

„Populationsentwicklung von *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1825) in einem Steinbruch“

Masterarbeit

angefertigt am Fachbereich 17 (Biologie),
Spezielle Zoologie und Evolution der Tiere
Philipps-Universität Marburg

vorgelegt von

Lucas Schubert

geboren am 05.02.1991 in Marburg (Lahn)

eingereicht am:

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung.....	1
○ Beschreibung der Art.....	3
○ Biologie der Art.....	5
○ Fragestellung.....	13
2. Material und Methoden.....	15
3. Ergebnisse.....	28
• Standort: Substrat.....	30
• Standort: Tiefe-Ufer.....	32
• Effekt Bereusung.....	34
• Populationsstruktur.....	40
4. Diskussion.....	46
• Temperatur.....	46
• Standorte.....	48
• Effekt:Bereusung.....	49
• Populationsstruktur.....	50
• Material: Krebsreusen.....	53
5. Zusammenfassung.....	55
6. Ausblick.....	56
7. Anhang.....	57
8. Danksagung.....	61
9. Eidesstattliche Erklärung.....	61
10. Literaturverzeichnis.....	62

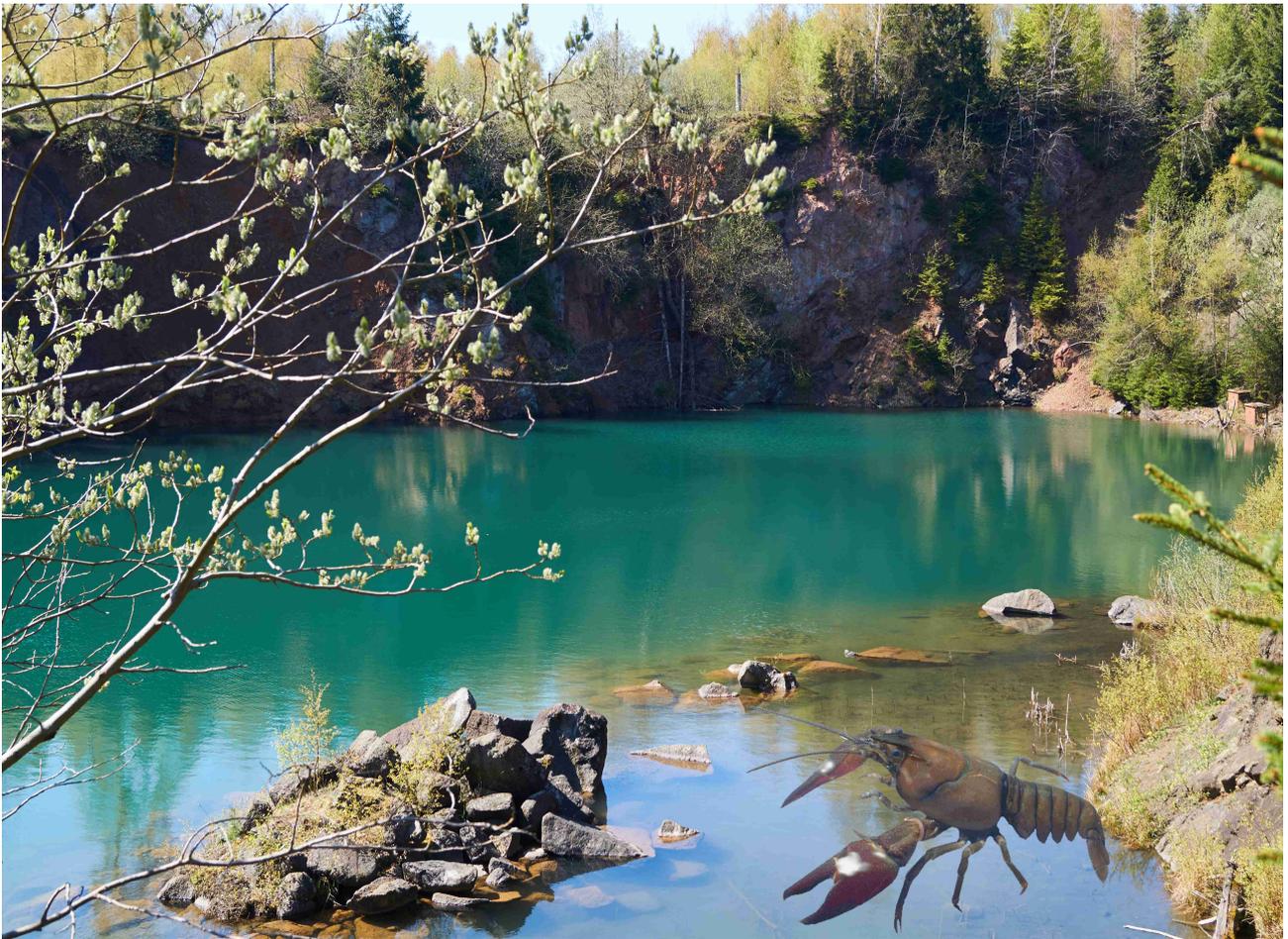


Bild: Lucas Schubert



Bild: Dipl. Biologe Christoph Dümpelmann

1. Einleitung

Exotische Tiere und Pflanzen sind in der globalisierten Welt allgegenwärtig. Spätestens mit der Entdeckung des amerikanischen Kontinents durch die Europäer, begann ein Verschleppen von exotischen Tieren und Pflanzen, wie noch nie zuvor. Durch unsere immer weiter globalisierte Welt, ist die Verschleppung von Arten in ein nicht heimisches Land, eines der größten ökologischen Probleme der Moderne. Gebietsfremde Arten, die vor 1492 nach Europa verschleppt wurden, werden heute Archäobiota genannt und sind in Europa bereits dauerhaft etabliert. Solche Arten, die danach verschleppt wurden, nennt man Neobiota.

Nach erfolgreicher Verbreitung einer gebietsfremden Art, wird ein solches Verschleppen auf einem neuen Gebiet auch als Invasion bezeichnet (Kowarik 2010). Dabei wird eine Art erst dann invasiv, wenn sie verschiedene Phasen erfolgreich durchläuft. Klassischerweise sind die drei Phasen Eintritt, Etablierung und Invasion. Nach erfolgreichem Eintritt in die neue Umgebung, wird von einer Etablierung gesprochen, sobald die Art eine reproduzierende Population aufgebaut hat. Erst wenn sich die etablierte Art beginnt erfolgreich weiter auszubreiten, wird von einer invasiven Art gesprochen (Kolar & Lodge 2001).

Zur Zeit gibt es in Deutschland rund 800 Neobiota, von denen 38 Pflanzen, 20 Wirbeltiere und 6 Wirbellose als invasiv eingestuft sind.

Die invasiven Arten haben dabei unterschiedliche Potenziale die heimischen Ökosysteme zu bedrohen. Dieses Potenzial zeigt sich in verschiedenen unerwünschten Wirkungen.

Nach dem Bundesamt für Naturschutz werden folgende Wirkungen unterschieden:

- Verdrängung von heimischen Arten (interspezifische Konkurrenz),
- Prädation und Herbivorie,
- Krankheits- und Organismenübertragung und
- direkte Auswirkung auf Ökosystemfunktionen.

Durch die verschiedenen Auswirkungen von invasiven Arten können manche Arten mehr Schaden anrichten als andere.

Ein besonders hohes Potenzial das ökologische Gleichgewicht in den heimischen Fließ- und Stillgewässern zu stören, geht von gebietsfremden Flusskrebsen aus (Gherardi et al. 2001, Chucholl 2016). Aufgrund ihrer Rolle als Keystonespecies innerhalb eines Ökosystems (Holdich 2002), kann das Einführen oder Entfernen einer solchen Art gleich mehrere negative Auswirkungen mit sich ziehen.

Diese Auswirkungen zeigen sich in heimischen Gewässern unter Anderem in:

- Verdrängung von heimischen Fischen (Jackson et al. 2016), wie Groppe, Bachschmerle (Guan & Wiles 1997)
- Direkte interspezifische Konkurrenz mit heimischen Flusskrebsen, wie dem Edelkrebs (Ercoli et al. 2014, Olsson et al. 2009a)
- Negativer Einfluss auf das Makrozoobenthos der Gewässer (Mathers et al. 2016, Riggert et al. 2016)
- Veränderung/Einfluss des Nahrungsnetzwerks (Rosewarne et al. 2016)

Zusätzlich können die nordamerikanischen Flusskrebse die Krebspest übertragen. Dies bezeichnet das Infizieren mit dem Oomyzeten *Aphanomyces astaci*, wodurch heimische Krebspopulationen rapide dezimiert werden können, da sie gegenüber dem pilzähnlichen Organismus keine Toleranz ausgebildet haben (Edgerton 2004).

In Deutschland sind derzeit der Europäische Sumpfkrebs (*Astacus leptodactylus*) aus Osteuropa und die aus Nordamerika stammenden Arten Kamberkrebs (*Orconectes limosus*), Marmorkrebs (*Procambarus fallax* forma *virginalis*), Roter Amerikanischer Sumpfkrebs (*Procambarus clarkii*), Kalikokrebs (*Orconectes immunis*) und Signalkrebs (*Pacifastacus leniusculus*) in reproduzierenden Beständen nachgewiesen worden. Aufgrund der Vielzahl von invasiven Arten und deren mit sich führenden Folgen, ist eine Kontrolle dieser von Nöten, um eine weitere Ausbreitung zu verhindern. Am 14.07.2016 wurden unter Anderem der amerikanische Signalkrebs, der Kamberkrebs, der Marmorkrebs und der Rote Amerikanische Sumpfkrebs auf die Liste „...invasiver Gebietsfremder Arten von unionsweiter Bedeutung...“ gesetzt (Durchführungsverordnung (EU) 2016/1141). Hierdurch wurde eine offizielle Grundlage für konkretes Handeln gegen invasive Arten geschaffen:

Auszug aus „DURCHFÜHRUNGSVERORDNUNG (EU) 2016/1141 DER KOMMISSION

„...gemäß den besonderen Gegebenheiten des betreffenden Mitgliedsstaats zu bewirtschaften, einschließlich durch Fischerei, Jagd oder Fallenstellerei, oder jede andere Art der Entnahme zum Verzehr oder zur Ausfuhr, sofern diese Tätigkeiten im Rahmen eines nationalen Managementprogramms durchgeführt werden.“

Durch solche gesetzlichen Grundlagen können Managementprogramme greifen, die zur Bekämpfung invasiver Arten entscheidend sind.

In der Literatur sind Managementprogramme für Flusskrebse bereits vielseitig diskutiert worden. Dabei gelten Kenntnisse über die Biologie der Tiere als Grundlage für eine effektive Bekämpfung.

Eine allgemeingültige Formel zur Handhabung mit invasiven Flusskrebsen existiert jedoch nicht. So sind Kenntnisse über Habitat, Nahrung, Reproduktion und Wachstum von wesentlicher Bedeutung, um gezielte Managementprogramme realisieren zu können.

In dieser Arbeit wurden die Untersuchungen am Signalkrebs durchgeführt, welcher in Deutschland als schädlichster invasiver Flusskrebis eingestuft ist (Chucholl 2016). Der Signalkrebs (*Pacifastacus leniusculus*) ist nicht nur oft Überträger der Krebspest, wodurch die heimischen Flusskrebse potentiell bedroht sind. Zusätzlich ist *Pacifastacus leniusculus* durch seine Aggressivität (Hudina et al. 2015), seine schnelle Wachstumsrate (Smietana & Krzywosz 2005) und eine hohe Reproduktionsrate (Westman & Savolainen. 2002) den heimischen Flusskrebsen, Edelkrebis (*Astacus astacus*) und Steinkrebis (*Austropotamobius torrentium*), überlegen. Vom Signalkrebis geht eine besondere Gefährdung für den Edelkrebis aus, da beide Arten ähnliche Nischen besetzen und in direkter Konkurrenz zu einander stehen (Ercoli et al. 2014). Des Weiteren kann sich der Signalkrebis, im Vergleich zu den heimischen Flusskrebsen, aufgrund seiner höheren Plastizität besser auf neue Umweltbedingungen anpassen, wie beispielsweise steigende Wassertemperaturen (Olsson et al. 2009a).

Dieses Potenzial der Gefährdung durch invasive Flusskrebse kann nur durch Erkenntnisse über die Biologie und das Verhalten der Tiere genau erfasst werden. Daher wird im Weiteren die Art *Pacifastacus leniusculus* näher beschrieben und dessen Biologie aufgezeigt.

1.1 Beschreibung der Art

Pacifastacus leniusculus gehört zu den Großkrebsen (Astacidea) und wird in die Familie der Flusskrebse eingeordnet. Die vorderen der fünf Beinpaare sind zu Scheren umgebildet. Am zweiten und dritten Beinpaar sind wesentlich kleinere Scheren ausgebildet. Die restlichen Beinpaare sind Schwimmbeine.

Der Signalkrebis ähnelt in seinem äußerlichen Erscheinungsbild sehr stark dem heimischen Edelkrebis. Wie der Edelkrebis hat er zwei Augenleisten und eine typische Einbuchtung am unteren Scherengelenk.

Er kann bis zu 20 cm lang werden (gemessen vom Rostrum bis Uropoden). Die Männchen sind meist etwas größer als die Weibchen und haben im Vergleich größere Scheren. Die Färbung der Tiere ist variabel und kann von rot über braun bis hin zu schwärzlicher Farbe variieren. Dabei sind die Tiere, die sich länger nicht mehr gehäutet haben, meist am dunkelsten. Die Unterseite der

Scheren ist wie beim Edelkrebs markant rot gefärbt (siehe Abbildung 2). Ein sehr charakteristisches Merkmal für den Signalkrebs ist die glatte Oberfläche der Scheren, die ihn auch deutlich von *Astacus astacus* mit einer durch Dornen besetzten Oberfläche der Scheren unterscheidet. Außerdem besitzt *Astacus astacus* einen Dorn seitlich der Nackenfurche. Ein weiteres Merkmal ist das namensgebende weiße Scherengelenk des Signalkrebs, das jedoch meist nur bei erwachsenen Tieren deutlich sichtbar ist (Abbildung 2).



