) Multiple predator effects on microdistributions, survival, and drift of stream hydroptychid caddisflies. *Journal of the North American Benthological Society* **24**(1):101-112.

- Felten V, Tixier G, Guérolde FO, De Crespin De Billy V & Dangles O (2008) Quantification of diet variability in a stream amphipod: implications for ecosystem functioning. *Archiv für Hydrobiologie* **170**(4):303-313.
- Feltmate BW & Williams DD (1989) Influence of rainbow trout (*Onchorhynchus mykiss*) on density and feeding behaviour of a perlid stonefly. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **46**:1575-1580.
- Feltmate BW, Williams DD & Montgomerie A (1992) Relationship between diurnal activity patterns, cryptic coloration, and subsequent avoidance of predaceous fish by perlid stoneflies. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **49**:2630-2634.
- Feuchtmayr H & Grey J (2003) Effect of preparation and preservation procedures on carbon and nitrogen stable isotope determinations from zooplankton. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* **17**:2605-2610.
- Fink P & von Elert E (2006) Physiological responses to stoichiometric constraints: nutrient limitation and compensatory feeding in a freshwater snail. *Oikos* **115**:484-494.
- Fink P, Petersen L & von Elert E (2006) Stoichiometric mismatch between littoral invertebrates and their periphyton food. *Archiv für Hydrobiologie* **165**(2):145-165.
- Finlay JC (2001) Stable-carbon-isotope ratios of river biota: implications for energy flow in lotic food webs. *Ecology* **82**(4):1052-1064.
- Finlay JC, Power ME & Cabana G (1999) Effects of water velocity on algal carbon isotope ratios: implications for river food web studies. *Limnology and Oceanography* **44**(5):1198-1203
- Forrester GE (1994) Diel patterns of drift by five species of mayfly at different levels of fish predation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **51**:2549-2557.
- France R (1995) Critical examination of stable isotope analysis as a means for tracing carbon pathways in stream ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **52**:651-656.
- Friberg N & Jacobsen DM (1994) Feeding plasticity of two detritivore-shredders. *Freshwater Biology* **32**:133-142.
- Fry B (1988) Food web structure on Georges Bank from stable C, N, and S isotopic compositions. *Limnology and Oceanography* **33**(5):1182-1190.
- Fry B & Arnold C (1982) Rapid $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ turnover during growth of brown shrimp (*Penaeus aztecus*). *Oecologia* **54**:200-204.
- Gee H & Young JO (1993) The food niches of the invasive *Dugesia tigrina* (Girard) and indigenous *Polycelis tenuis* Ijima and *P. nigra* (Müller) (Turbellaria; Tricladida) in a Welsh lake. *Hydrobiologia* **254**:99-106.
- Gergs R & Rothhaupt K-O (2008) Feeding rates, assimilation efficiencies and growth of two amphipod species on biodeposited material from zebra mussels. *Freshwater Biology* **53**:2494-2503.
- Glazier DS (2000) Is fatter fitter? Body storage and reproduction in ten populations of the freshwater amphipod *Gammarus minus*. *Oecologia* **122**:335-345.
- Goulden CE, Henry L & Berrigan D (1987) Egg size, postembryonic yolk, and survival ability. *Oecologia* **72**:28-31.

- Greig HS & McIntosh AR (2008) Density reductions by predatory trout increase adult size and fecundity of surviving caddisfly larvae in a detritus-based stream food web. *Freshwater Biology* **53**:1579-1591.
- Grey J, Kelly A, Ward S, Sommerwerk N & Jones RI (2004) Seasonal changes in the stable isotope values of lake-dwelling chironomid larvae in relation to feeding and life cycle variability. *Freshwater Biology* **49**:681-689.
- Griffen BD & Williamson T (2008) Influence of predator density on nonindependent effects of multiple predator species. *Oecologia* **155**:151-159.
- Hall, Jr. RO & Meyer JL (1998) The trophic significance of bacteria in a detritus-based stream food web. *Ecology* **79**(6):1995-2012.
- Hanson BJB, Cummins KW, Cargill AS & Lowry RR (1985) Lipid content, fatty acid composition, and the effect of diet on fats of aquatic insects. *Comparative Biochemistry & Physiology* **80B**(2):257-276.
- Hartley PHT (1948) Food and feeding relationships in a community of freshwater fishes. *Journal of Animal Ecology* **17**(1):1-14.
- Hayward RS & Weiland MA (1998) Gastric evacuation rates and maximum daily rations of rainbow trout fed chironomid larvae at 7.8, 10.0 and 12.8°C. *Environmental Biology of Fishes* **51**:321-330.
- Hildrew AG & Townsend CR (1976) The distribution of two predators and their prey in an iron rich stream. *Journal of Animal Ecology* **45**:41-57.
- Hildrew AG, Woodward G, Winterbottom JH & Orton S (2004) Strong density dependence in a predatory insect: large-scale experiments in a stream. *Journal of Animal Ecology* **73**:448-458.
- Hobbs NT & Hilborn R (2006) Alternatives to statistical hypothesis testing in ecology: a guide to self teaching. *Ecological Applications* **16**(1):5-19.
- Hofmann N & Fischer P (2003) Impact of temperature on food intake and growth in juvenile burbot. *Journal of Fish Biology* **63**(5):1295-1305.
- Holomuzki JR & Hatchett LA (1994) Predator avoidance costs and habituation to fish chemicals by a stream isopod. *Freshwater Biology* **32**:585-592.
- Holomuzki JR & Hoyle JD (1990) Effect of predatory fish presence on habitat use and diel movement of the stream amphipod, *Gammarus minus*. *Freshwater Biology* **24**:509-517.
- Holomuzki JR & Van Loan AS (2002) Effects of structural habitat on drift distance and benthic settlement of the caddisfly, *Ceratopsyche sparna*. *Hydrobiologia* **477**:139-147.
- Honèk A (1993) Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. *Oikos* **66**:483-492.
- Huhta A, Muotka T & Juntunen A (1999) Behavioural interactions in stream food webs: the case of drift-feeding fish, predatory invertebrates and grazing mayflies. *Journal of Animal Ecology* **68**:917-927.
- Huhta A, Muotka T & Tikkanen P (2000) Nocturnal drift of mayfly nymphs as a post-contact antipredator mechanism. *Freshwater Biology* **45**:33-42.
- Hynes HBN (1954) The ecology of *Gammarus duebeni* Lilljeborg and its occurrence in freshwater in Western Britain. *Journal of Animal Ecology* **23**:38-84.
- Hynes HBN (1976) Biology of Plecoptera. *Annual Review of Entomology* **21**:135-153.

