©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Laufener Seminarbeitr. 4/99, S. 53-60 • Bayer.Akad.Natursch.Landschaftspfl. - Laufen/Salzach 1999

Einfluss von Bestandsdichte und biologischen Interaktionen auf das Wachstum von Forellen im Fließgewässer

Sebastian DIEHL

Einleitung

Die Bachforelle (*Salmo trutta*) ist eine Charakterart der Oberläufe von Mittel- und Hochgebirgsbächen. Ursprünglich auf den europäischen Kontinent, Nordafrika und Kleinasien beschränkt, hat sie durch Besatzmaßnahmen im Laufe der letzten 130 Jahre eine weltweite Verbreitung in den gemäßigten Zonen und Hochgebirgsgegenden aller fünf Kontinente erfahren (ELLIOTT 1994). Innerhalb ihres Verbreitungsgebietes ist die Bachforelle häufig die dominierende Fischart in den für sie charakteristischen Habitaten. So zeigte sich z.B. bei einer Untersuchung von 34 kleineren Bayerischen Fließgewässern (Einzugsgebiete < 7500 km^2), dass die Bachforelle überall vorhanden war, an 35% der Untersuchungsstellen sogar als einzige Fischart (KLEIN 1998).

Aufgrund dieser weiten Verbreitung der Bachforelle bietet sich die Erfassung von Strukturparametern von Forellenpopulationen als Kriterium zur Gewässerbewertung an, zumal der Kenntnisstand zur Biologie der Bachforelle in vieler Hinsicht vergleichsweise gut ist (zusammengefasst in ELLIOTT 1994). KLEIN (1998) schlug zunächst folgende Bestandsparameter der Bachforelle als potentiell relevant vor und untersuchte deren Korrelation zu unabhängig erhobenen Kriterien der Gewässergüte: Altersklassenaufbau, Anteil der Brut am Gesamtbestand, durchschnittliche Kondition der Individuen, Variabilität der Kondition. Diese Parameter hängen aber vermutlich nicht nur von der Umwelt ab, die man bewerten möchte, sondern auch von der Bestandsdichte. Es ist z.B. denkbar, dass ein für Bachforellen günstiges Gewässer zu hohen Bestandsdichten führt, die sich wiederum ähnlich negativ auf einige der aufgelisteten Populationsparameter (z.B. Wachstum, Kondition) auswirken wie abiotische Stressoren. Negative Beziehungen zwischen Bestandsdichte und individuellem Wachstum von Salmoniden sind in der Tat aus Stillgewässern hinlänglich bekannt (z.B. AMUNDSEN et al. 1993). Dem gegenüber steht jedoch eine verbreitete Meinung die besagt, dass natürliche Populationen der Bachforelle in *Fließgewässern* durch dichteabhängige Mortalität und Emigration in sehr frühen Lebensstadien reguliert werden und dass Zuwachs und Kondition der verbleibenden Fische ausschließlich durch abiotische Faktoren begrenzt sind (ELLIOTT 1984, 1994).

Das folgende Referat gliedert sich in drei Teile. Zunächst stelle ich Daten aus umfangreichen experimentellen und vergleichenden Untersuchungen vor, die belegen, dass Zuwachs und Kondition der Bachforelle auch in Fließgewässern stark von der Bestandsdichte beeinflusst werden können. Anschließend diskutiere ich biologische Mechanismen, die für eine derartige Dichteabhängigkeit des Forellenwachstums verantwortlich sein könnten. Unter Bezugnahme auf die Ergebnisse von KLEIN (1998) gehe ich abschließend kurz ein auf mögliche Konsequenzen dieser Dichteabhängigkeit für die Verwendbarkeit von Wachstums- und Konditionsparametern der Bachforelle zur Gewässerbewertung.

Dichteabhängigkeit von Wachstum und Kondition der Bachforelle

Nachstehend gebe ich eine zusammenfassende Darstellung der Ergebnisse von umfangreichen Untersuchungen an den Bachforellenpopulationen zweier vom Menschen weitgehend unbeeinflussten Fließgewässer in der östlichen Sierra Nevada, Kalifornien. Da der überwiegende Teil dieser Daten bereits an anderem Ort veröffentlicht ist, werden hier nur die im Zusammenhang wichtigsten Resultate vorgestellt. Für eine detaillierte Beschreibung des Untersuchungsgebietes, der verwendeten Methoden und der erzielten Ergebnisse verweise ich auf JENKINS et al. (1999).

Bei den beiden Untersuchungsbächen handelt es sich um Convict Creek und Mammoth Creek (geographische Breite und Länge: 37° 37' N, 118° 50' W). Die untersuchten Gewässerabschnitte befinden sich in Höhenlagen zwischen 2200 m und 2450 m. In Abhängigkeit von den winterlichen Schneefällen erreichen beide Bäche Abflussspitzen von 1-6 m^3/s zu Zeiten der Schneeschmelze im Juni/Juli. Die Basisabflüsse im Winterhalbjahr liegen bei 0,1-0,3 m^3/s. Die sommerlichen Wassertemperaturen liegen meist unter 17°C und überschreiten selbst in Trockenjahren selten die 20°-Grenze. In beiden Bächen wurde die Bachforelle vor gut 100 Jahren eingeführt. Neben der Bachforelle kommt in beiden Gewässern nur eine weitere Fischart vor, die Regenbogenforelle (*Oncorhynchus mykiss*), die in den Untersuchungsjahren je nach Standort 1-20% des Gesamtforellenbestandes ausmachte.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