Abbildung 1: *Pacifastacus lenisculus* am Gewässergrund. Deutlich sichtbar ist das typisch weiße Scherengelenk (Pfeil), Bild: Dipl. Biologe Christoph Dümpelmann



Abbildung 2: Adultes Signalkrebs Männchen (links) und -Weibchen (rechts) mit angehefteten Eiern. Beide Tiere sind sehr dunkel gefärbt, was darauf schließen lässt, dass die letzte Häutung längere Zeit zurück liegt. Beim Männchen sind die roten Scheren-Unterseiten gut zu sehen. Bild: Dipl. Biologe Christoph Dümpelmann

1.2 Biologie der Art

Verbreitung

In seinem Heimatland besiedelt der Signalkrebs eine Vielzahl an Gewässertypen. Er ist in kleinen Bächen, großen Flüssen und auch in stehenden Gewässern zuhause. *Pacifastacus leniusculus* ist tolerant gegenüber Salzeinfluss -bis zu 2,1 % Salinität (Holdich et al. 1997)- und verfügt über eine gute Anpassung an gegebene Temperaturen. In seiner Heimat ist er dadurch entlang der Westküste von Kanada bis nach Kalifornien verbreitet. Auch in Europa ist der Signalkrebs sowohl im Inland als auch an den Küsten zu finden und hat sich sogar bis in die Skandinavischen Länder im Norden und im Süden bis nach Spanien verbreitet (Heinimaa & Pursiainen 2008, Kouba et al. 2014), obwohl er verhältnismäßig kühle und durchströmte Gewässer bevorzugt (HMUKLV und Hessen Forst 2014).

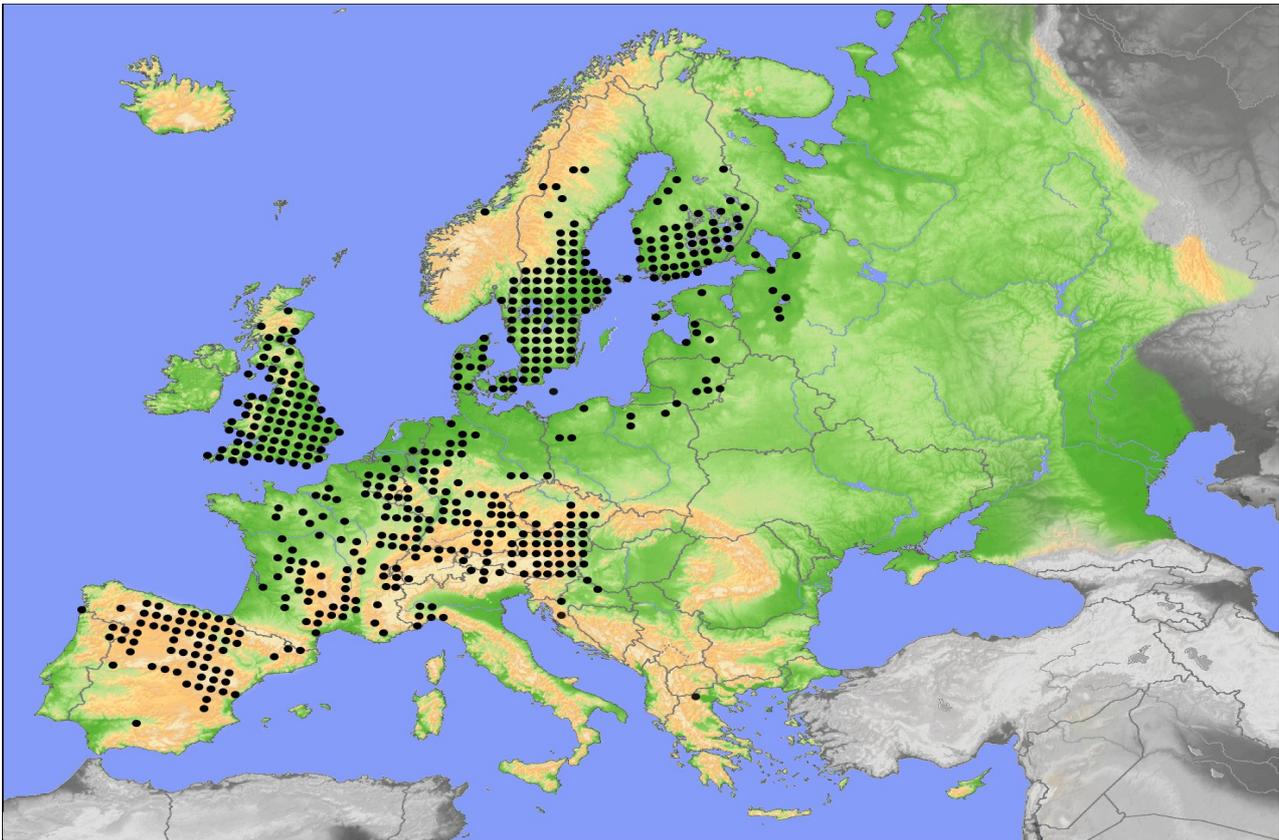


Abbildung 3: (Aus Kuoba et al. 2014) Verbreitungskarte von *Pacifastacus leniusculus* innerhalb Europas. Schwarze Punkte stehen für das Vorkommen in einem Raster von 50 km x 50 km

Jedoch sind der Verbreitung von *Pacifastacus leniusculus* auch natürliche Grenzen gesetzt. Eine erfolgreiche Etablierung ist abhängig vom Erfolg der Reproduktion, welche maßgebend von maximalen und minimalen Temperaturwerten vor Ort abhängig ist. So können beispielsweise Frostereignisse im Winter die Eier der Weibchen direkt zerstören. Durch anhaltende niedrige Temperaturen über einen besonders langen Zeitraum kann der Reproduktionszyklus negativ beeinflusst werden, da durch die resultierenden kürzeren Wärmeperioden die Jungtiere nicht schnell genug wachsen können, um den nächsten Winter zu überleben. (Heinimaa & Pursiainen 2008).

In Hessen ist der Signalkrebs die am weitesten verbreitete Krebsart in Fließ- und Stehgewässern (HMUKLV und Hessenforst 2014). Dabei stimmen die gemeldeten Signalkrebs Populationen überein mit den Stellen, an denen Untersuchungen durchgeführt wurden (Gimpel & Hugo 2008). Die Art wird auch heute noch durch das Verwecheln mit heimischen Krebsarten mit dem Handel nach Deutschland eingeführt und somit aktiv verbreitet. Durch die Verwechslungsgefahr mit *Astacus astacus* kommt es immer wieder zu Fehlbestimmungen im Gelände, wodurch vermeintliche Edelkrebse in Wahrheit Signalkrebse sind.

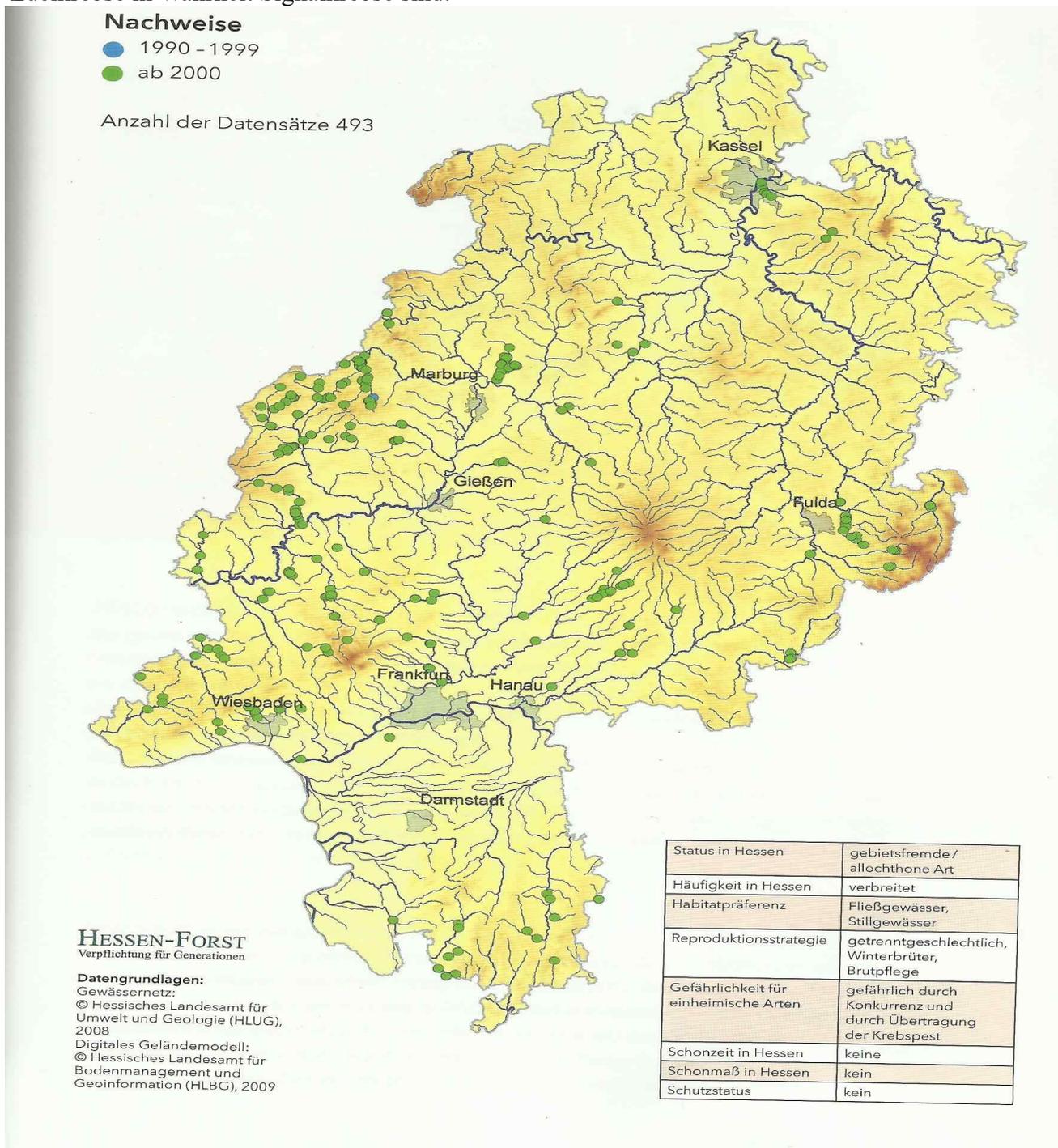


Abbildung 4: (Aus: Atlas der Fische Hessens, HessenForst FENA (2014)) Verbreitung des Signalkrebs innerhalb Hessens. Grüne Punkte stehen für Probestellen an denen der Signalkrebs nachgewiesen wurde

Nahrungspräferenz

Der Signalkrebs ernährt sich omnivor und verfügt somit über ein weites Spektrum an möglicher Nahrung. Dabei verzehrt er über Detritus, Algen und kleine Insekten bis hin zu Fisch und Krebsfleisch (Guan & Wiles 1998).

Die Art der Nahrung unterscheidet sich von der Verfügbarkeit, ist von den Jahreszeiten abhängig und kann sich während der Ontogenese verändern (Guan & Wiles 1998). Zum Beispiel wird Fisch vermehrt von großen Tieren im Sommer und Herbst verzehrt und Insekten hingegen (Coleoptera) von jüngeren Tieren hauptsächlich im Frühling, wobei Detritus als einer der Hauptnahrungsquellen für *Pacifastacus lenisuculus* in allen Lebensstadien aufgenommen wird (Bondar et al. 2005). Zusätzlich nutzen Signalkrebse das Nahrungsangebot in der littoralen und profundalen Zone eines Gewässers, wobei sie diese beiden Gewässerschichten miteinander verbinden (Ruokonen et al. 2012).

Auch Kannibalismus ist keine Seltenheit, nimmt mit Größe der Tiere zu und tritt vermehrt in Sommer und Herbst auf (Guan & Wiles 1998).

Durch sein breites Nahrungsspektrum ist der Signalkrebs in der Lage Einfluss auf eine Vielzahl von Organismen in einem Gewässer zu nehmen. Elser et al. (1994) beschreiben eine starke Dezimierung von Laichkraut bei Anwesenheit von *Pacifastacus lenisuculus*. Auch negative Effekte auf Gastropoda, Ephemeroptera und Trichoptera werden beschrieben (Ruokonen et al. 2014, Mathers et al. 2016).

Des Weiteren beschreiben mehrere Autoren, dass *Pacifastacus lenisuculus* selbst bei Temperaturen von 4 bis 6 °C noch Nahrung aufnehmen (Bubb et al. 2002, Guan & Wiles 1998) und somit beispielsweise im Vergleich zu *Astacus astacus* fast keine Winterpause in der Nahrungsaufnahme haben.

Reproduktion und Wachstum

Der Signalkrebs ist ein klassischer r-Strategie mit einer hohen Reproduktionsrate bei angemessenen Umweltbedingungen. Die Paarungszeit der Signalkrebse beginnt im Herbst mit Absinken der Temperaturen (Abrahamsson & Goldmann 1970). Bis zum Schlupf der Jungtiere im Frühling, trägt das Krebsweibchen die Eier angeheftet unter ihrem Abdomen mit sich. Die schlüpfenden Jungtiere nennt man im ersten Jahr Ein-Sömmerlinge. Nach dem Schlupf wachsen die Jungtiere rapide. Dies geschieht durch die Häutung, da ein Wachstum aufgrund des Exoskeletts sonst nicht möglich wäre. Die gemessene Länge von Flusskrebsen wird im Allgemeinen durch die Totallänge oder die Carapaxlänge angegeben. Die Totallänge wird von Rostrum bis Uropoden des Krebses gemessen. Die Carapaxlänge beschreibt hingegen nur die Länge des Rückenschildes, welches von Kopf bis zum

ersten Abdominalsegment reicht (Cephalothorax). Die Länge des Carapax (CP) entspricht dabei ungefähr der Hälfte der Totallänge (TL).

Bedingt durch verschiedene Umweltbedingungen und Qualität von Habitaten ist die Wachstumsrate von *Pacifastacus leniusculus* an verschiedenen Standorten unterschiedlich (Capurro et al. 2015).