- Ibisch RB & Borchardt D (2002) Effects of periphyton biomass and suspended solids on riverbed permeability and hyporheic oxygen balances. *Proceedings of International Theoretical and Applied Limnology* **28**:1875-1879.
- Ibisch RB, Seydell I & Borchardt D (2009) Influence of periphyton biomass dynamics on biological colmation processes in the hyporheic zone of a gravel bed river (River Lahn, Germany). *Advances in Limnology* **61**:87-104.
- Illies J (1971) Emergenz 1969 im Breitenbach: Schlitzer produktionsbiologische Studien (1). *Archiv für Hydrobiologie* **69**(1):14-59.
- Illies J (1983) Ökosystemforschung an einem Mittelgebirgsbach (Emergenzanalyse). *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* (Mainz 1981), Band X, 247-253.
- Inoue M, Miyayoshi M & Sone S (2005) Foraging modes of stream benthic fishes in relation to their predation effects on local prey density. *Ecological Research* **20**:151-161.
- Jacobs J (1974) Quantitative measurement of food selection: a modification of the forage ratio and Ivlev's Electivity Index. *Oecologia* **14**:413-417.
- Jannot JE, Bruneau EO & Wissinger SA (2007) Effects of larval energetic resources on life history and adult allocation patterns in a caddisfly (Trichoptera: Phryganeidae). *Ecological Entomology* **32**:376-383.
- Jardine TD, Curry RA, Heard KS & Cunjak RA (2005) High fidelity: isotopic between stream invertebrates and their gut contents. *Journal of the North American Benthological Society* **24**(2):290-299.
- Jeppesen E, Jensen JP, Sondergaard M & Lauridsen T (1999) Trophic dynamics in turbid and clearwater lakes with special emphasis on the role of zooplankton for water clarity. *Hydrobiologia* **409**:217-231.
- Johnson JB & Omland KS (2004) Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* **19**(2):101-108.
- Junger M & Planas D (1994) Quantitative use of stable isotope analysis to determine the trophic base of invertebrate communities in aboreal forest lotic system. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **51**:52-61.
- Kasprzak P, Benndorf J, Mehner T & Koschel R (2002) Biomanipulation of lake ecosystems: an introduction. *Freshwater Biology* **47**:2277-2281.
- Kasprzak P, Benndorf J, Gonsiorczyk T, Koschel R, Krienitz L, Mehner T, Hülsmann S, Schultz H & Wagner A (2007) Reduction of nutrient loading and biomanipulation as tools in water quality management: Long-term observations on Bautzen Reservoir and Feldberger Haussee (Germany). *Lake and Reservoir Management* **23**:410-427.
- Kelly DW, Dick JTA & Montgomery WI (2002a) The functional role of *Gammarus* (Crustacea, Amphipoda): shredders, predators, or both? *Hydrobiologia* **485**:199-203.
- Kelly DW, Dick JTA. & Montgomery WI (2002b) Predation on mayfly nymph, *Baetis rhodani*, by native and introduced *Gammarus*: direct effects and the facilitation of predation by salmonids. *Freshwater Biology* **47**(7):1257-1268.
- Kennedy AD (1994) Predation within meiofaunal communities: description and results of a rapid-freezing method of investigation. *Marine Ecology Progress Series* **114**(3):71-79.
- Kishi D, Murakami M, Nakano S & Maekawa K (2005) Water temperature determines strength of top-down control in a stream food web. *Freshwater Biology* **50**:1315-1322.