In einer vergleichenden Untersuchung wurden im Mammoth Creek zwischen 1988 und 1996 sieben je 90 m lange Untersuchungsstrecken im Spätherbst elektrobefischt und die gefangenen Fische einzeln vermessen und gewogen. Eine ähnliche Untersuchung wurde im Convict Creek vorgenommen (4-5 Untersuchungsstrecken von je 350-500 m Länge, 3 Untersuchungsjahre). Beide Untersuchungen zeigten, dass die mittlere Körpermasse von Jungfischen im Herbst sowohl dichteunabhängigen Schwankungen unterlag, als auch deutlich negativ von der eigenen Bestandsdichte beeinflusst wurde. Die dichteunabhängigen Schwankungen waren vermutlich klimatisch bedingt, was sich in statistisch hochsignifikanten Einflüssen des Faktors Untersuchungsjahr auf das Körpergewicht der Jungfische äußerte (JENKINS et al. 1999). Der Zusammenhang zwischen individueller Körpermasse von Jungfischen und Bestandsdichte ließ sich mathematisch sehr gut durch negative Potenzfunktionen beschreiben, die bei doppelt logarithmischem Auftrag als lineare Beziehungen erscheinen (s. Datenpunkte für Convict Creek 1987-1989 in Abb. 1).

Eine derart deutlich negative Beziehung zwischen mittlerer Jungfischmasse und Forellendichte gibt einen eindeutigen Hinweis darauf, dass die Bestandsdichte einen negativen Einfluss auf den Zuwachs der Bachforelle in den Untersuchungsbächen hatte. Anhand dieser rein beschreibenden Untersuchungen kann jedoch nicht völlig ausgeschlossen werden, dass die beobachtete Beziehung zwischen Körpergröße und Bestandsdichte durch alternative Mechanismen (z.B. körpergrößenspezifische Wanderung und/oder Sterblichkeit) verursacht wurde. Daher wurden die beschriebenen Untersuchungen durch umfangreiche Experimente ergänzt.

In denselben Abschnitten des Convict Creek, die bereits in den vergleichenden Untersuchungen verwendet worden waren, wurden 1993 und 1994 die Forellenbestandsdichten experimentell manipuliert. Dazu wurden zunächst die Abschnittsgrenzen mit Wanderungshindernissen versehen, die zwar für Jungfische durchgängig waren, nicht aber für ein- oder mehrjährige Forellen. Jeweils im Juli (nach Abklingen der Hochwasserspitzen) wurden dann alle Abschnitte elektrobefischt. Aus zwei der vier Untersuchungsabschnitte wurden sämtliche gefangenen Forellen entfernt und in die beiden anderen Abschnitte umgesiedelt. Auf diese Art konnte eine größere Bandbreite an Dichteunterschieden hergestellt werden als bis dato in nicht manipulierten Abschnitten beobachtet worden war (vgl. Convict Creek Daten für 1987-1989 mit 1993-1994 in Abb. 1). Die Dichtemanipulationen hatten Bestand über die Wachstumsperiode der Jungfische, und bei den herbstlichen Kontrollbefischungen wurden wiederum deutlich negative Beziehungen zwischen der mittleren Körpergröße der Jungfische und der Forellenbestandsdichte beobachtet (Abb. 1). In beiden Untersuchungsjahren hatte die Bestandsdichte zusätzlich auch einen negativen Einfluss auf die Kondition (Korpulenz) der Fische (Abb. 3a). Mit zunehmender Bestandsdichte nahm die Kondition der Fische ab, d.h., bei hoher Bestandsdichte waren die Fische magerer als bei niedriger Bestandsdichte.

Parallel zu den Experimenten im Convict Creek wurden 1993 und 1994 Manipulationen der Forellenbestandsdichte in einem System von neun hochkontrollierbaren Fließrinnen durchgeführt. Die identisch gebauten und parallel geschalteten Fließrinnen sind jeweils 50 m lang und 1 m breit. Sie sind an einen Nebenarm des Convict Creek angeschlossen und weisen dementsprechend eine dem natürlichen Bach entsprechende Besiedlung an Aufwuchsalgen und wirbellosen Tieren auf. Jede Rinne besteht aus einer Folge von sieben flachen, schnellfließenden Abschnitten, die jeweils durch kleine Kolke voneinander abgegrenzt sind. Das Substrat ist kiesig und ähnelt in seiner Zusammensetzung dem natürlichen Substrat des Convict Creek. In beiden Untersuchungsjahren wurden sieben der neun Rinnen jeweils im Juli mit unterschiedlichen Dichten an Bachforellen besetzt. Die beiden übrigen Rinnen dienten als Kontrollen für den Einfluss der Forellen auf die übrige Lebensgemeinschaft. 1993 erfolgte der Besatz mit einer dem natürlichen Bestand entsprechenden Alterstruktur, während 1994 ausschließlich Jungfische besetzt wurden. Ein Abwandern der Fische wurde 1993 durch engmaschige Gitter an den Rinnenenden verhindert. 1994 war ein Abwandern nach stromab möglich und abwandernde Fische wurden durch nachgeschaltete Fangvorrichtungen erfasst. Jeweils Ende September wurden alle Rinnen abgefischt und sämtliche Forellen einzeln vermessen und gewogen. Je nach Besatzzahlen wurden zudem noch von 6-20 Forellen aus jeder