Abrahamsson (1971) berichtet von Ein-Sömmerlingen mit einer Größe von 40 mm Totallänge in einem schwedischen See (beide Geschlechter). Im zweiten Sommer erreichten die männlichen Tiere eine Durchschnittsgröße von 82 mm und die Weibchen 79 mm TL. In einem finnischen See erreichten die Ein-Sömmerlinge nur eine Größe von 30,3 mm TL (Kirjavainen & Westmann 1999).

Die Größe der Tiere im jeweiligen Jahr wird durch die Anzahl der Häutungen und die Zunahme in der Länge pro Häutung bestimmt. Dabei gilt im Allgemeinen, dass Populationen in wärmeren Gebieten durch längere Wärmeperioden schneller wachsen können im Vergleich zu Populationen, die sich am unteren Temperatur-Limit befinden. Die Häutung der Tiere findet laut Guan & Wiles (1996) zwischen Mai und September sowie laut Zhang Guan (1999) zwischen April und Oktober statt.

Die durchschnittliche Wachstumsrate von *Pacifastacus leniusculus* ist auch abhängig von der Größe der jeweiligen Tiere. Bis zur Geschlechtsreife häutet sich der Signalkrebs mehrere Male im Jahr, danach meist nur einmal im Jahr. Dadurch sinkt der relative Zuwachs an Gewicht und Größe mit dem Alter der Tiere (Guan & Wiles 1996).

Zhang Guan (1999) stellten bei geschlechtsreifen Männchen über 55 mm Carapaxlänge, und Weibchen ab 45 mm CP nur eine Häutung pro Jahr fest. Abrahamsson (1971) stellte zwei Häutungen pro Jahr bei adulten Tieren fest (>70 mm TL).

Guan & Wiles (1996) berichten von drei Häutungen bei Tieren 22 bis 30 mm CP und 1-2 Häutungen bei Signalkrebsen von 31 mm bis 46,5 mm Carapaxlänge (CP).

Dabei wachsen die Männchen im Vergleich zu den Weibchen schneller, da sie sich häufiger häuten und mehr an Länge pro Häutung zulegen. Der Jahreszuwachs bei einer Carapaxlänge von 36,70 mm beträgt in einem Fluss in Großbritannien bei den Männchen 5,1 mm bis 11,7 mm und bei den Weibchen 3,4 mm bis 8,4 mm (Zhang Guan 1999).

Reproduzierende Weibchen können sich erst nach der Freilassung der Brut häuten. Dadurch häuten sie sich erst später im Jahr und so meist auch nur einmal pro Jahr (Guan & Wiles 1996, Zhang Guan 1999).

Aufgrund der unterschiedlichen Wachstumsraten erreicht der Signalkrebs die Geschlechtsreife in unterschiedlichen Altersstadien. Einige Autoren berichten vom Erreichen der Geschlechtsreife im dritten Jahr bei einer CP von 40,3 mm der Weibchen und 47,7 mm der Männchen (Capurro et al. 2015), sowie beider Geschlechter von 36 mm bis 38 mm (Guan & Wiles 1996) und 39 mm CP

(Zhang Guan 1999).

Allerdings ist es nicht ungewöhnlich, dass *Pacifastacus leniusculus* bereits im Alter von 2 Jahren geschlechtsreif wird (Guan & Wiles 1996). In extremen Fällen kann er sogar schon im Jahr des Schlupfes die Geschlechtsreife erreichen (Kirjavainen & Westmann 1999).

Die Anzahl der Eier der reproduzierenden Weibchen nimmt mit der Größe der Weibchen zu (Abrahamsson 1971). Im Durchschnitt tragen die Weibchen 150 bis 300 Eier (Pöckl 1998).

In einem polnischen See wird von bis zu 724 Eiern bei einem Weibchen von 120 mm TL berichtet (Chybowski 2013).

Für ein erfolgreiches Managementprogramm für Flusskrebse ist das Wissen über die Fekundität der Weibchen in einem jeweiligen Gewässer unabdingbar (Abercrombie et al.1992).

Beachten sollte man dabei, dass die Anzahl der brütenden Weibchen nicht gleich der Anzahl der potentiell reproduktionsfähigen Weibchen ist (Westmann & Savolainen 1995).

Habitat: Substrat

Anhand des großen Verbreitungsgebiets von *Pacifastacus leniusculus* in ganz Europa und seiner Fähigkeit sich schnell weiter auszubreiten, ist es von Bedeutung festzustellen, welches Habitat vom Signalkrebs bevorzugt wird. Dadurch können rechtzeitige Maßnahmen getroffen werden, um unbesiedelte Habitate zu schützen. Auch kann das Wissen über das bevorzugte Habitat von Signalkrebsen helfen, effektiv Tiere aus einem bereits besiedelten Gewässer zu entnehmen.

Je nach Gewässer nutzt der Signalkrebs die gegebenen Bedingungen und versteckt sich beispielsweise tagsüber in oder unter verschiedenen Schutzmöglichkeiten. Je nach Verfügbarkeit können diese vorhandene Vegetation, lose Blätter, Steine verschiedener Größen oder gegrabene Höhlen sein (Guan 1994).

Dabei werden bestimmte Schutzmöglichkeit gegenüber anderen tendenziell bevorzugt, was sich in höheren Dichten von Signalkrebspopulationen an präferierten Standorten widerspiegelt (Abrahamsson & Goldamm 1970, Wooster et al. 2012).

Die Wahl des Standorts ist neben den Schutzmöglichkeiten vor Ort allerdings auch abhängig von anderen Faktoren, wie Nahrungsverfügbarkeit (Produktivität), Prädation durch andere Arten (Almeida et al. 2012), Kannibalismus und auch der Populationsdynamik.

Abrahamsson und Goldmann beschrieben (1970) mit den Ersten die Abhängigkeit des Standorts zur Dichte der Signalkrebse in einem See (Lake Tahoe, Kalifornien). Sie stellten fest, dass die Anzahl der gefangenen Signalkrebse in produktiveren Bereichen wie beispielsweise den Einläufen von nährstoffreichen Flüssen in den See fast doppelt so hoch war als in unproduktiveren Bereichen. Besonders in Bereichen mit viel Periphyton ist die Signalkrebsdichte erhöht, da der Bewuchs von

den Signalkrebsen als Nahrung genutzt wird. Besondere Attraktivität wird Standorten zugesprochen, die viel Struktur aufweisen, wie umgefallene Bäume und verschieden große Steine am Gewässergrund (Kirjavainen & Westman 1995).

Bei genauerer Betrachtung wird jedoch klar, dass das Substrat nicht nur Einfluss auf die Populationsdichte der Tiere im jeweiligen Bereich hat, sondern dass der Signalkrebs je nach Alter und Geschlecht verschiedene Substrate bevorzugt.

In der Arbeit von Abrahamsson und Goldmann (1970) konnte weiterhin erfasst werden, dass sich mehr Tiere in Bereichen mit Deckungsmöglichkeiten (hier steiniger Untergrund) aufhielten als in offenen Flächen und diese durch wenige, aber größere Tiere besiedelt wurden.

Elser et al. (1994) fanden keinen Effekt in der Größe der Tiere auf die Wahl des Standortes im Allgemeinen, aber einen Einfluss des Größenverhältnisses zu dem Geschlecht, wobei Männchen auf Untergrund mit Sediment und Vegetation größer waren als im Vergleich zu Männchen in steinigem Bereichen und im Gegenzug weibliche Tiere größer auf Sediment im Vergleich zu steinigem Untergrund. Diese Untersuchungen wurden am Castle Lake in Kalifornien durchgeführt.

Ähnliche Ergebnisse zeigten sich in einem Flussbett, in dem schlammige Standorte von großen Tieren bevorzugt wurden und kiesige Standorte hauptsächlich von kleineren Tieren (Wutz & Geist 2013).

Jedoch gibt es auch andere Beobachtungen. Flint (1977) beschreibt ebenso, dass sich die großen Signalkrebse im Lake Tahoe hauptsächlich in Bereichen mit großen Steinen aufhalten um deren Schutzmöglichkeit zu nutzen. Auch in der Arbeit von Guan & Wiles (1996) wurden vermehrt Signalkrebse auf Flächen mit möglichst viel Gestein (hier Geröll) gefunden.

In der Arbeit von Flint (1977) wird zudem aufgezeigt, dass die Wahl des Standorts auch von der intraspezifischen Konkurrenz um Nahrung und passende Schutzmöglichkeiten vor Ort abhängig sein kann.

Dabei steigt das Aggressionslevel von *Pacifastacus leniusculus* gegenüber den Artgenossen mit ansteigendem Konkurrenzdruck in Bereichen mit hoher Individuendichte (Hudina et al. 2015).

In einem Laborversuch von Ranta & Lindström (1993) wurde gezeigt, dass besonders schwere Tiere eine erhöhte Chance haben, einen geeigneten Unterschlupf zu finden und diesen gegenüber seinen leichteren Artgenossen zu verteidigen.

Außerdem gibt es Untersuchungen, dass Männchen einen Vorteil im Verteidigen eines Verstecks gegenüber Weibchen haben, wenn diese gleich groß sind (Nakate & Goshima 2003).

Aufgrund der Gefahr die von großen Männchen ausgeht, meiden Eier tragende Weibchen größere Männchen und wählen so andere Standorte (Almeida et al. 2012). Bei fehlender Schutzmöglichkeit für Jungtiere an einem Standort, sind besonders diese durch adulte Männchen gefährdet (Olsson &

Nyström 2009).

Habitat: Tiefe

Neben des vorhandenen Substrates des Gewässers, hat auch die Gewässertiefe einen Einfluss auf Standort-Präferenzen und somit der Populationsdichte von Signalkrebsen im Gewässer (Abrahamsson & Goldmann 1970). So zeigte sich bei Untersuchungen im Lake Tahoe, dass sich die höchste Populationsdichte der Signalkrebse in einer Gewässertiefe von 10 bis 20 Metern aufhielt, dabei waren über 90 % der Tiere in einer Gewässertiefe von 0 bis 40 Metern zu finden, obwohl der See im Mittel 313 Meter tief ist.

Der entscheidende Faktor zum Aufenthalt der Tiere ist durch die Temperatur des Wassers an dem jeweiligen Standort gegeben. In einem Versuch von Abrahamsson und Goldmann (1970) wurde gezeigt, dass befruchtete Eier bei einer Durchschnittstemperatur von 6,8 ° C nicht geschlüpft sind. Dies bedeutet, dass sich Eier tragende Weibchen zum erfolgreichen Schlupf der Jungtiere in einer bestimmten Tiefe des Sees mit entsprechenden Temperaturen aufhalten müssen.

Flint (1975) beschrieb, dass *Pacifastacus leniusculus* mit den Jahreszeiten und somit der Temperatur vertikal im Gewässer wandert. Ein entscheidender Faktor hierbei ist die abnehmende Aktivität der Flusskrebse mit sinkender Wassertemperatur (Johnson et al. 2013).

Allerdings haben auch Konkurrenz (Clark et al. 2013), Nahrungsverfügbarkeit (Flinders & Magoulick 2007) und abiotische Faktoren, wie Wellengang und starke Sonnenstrahlung im Uferbereich, Einfluss auf den Aufenthalt der Tiere in der Gewässertiefe (Abrahamsson und Goldman 1970).

Außerdem kann das Geschlechterverhältnis in verschiedenen Gewässertiefen variieren. Wooster et al. (2012) wiesen eine positive Korrelation zwischen einjährigen Männchen mit zunehmender Tiefe des Gewässers nach.

Auch zeigt sich in einigen Untersuchungen, dass adulte Flusskrebse in Flüssen tiefe Pools bevorzugen, wobei sich junge Flusskrebse vermehrt in flachen Bereichen aufhalten (Johnson et al. 2013, Clark et al. 2013).

Allgemein lässt sich also zusammenfassen, dass die Wahl des Standorts von *Pacifastacus leniusculus* durch ein Wechselspiel verschiedener Faktoren beeinflusst wird. Dabei können Regelmäßigkeiten zur Bevorzugung von Standorten auf manche Gewässer zutreffen, auf andere jedoch nicht. Daher ist eine Übertragung solcher Ergebnisse auf ein anderes Gewässer immer mit Bedacht zu behandeln, besonders beim Vergleich zweier Gewässer-Typen, wie einem natürlichen See zu einem Flussbett.

1.3 Fragestellung

Aufgrund der oben beschriebenen Probleme, die von invasiven Flusskrebsen ausgehen, sollen in dieser Arbeit an *Pacifastacus leniusculus* zwei Hypothesen behandelt werden.

Durch die beiden Thesen sollen Rückschlüsse gewonnen werden, ob es möglich ist eine Flusskrebs-Population am Beispiel des Signalkrebs in einem isolierten Gewässer erfolgreich und nachwirkend zu dezimieren.

Die erste Hypothese soll helfen, eine Präferenz zur Wahl der Standorte von *Pacifastacus leniusculus* zu erhalten, um gezieltes Eingreifen zur Bekämpfung von Flusskrebsen zu ermöglichen.

Die Hypothese lautet:

1. Das Habitat hat Einfluss auf die Populationsdichte, die Größe und das Geschlechterverhältnis von *Pacifastacus leniusculus*

Das Gewässer, in dem die Untersuchungen durchgeführt werden, ist ein ehemaliger Diabas-Steinbruch im Landkreis Marburg- Biedenkopf in der Nähe von Bottenhorn.

Aufgrund der isolierten Lage und der fehlenden Prädation, durch beispielsweise Fische, nimmt das Gewässer eine besondere Stellung ein. Diese Bedingungen erlauben einen Rückschluss auf die Standortwahl ohne Beeinflussung durch interspezifische Konkurrenz oder Räuber-Druck.

Zugleich ist der Gewässergrund, trotz der geringen Größe, relativ divers. Die Substrate unterscheiden sich von Faulschlamm über kiesige Sedimente bis hin zu großen Blocksteinen. Außerdem sind Bereiche mit Rohrkolben und Wasserpest bekannt.

Aufgrund dieser Variation von Standorten können Untersuchungen zur Dichte der Signalkrebse im Verhältnis zum Alter und des Geschlechts an unterschiedlichen Standorten durchgeführt werden.