- Kiss O, Andrikovics S, Szabó T & Mogyorósi A (2002) Functional feeding groups of Trichoptera along streams typical of north Hungary. *Proceedings of the 10th International Symposium on Trichoptera - Nova Supplement Entomology*, Keltern **15**:529-536.
- Koperski P (1997) Changes in feeding behaviour of the larvae of the damselfly *Enallagma cyathigerum* in response to stimuli from predators. *Ecological Entomology* **22**:167-175.
- Kratz KW (1996) Effects of stoneflies on local prey populations: mechanism of impact across prey density. *Ecology* **77**(5):1573-1585.
- Lancaster J & Waldron S (2001) Stable isotope values of lotic invertebrates: sources of variation, experimental design, and statistical interpretation. *Limnology and Oceanography* **46**(3):723-730.
- Lancaster J, Bradley DC, Hogan A & Waldron S (2005) Intraguild omnivory in predatory stream insects. *Journal of Animal Ecology* **74**:619-629.
- Lancaster J, Hildrew AG & Townsend CR (1991) Invertebrate predation on patchy and mobile prey in streams. *Journal of Animal Ecology* **60**:625-641.
- Lau DCP, Leung KMY & Dudgeon D (2009a) Are autochthonous foods more important than allochthonous resources to benthic consumers in tropical headwater streams? *Journal of the North American Benthological Society* **28**(2):426-439.
- Lau DCP, Leung KMY & Dudgeon D (2009b) What does stable isotope analysis reveal about trophic relationships and the relative importance of allochthonous and autochthonous resources in tropical streams? A synthetic study from Hong Kong. *Freshwater Biology* **54**:127-141.
- Lau DCP, Leung KMY & Dudgeon D (2009c) Evidence of rapid shifts in the trophic base of lotic predators using experimental dietary manipulations and assimilation-based analyses. *Oecologia* **159**:767-766.
- Layman CA, Arrington DA, Montana CG & Post DM (2007) Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology* **88**(1):42-48.
- Ledger ME & Hildrew AG (2000) Herbivory in an acid stream. *Freshwater Biology* **43**(4):545-556.
- Legler C, Breitig G, Steppuhn G & Vobach V (1986) *Ausgewählte Methoden der Wasseruntersuchungen, Band 1: chemische, physikalisch-chemische und physikalische Methoden*, 2. Auflage, Jena: VEB Gustav Fischer Verlag.
- LeSage L & Harrison AD (1979) Improved traps and techniques for the study of emerging aquatic insects. *Entomological News* **90**(2):65-78.
- Lewis Jr. WM, Hamilton SK, Rodriguez MA, Saunders III. JF & Lasi MA (2001) Foodweb analysis of the Orinoco floodplain based on production estimates and stable isotope data. *Journal of the North American Benthological Society* **20**(2):241-254.
- Lillpopp S, Bohle H-W & Fiedler A (1998) Beiträge zur Biologie von *Plectrocnemia conspersa* (CURTIS) (Polycentropodidae, Trichoptera). *Lauterbornia* **34**:227-238.
- Limén H, van Overdijk CDA & MacIsaac HJ (2005) Food partitioning between the amphipods *Echinogammarus ischnus*, *Gammarus fasciatus*, and *Hyalella azteca* as revealed by stable isotopes. *Journal of Great Lake Research* **31**:97-104.

- MacLeod NA & Barton DR (1998) Effects of light intensity, water velocity, and species composition on carbon and nitrogen stable isotope ratios in periphyton. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**:1919-1925.
- MacNeil C, Dick JTA & Elwood RW (1997) The trophic ecology of freshwater *Gammarus* spp. (Crustacea: Amphipoda): problems and perspectives concerning the functional feeding group concept. *Biological Review* **72**:349-364.
- Malas D & Wallace JB (1977) Strategies for coexistence in three species of net-spinning caddisflies (Trichoptera) in second-order southern Appalachian streams. *Canadian Journal of Zoology* **55**:1829-1840.
- Malicky H (1976) Trichopteren-Emergenz in zwei Lunzer Bächen 1972-74. *Archiv für Hydrobiologie* **77**(1):51-65.
- March JG & Pringle CM (2003) Food web structure and basal resource utilization along a tropical island stream continuum, Puerto Rico. *Biotropica* **35**(1):84-93.
- Martin ID & Mackay RJ (1982) Interpreting the diet of *Rhyacophila* larvae (Trichoptera) from gut analyses: an evaluation of techniques. *Canadian Journal of Zoology* **60**:783-789.
- Mason PR (1975) Chemoklino-kinesis in planarian food location. *Animal Behaviour* **23**:460-469.
- Mastorillo S, Dauba F & Belaud A (1996) Microhabitat use by minnow, gudgeon and stone loach in three rivers in south-western France. *Annales de Limnologie* **32**(3):185-195.
- McCutchan JH, Lewis Jr. WM, Kendall C & McGrath CC (2003) Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* **102**:378-390.
- McGrath KE, Peeters ETH, Beijer JAJ & Scheffer M (2007) Habitat-mediated cannibalism and microhabitat restriction in the stream invertebrate *Gammarus pulex*. *Hydrobiologia* **589**:155-164.
- McIntosh AR & Townsend CR (1996) Interactions between fish, grazing invertebrates and algae in a New Zealand stream: a trophic cascade mediated by fish-induced changes to grazer behaviour? *Oecologia* **108**:174-181.
- McNeely C, Clinton SM & Erbe JM (2006) Landscape variation in C sources of scraping primary consumers in streams. *Journal of the North American Benthological Society* **25**(4):787-799.
- McPeck MA & Peckarsky BL (1998) Life histories and the strengths of species interactions: combining mortality, growth, and fecundity effects. *Ecology* **79**(3):867-879.
- Mehner T, Benndorf J, Kasprzak P & Koschel R (2002) Biomanipulation of lake ecosystems: successful applications and expanding complexity in the underlying science. *Freshwater Biology* **47**:2453-2465.
- Mihuc T & Toetz D (1994) Determination of diets of alpine aquatic insects using stable isotope and gut analysis. *American Midland Naturalist* **131**:146-155.
- Morin A & Dumont PJ (1994) A simple model to estimate growth rate of lotic insect larvae and its value for estimating population and community production. *Journal of the North American Benthological Society* **13**(3):357-367.
- Muotka T, Juntunen A & Meissner K (2006) Differential vulnerability determines the diet of a slow-moving predatory stream insect. *Freshwater Biology* **51**:1486-1495.