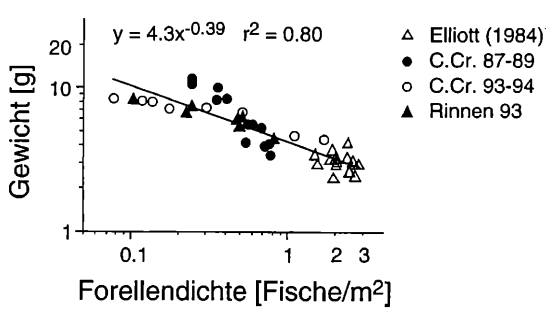

Abbildung 1

Mittleres Körpergewicht von einsömmrigen Bachforellen im Verhältnis zur Forellenbestandsdichte im Herbst in Untersuchungsabschnitten im Convict Creek 1987-1989 und 1993-1994, sowie in den Fließrinnen 1993. Ebenfalls abgebildet sind die entsprechenden Daten vom britischen Black Brows Beck aus den Jahren 1969-1983 (ELLIOTT 1984). Der gesamte Datensatz läßt sich sehr gut durch die angegebene Potenzfunktion beschreiben ($P < 0{,}0001$). Die Fließrinnendaten von 1994 sind nicht mit abgebildet, da dort (im Gegensatz zu den hier abgebildeten Daten) ausschließlich einsömmrige Forellen vorhanden waren.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Rinne die Mägen ausgespült, um die Nahrungswahl zu untersuchen. Um das Nahrungsangebot für die Forellen abzuschätzen wurden die Dichten an wirbellosen Beuteorganismen sowohl in als auch auf dem Kiesbett jeder Fließrinne getrennt erfasst (ersteres durch je sechs Sedimentprobenahmen pro Rinne, letzteres durch Zählungen an je 100 Untersuchungsquadraten pro Rinne).

In beiden Experimenten konnte keinerlei Zusammenhang zwischen der Besatzdichte und der Forellensterblichkeit festgestellt werden. Abwanderung wurde 1994 nur in wenigen Einzelfällen beobachtet. Auch hier lag keinerlei Zusammenhang zur Besatzdichte vor. Hingegen bestand ein sehr deutlicher und negativer Zusammenhang zwischen der Besatzdichte und dem mittleren Zuwachs der Jungfische (Abb. 2). Beim 1993 zusätzlich erfassten Zuwachs individuell markierter, älterer Fische lag ebenfalls eine negative Beziehung zur Bestandsdichte vor (JENKINS et al. 1999). In allen drei Fällen ließ sich die Beziehung zwischen Zuwachs und Bestandsdichte sehr gut mit negativen Potenzfunktionen beschreiben (Abb. 2). Ähnlich wie bei den Bestandsmanipulationen in Convict Creek hatte die Bestandsdichte zusätzlich auch einen negativen Einfluss auf die Kondition der Fische (Abb. 3b).

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass mit Hilfe der experimentellen Manipulationen in Fließrinnen und natürlichen Bachabschnitten des Convict Creek ein negativer Einfluss der Bestandsdichte auf Wachstum und Kondition der Bachforelle zweifelsfrei nachgewiesen werden konnte. Die umfangreichen Untersuchungen an unmanipulierten Bachabschnitten weisen zudem deutlich darauf hin, dass diese Einflüsse auf das Forellenwachstum in den beiden Untersuchungsbächen auch regelmäßig zum Tragen kommen.

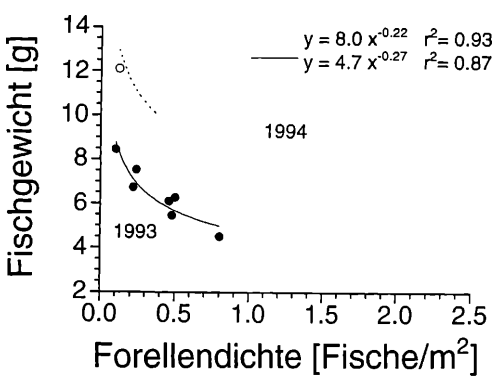

Abbildung 2

Mittleres Endgewicht einsömmriger Bachforellen im Verhältnis zur Besatzdichte in den Fließrinnenexperimenten 1993 und 1994. Während 1993 ältere Jahrgangsklassen dominierten, wurden 1994 ausschließlich einsömmrige Forellen verwendet. Die Daten lassen sich sehr gut durch die angegebenen Potenzfunktionen beschreiben ($P < 0{,}003$).

Die in allen von mir beschriebenen Datensätzen zu beobachtende kurvilineare Abnahme des Forellenwachstums mit zunehmender Bestandsdichte (z.B. Abb. 2) lässt erkennen, dass der Einfluss der Bestandsdichte auf das Forellenwachstum mit zunehmender Forellendichte geringer wird. Eine Erhöhung der Forellendichte um 0,5 Fische/m^2 hätte beispielsweise bei einer Ausgangsdichte von 0,2 Fischen/m^2 eine wesentlich stärkere Zuwachseinbuße zur Folge als bei einer Ausgangsdichte von 2,0 Fischen/m^2 Es ist daher vorstellbar, dass im Bereich von Bestandsdichten >1 Forelle/m^2 jährliche Schwankungen in abiotischen Faktoren (z.B. der Wassertemperatur) einen, relativ gesehen, stärkeren Einfluss auf das Wachstum von Forellen nehmen, als Schwankungen in der Bestandsdichte. In Fließgewässern mit hohen Bestandsdichten können die Einflüsse von Bestandsschwankungen auf das Forellenwachstum daher leicht durch Schwankungen anderer Umweltfaktoren maskiert werden. Interes-