Des Weiteren besteht die Möglichkeit, Effekte der Tiefe des Gewässers im jahreszeitlichen Verlauf auf die Verteilung der Tiere zu ermitteln, da der Grund des Sees bis zu 11 Meter tief ist. Diese Aufnahmen sollen zeigen, wann sich die Tiere in welchen Gewässertiefen aufhalten und ob ein Effekt bezüglich der Größe und des Geschlechterverhältnisses von *Pacifastacus leniusculus* zur Wassertiefe vorhanden ist.

Dadurch können Kenntnisse gewonnen werden um beispielsweise zur höchsten Aktivitätszeit der Tiere selektiv geschlechtsreife Flusskrebse zu fangen und somit die Reproduktionsfähigkeit der Population gezielt zu verringern.

Eine zweite Hypothese soll die Effektivität der Entnahme von Flusskrebse durch Stellen von Reusen beantworten, da dies eine gängige Methode zum Fang von Flusskrebse darstellt (Freeman et al. 2010).

Die Hypothese lautet:

- 2. Ein aktives Fangen von Signalkrebse durch Stellen von Reusen führt zu einer Veränderung der Populationsdynamik. Dabei werden hauptsächlich große und konkurrenzstärkere Signalkrebse gefangen, was aufgrund von verringerter Konkurrenzsituation in einer erhöhten Wachstumsrate beim Rest der Population resultiert.**

Durch ähnliche Untersuchungen an Signalkrebse konnte bereits eine Bevorzugung im Fang von großen Tieren durch ein manuelles Stellen von Reusen festgestellt werden (Westmann et al. 1999), sowie die dadurch entstandenen erhöhten Wachstumsraten der verbleibenden Jungtiere in der Population (Moorhouse & Macdonald 2011). Durch den resultierenden geringeren Konkurrenzdruck bei Entnahme von großen, konkurrenzstärkeren Tieren, können konkurrenzschwache Jungtiere einen besseren Zugang zur Nahrung erhalten (Herberholz et al. 2007). Daher ist es von besonderer Bedeutung diesen Zusammenhang zu überprüfen, um letztendlich Aussagen darüber treffen zu können, ob ein effektiver Fang von Signalkrebse mit Reusen überhaupt möglich ist.

Das zu untersuchende Gewässer erlaubt aufgrund der oben beschriebenen isolierten Lage und fehlenden Prädation auch hier Rückschlüsse ohne störende Einflüsse auf die Population. Zusätzlich können keine Signalkrebse aus umliegenden Gewässern in das zu untersuchende Gewässer eindringen.

Da bereits seit dem 31.08.2014 im zweiwöchentlichen Rhythmus kontrolliert Signalkrebse - durch Stellen von Reusen - aus dem Gewässer entnommen wurden, ist es möglich einen Effekt auf die Populationsdynamik durch eine Entnahme der Tiere über einen mehr als zweijährigen Zeitraum zu erhalten.

2. Material und Methoden

Versuchsgewässer

Das Gewässer in dem die Reusen gestellt wurden, ist ein ehemaliger Diabas-Steinbruch, der im Jahre 1970 geflutet wurde. Heute ist das Gewässer selbst und das Gebiet um das Gewässer durch den NABU gepachtet. Das Gewässer hat eine Gesamtgröße von ca. 4700m²- berechnet durch Luftbilddaufnahmen mittels einer Drohne.

Aufgrund des teilweise sehr steilen Uferbereiches sind nur ca. 50 % des Gewässers begehbar (siehe Abbildung 5). Große Teile des östlichen Uferbereichs sind von bis zu 2 Meter großen Blocksteinen gesäumt. Außerdem befindet sich im östlichen Bereich des Gewässers eine Insel bestehend aus Blocksteinen. Der nördliche Uferbereich ist durch feines bis kieselsteingroßes Sediment geprägt. Im westlichen Teil finden sich wieder große Blocksteine.

Die tiefste gemessene Stelle (mit Hilfe eines Hand-Sonar) des Gewässers beträgt 10,50 Meter. Eine grobe Tiefenkarte des Gewässers ist in Abbildung 5 ersichtlich. Aufgrund der besonderen Biologie des Gewässers, wird ein nahezu ungestörtes Versuchsumfeld geboten. Durch die Lage als ehemaliger Steinbruch ist das Gewässer mit keinem Fließgewässer verbunden. Es befinden sich keine Prädatoren im Wasser, die den Signalkrebsbestand dezimieren können. Lediglich vereinzelte Prädation durch Vögel wurde beobachtet. Dadurch wird ein fast isoliertes Versuchsumfeld geboten.

Das Nahrungsangebot im Gewässer ist aufgrund der fehlenden Fischarten und spärlichen Wasservegetation beschränkt. Daher kann man ableiten, dass sich die Signalkrebse in diesem Gewässer hauptsächlich von Makrozoobenthos und Vegetationsresten ernähren. Zusätzlich sind die vielen Blocksteine im flachen Uferbereich von Periphyton überzogen, was ebenso als Nahrungsquelle für Flusskrebse dient (siehe Abbildung 10 im Anhang).

Im Gewässer existieren neben Moderlieschen (*Leucaspis delineatus*) als einzige Fischart nur Amphibien, besonders hier zu nennen sind die Erdkröte (*Bufo bufo*) und Geburtshelferkröte (*Alytes obstetricans*).

Außer dem Signalkrebs wurden auch noch vereinzelt Edelkrebse (*Astacus astacus*) durch das Stellen der Reusen gefangen. Im Jahr 2015 wurden 12 Edelkrebse gefangen. Darunter befand sich kein trächtiges Weibchen, obwohl es sich um adulte Tiere handelte. Im Jahr 2016 wurden zusätzlich erstmals junge Edelkrebse (0+ oder 1+ Tiere) gefangen. Daraus kann geschlossen werden, dass sich die Edelkrebse reproduzieren trotz der geringen Populationsgröße.

Das Vorhandensein der Krebspest kann durch die Anwesenheit des Edelkrebse in diesem Gewässer

ausgeschlossen werden.

Die Flora um den Steinbruch ist hauptsächlich von jungen Birken und kleinen Fichten geprägt.

In den flachen Zonen des Gewässers wächst Rohrkolben (*Typha spec.*) und an einer Stelle Wasserpest (*Elodea spec.*).



Abbildung 5: Darstellung der begehbaren Bereiche (bis zur roten Linie) des Versuchsgewässers. In diesem Bereich wurden die Reusen vom Uferbereich aus ohne Hilfe eines Bootes gestellt. Die grünen Zahlen zeigen die gemessene Tiefe an der jeweiligen Stelle in Meter an. Die Daten der Tiefenmessung in dieser Abbildung wurden am 18.02.2015 erhoben und stehen exemplarisch für die Struktur des Gewässers.

Veränderte Karte. Grundlage ist eine Luftbildaufnahme mittels Drohne.

Bild: Dipl. Biologe Christoph Dümpelmann

Zeitlicher Ablauf

Seit dem 31.08.2014 werden im Intervall von zwei Wochen Reusen in das Gewässer gestellt um Signalkrebse zu fangen. Im Winter 2014/2015 gab es eine Pause des Stellens von Reusen vom 01.12.2014 (letztes Aufnahmedatum in 2014) bis zum 25.04.2015 (erstes Aufnahmedatum in 2015). Bis zum 18. Fangtag wurden die Reusen ausschließlich durch Herrn Christoph Dümpelmann gestellt. Da bis zu diesem Zeitpunkt noch nicht bekannt war, dass die Daten für die vorliegende Arbeit verwendet werden sollen, sind die Datenaufnahmen vor dem 18. Fangtag teilweise für die Auswertungen dieser Arbeit nicht nutzbar gewesen.

Aufgrund von Wetterbedingungen oder zeitlichen Umständen kam es bruchstückhaft zu Verschiebungen oder Ausfällen der Datenaufnahme. Daher beträgt der Abstand zwischen den Aufnahmen nicht immer exakt zwei Wochen.

Die Aufnahme der Daten wurde nach der Winterpause in 2014/2015 im zweiwöchentlichen Intervall bis zum 30.12.2016 durchgeführt. In Tabelle 1 sind alle Aufnahmedaten ersichtlich.

Fangdatum	n	♂♂	♀♀	CPUE	Reusen	Trächtige Weibchen	Temperatur in °c
1. Fang 31.08.2014	338	192	146	16,9	20	0	18
2. Fang 08.09.2014	188	89	99	18,8	10	0	18
3. Fang 21.09.2014	197	118	79	19,7	10	0	18
4. Fang 05.10.2014	397	184	213	20,9	19	0	15
5. Fang 20.10.2014	126	77	49	12,6	10	0	14
6. Fang 02.11.2014	300	192	108	10,7	28	16	12
7. Fang 16.11.2014	255	121	134	8,8	29	14	10
8. Fang 01.12.2014	132	85	47	4,9	27	2	6
Winterpause							
9. Fang 25.04.2015	254	141	113	8,5	30	4	12
10. Fang 09.05.2015	283	154	129	9,8	29	5	14
11. Fang 25.05.2015	494	292	202	16,5	30	2	15
12. Fang 10.06.2015	803	399	404	27,7	29	0	17
13. Fang 22.06.2015	704	403	301	35,2	20	0	16
14. Fang 08.07.2015	517	263	254	17,2	30	0	20
15. Fang 24.07.2015	989	509	480	33,0	30	0	20
16. Fang 29.07.2015	583	300	283	58,3	10	0	18
17. Fang 21.08.2015	438	201	237	43,8	10	0	18
18. Fang 06.09.2015	400	203	197	20,0	20	0	16
19. Fang 02.10.2015	880	473	417	29,3	30	0	13
20. Fang 22.10.2015	554	274	280	27,7	20	1	10
21. Fang 04.11.2015	313	170	143	31,3	10	0	8
22. Fang 20.11.2015	480	272	208	24,0	20	5	8
23. Fang 02.12.2015	317	162	155	15,9	20	1	5
24. Fang 17.12.2015	160	77	83	8,0	20	1	5
25. Fang 29.12.2015	105	54	51	5,3	20	1	4
26. Fang 13.01.2016	133	68	65	6,7	20	1	2,5
27. Fang 04.02.2016	97	59	38	13,9	7	3	3,5
28. Fang 18.02.2016	23	13	10	3,3	7	3	0
29. Fang 11.03.2016	86	46	40	4,3	20	1	3,5
30. Fang 25.03.2016	65	41	24	3,3	20	0	5
31. Fang 07.04.2016	159	95	64	8,0	20	3	8
32. Fang 21.04.2016	210	116	94	10,5	20	2	9,5
33. Fang 05.05.2016	148	82	66	7,4	20	3	10,5
34. Fang 19.05.2016	247	156	91	30,9	8	0	12
35. Fang 02.06.2016	979	555	424	51,5	19	0	16,2
36. Fang 15.06.2016	632	305	327	48,6	13	0	18
37. Fang 29.06.2016	1312	735	577	65,6	20	0	19,3
38. Fang 15.07.2016	1197	548	649	63	19	0	19
39. Fang 28.07.2016	482	265	217	32,1	15	0	21
40. Fang 12.08.2016	614	317	297	61,4	10	0	17,7
41. Fang 26.08.2016	966	411	555	48,3	20	0	19,7
42. Fang 08.09.2016	893	480	413	44,7	20	0	18,6
43. Fang 21.09.2016	1006	550	465	59,2	17	0	18
44. Fang 08.10.2016	861	391	470	43,1	20	0	13,3
45. Fang 22.10.2016	279	137	142	27,9	10	0	10
46. Fang 03.11.2016	307	175	132	15,4	20	0	8,3
47. Fang 16.11.2016	75	35	40	3,9	19	0	5,9
48. Fang 02.12.2016	62	35	27	3,1	20	0	4,3
49. Fang 16.12.2016	34	16	18	1,7	20	0	4
50. Fang 30.12.2016	11	7	4	1,1	10	3	3

Tabelle 1: Übersicht der Datenaufnahmen mit Gesamtanzahl der jeweilig gefangenen Tiere (n) im Uferbereich mit Geschlechterverteilung (♂♂, ♀♀), CPUE (Catch Per Unit Effort), Anzahl der eingesetzten Reusen, Anzahl der gefangenen Weibchen, die Eier mit sich trugen und der Temperatur, die im Uferbereich des jeweiligen Fangtages gemessen wurde.

Fang der Tiere

Für die Versuche wurden alle Tiere mit standardisierten Reusen des Typs Pirat gefangen (Abbildung 7). Die Reuse hat eine Gesamtlänge von ca. 70 cm und ist ca. 30 cm hoch und breit. An beiden Seiten ist ein trichterförmiger Eingang mit einem Durchmesser von 10 cm x 5 cm vorhanden, durch den die Tiere in die Reuse gelangen. Die Maschenweite der Reusen beträgt 1 cm x 3,5 cm. Reusen solcher Art stellen eine gängige Methode zum Fang von Flusskrebsen dar (Freeman et al 2010). Zum Anlocken der Tiere wurden tote Fische als Köder verwendet. Zusätzlich wurde im Jahr 2014 teilweise Katzenfutter als Köder verwendet, um eine Präferenz der Tiere gegenüber verschiedenen Ködern festzustellen (siehe Abbildung 6).