- Newman RM & Waters TF (1984) Size-selective predation on *Gammarus pseudolimnaeus* by trout and sculpins. *Ecology* **65**(5):1535-1545.
- Nilsson E, Hertonsson P, Stenberg M, Brodersen J, Olsson K, Stenroth P, Lakowitz T, Brönmark C, Nyström P & McIntosh AR (2006) Facilitation and interference among three predators affect their consumption of a stream-dwelling mayfly. *Freshwater Biology* **51**:1507-1514.
- Nyström P & Pérez JR (1998) Crayfish predation on the common pond snail (*Lymnaea stagnalis*): the effect of habitat complexity and snail size on foraging efficiency. *Hydrobiologia* **368**(1-3):201-208.
- Nyström P, McIntosh AR & Winterbourn MJ (2003) Top-down and bottom-up processes in grassland and forested streams. *Oecologia* **136**:596-608.
- Otto C (1993) Long-term risk sensitive foraging in *Rhyacophila nubila* (Trichoptera) larvae from two streams. *Oikos* **68**:67-74.
- Parker GA & Begon M (1986) Optimal egg size and clutch size: effects of environment and maternal phenotype. *The American Naturalist* **128**(4):573-592.
- Peckarsky BL & Cowan CA (1995) Microhabitat and activity periodicity of predatory stoneflies and their mayfly prey in a western Colorado stream. *Oikos* **74**:513-521.
- Peckarsky BL & McIntosh AR (1998) Fitness and community consequences of avoiding multiple predators. *Oecologia* **113**:565-576.
- Peckarsky BL, McIntosh AR & Taylor BW (2002) Predator chemicals induce changes in mayfly life history traits: a whole-stream manipulation. *Ecology* **83**(3):612-618.
- Peckarsky BL, Taylor BW & McIntosh AR (2001) Variation in mayfly size at metamorphosis as a developmental response to risk of predation. *Ecology* **82**(3):740-757.
- Petersen JE & Englund G (2005) Dimensional approaches to designing better experimental ecosystems: a practitioners guide with examples. *Oecologia* **145**:216-224.
- Petersen JE & Hastings A (2001) Dimensional approaches to scaling experimental ecosystems: designing mousetraps to catch elephants. *The American Naturalist* **157**(3):324-333.
- Peterson BJ & Fry B (1987) Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecological Systems* **18**:293-320.
- Phillips DL & Eldridge PM (2006) Estimating the timing of diet shifts using stable isotopes. *Oecologia* **147**:195-203.
- Phillips DL & Gregg JW (2001) Uncertainty in source partitioning using stable isotopes. *Oecologia* **127**:171-179.
- Phillips DL & Gregg JW (2003) Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia* **136**:261-269.
- Phillips DL & Koch PL (2002) Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models. *Oecologia* **130**:114-125.
- Phillips DL, Newsome SD & Gregg JW (2005) Combining sources in stable isotope mixing models: alternative methods. *Oecologia* **144**:520-527.
- Poepperl R (2000) Benthic secondary production and the biomass of insects emerging from a northern German temperate stream. *Freshwater Biology* **44**(2):199-211.

- Ponsard S & Arditì R (2000) What can stable isotopes ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) tell about the food web of soil macro-invertebrates. *Ecology* **81**(3):852-864.
- Post DM (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* **83**(3):703-718.
- Post DM, Layman CA, Arrington DA, Takimoto G, Quattrochi J & Montana CH (2007) Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia* **152**:179-189.
- Power ME (1990) Effects of fish in river food webs. *Science* **250**:811-814.
- Power ME (1992) Habitat heterogeneity and the functional significance of fish in river food webs. *Ecology* **73**(5):1675-1688.
- Reid DJ, Quinn GP, Lake PS & Reich P (2008) Terrestrial detritus supports the food webs in lowland intermittent streams of south-eastern Australia: a stable isotope study. *Freshwater Biology* **53**:2036-2050.
- Rosenfeld JS (1997) The influence of upstream predation on the expression of fish effects in downstream patches. *Freshwater Biology* **37**:535-543.
- Rosenfeld JS (2000a) Effects of fish predation in erosional and depositional habitats in a temperate stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **57**:1369-1379.
- Rosenfeld JS (2000b) Contrasting effects of fish predation in a fishless and fish-bearing stream. *Archiv für Hydrobiologie* **147**(2):129-142.
- Rosing MN, Ben-David M & Barry RP (1998) Analysis of stable isotope data: a K nearest-neighbors randomization test. *Journal of Wildlife Management* **62**(1):380-388.
- Rounick JS & Winterbourn MJ (1986) Stable carbon isotopes and carbon flow in ecosystems. *BioScience* **36**(3):171-177.
- Rounick JS, Winterbourn MJ & Lyon GL (1982) Differential utilization of allochthonous and autochthonous inputs by aquatic invertebrates in some New Zealand streams: a stable carbon isotope study. *Oikos* **39**:191-198.
- Rudnick D & Resh V (2005) Stable isotopes, mesocosms and gut content analysis demonstrate trophic differences in two invasive decapod Crustacea. *Freshwater Biology* **50**:1323-1336.
- Rudolf VH (2007) The interaction of cannibalism and omnivory: consequences for community dynamics. *Ecology* **88**(11):2697-2705.
- Ruetz III. CR, Raymond D & Newman RM (2002) Top-down control in a detritus-based food web: fish, shredders and leaf breakdown. *Oecologia* **132**:307-315.
- Ruetz III. CR, Vondracek B & Newman RM (2004) Weak top-down control of grazers and periphyton by slimy sculpins in a coldwater stream. *Journal of the North American Benthological Society* **23**(2):271-286.
- Santoul F, Mengin N, Céréghino R, Figuerola J & Mastroiello S (2005) Environmental factors influencing the regional distribution and local density of a small benthic fish: the stone loach (*Barbatula barbatula*). *Hydrobiologia* **544**:347-355.
- Schimmelmann A & DeNiro MJ (1986) Stable isotopic studies on chitin. II. The $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ratios in arthropod chitin. *Contributions in Marine Science* **29**:113-130.
- Schindler DW (1998) Replication versus realism: the need for ecosystem-scale experiments. *Ecosystems* **1**:323-334.