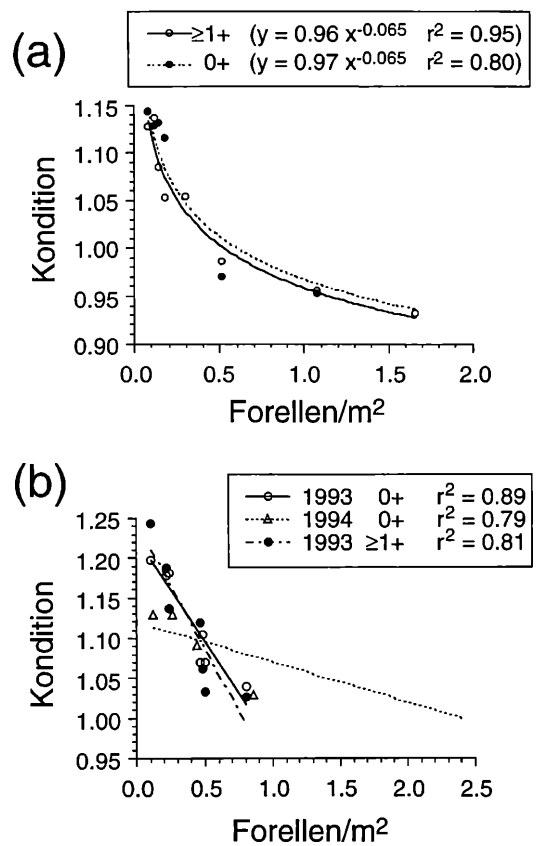

Abbildung 3

Mittlere Kondition [=10^5·Körpergewicht (g)/Körperlänge (mm)^3] einsömmriger Bachforellen im Verhältnis zur Besatzdichte in (a) den Untersuchungsabschnitten im Convict Creek 1993 und 1994 und (b) den Fließrinnenexperimenten 1993 und 1994. Die Daten für einsömmrige (0+) und ältere (≥1+) Forellen sind getrennt angegeben. Die Daten lassen sich sehr gut durch die angegebenen kurvilinearen und linearen Beziehungen beschreiben ($P < 0{,}003$).

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

santerweise beruhen ELLIOTTS (1984, 1994) Schlussfolgerungen bezüglich des Fehlens von Bestandsdichteeinflüssen auf das Forellenwachstum auf vergleichenden Beobachtungen an einer Forellenpopulation von sehr hoher Dichte (>2 Fische/m^2 in den meisten Untersuchungsjahren), bei der ein starker Einfluss der Bestandsdichte auf das Forellenwachstum nicht zu erwarten ist. Die Befunde aus Elliotts Studie sind daher ohne weiteres mit den in der Sierra Nevada gewonnenen Daten vereinbar (Abb. 1).
Es sei an dieser Stelle ausdrücklich darauf hingewiesen, dass die Bestandsdichten in vielen Gewässern in Bereichen <1 Forelle/m^2 liegen (LeCREN 1969, McFADDEN 1969, DEINSTADT et al. 1986, KLEIN 1998), wo Bestandsschwankungen deutliche Auswirkungen auf das Forellenwachstum haben sollten.

Mechanismen dichteabhängigen Wachstums

Zwei mögliche Mechanismen, die dem Einfluss der Bestandsdichte auf das Forellenwachstum zugrundeliegen könnten, lassen sich indirekt aus den in den Fließrinnen und in Convict Creek gewonnenen Daten erschließen. Der erste Mechanismus, aggressive Interaktionen zwischen Individuen, ist hinlänglich aus der Literatur bekannt. Die zur Diskussion dieses Mechanismus relevanten eigenen Daten sind überwiegend bereits veröffentlicht (JENKINS et al. 1999) und werden aus diesem Grunde hier nur oberflächlich dargestellt. Der zweite Mechanismus, eine durch das Verhalten von Beuteorganismen bewirkte Nahrungsverknappung, ist hingegen in der Literatur bislang noch nicht diskutiert worden und seine potentielle Bedeutung soll anhand von bislang unveröffentlichtem Datenmaterial näher erläutert werden.

Bachforellen zeigen häufig aggressives Territorialverhalten gegenüber Artgenossen, wobei in der Regel die Körpergröße ausschlaggebend ist für die Stellung in der Dominanzhierarchie (KALLEBERG 1958, JENKINS 1969, ELLIOTT 1990, 1994).
Dass aggresives Territorialverhalten zur Dichteabhängigkeit des Forellenzuwachses beigetragen haben kann, zeigt sich indirekt daran, dass sowohl in den Fließrinnen als auch in Convict Creek größere Forellen weniger stark von der Bestandsdichte beeinflusst wurden als kleinere. Dies ist besonders deutlich an den Daten des Fließrinnenexperiments von 1994 zu sehen, in dem der Zuwachs der jeweils größten Individuen unabhängig von der Bestandsdichte war (Abb. 4a), während der Zuwachs der jeweils kleinsten Fische besonders stark von der Bestandsdichte beeinträchtigt wurde (vgl. Exponent der Kurvenanpassung für MIN in Abb. 4a). Mit zunehmender Bestandsdichte nahmen die Größenunterschiede zwischen den größten und den kleinsten Fischen also zu, was sich in einer Zunahme des Variationskoeffizienten der Forellengröße mit zunehmender Bestandsdichte äußerte (Abb. 4b).

Während der Zuwachs großer Individuen also relativ wenig von der Dichte ihrer Artgenossen beeinflusst wurde, war der Effekt in der umgekehrten Richtung wesentlich größer. Große Individuen hatten einen stark negativen Effekt auf das Wachstum kleinerer Artgenossen. Dies zeigte sich z.B. sehr deutlich im Vergleich der beiden Fließrinnenexperimente, wo der Zuwachs von Jungfischen in der Abwesenheit älterer Jahrgangsklassen wesentlich erhöht war (Abb. 2). Beide Befunde lassen auf asymmetrische Konkurrenz zwischen großen und kleinen Forellen schließen. Es ist z.B. denkbar, dass die jeweils größten Individuen in der Lage sind, günstige Standplätze zu monopolisieren. Mit zunehmender Bestandsdichte würde dann ein zunehmend größerer Anteil der Fische an ungünstigere