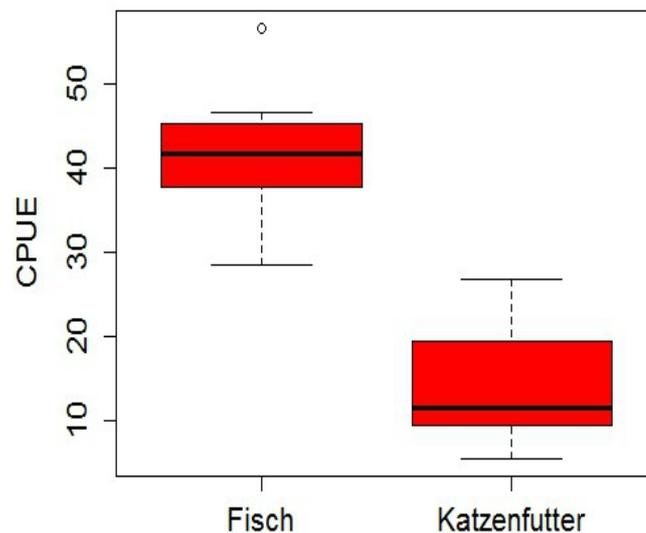


Abbildung 6: Attraktivität des Köders zwischen Fisch und Katzenfutter. CPUE (catch per unit effort) gibt die durchschnittlich gefangenen Tiere pro Reuse an. T-test, $p = < 0.05$
Boxplotdiagramm: Fisch -> Unteres Quartil: 37,7 ; Oberes Quartil: 45,2 ; Median: 41,6
Katzenfutter -> Unteres Quartil: 9,5 ; Oberes Quartil: 19,5 ; Median: 11,4

Da Fisch im Vergleich zu Katzenfutter eine signifikant deutlich höhere Attraktivität als Köder aufweist, wurde ab dem 20.11.2015 ausschließlich Fisch als Köder verwendet. Die verwendeten Fische waren hauptsächlich heimische Arten wie Rapfen, Brachsen, Güster, Rotauge, Döbel, aber auch exotische Arten wie Goldfisch und Regenbogenforelle. Die Köderfische wurden per Hand mit einer Angel gefangen oder stammen aus Fängen von Gewässeruntersuchungen mit Kiemennetzen. Die Fische wurden vor der Verwendung als Köder tiefgefroren um das Verschleppen von Krankheiten (insbesondere Krebspest) zu verhindern.

Die Reusen wurden jeweils am späten Nachmittag oder frühen Abend, abhängig von der Tageslänge, in das Gewässer gestellt. Am darauf folgenden Tag wurden die Reusen um spätestens 11.00 Uhr aus dem Wasser geholt.

Die Anzahl der verwendeten Reusen variierte von Fangtag zu Fangtag. Die genaue Anzahl der jeweils verwendeten Reusen ist in Tabelle 1 dargestellt. Allgemein wurden in den wärmeren Monaten mehr Reusen gestellt als in den Wintermonaten, da die Aktivität der Tiere in den Wintermonaten eingeschränkt ist.

An dem Tag, an dem die Reusen eingeholt wurden, wurde mit Hilfe eines digitalen oder analogen Thermometers die Wassertemperatur im Uferbereich gemessen.



Abbildung 7: Verwendete Reusen des Typs „Pirat“ zum Fang der Tiere im Ufer- und Tiefenbereich des Gewässers. Um die Reusen wieder einholen zu können, wurden diese mit Schnüren am Ufer befestigt oder an Schwimmkörpern.

Fang der Tiere – Tiefenbereich

Durch die Struktur des Uferbereiches kann nur ein Teil des Gewässers betreten werden, um die Reusen zu stellen. Der begehbare Teil ist in Abbildung 9 zu erkennen.

Um Reusen außerhalb des begehbaren Uferbereiches zu stellen, wurde ein Pontonboot ins Wasser gelassen (Abbildung 27 im Anhang). Dadurch ist es möglich Datenaufnahmen in den tieferen Bereichen des Gewässers durchzuführen. An jeder Stelle, wo eine Reuse in die Tiefen gestellt

wurde, ist mit Hilfe eines Hand-Sonars (Hondex PS-7, LCD Digital Sounder) die Tiefe des Gewässergrunds gemessen worden. Je nach Aufnahmedatum variierte die verwendete Anzahl der Reusen im Gewässer. Die genaue Anzahl der jeweils verwendeten Reusen ist in Tabelle 1 zu sehen. Ab dem 19.05.2016 wurde mit Hilfe eines Thermometers die Wassertemperatur an einer Stelle des Gewässergrunds im Tiefenbereich gemessen. Dazu wurde das Thermometer mit einem verlängerten Kabel hinab gelassen. Der erhöhte elektronische Widerstand, der aufgrund des verlängerten Kabel entsteht, wurde beim Messen der Temperatur berücksichtigt.

Im Jahr 2016 wurden weitere Aufnahmen per Boot durchgeführt. Um einen jahreszeitlichen Verlauf zu erhalten, geschahen diesen Aufnahmen jeweils exemplarisch zu jeder Jahreszeit. Die genauen Aufnahmedaten sind in Tabelle 2 zu sehen.

Datum	n	Reusen	CPUE	Temperatur in °C
34.Fang 19.05.2016	38	13	4,8	7°C [9,7m]
40.Fang 12.08.2016	74	10	7,4	7,9°C [10m]
45.Fang 22.10.2016	302	9	33,5	7,9°C [9,2m]
50.Fang 30.12.2016	88	10	8,8	4°C [9,5]

Tabelle 2: Übersicht der Fangtage in den Tiefenbereichen mit Anzahl der gefangenen Tiere (n), CPUE, Anzahl der eingesetzten Reusen und der gemessenen Temperatur in angegebener Tiefe []

Erhobene Parameter

An jedem Fangtag wurde die Gesamtanzahl der gefangenen Krebse und die Anzahl der eingesetzten Reusen notiert. Außerdem wurde die Temperatur des Gewässers im Uferbereich gemessen, sowie bei den Tiefen-Reusen seit 2016 auch am Gewässergrund.

Bei jedem gefangenen Tier wurde das Geschlecht und die Größe bestimmt. Die Größe der Tiere wurde mit Hilfe eines Maßbandes vom Rostrum bis zur Spitze der Telsons in Millimetern gemessen. Diese Messung steht für die Totallänge der Tiere (TL). Zusätzlich wurden bei 50 männlichen und 50 weiblichen Tieren die Carapaxlänge (CP), von Rostrum bis zum Ende des Cephalothorax, gemessen. Alle CP Längen der Signalkrebse wurden durch die Messung dieser 100 Tiere abgeleitet. Sofern nicht anders gekennzeichnet ist die Länge der Tiere immer in TL angegeben. Das Geschlecht wurde durch das Vorhandensein von Gonopoden (Männchen) an den vorderen beiden Abdomensegmenten oder nicht Vorhandensein (Weibchen) bestimmt.

Gefangene trüchtige Weibchen wurden zusätzlich gewogen (nass und mit Eiern) sowie die Gesamtanzahl der Eier bestimmt.

Die Anzahl der gefangenen Tiere pro Reuse ist einzeln notiert worden, so dass auch Reusen ohne Tiere in die Auswertung mit einbezogen werden können. Die Daten für die Standort- Aufnahmen wurden für jeden Standort separat notiert.

Populationsdichte

Die Erhebung der Daten zur Populationsdichte wurde am 15.06.2016 mittels Handfang durchgeführt. Um die Populationsdichte der Tiere im Gewässer bestimmen zu können, wurden die Bereiche, in denen die Tiere per Hand gefangen wurden, mit Hilfe von Markierungen auf 4 m² festgelegt. Dadurch kann die Dichte der Signalkrebse pro m² bestimmt werden. Durch die Analyse eines Luftbilds (vgl. Abb. 5,9) wurde die Gesamtfläche des Gewässers ermittelt, um die Populationsdichte im Gewässer hochrechnen zu können

Durch Fangdaten in der Literatur kann die Populationsdichte zusätzlich berechnet werden. Dafür wird der Anziehungsradius des Köders auf die Tiere einer Reuse genutzt, um dies auf die Gesamtfläche umzurechnen. Die Daten der Anziehungsradien einer Reuse variierten von 13 m² (Abrahmsson und Goldman 1970) bis zu 30 m² (Flint 1975) und sogar 92 m²-116 m² (Lewis 1997). Aufgrund der erhobenen Daten am 15.06.2016 zur Berechnung der Populationsdichte mit Hilfe des Handfangs, wurde der Anziehungsradius für eine Reuse im Jahr 2016 berechnet.

$$\text{Anziehungsradius je Reuse} = \text{CPUE}^* / \text{Anzahl Signalkrebse pro m}^2$$

* CPUE entspricht hier dem Mittelwert des CPUE aller Fänge in 2016 mit einer Wassertemperatur über 10°C

Mit Hilfe dieser Berechnung kann somit auch die Population für das Jahre 2015 berechnet werden.

Altersstruktur der Population

Über den jeweiligen Gesamtfang der einzelnen Jahre 2014, 2015 und 2016 wurden Alterskohorten erstellt. Hierfür sind die Gesamt-Fänge der Nicht-Wachstumsmonate – Oktober bis April (Guan & Wiles 1996) eines jeden Jahres miteinander verglichen worden.

Um eine möglichst gute Auflösung der Alterskohorten zu erhalten ist es notwendig, nur Daten aus den Monaten zu verwenden, in denen die Signalkrebse sich nicht häuten.

Mit Hilfe des Programms FISAT II (*Verison 1.2.2*) wurden die Alterskohorten dann durch die Methode von Bhattacharya 1967 statistisch aufgetrennt.

Die Alterskohorten wurden für alle drei Jahre für beide Geschlechter erstellt. Dies ist notwendig, da männliche Signalkrebse nach Eintritt in die Geschlechtsreife schneller wachsen als weibliche

Signalkrebse (Abrahamsson 1971, Zhang Guan 1999). So kann für alle drei Jahre eine Kohortenanalyse durchgeführt werden, die für die Jahrgänge der Signalkrebs Population eines jeden Jahres steht. Hier wurden nur Daten des Uferbereiches verwendet.

Wachstumsrate

Zur Bestimmung des Wachstums der Signalkrebse eines jeden Jahres, wurde für jeden Monat, in denen sich die Signalkrebse häuten (Mai-September), eine separate Kohorten-Analyse durchgeführt. Dadurch können die gleichen Kohorten(Jahrgänge) der jeweiligen Monate im Jahresverlauf miteinander verglichen werden, um Größenveränderungen innerhalb einer Kohorte feststellen zu können. Durch den Vergleich dieser Größenwerte einer jeden Alterskohorte über den Jahresverlauf, kann der Wachstumsparameter K bestimmt werden. Außerdem kann die theoretisch maximal erreichbare Größe (L_{oo}) eines Signalkrebses innerhalb dieser Population bestimmt werden.

Das Prinzip dieser Methode basiert auf dem Wachstumsmodell von Bertalanffy (1938). Dabei ist K die spezifische Wachstumsrate der Population beschrieben durch eine exponentielle Funktion und L_{oo} die theoretisch maximale erreichbare Größe des zu untersuchenden Organismus innerhalb einer Population.

Hierbei wurde nicht zwischen den Geschlechtern unterschieden um die Datengrundlage zu verbessern. Diese Methode ist nur für die Jahre 2015 und 2016 möglich aufgrund von fehlenden Daten im Jahr 2014. L_{oo} wurde in den Auswertungen auf 130 mm TL festgelegt, da dies das größte gefangene Individuum innerhalb dieser Population darstellt. Hier wurden nur Daten des Uferbereiches verwendet.

Reproduktion

Um die Reproduktionsrate der Population schätzen zu können, wurden weibliche Krebse mit angehefteten Eiern und zusätzlich die Anzahl der Eier eines jeden Weibchens notiert. Dabei ist zu beachten, dass nur ein sehr geringer Teil an Eier tragenden Weibchen durch Stellen von Reusen gefangen wird. Denn Eier tragende Weibchen sind in der Regel inaktiv und verlassen selten ihren schützenden Unterschlupf (Cullen et al. 2003). So kann also nicht die tatsächliche Anzahl an reproduzierenden Weibchen festgestellt werden. Ein Vergleich der gefangenen reproduzierenden Weibchen pro Jahr in Verbindung mit den restlichen Daten lassen allerdings Rückschlüsse auf die potenzielle Fekundität einer Population zu (Guan & Wiles 1999).

Standort

Zur Bestimmung der Tiere in den jeweiligen Standorten, wurden fünf Standorttypen definiert.

Alle Standorte weisen eine maximale Wassertiefe von 3 Metern auf.

- Blocksteine: Anhäufung von massiven Steinen mit einem Durchmesser bis ca. 200 cm.
- Feinsubstrat: Gewässergrund, der weitgehend frei von Vegetation und totem pflanzlichen Material ist. Das Substrat ist feinkörnig (Kieselsteine bis sandig). Kein Vorhandensein von großen Steinen.
- Rohrkolben: Rohrkolben-Feld ohne weitere Vegetation. Das Substrat ist fein bis schlammig. Das einzige Rohrkolben-Feld in diesem Gewässer ist von einer Seite von Blocksteinen umgeben.
- Äste/Laub: Grund des Gewässers ist größtenteils mit toten Ästen und Laub bedeckt. Das Substrat ist vorwiegend schlammig. Es sind teilweise ganze Bäume am Grund vorhanden.
- Mix: Standort mit Vegetation (auch kleine Bereiche von Rohrkolben). Der Boden ist von Laub und Ästen bedeckt, größere Steine sind in direkter Umgebung vorhanden. Das Substrat ist fein bis schlammig.

In den Abbildungen 29 bis 33 im Anhang sind die Standorttypen fotografisch dargestellt.

Die Erhebung der Standortdaten wird seit dem 21.04.2016 einmal im Monat durchgeführt. Im Juli 2016 wurden zwei Standorterhebungen durchgeführt. Diese sind in den Ergebnissen auch separat dargestellt. Vor dem 21.04.2016 wurden die erhobenen Daten keinem Standorttyp zugewiesen, da die Reusen an zufällige Orte im Uferbereich gestellt wurden.

Die Standorte wurden aufgrund der Struktur des Gewässers im Vorfeld bestimmt. Die Lage der jeweiligen Standorte sind in Abbildung 9 ersichtlich. Um in Bereichen, in denen sich zwei Standorttypen überschneiden, zu vermeiden, dass Tiere aus einem definierten Bereich in eine Reuse eines anderen definierten Standortes gelangen, wurden die Reusen mit maximal möglichem Abstand voneinander gestellt. Hierbei ist zu beachten, dass der Lockradius einer Reuse gemäß Literaturangaben von 13 m² (Abrahmsson und Goldman 1970) bis zu 30 m² (Flint 1975) variiert. Dabei ist der Lockradius einer Reuse auf offenem Untergrund größer als auf steinigem oder durch Vegetation bedeckten Untergrund (Flint 1975).