- Schmedtje U (1996) Bestimmungsschlüssel für die Saprobier-DIN-Arten (Makroorganismen). *Bayrisches Landesamt für Wasserwirtschaft*, 274 S.
- Schmidt SI, König-Rinke M, Kornek K, Winkelmann C, Wetzel MA, Koop JHE & Benndorf J (2008) Finding appropriate reference sites in large-scale aquatic field experiments. *Aquatic Ecology* DOI 10.1007/s10452-007-9155-6.
- Schwoerbel J (1966) *Methoden der Hydrobiologie*. Kosmos, Gesellschaft der Naturfreunde, Franck'sche Verlagsbuchhandlung Stuttgart.
- Schwoerbel J (1994) Trophische Interaktionen in Fließgewässern. *Limnologica* **24**(3):185-194.
- Scott D (1958) Ecological studies on the Trichoptera of the river Dean, Cheshire. *Archiv für Hydrobiologie* **54**(3):340-392.
- Scrimgeour GJ & Culp JM (1994) Feeding while evading predators by a lotic mayfly: linking short-term foraging behaviours to long-term fitness consequences. *Oecologia* **100**:128-134.
- Seaby RMH, Martin AJ & Young JO (1995) The reaction time of leech and triclad species to crushed prey and the significance of this for their coexistence in British lakes. *Freshwater Biology* **34**:21-28.
- Sell AF, Hornig U & Benndorf J (1997) Long-term effects of planktivore removal: results from a manipulated and a reference lake. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung der Limnologie* **26**:782-785.
- Shearer M (1996) Factors influencing egg size in the gammarid amphipod *Gammarus insensibilis*. *Marine Biology* **124**:519-526.
- Short TM & Holomuzki JR (1992) Indirect effects of fish on foraging behaviour and leaf processing by the isopod *Lirceus fontinalis*. *Freshwater Biology* **27**:91-97.
- Sih A & Wooster DE (1994) Prey behavior, prey dispersal, and predator impacts on stream prey. *Ecology* **75**(5):1199-1207.
- Sih A, Crowley P, McPeck M, Petranka J & Strohmeier K (1985) Predation, competition, and prey communities: A review of field experiments. *Annual Review of Ecological Systems* **16**:269-311.
- Smit H, Dudok Van Heel E & Wiersma S (1993) Biovolume as a tool in biomass determination of Oligochaeta and Chironomidae. *Freshwater Biology* **29**:37-46.
- Sokolovska N, Rowe L & Johansson F (2000) Fitness and body size in mature odonates. *Ecological Entomology* **25**(2):239-246.
- Soluk DA (1993) Multiple predator effects: predicting combined functional response of stream fish and invertebrate predators. *Ecology* **74**(1):219-225.
- Soluk DA & Collins NC (1988a) Synergistic interactions between fish and stoneflies: facilitation and interference among stream predators. *Oikos* **52**:94-100.
- Soluk DA & Collins NC (1988b) Balancing risks? Responses and non-responses of mayfly larvae to fish and stonefly predators. *Oecologia* **77**:370-374.