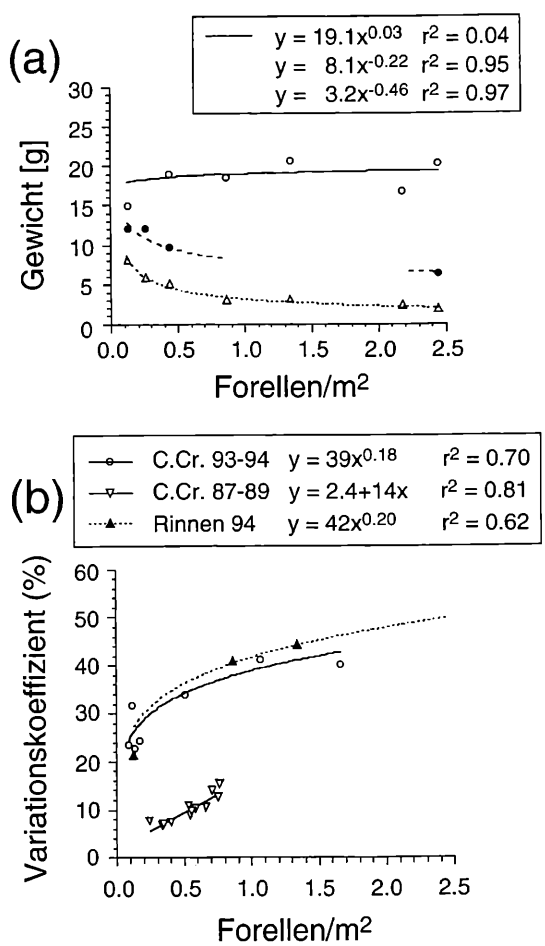

Abbildung 4

Einfluss der Bestandsdichte auf die Größenvariation einsömmriger Forellen. (a) Mittleres Körpergewicht, sowie Körpergewicht der jeweils größten (=Max.) und kleinsten (= Min.) Fische im Verhältnis zur Besatzdichte (Rinnenexperiment 1994). (b) Variationskoeffizient (= Standardabweichung/Mittelwert) des Körpergewichts im Verhältnis zur Bestandsdichte (Convict Creek 1987-1989 und 1993-1994, Rinnenexperiment 1994). Mit Ausnahme von "Max." in Abb. (b) lassen sich die Daten gut durch die angegebenen kurvilinearen und linearen Beziehungen beschreiben ($P < 0,03$).

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Standplätze abgedrängt, mit entsprechenden Zuwachseinbußen zur Folge (MILINSKI & PARKER 1991).

In diesem Zusammenhang bemerkenswert ist jedoch der Befund, dass auch bei Bestandsdichten 0,2 Forellen/m^2, bei denen der im Durchschnitt jedem Fisch zur Verfügung stehende Raum die mittlere Territoriengröße von kleineren Forellen um ein vielfaches übersteigt (GRANT & KRAMER 1990), bereits Zuwachseinbußen zu verzeichnen waren (Abb. 1, 2). Dies deutet darauf hin, dass außer direkten Verhaltensinteraktionen zwischen Einzelindividuen ein weiterer Mechanismus im Spiel gewesen sein muss. In der Tat ging in den Fließrinnen eine Zunahme der Forellendichte bereits bei sehr niedrigen Bestandsdichten mit einer verhaltensbedingten Ressourcenverknappung einher. Wirbellose Beuteorganismen, insbesondere Eintagsfliegenlarven der Gattung *Baetis*, suchten mit zunehmender Forellendichte vermehrt Refugien auf, d.h., sie vermieden es, sich an der Substratoberfläche aufzuhalten (Abb. 5a). Diese Verhaltensreaktion überlagerte alle Einflüsse der Forellendichte auf die Abundanzen von *Baetis* (DIEHL 1998), so dass die Gesamtdichte der an der Substratoberfläche exponierten *Baetis*-Larven mit zunehmender Forellendichte abnahm (Abb. 5b). Die Dichte der an der Substratoberfläche zugänglichen *Baetis*-Larven ist vermutlich ein gutes Maß für deren Verfügbarkeit, wie aus der engen Korrelation mit der pro-Kopf Konsumption durch die Forellen hervorgeht (Abb. 6a).

Da die Verhaltensreaktion von *Baetis* bereits bei sehr geringen Forellendichten stark ausgeprägt war (Abb. 5a), könnte eine derart durch das Beuteverhalten bedingte Ressourcenverknappung für die Wachstumsverringerung im Bereich niederer Forellendichten verantwortlich sein. *Baetis*-Larven machten meist den Hauptanteil der Nahrung der Forellen aus und der Zuwachs der Forellen korrelierte deutlich mit der durchschnittlichen Anzahl von *Baetis*-Larven in den Mageninhalten (Abb. 6b). Offenbar waren in dem untersuchten System *Baetis*-Larven die entscheidende Nahrungsressource für Forellen. Folgendes Scenario erscheint daher eine plausible Erklärungsmöglichkeit zu bieten für das beobachtete Phänomen der Dichteabhängigkeit des Forellenwachstums auch bei sehr geringen Forellendichten: *Baetis*-Larven reagierten auf Zunahme der Forellenbestandsdichte durch Reduzierung ihrer Aktivität an der Substratoberfläche. Dies hatte eine Verringerung der Konsumption von *Baetis*-Larven und damit letztlich des Zuwachses der Forellen zur Folge. Da die Verhaltensreaktion der *Baetis*-Larven bei geringen Forellendichten besonders stark ausgeprägt war, könnte dies die beobachtete Zuwachseinbußen der Forellen auch bei geringen Bestandsdichten erklären. Das beschriebene Scenario wird durch die ausgesprochen enge Beziehung zwischen der Dichte der exponierten *Baetis*-Larven und dem Forellenwachstum gestützt (Abb. 6c). Erklärungsmodelle, die andere Ressourcen als die exponierten *Baetis*-Larven in den Vordergrund stellen, finden keinerlei Stützung in den erhobenen Daten. So bestand z.B. keinerlei Zusammenhang zwischen dem Forellenzuwachs und der Dichte von *Baetis* (oder anderen Beuteorganismen) in der Drift oder im Benthos (unveröffentlichte Daten).

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass die beobachtete Dichteabhängigkeit im Zuwachs der Bachforelle vermutlich auf Verhaltensinteraktionen zurückzuführen ist, die sowohl indirekt (über verhaltensbedingte Beuteverknappung) als auch direkt (über Interferenz zwischen einzelnen Fischen) auf Artgenossen wirkten.