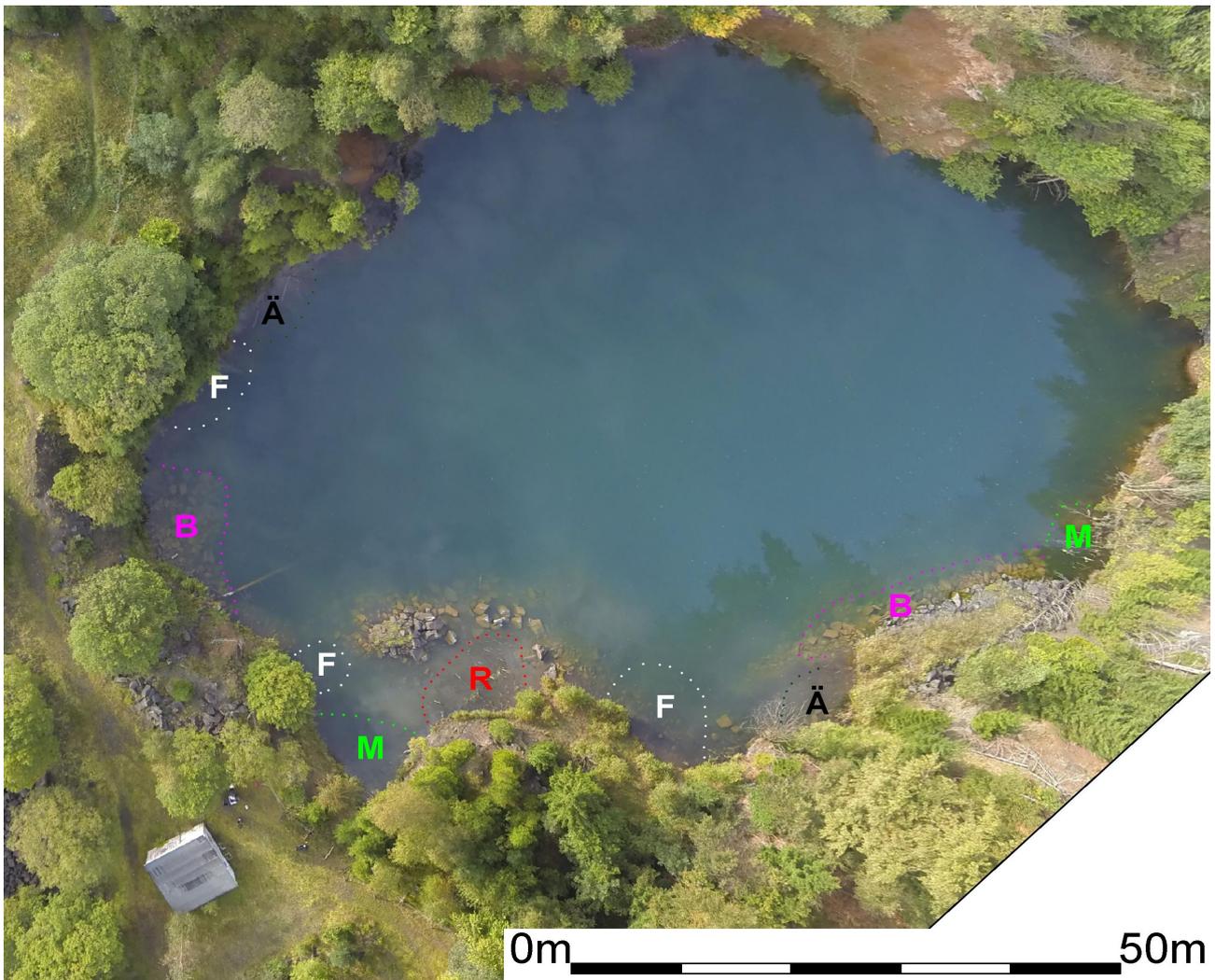


Abbildung 9: Lage der Standorte im Gewässer. M= Mix, F = Fein, B= Blocksteine, Ä= Äste, R=Rohrkolben
Veränderte Karte: Grundlage ist eine Luftbildaufnahme mittels Drohne, Bild: Dipl. Biologe Christoph Dümpelmann

Aktivitätszeit

Durch die regelmäßigen Datenaufnahmen können die Aktivitätszeiten der Signalkrebse aufgrund der Anzahl der gefangenen Tiere im Jahresverlauf ermittelt werden. Diese Aktivitätszeit kann sowohl für den Uferbereich als auch für den Tiefenbereich des Gewässers bestimmt werden. Zusätzlich erlaubt die Differenzierung der Standorte auch hier einen Rückschluss auf einen jahreszeitlichen Effekt.

Hierbei ist die aufgenommene Wassertemperatur zum jeweiligen Fangtag von entscheidender Bedeutung.

Um die circadiane Aktivität von *Pacifastacus leniusulus* in diesem Gewässer zu ermitteln, wurde am 21.09.2016 ein 24- Stunden Fang durchgeführt. Dabei wurde an zwei ausgewählten Mix-Substrat Standorten jeweils eine Reuse von 10 Uhr vormittags an, für 24 Stunden, stündlich geleert, die gefangenen Krebse protokolliert und die Reuse am gleichen Standort wieder frisch beködert eingesetzt.

Um die Fangergebnisse des 24- Stunden Fangs mit den regulären Fangergebnissen zu vergleichen, wurden an diesem Tag, wie gewohnt, 18 Reusen über Nacht in das Gewässer gestellt. Durch den Vergleich des CPUE der beiden Fangergebnisse ist ersichtlich, ob durch das Stellen der Reusen über Nacht eine maximale Anzahl an Flusskrebse gefangen werden kann oder ob teilweise Tiere über Nacht die Reusen wieder verlassen.

Statistik und Auswertung

Zu jedem Fangtag ist der Catch per unit effort (CPUE) ermittelt worden. Der CPUE wird durch die Gesamtanzahl der gefangenen Tiere eines Tages geteilt durch die Anzahl der eingesetzten Reusen berechnet und gilt so als relativer Abundanz-Wert zur Anzahl der gefangenen Tiere pro Tag.

Alle Daten sind mit dem Programm „R“ statistisch ausgewertet worden. Grafiken wurden mit R „Open office Calculator“ und Fisat II erstellt.

Wachstumsparameter und Jahresvergleiche der Altersgruppen der Population sind mit Hilfe von FISAT II Version 1.2.2 erstellt worden. Die Alterskohorten wurden statistisch durch die Methode von Batthacharya aufgetrennt. Dabei ist der Separationsindex (s.i.) $\Rightarrow 2$ für jede Altersgruppe festgelegt worden. Durch den Separationsindex wird verhindert, dass sich zwei Altersgruppen überlappen. Dabei ist ein S.I. von $\Rightarrow 2$ ein gängiger Wert.

Zur Auswertung der Standort-Präferenzen wurde ein Multiples lineares Modell verwendet. Dabei ist die Temperatur als Random Faktor festgelegt, aufgrund des positiven exponentiellen Zusammenhangs von CPUE und Temperatur. Zusätzlich wurde für jedes multiple lineare Modell ein Pseudo R^2 erstellt, was erlaubt, die erklärenden Varianzen von Random Faktoren und fixed Faktoren separat zu berechnen.

Die Daten der Tiefen- und Uferauswertungen wurden mit einer ANOVA abgeleitet und anschließend durch den Tukey-Test auf Signifikanzen überprüft.

Die jeweils verwendete statistische Methodik und die dazugehörigen Signifikanz-Werte sind im Ergebnis-Teil zusätzlich mit angegeben.

Umgang mit den Tieren

Alle gefangenen Signalkrebse wurden wenige Stunden nach der Entnahme durch kochendes Wasser (gemäß TierSchlV Abschnitt 4, §12 Satz 11) abgetötet. Die Signalkrebse wurden einer sinnvollen Verwertung zugeführt, so dass verhindert wurde, dass die Tiere in andere Gewässer gelangen konnten.

Abkürzungen

Folgende Abkürzungen werden in der vorliegenden Arbeit verwendet:

TL -> Totallänge in mm

CP -> Carapaxlänge in mm

CPUE -> Catch per unit effort. Einheitsfang pro Reuse und Tag

ANOVA -> Varianzanalyse

LOESS-Kurve -> Anpassungslinie eines Zusammenhangs von Variablen, die nicht auf der Annahme der Linearität basiert. Dadurch können auch nicht-lineare Zusammenhänge visualisiert werden

S.I. -> Separationsindex für die statistische Auftrennung der Alterskohorten nach Batthacharya

K -> Wachstumswert einer exponentiellen Funktion

Loo -> Maximale Größe eines Organismus bei unendlichem Wachstum

n -> Anzahl, Stichprobengröße

p -> Signifikanz-Wert für statistische Tests

R² -> Bestimmtheitsmaß eines Regressionsmodells, gibt Güte des verwendeten Modells an

3. Ergebnisse

Temperatureinfluss: CPUE

Der Zusammenhang zwischen CPUE und Wassertemperatur lässt sich durch ein zunehmendes exponentielles Wachstumsmodell beschreiben (siehe Abbildung 10).

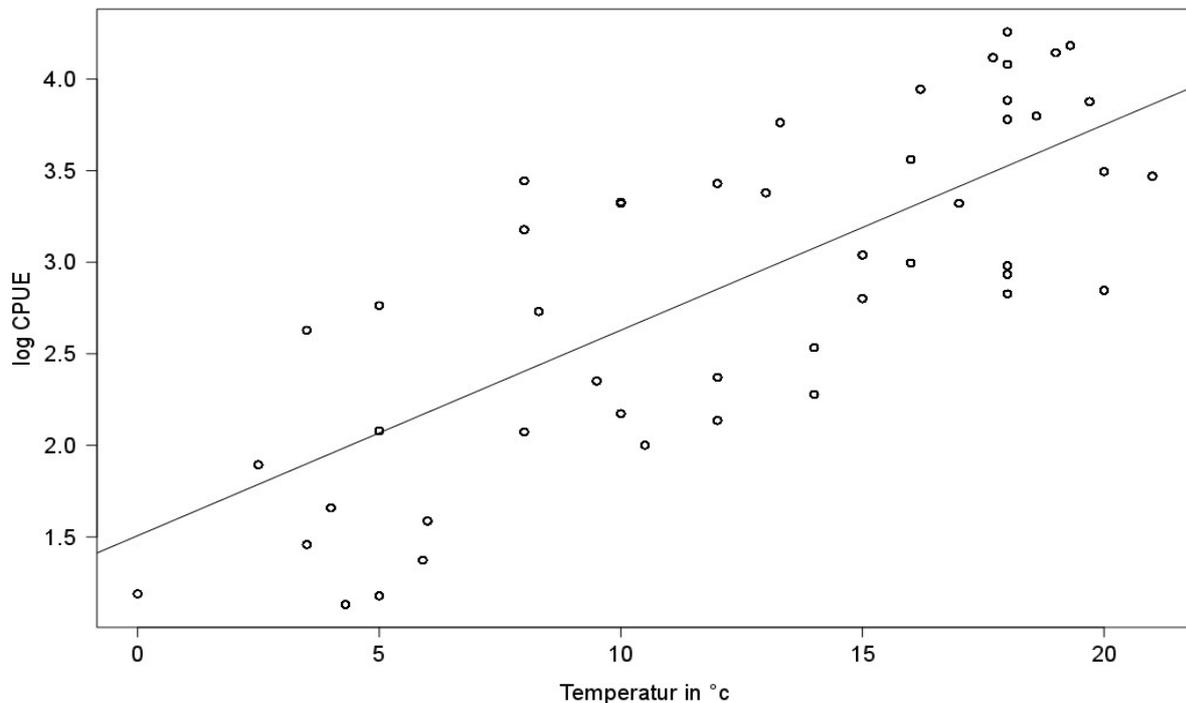


Abbildung 10: Darstellung des Zusammenhangs von Wassertemperatur (X-Achse) und CPUE (Y-Achse). Zur Berechnung des linearen Modells ist auf der Y-Achse der natürliche Logarithmus aufgetragen ($p < 0,001$, $R^2 = 0,51$, $n = 3290$), Wachstumsfunktion der Abline: $F(x) = 0,11 x + 1,55$

Temperatureinfluss: Länge

Die Größe der gefangenen Tiere wird durch die Wassertemperatur beeinflusst. Bei höheren Temperaturen werden größere Tiere gefangen im Vergleich zu niedrigeren Temperaturen (siehe Abbildung 11). Hier ist der extrem hohe Stichprobenumfang von $n = 21165$ zu beachten.