- Stenroth P, Holmqvist N, Nyström P, Berglund O, Larsson P & Granéli W (2006) Stable isotopes as an indicator of diet in omnivorous crayfish (*Pacifastacus leniusulus*): the influence of tissue, sample treatment, and season. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **63**:821-831.
- Stewart-Oaten A, Murdoch WW & Parker KR (1986) Environmental impact assessment: "pseudoreplication" in time? *Ecology* **67**:929-940.
- Stuart-Smith RD, Barmuta LA & White RWG (2006) Nocturnal and diurnal feeding by *Galaxias auratus*, a lentic galaxiid fish. *Ecology of Freshwater Fish* **15**:521-531.
- Taylor BW, Anderson CR & Peckarsky BL (1998) Effects of size at metamorphosis on stonefly fecundity, longevity, and reproductive success. *Oecologia* **114**:494-502.
- Tikkanen P, Muotka T & Huhta A (1994) Predator detection and avoidance by lotic mayfly nymphs of different size. *Oecologia* **99**:252-259.
- Tikkanen P, Muotka T & Huhta A (1997) The roles of active predator choice and prey vulnerability in determining the diet of predatory stonefly (Plecoptera) nymphs. *Journal of Animal Ecology* **66**:36-48.
- Townsend CR & Hildrew AG (1977) Predation strategy and resource utilisation by *Plectrocnemia conspersa* (Curtis) (Trichoptera: Polycentropodidae). *Proceedings of the 2nd International Symposium on Trichoptera* -Junk, The Hague. 283-291.
- Townsend CR & Hildrew AG (1979a) Form and function of the prey catching net of the *Plectrocnemia conspersa* larvae (Trichoptera). *Oikos* **33**:412-418.
- Townsend CR & Hildrew AG (1979b) Resource partitioning by two freshwater invertebrate predators with contrasting foraging strategies. *Journal of Animal Ecology* **48**:909-920.
- Trudeau V & Rasmussen JB (2003) The effect of water velocity on stable carbon and nitrogen isotope signatures of periphyton. *Limnology and Oceanography* **48**(6):2194-2199.
- Turnbull KR & Barmuta LA (2002) Substrate complexity influences the preference of a predatory stonefly, *Eusthenia costalis* Banks (Plecoptera: Eustheniidae), for its prey. *Archiv für Hydrobiologie* **155**(3):481-492.
- Vance-Chalcraft HD & Soluk DA (2005) Multiple predator effects result in risk reduction for prey across multiple prey densities. *Oecologia* **144**:472-480.
- Vander Zanden MJ & Rasmussen JB (1999) Primary consumer $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology* **80**(4):1395-1404.
- Vander Zanden MJ & Rasmussen JB (2001) Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography* **46**(8):2061-2066.
- Vannote RL, Minshall GW & Cummins KW (1980) The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **37**:130-137.
- Venables WN & Ripley BD (2003) *Modern applied statistics with S*. New York: Springer.
- Wallace JB (1975) The larval retreat and food of Arctopsyche; with phylogenetic notes on feeding adaptations in Hydropsychidae larvae (Trichoptera). *Annals of the Entomological Society of America* **68**(1):167-173.
- Wallace JB & Webster JR (1996) The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual Review of Entomology* **41**:115-139.

- Watkins MS, Doherty S & Copp GH (1997) Microhabitat use by 0+ and older fishes in a small English chalk stream. *Journal of Fish Biology* **50**:1010-1024.
- Weitere M, Tautz D, Neumann D & Steinfartz S (2004) Adaptive divergence vs. environmental plasticity: tracing local genetic adaptations of metamorphosis traits in salamanders. *Molecular Ecology* **13**:1665-1677.
- Werner EE & Peacor SD (2003) A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology* **84**(5):1083-1100.
- Wilhelm FM & Schindler DW (2000) Reproductive strategies of *Gammarus lacustris* (Crustacea: Amphipoda) along an elevation gradient. *Functional Ecology* **14**:413-422.
- Williams DD (1982) Emergence patterns of adult insects in the upper reaches of a stream. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie* **67**(2):223-234.
- Williams NE & Hynes HBN (1973) Microdistribution and feeding of the net-spinning caddisflies (Trichoptera) of a Canadian stream. *Oikos* **24**:24-84.
- Winkelmann C (2008) Predation effects of benthivorous fish on stream food webs – a large scale and long term field experiment. Dissertation, Technische Universität Dresden, Institut für Hydrobiologie.
- Winkelmann C, Koop JHE & Benndorf J (2003) Abiotic features and macroinvertebrates colonization of the hyporheic zones of two tributaries of the river Elbe (Germany). *Limnologica* **33**:112-121.
- Winkelmann C, Petzoldt T, Koop JHE, Matthaei CD & Benndorf J (2008) Benthivorous fish reduce stream invertebrate drift in a large-scale field experiment. *Aquatic Ecology* **42**:483-493.
- Winkelmann C, Worischka S, Koop JHE & Benndorf J (2007) Predation effects of benthivorous fish on grazing and shredding macroinvertebrates in a detritus-based stream food web. *Limnologica* **37**:121-128.
- Winterbourn MJ, Cowie B & Rounick JS (1984) Food resources and ingestion patterns of insects along a West Coast, South Island, river system. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **18**:379-388.
- Wissel B & Benndorf J (1998) Contrasting effects of the invertebrate predator *Chaoborus obscuripes* and the planktivorous fish on plankton communities of a long term biomanipulation experiment. *Archiv für Hydrobiologie* **143**(2):129-146.
- Wissel B, Freier K, Müller B, Koop JHE & Benndorf J (2000) Moderate planktivorous fish biomass stabilizes biomanipulation by suppressing large invertebrate predators of *Daphnia*. *Archiv für Hydrobiologie* **149**(2):177-192.
- Wissinger S, Steinmetz J, Alexander JS & Brown W (2004) Larval cannibalism, time constraints, and adult fitness in caddisflies that inhabit temporary wetlands. *Oecologia* **138**:39-47.
- Woodward G & Hildrew AG (2002) Differential vulnerability of prey to an invading top predator: integrating field surveys and laboratory experiment. *Ecological Entomology* **27**:732-744.
- Wooster D (1994) Predator impacts on stream benthic prey. *Oecologia* **99**:7-15.
- Wooster D (1998) Amphipod (*Gammarus minus*) responses to predators and predator impact on amphipod density. *Oecologia* **115**:253-259.

- Wooster D, Sih A & Englund G (1997) Prey dispersal and predator impacts on stream benthic prey. *Evolutionary Ecology of Freshwater Animals*, S. 89-116.
- Yam RS & Dudgeon D (2005) Stable isotope investigation of food use by *Caridina* spp. (Decapoda: Atyidae) in Honk Kong streams. *Journal of the North American Benthological Society* **24**(1):68-81.
- Zhao X, Fox MG & Lasenby DC (2006) Effect of prey density, prey mobility and habitat structure on size selection and consumption of amphipods by a benthic feeding fish. *Archiv für Hydrobiologie* **165**(2):269-288.