Konsequenzen für die Gewässerbewertung

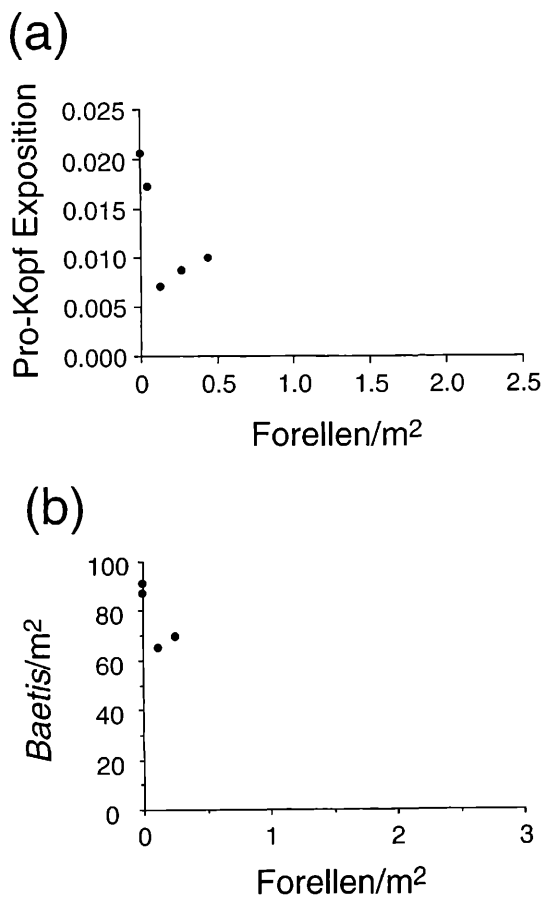

Abbildung 5

Einfluss der Forellenbestandsdichte auf die Dichte von Eintagsfliegenlarven der Gattung *Baetis* an der Substratoberfläche in den Fließrinnen 1994. (a) Pro-Kopf Exposition (= Zahl der Larven an der Substratoberfläche/Gesamtzahl der Larven im und auf dem Substrat) am Ende des zweimonatigen Experiments. (b) Zahl der Larven an der Substratoberfläche (Mittelwerte aus Zählungen in der Mitte und am Ende des Experiments). Die Forellenbestandsdichten in (a) und (b) unterscheiden sich, da sich (a) auf die Anzahl der am Ende des Experimentes in den Rinnen gefangenen Forellen bezieht, während (b) die Mittelwerte aus den Anfangs- und Enddichten darstellt. Die Daten für das Fließrinnenexperiment 1993 (hier nicht gezeigt) geben ein ähnliches Bild.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Die beschriebenen vergleichenden Untersuchungen zeigen, dass die Bestandsdichte der Bachforelle auch in wenig vom Menschen beeinflussten Fließgewässern erheblichen jährlichen Schwankungen unterliegen kann (Abb. 1). Aufgrund der dargestellten Zusammenhänge zwischen Bestandsdichteschwankungen und Parametern wie Bestandsgrößenstruktur (Abb. 4b), Zuwachs (Abb. 1, 2) und Kondition (Abb. 3) der Bachforelle muss eine Hinzunahme dieser Parameter zur Gewässerbewertung zunächst kritisch betrachtet werden. Dies soll anhand der von KLEIN (1998) untersuchten Bewertungskriterien "durchschnittliche Kondition" und "Variabilität der Kondition" beispielhaft beleuchtet werden.

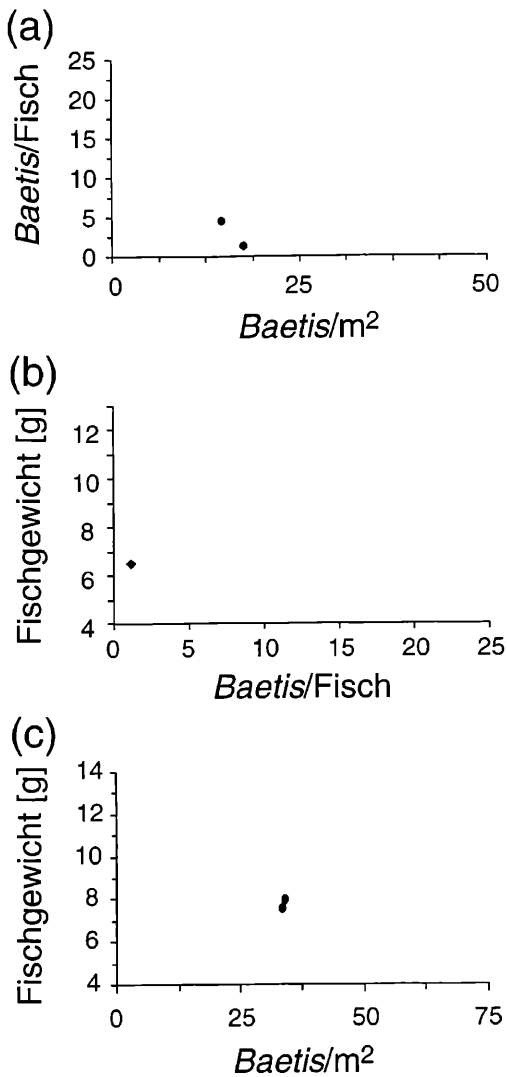

Abbildung 6

Beziehungen zwischen der mittleren Dichte der *Baetis*-Larven an der Substratoberfläche, der durchschnittlichen Zahl der *Baetis*-Larven pro Forellenmagen und dem mittleren Zuwachs der Forellen in den Fließrinnen 1994. Jeder Datenpunkt ist der Mittelwert aus einer Fließrinne. (a) Zahl der *Baetis*-Larven pro Forellenmagen im Verhältnis zur Dichte der *Baetis*-Larven an der Substratoberfläche. (b) Zuwachs der Forellen im Verhältnis zur Zahl der *Baetis*-Larven pro Forellenmagen. (c) Zuwachs der Forellen im Verhältnis zur Dichte der *Baetis*-Larven an der Substratoberfläche. Alle abgebildeten Beziehungen lassen sich gut durch lineare Modelle beschreiben ($P < 0,05$). Die *Baetis*-Zahlen in (a) und (c) unterscheiden sich, da sich (a) auf die Zählungen am Ende des Experiments bezieht, während (c) die Mittelwerte aus allen Zählungen darstellt. Die Daten für das Fließrinnenexperiment 1993 (hier nicht gezeigt) geben ein ähnliches Bild wie Abb. (a) - (c).