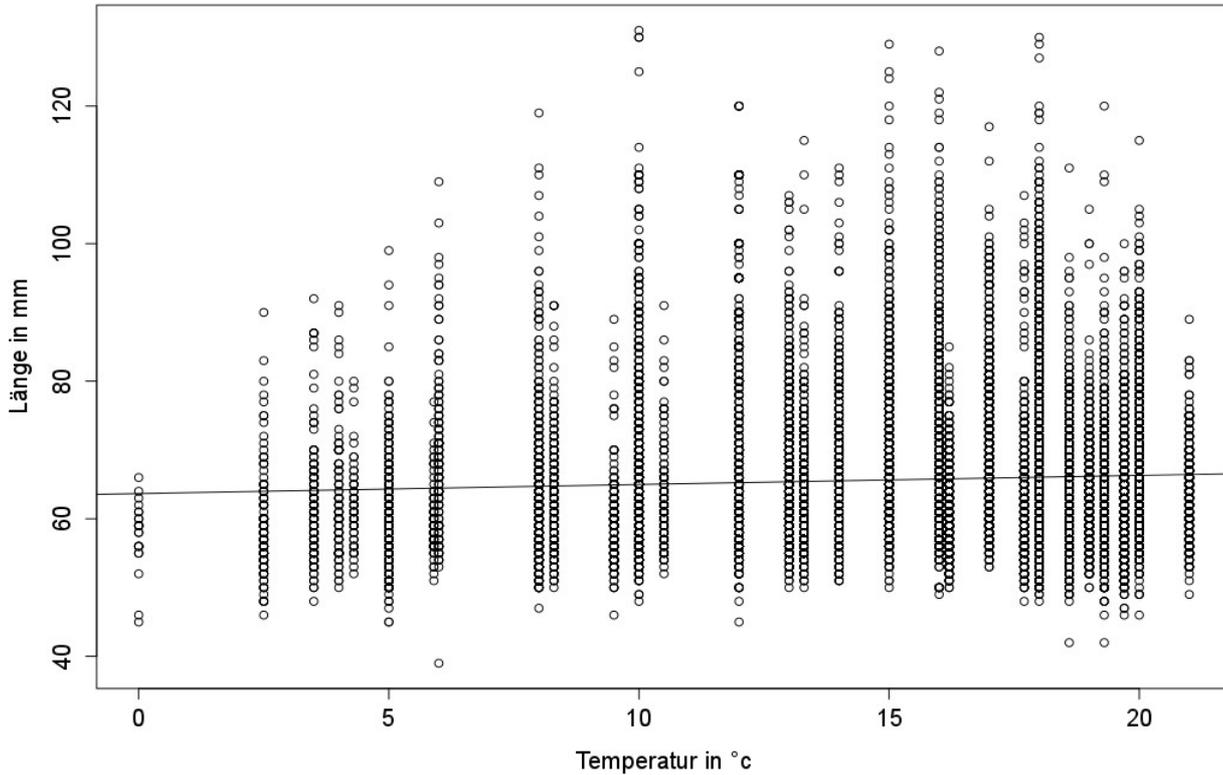


Abbildung 11: Darstellung des Zusammenhangs von Temperatur (X-Achse) und Länge (Y-Achse) der gefangenen Signalkrebse ($p < 0,001$, $R^2 = 0,004$, $n = 21165$). Wachstumsfunktion der Abline: $F(x) = 0,13x + 63,66$

Geschlechterverhältnis

Da sich das Geschlechterverhältnis in den ausgewerteten Daten nicht voneinander unterscheidet, wird in den weiteren Teilen der Ergebnisse nicht explizit darauf eingegangen.

Trächtige Weibchen / Reproduktionsrate

Aufgrund der sehr geringen Anzahl von gefangenen trächtigen Signalkrebsen in allen drei Jahren, kann keine Reproduktionsrate der Population berechnet werden.

Im Konkreten heißt dies, dass im Winter 2014/2015 trotz Winterpause 41 Signalkrebse mit angehefteten Eiern gefangen wurden. Im darauf folgenden Winter 2015/2016 wurden 25 Signalkrebsweibchen mit Eiern gefangen - davon waren 5 Tiere aus den Tiefenbereichen des Gewässers. Im Winter 2016/2017 wurden bis zur letzten Datenaufnahme 3 Weibchen mit Eiern ausschließlich in den Tiefenbereichen gefangen. Dabei war die Durchschnittsgröße der Weibchen $86,1 \text{ mm TL} \pm 10,2 \text{ mm}$ und das kleinste gefangene Eier tragende Weibchen hatte eine Größe von 64 mm TL . In Tabelle 1 sind die genauen Fangdaten der trächtigen Weibchen enthalten.

3.1 Standort: Substrat

CPUE

Um den Zusammenhang der Standorte auf den CPUE (siehe Abbildung 12) zu berechnen wurde ein *linear mixed-effect model* durchgeführt. Durch dieses Modell wird der Zusammenhang von CPUE und Temperatur aus dem Modell genommen, so dass statistisch ausschließlich der Effekt der Standortwahl auf den CPUE berücksichtigt wird. Letztendlich wird der Effekt der *fixed Faktoren* (hier Standorte) und der *random Faktoren* (hier Temperatur) zusätzlich über ein Pseudo-R² bestimmt, um den Einfluss dieser Faktoren auf das verwendete Modell zu bestimmen.

Wie in Abbildung 12 zu sehen, ist der Standort Mix fast ganzjährig am attraktivsten und unterscheidet sich damit signifikant von den Standorten Blocksteine, Äste und Rohrkolben. Der Standort Blocksteine weist im Vergleich zu allen anderen Standorten die geringste Attraktivität auf. Die Standorte Äste, Rohrkolben und Feinsubstrat unterscheiden sich statistisch nicht voneinander. Die p-Werte des linear mixed-effect model sind in Tabelle 3 zu sehen.

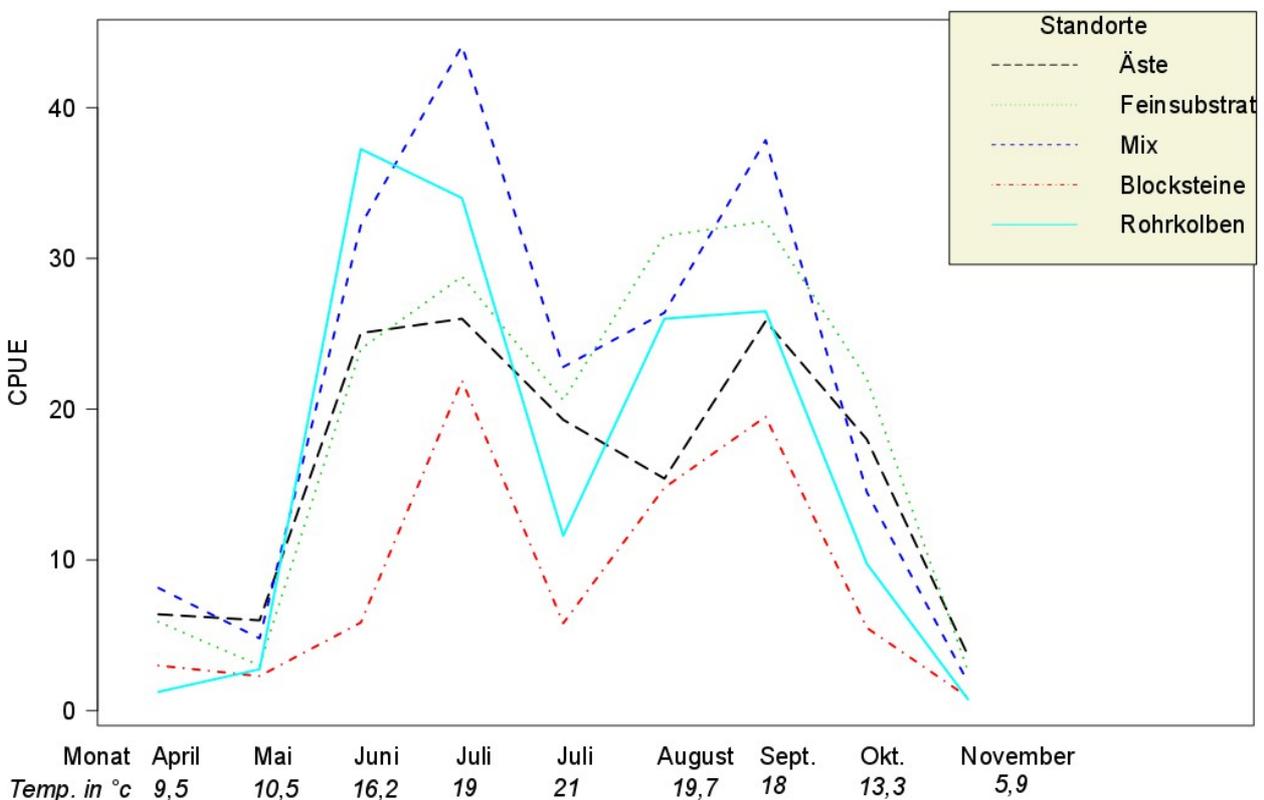


Abbildung 12: CPUE der fünf Standorte im Jahresverlauf. Auf der X-Achse sind die Monate mit den dazu gemessenen Temperaturen dargestellt. Die Y-Achse zeigt den CPUE. Für den Monat Juli sind zwei Werte dargestellt, da in diesem Monat zwei Standort-Aufnahmen durchgeführt wurden. Auf die Darstellung der Standardfehler wurde aufgrund der Übersichtlichkeit verzichtet. n=910

	Mix	Feinsubstrat	Rohrkolben	Äste	Blocksteine	Jahres-Mittelwerte (CPUE)
Mix	--	n.s.	*	**	***	21,4 +-3,5
Feinsubstrat	n.s.	--	n.s.	n.s.	***	19,0 +-2,9
Rohrkolben	*	n.s.	--	n.s.	***	16,7 +-3,4
Äste	**	n.s.	n.s.	--	***	16,2 +-2,0
Blocksteine	***	***	***	***	--	8,8 +- 1,8

Tabelle 3: Signifikanz-Levels des linear mixed-effect model -> Fixed Faktoren: CPUE ~ Standorte, random Faktor: Temperatur. Die Standorte sind sortiert nach dem Jahres-Mittelwert des CPUE. Der Jahres-Mittelwert ist mit Standardfehler für jedes Substrat angegeben. Signifikanzlevels: n.s.= nicht signifikant, $p < 0,05$ "*", $p < 0,01$ "**", $p < 0,001$ "***"

Durch die Berechnung von R^2 für das linear mixed-effect model, können die Varianzen für die fixed- und random Faktoren berechnet werden. 80 % der Varianzen des Modells werden durch Fixed- und Random Faktoren zusammen erklärt. Dabei erklärt der Random Faktor -Temperatur- allein 70 % des Modells.

Größe

Die Größe der gefangenen Signalkrebse unterscheidet sich auf allen Standorten statistisch nicht voneinander (Abbildung 13). Außerdem bleibt die Größe der Tiere über das Jahr gesehen an allen Standorten unverändert (linear mixed-effect model: Länge ~ Standorte, random = Temperatur).

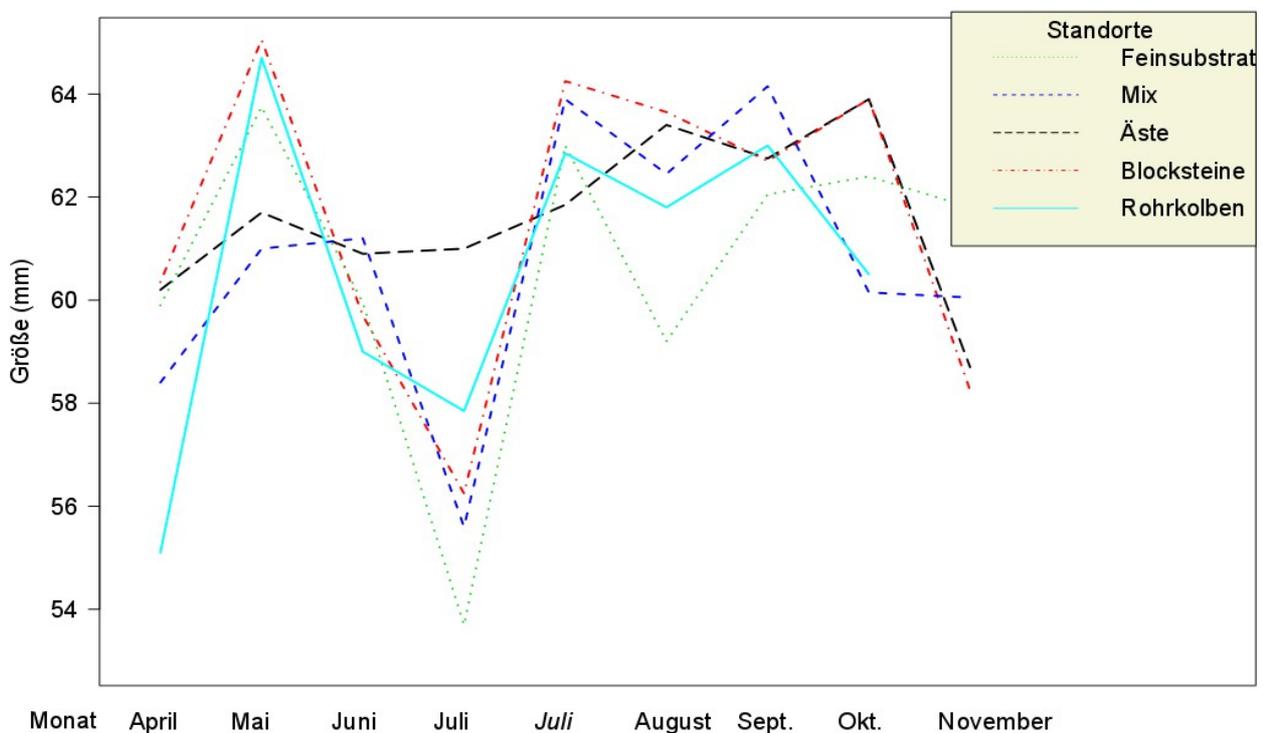


Abbildung 13: Länge aller gefangenen Signalkrebse der fünf Standorte im Jahresverlauf. Aufgetragen sind jeweils die Längen-Mittelwerte an einem Standort zum angegebenen Monat. Auf die Darstellung der Standardfehler wurde aufgrund der Übersichtlichkeit verzichtet. $n = 910$

3.2 Standort: Tiefe-Ufer

Die statistischen Unterschiede zwischen Ufer- und Tiefenbereich wurden für die Faktoren "Größe" und CPUE mit Hilfe einer ANOVA berechnet. Die p-Werte sind mit "Tukey's 'Honest Significant Difference' method" bestimmt worden.

Größe

Die Größe der gefangenen Signalkrebse unterscheidet sich von Ufer zur Tiefe im Frühling und Herbst ($p = <0,001$) jedoch nicht im Sommer und Winter (siehe Abbildung 14). Dabei wurden im Frühjahr (67,7 mm \pm 2,2 mm) und Herbst (65 mm \pm 0,42 mm) größere Signalkrebse in den Tiefen-Gebieten gefangen im Vergleich zum Uferbereich.

Im Tiefenbereich unterscheidet sich die Größe der gefangenen Tiere nicht zwischen den Jahreszeiten. Im Ufer hingegen sind die Tiere im Sommer (62,7 mm \pm 0,34 mm) und Herbst (62,2 mm \pm 0,42 mm) größer als solche, die im Frühjahr gefangen wurden ($p = <0,001$).