ANHANG

Anhang A

Parameter der Regressionen zwischen der Länge der Körperanhänge und der Körpermasse sowie mittlere Trockenmassen aller Beutetaxa, die im Darm der invertierten Räuber nachgewiesen wurden.

Anhang B

Anteil der Weibchen mit leeren Ovarien in beiden Untersuchungsstrecken des Gauernitzbaches.

Erweiterter Anhang

(siehe beigelegter Datenträger oder unter Dokumenten- und Publikationsserver Qucosa: www.tud.qucosa.de/recherche)

Anhang C

Mittlere Biomassen und Abundanzen der invertierten Räuber und Omnivoren aller Probenahmeterminen im Gauernitzbach.

Anhang D

Mittlere Abundanzen der emergierten Trichopteren und jährliche Emergenzproduktion sowie Eimasse der Weibchen in beiden Untersuchungsstrecken des Gauernitzbaches.

Anhang E

Theoretische Eizahlen weiblicher *G. pulex* im Benthos (Juli/Okt 2006) beider Untersuchungsstrecken im Gauernitzbach.

Anhang F

Relative Darmfüllung der 24 h-Messungen von *R. fasciata*, *P. conspersa* und *G. pulex* beider Untersuchungsstrecken im Gauernitzbach und während des Darmentleerungsversuches der Trichopterenlarven sowie relative Beuteanteile der Beutetaxa der Trichopteren für alle Termine und deren Selektivitätsindizes nach Ivlev in beiden Untersuchungsstrecken.

Anhang G

Gemessene und korrigierte Isotopensignaturen von Kohlenstoff und Stickstoff der potentiellen Nahrungsressourcen der Omnivoren im Gauernitzbach; Metadaten zur Berechnung der trophischen Positionen der Konsumenten nach Vander Zanden & Rasmussen (1999).

Anhang H

Modellergebnisse aus ISOSOURCE für die Nahrungskomponenten von *G. pulex* und *Hydropsyche* spp. im Frühjahr und Herbst bzw. in der fischfreien und der Fischstrecke im Gauernitzbach.

Anhang A-1 Parameter der Regressionen zwischen der Größe eines Körperanhangs (KL [mm]) und der Körpermasse (TM [mg]) nach der potentiellen Gleichung $TM = a \cdot KL^b$ für alle Taxa, die im Darm der invertierten Räuber gefunden wurden; KL = Länge (L) oder Breite (B) des Körperanhangs (N = Anzahl der vermessenen Tiere). Für Taxa, die nur selten im Darm gefunden wurden, fanden folgende Parameter Anwendung: für Ephemerellidae (Ephemeroptera) von *Baetis* spp., für Limnephilidae (Trichoptera) von *Hydropsyche* spp., für Psychomyiidae (Trichoptera) von *R. fasciata*.

Taxon	Körperanhang	KL	a	b	r^2	N
<i>Hydropsyche</i> spp.	Kopf	B	0,6377	2,9417	0,94	52
	Mandibel	L	6,5007	3,0152	0,92	52
	Metanotum	B	0,444	2,4621	0,94	52
	hintere Coxa	L	1,358	2,7846	0,89	52
	hinterer Femur	L	1,1711	2,8751	0,88	52
	hintere Tibia	L	16,735	3,0855	0,91	52
	hinterer Tarsus	L	65,668	3,4193	0,91	52
	hintere Tibia + Tarsus	L	3,3245	3,2649	0,92	52
	hintere Klaue	L	156,79	3,2026	0,88	52
	Nachschieber	L	1,9295	2,7169	0,92	52
	Nachschieberkralle	L	46,985	3,1128	0,87	52
	Körperlänge	L	0,0021	2,6944	0,95	52
	<i>Rhyacophila fasciata</i>	Kopf	B	1,3424	3,158	0,81
Mandibel		L	7,7626	2,8067	0,79	51
Pronotum		B	0,8528	2,8695	0,87	51
Coxa		L	5,0663	2,6077	0,79	51
Femur		L	4,7237	2,8928	0,82	51
Tarsus		L	7,1965	2,7216	0,87	51
Tibia		L	9,2866	2,7288	0,82	51
Klaue		L	55,515	2,8961	0,82	51
9. Abdomensklerit		B	3,5874	2,6426	0,84	51
Nachschieber		L	5,3441	3,1663	0,79	51
Nachschieberkralle		L	5,3304	2,9056	0,82	51
Körperlänge		L	0,0022	2,7085	0,93	51
<i>Plectrocnemia conspersa</i>		Kopf	B	0,5487	2,6462	0,84
	Kopf	L	0,4293	2,4726	0,80	50
	Körperlänge	L	0,0014	2,796	0,93	50
Plecoptera	Kopf	B	0,397	2,5569	0,97	60
	Mandibel	L	7,4656	2,4154	0,85	50
	mittlerer Femur	L	0,7625	2,83	0,93	60
	mittlere Tibia	L	0,799	2,2072	0,92	60
	mittlerer Tarsus	L	2,5929	1,9721	0,88	50
	mittlere Klaue	L	57,336	2,1996	0,83	50
	letztes Abdomensklerit	B	1,9423	2,6472	0,88	60
	Körperlänge	L	0,0042	2,4415	0,88	60