Die Verwendung des Bewertungskriteriums "durchschnittliche Kondition" stützt sich auf die Annahme, dass sich ungünstige Lebensraumverhältnisse (z.B. Strukturarmut, Versaurung etc.) negativ auf Wachstum und Kondition der einzelnen Bachforelle auswirken. Eine verringerte Kondition mag daher als Hinweis auf einen gestörten Lebensraum angesehen werden und dementsprechend zu einer schlechteren Bewertung des betrachteten Gewässerabschnitts führen. Ungünstige Lebensraumverhältnisse werden sich jedoch häufig negativ auf die Bestandsdichte auswirken, was (aufgrund verringerter Konkurrenz) wiederum eine positive Rückwirkung auf die Kondition der Einzelindividuen hätte. Es ist daher nicht absehbar, ob sich eine Verschlechterung des Lebensraums tatsächlich in einer Konditionsverringerung der Bachforelle äußern muss. In der Tat konnte KLEIN (1998) in seiner vergleichenden Untersuchung an 34 bayerischen Fließgewässern keinerlei Zusammenhang zwischen der durchschnittlichen Kondition der Bachforelle und unabhängig erhobenen Gewässergütekriterien feststellen. Die durchschnittliche Kondition der Bachforelle erscheint also als Kriterium zur Gewässerbewertung wenig geeignet.

Die Verwendung des Bewertungskriteriums "Variabilität der Kondition" (gemessen als Variationskoeffizient der Kondition) stützt sich auf die Annahme, dass sich ungünstige Lebensraumverhältnisse sowohl auf direkte als auch auf indirekte Weise negativ auf die Variabilität der Kondition innerhalb eines Forellenbestandes auswirken. In sehr ungünstigen Lebensräumen könnte die Variabilität der Kondition auf direktem Wege stark abnehmen, weil unter dem Einfluss physiologischer Stressoren (hohe Temperatur, niedriger Sauerstoffgehalt, niedriger pH) viel Energie für die Aufrechterhaltung der Körperfunktionen verwendet werden muss. Unter solchen Verhältnissen sollten die mittlere Kondition gering sein und die Individuen mit der geringsten Kondition langfristig nicht überlebensfähig sein - mit einem geringen Variationskoeffizienten der Kondition zur Folge. Ungünstige Umweltverhältnisse sollten weiterhin die Variabilität der Kondition über ihren Einfluss auf die Bestandsgröße auf indirektem Wege verringern. Nur bei hohen Bestandsdichten können sich extreme Unterschiede im Zuwachs und in der Kondition von Einzelindividuen herausbilden (Abb. 4). Da ein ungünstiger Lebensraum i.d.R. zu einer geringen Bestandsdichte führen sollte, ergäbe sich daraus automatisch ein negativer Einfluss auch auf

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

die Variabilität der Kondition. Die Ergebnisse von Klein bestätigen wiederum diese Vermutung. Er fand eine statistisch hochsignifikante Beziehung zwischen dem Variationskoeffizienten der Forellenkondition und der unabhängig ermittelten Gewässergüte (KLEIN 1998).

Abschließend lässt sich sagen, dass sich die "Variabilität der Kondition der Bachforelle" möglicherweise dazu eignet, als Kriterium zur Gewässerbewertung herangezogen zu werden, während sich die "durchschnittliche Kondition der Bachforelle" vermutlich nicht dazu eignet. Da bislang jedoch sehr wenig gesicherte Information zum Einfluss von Umweltfaktoren wie Temperatur, Nahrungsangebot etc. (die z.T. unabhängig von der Gewässergüte sein können) und nicht zuletzt von Besatzmaßnahmen auf die Variabilität der Forellenkondition vorliegt, sollten diese Zusammenhänge zunächst grundlegend erforscht werden. Eine Heranziehung dieses Kriteriums zur Gewässerbewertung würde somit auf eine sichere naturwissenschaftliche Grundlage gestellt werden können.

Danksagungen

Ich bedanke mich bei meinen Kollegen, Mitarbeitern und allen studentischen Helfern, die an der Arbeit in der Sierra Nevada beteiligt waren (in JENKINS et al. 1999 sind sie alle namentlich aufgeführt), sowie bei Dr. Dan Dawson und dem Sierra Nevada Aquatic Research Laboratory (SNARL) für die logistische Unterstützung. Weiterhin möchte ich mich bei Prof. Dr. Otto Siebeck, Dr. Christian Stettmer und der Akademie für Naturschutz in Laufen für die freundliche Einladung und die hervorragende Organisation des Symposiums bedanken.

Zusammenfassung

Eine verbreitete Meinung besagt, dass Fließgewässerpopulationen der Bachforelle durch Mortalität und Emigration in früheren Lebensstadien reguliert werden und dass der Zuwachs der verbleibenden Fische ausschließlich durch abiotische Faktoren begrenzt ist. Untersuchungen in naturnahen Fließgewässern der Sierra Nevada (Kalifornien) belegen jedoch, dass der Zuwachs von Bachforellen stark von der Bestandsdichte beeinflusst werden kann. Eine mehrjährige Untersuchung an mehreren Abschnitten zweier Gebirgsbäche zeigte, dass die mittlere Körpermasse von Jungforellen im Herbst deutlich negativ von der eigenen Bestandsdichte beeinflusst wurde. Experimentelle Manipulationen in einem der Bäche sowie in naturnahen Fließrinnen ergaben stark negative Einflüsse der Bestandsdichte auf den Zuwachs von jungen Bachforellen insbesondere in den Bereichen niedriger Bestandsdichten. Größere Individuen wurden weniger stark von der Bestandsdichte beeinflusst als kleinere. Der Zuwachs von Jungfischen war, bei gleicher Fischdichte, geringer in Anwesenheit als in Abwesenheit älterer Jahrgangsklassen. Beide Befunde deuten auf asymetrische Konkurrenz zwischen großen und kleinen Forellen hin. Zunehmende Forellendichte löste eine verhaltensbedingte Verknappung von Ressourcen aus. Invertebrate Beuteorganismen suchten mit zunehmender Forellendichte vermehrt Refugien auf, was zu verringertem Beutekonsum und Zuwachs der Forellen führte. Die beobachtete negative Dichteabhängigkeit im Zuwachs der Bachforelle lässt sich somit vermutlich sowohl auf indirekte Interaktionen (verhaltensbedingte Ressourcenverknappung) als auch auf direkte Interaktionen (Interferenz zwischen Individuen) zurückführen.

Summary

A widely held opinion claims that stream populations of the brown trout (*Salmo trutta*) are regulated through mortality and emigration in very early life stages and that individual growth of the remaining resident fish is exclusively limited by abiotic factors. Investigations in streams of the Sierra Nevada (California) show, however, that growth of brown trout can be strongly influenced by population density. In an multi-year investigation in several sections of two alpine streams, average mass of underyearling trout in fall was negatively influenced by population density. Experimental investigations in one of the streams and in large, replicate stream channels revealed strong negative influences of density on individual growth, especially over ranges of very low densities. Large individuals were less affected by density than small ones. At a given trout density, underyearlings grew less in the presence than in the absence of older fish. Both results suggest that competition between large and small individuals is asymetric. Increasing trout density caused a behavoiral depression of resources. With increasing trout density, invertebrate prey increased their use of refuges, wich led to reduced food consumption and growth of trout. The negative density dependence of individual trout growth is thus likely a consequnce of both indirect interactions (behavioral resource depression) and direct interactions (interference among individuals).

Literatur

AMUNDSEN, P.-A.; A. KLEMETSEN & P. E. GROTNES (1993):
Rehabilitation of a stunted population of arctic char by intensive fishing.- North American Journal of Fisheries Management 13: 483-491.

DEINSTADT, J. M.; G. F. SIBBALD, J. D. KNARR & D. M. WONG (1986):
Survey of fish populations in streams of the Owens River drainage: 1985.- Californian Department of Fish and Game Inland Fisheries Administration Report 86-3, Rancho Cordova.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

DIEHL, S. (1998):
Populationsdynamik im Spannungsfeld trophischer Interaktionen - von Primärproduzenten zu Fischen und zurück. pp. 32-44 im Tagungsbericht 1997 der Deutschen Gesellschaft für Limnologie (DGL). Eigenverlag der DGL, Krefeld.

ELLIOTT, J. M. (1984):
Growth, size, biomass and production of young migratory trout *Salmo trutta* in a Lake District stream, 1966-1983.- Journal of Animal Ecology 53: 979-904.

—— (1990):
Mechanisms responsible for population regulation in young migratory trout, *Salmo trutta*. III. The role of territorial behaviour.- Journal of Animal Ecology 59: 803-818.

—— (1994):
Quantitative ecology and the brown trout. Oxford University Press, Oxford, UK.

GRANT, J. W. A. & D. L. KRAMER (1990):
Territory size as a predictor of the upper limit to population density of juvenile salmonids in streams.- Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 47: 1724-1737.

JENKINS, T. M., Jr. (1969):
Social structure, position choice and microdistribution of two trout species (*Salmo trutta* and *Salmo gairdneri*) resident in mountain streams.- Animal Behaviour Monographs 2: 57-123.

JENKINS, T. M., Jr.; S. DIEHL, K. W. KRATZ & S. D. COOPER (1999):
Effects of population density on individual growth of brown trout in streams.- Ecology 80: 3, im Druck.

KALLEBERG, H. (1958):
Observations in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (*Salmo salar* L. and *S. trutta* L.).- Reports from the Institute of Freshwater Research Drottningholm 39: 55-98.

KLEIN, L. (1998):
Modifikation und Bewertung eines *Index of Biological Integrity (IBI)* zur Evaluation von Mittelgebirgsbächen. Diplomarbeit. Fakultät für Biologie, Ludwig-Maximilians-Universität München.

LeCREN, E. D. (1969):
Estimates of fish populations and production in small streams in England. pp. 269-280 in: T.G. Northcote (Hg.), Salmon and Trout in Streams. H.R. MacMillan lectures in fisheries, University of British Columbia, Vancouver.

McFADDEN, J. T. (1969):
Dynamics and regulation of salmonid populations in streams. pp. 313-329 in: T.G. Northcote (Hg.), Salmon and Trout in Streams. H.R. MacMillan lectures in fisheries, University of British Columbia, Vancouver.

MILINSKI, M. & G. A. PARKER (1991):
Competition for resources. pp. 137-168 in: Krebs, J.R., und Davies, N.B. (Hg.), Behavioural ecology: an evolutionary approach. Blackwell, Oxford.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Sebastian Diehl
Zoologisches Institut der
Ludwig-Maximilians-Universität München
-Limnologische Forschungsstation Seeon-
D-83370 Seeon

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Laufener Spezialbeiträge und Laufener Seminarbeiträge (LSB)

Jahr/Year: 1999

Band/Volume: 4_1999

Autor(en)/Author(s): Diehl Sebastian

Artikel/Article: Einfluss von Bestandsdichte und biologischen Interaktionen auf das Wachstum von Forellen im Fließgewässer 53-60