Anhang A-1 Fortsetzung

Taxon	Körperanhang	KL	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>r</i> ²	<i>N</i>
Chironomidae (L)	Kopf	B	0,8734	1,8811	0,75	57
	Kopf	L	0,5318	2,1406	0,75	57
	Mandibel	L	1,913	1,4148	0,47	26
	Körperlänge	L	0,0005	2,7942	0,88	57
Chironomidae (P)	Flügelscheide	L	0,0651	1,7439	0,76	57
	Flügelscheide	B	0,6461	1,8509	0,55	57
	letztes Abdomensklerit	B	0,6381	1,5318	0,69	57
	Körperlänge	L	0,0051	2,1853	0,81	57
Simuliidae	Kopf	L	0,2804	2,5301	0,84	50
	Kopf	B	0,4887	2,3098	0,80	50
	hinterer Hakenkranz	B	1,2467	2,2018	0,71	50
	Körperlänge	L	0,0022	2,4621	0,91	50
<i>Ephemera danica</i>	Kopf	B	0,7844	3,309	0,98	50
	Kopf	L	1,1651	3,4333	0,97	50
	Mandibelfortsatz	L	1,0382	2,2837	0,93	50
	mittlere Kieme	L	1,4407	3,0398	0,96	50
	hinterer Femur	L	0,7028	3,1517	0,96	50
	hintere Tibia	L	2,2689	2,467	0,75	50
	hinterer Tarsus	L	41,778	3,7287	0,94	50
	hintere Klaue	L	69,666	3,5704	0,91	50
	Körperlänge	L	0,0008	3,1694	0,96	50
	letztes Abdomensklerit	B	3,7111	2,8743	0,91	50
<i>Baetis</i> spp.	Labium	B	13,845	3,1459	0,88	50
	hinterer Femur	L	0,3812	2,8402	0,90	50
	hintere Tibia	L	0,947	2,5438	0,83	50
	hinterer Tarsus	L	3,3499	3,0887	0,84	50
	hintere Klaue	L	203,22	3,7029	0,70	50
	Flügelscheide	L	0,2458	1,1433	0,88	27
	Kopf	B	0,5227	3,0116	0,85	50
	mittlere Kieme	L	0,6189	1,5179	0,74	50
	Körperlänge	L	0,0042	2,4898	0,94	50
	Heptageniidae	Kopf	B	0,1054	2,6994	0,96
Maxillen		B	2,2626	2,8635	0,94	49
Paraglossen		B	2,651	2,3361	0,94	49
Flügelscheide		B	0,3373	2,6671	0,92	50
Pronotum		B	0,1212	2,6387	0,95	50
Femur		L	0,191	2,6242	0,96	50
Tibia		L	0,3404	2,4364	0,96	50
Tarsus		L	6,3437	3,2604	0,92	50
Klaue		L	83,362	2,9138	0,93	50
letztes Abdomensklerit		B	2,5134	2,7492	0,96	50
Körperlänge	L	0,0057	2,711	0,96	50	

Anhang A-2 Mittlere Körperlänge (KL [mm]), mittleres Gewicht (TM [mg]) und Anzahl der vermessenen Individuen (*N*) der möglichen terrestrischen Beute (Mittelwerte bestimmt aus der Emergenz der jeweiligen Termine).

Taxon	KL [mm]	TM [mg]	<i>N</i>
Chironomidae	2,3	0,08	10
Diptera	8,2	4,1	60
Diptera	3,1	0,52	134
Coleoptera	3,9	0,74	145
Collembola	2,2	0,1	52
Hymenoptera	1,9	0,26	51
Hymenoptera	5,1	0,68	7
Heteroptera	5,3	1,99	6
Heteroptera	2,5	0,46	75
Sternorrhyncha	1,7	0,20	40
Cecidomyiidae	1,5	0,05	33
Sciaridae	1,9	0,11	115

Anhang A-3 Mittlere Körperlänge (KL [mm]), mittleres Gewicht (TM [mg]) und Anzahl der vermessenen Individuen (*N*) der benthischen Beutetaxa (Nov 2004 bis Okt 2006), deren Sklerite nicht vermessen werden konnten oder deren Vorkommen im Darm der invertebraten Räuber selten war; Gewicht berechnet aus gemessenen Einzelwerten^(a), aus Regressionen nach Benke *et al.* 1999^(b) oder aus eigenen Regressionen^(c).

Taxon	KL [mm]	TM [mg]	<i>N</i>
Ostracoda ^(a)	0,8	0,04	13
<i>Hydraena</i> spp. ^(a)	2,4	0,17	18
Ceratopogonidae ^(b)	5,5	0,05	1602
Psychodidae ^(b)	3,8	0,11	406
Dixidae ^(c)	5,1	0,06	15
Limoniidae (< 10 mm) ^(b)	6,6	0,47	142
<i>G. pulex</i> (< 10 mm) ^(b)	3,8	0,57	16418

Anhang B Der Anteil der Weibchen mit leeren Ovarien [%] von Aug bis Okt 2006 in der Fischstrecke und der fischfreien Strecke im Gauernitzbach.

Datum	Fischstrecke	Fischfreie Strecke
30.08.2006	20	33
12.09.2006	36	50
20.09.2006	44	40
27.09.2006	50	75
05.10.2006	80	80
10.10.2006	100	83
17.10.2006	100	100