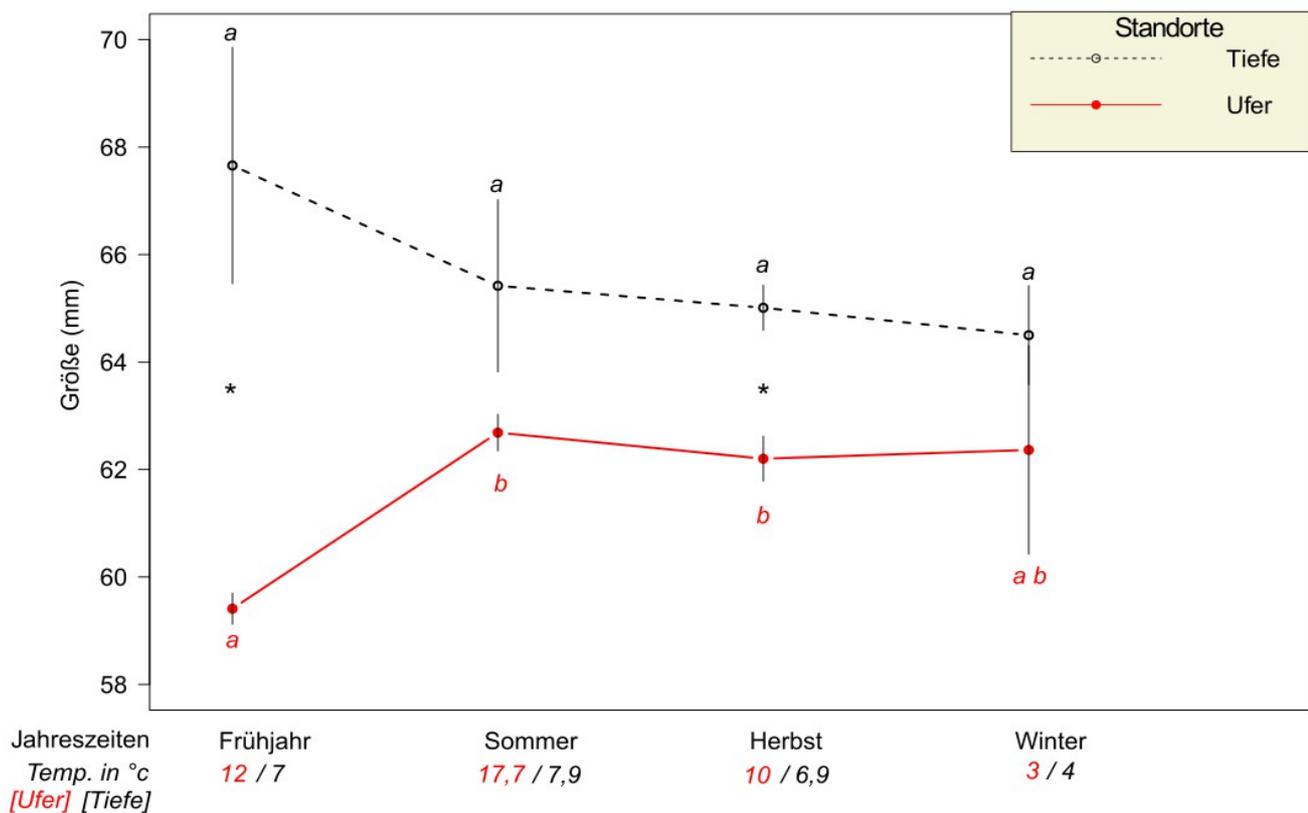


Abbildung 14: Darstellung der Größe der gefangenen Signalkrebse im Ufer- und Tiefenbereich zu jeder Jahreszeit. Signifikante Unterschiede zwischen den Jahreszeiten des jeweiligen Standortes sind mit ungleichen Buchstaben in der dazugehörigen Farbe gekennzeichnet. Unterschiede zwischen den Standorten sind mit "*" gekennzeichnet. Dargestellt sind die Mittelwerte mit dazugehörigen Standardfehler. Die Wassertemperatur zu jeder Jahreszeit und in dem Ufer/Tiefen Bereich ist zusätzlich mit der jeweiligen Farbe aufgetragen. Statistische Signifikanz dargestellt durch Buchstaben oder "*" haben einen minimalen p-Wert = $<0,05$. $n=4959$

CPUE

Die Anzahl der gefangenen Tiere von Ufer- und Tiefenbereichen unterscheiden sich im Frühjahr und Sommer signifikant voneinander ($p = <0,001$). Außerdem sind im Tiefenbereich bei einem CPUE von $33,4 \pm 9,6$ im Herbst mehr Tiere gefangen worden als im restlichen Jahr ($p = <0,01$). Im Uferbereich sind die meisten Tiere im Sommer ($p = <0,001$) mit einem CPUE von $61,4 \pm 5,8$ gefangen worden und die wenigsten Signalkrebse im Winter ($1,1 \pm 0,48$) im Vergleich zu den anderen Jahreszeiten ($p = <0,001$). Die Ergebnisse sind in Abbildung 15 einsehbar.

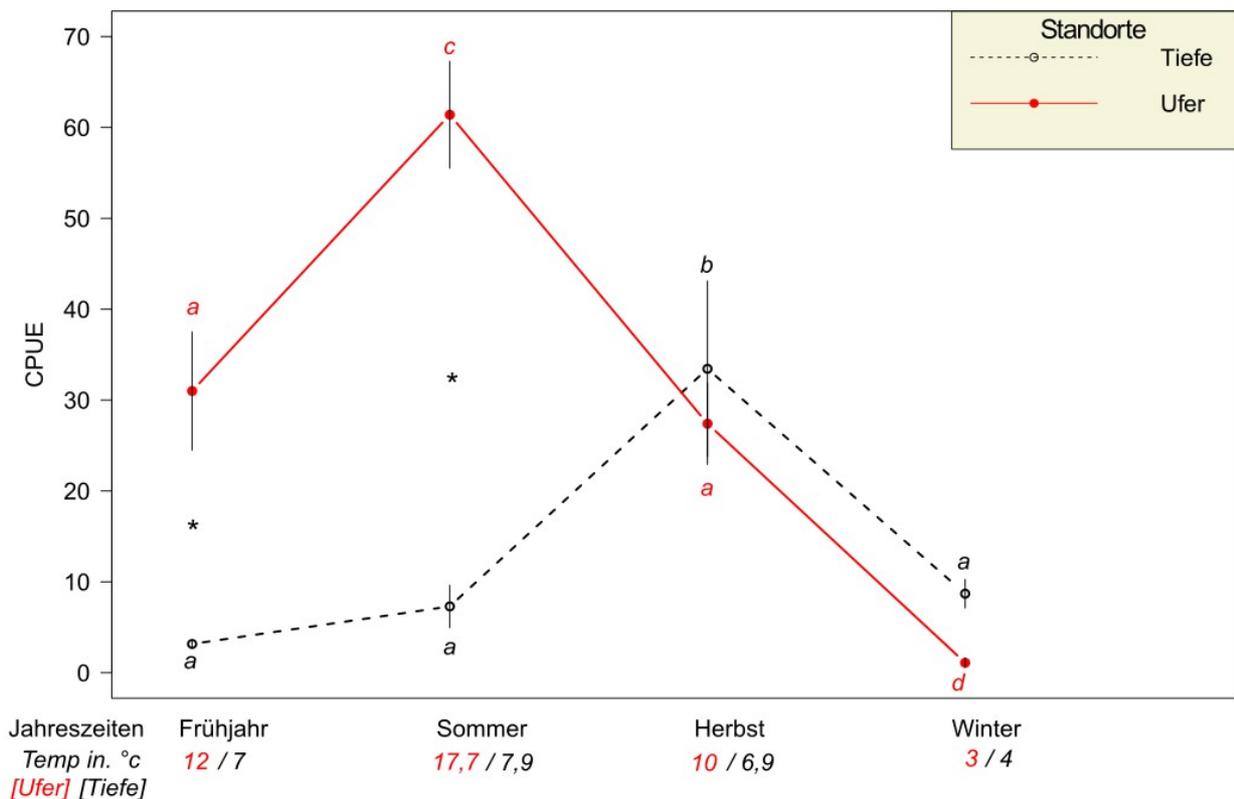


Abbildung 15: Darstellung des CPUE der gefangenen Signalkrebse im Ufer- und Tiefenbereich zu jeder Jahreszeit. Signifikante Unterschiede zwischen den Jahreszeiten des jeweiligen Standortes sind mit ungleichen Buchstaben in der dazugehörigen Farbe gekennzeichnet. Unterschiede zwischen den Standorten sind mit "*" gekennzeichnet. Dargestellt sind die Mittelwerte mit dazugehörigen Standardfehler. Die Wassertemperatur zu jeder Jahreszeit und in dem Ufer/Tiefen Bereich ist zusätzlich mit der jeweiligen Farbe aufgetragen. Statistische Signifikanz dargestellt durch Buchstaben oder "*" haben einen minimalen p -Wert = $<0,05$. $n=237$

3.3 Effekt durch Bereusung

Längen-Frequenz-Überischt

In der Abbildung 16 ist zu erkennen, dass sich die Länge der gefangenen Signalkrebse im Verlauf der gesamten Bereusungs-Zeit verändert. Die Größe der gefangenen Tiere variiert von 38 mm bis 131 mm. Dabei ist deutlich zu erkennen, dass im Jahr 2016 ein Großteil der gefangenen Tiere ca. 60 mm groß ist. In den Jahren 2014 und 2015 ist dieses Muster nicht so klar ausgeprägt.

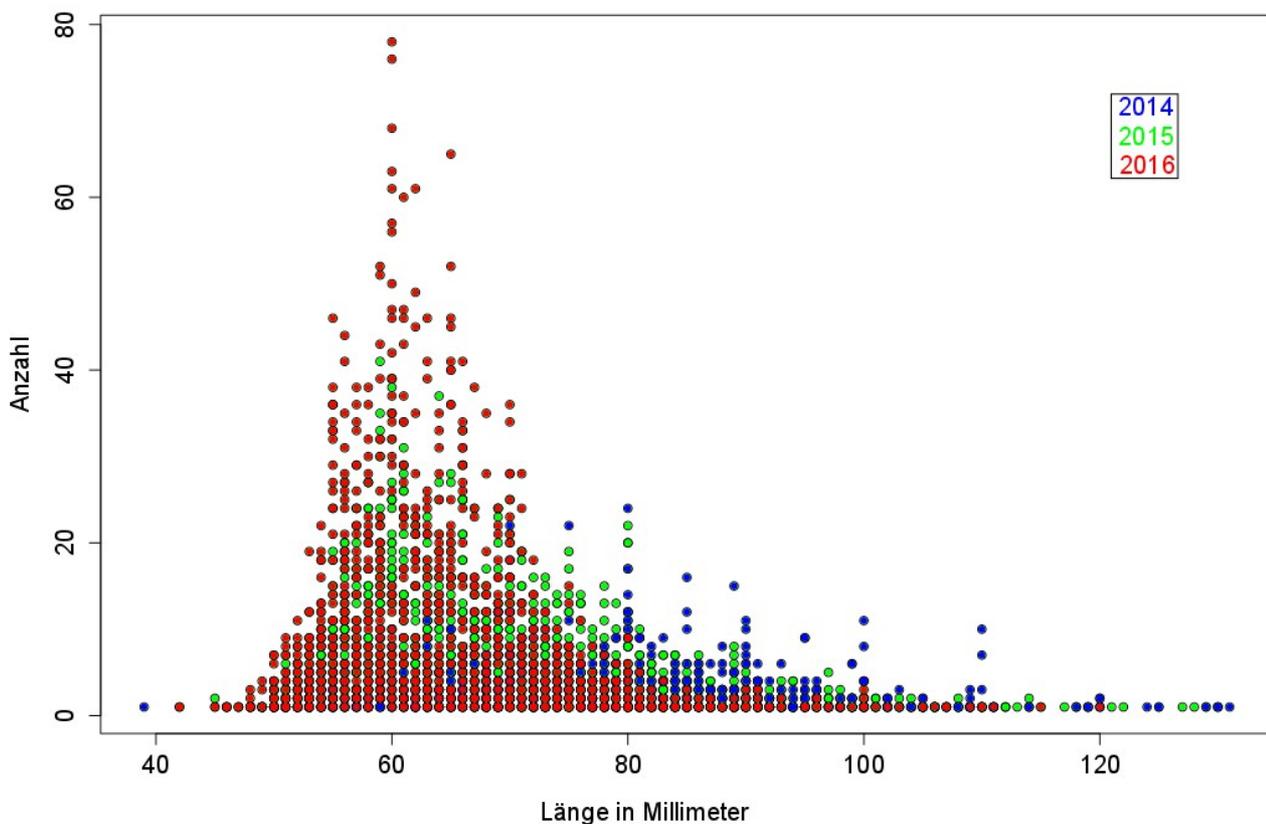


Abbildung 16: Längen-Frequenz-Diagramm des gesamten Fangs der Jahre 2014, 2015 und 2016. Die Fänge der Jahre sind durch die Farbgebung getrennt. Die Länge der Tiere bezieht sich auf die Totallänge. Ein Punkt steht für das mindestens einmalige Vorhandensein einer Anzahl-Längen Kombination

Durch zwei linear mixed-model wurde der Zusammenhang von Größe und CPUE der Flusskrebse mit fortlaufender Zeit unter Berücksichtigung der Temperatur-Schwankungen berechnet (für beide Modelle: $p < 0,001$). Dafür wurden nur die Daten der Uferfänge verwendet.

Wie in Abbildung 18 zu sehen, nimmt die Größe der Tiere mit fortlaufendem Aufnahmedatum ab.

Gleichzeitig nimmt der Durchschnittsfang der Flusskrebse mit fortlaufendem Fangtag zu, wie in Abbildung 17 zu sehen.

Für beide Modelle wurden die Varianzen (R^2) für die fixierten Faktoren und den Random Faktor berechnet. Dabei werden im Modell "Länge ~ Aufnahme" 31% der Varianz durch das gesamte linear mixed-model erklärt und 21% Varianz allein durch den fixed Faktor Größe. Im Modell CPUE ~ Aufnahme liegt die Gesamtvarianz bei 88% und die erklärende Varianz durch den fixed-Faktor CPUE bei 19%.

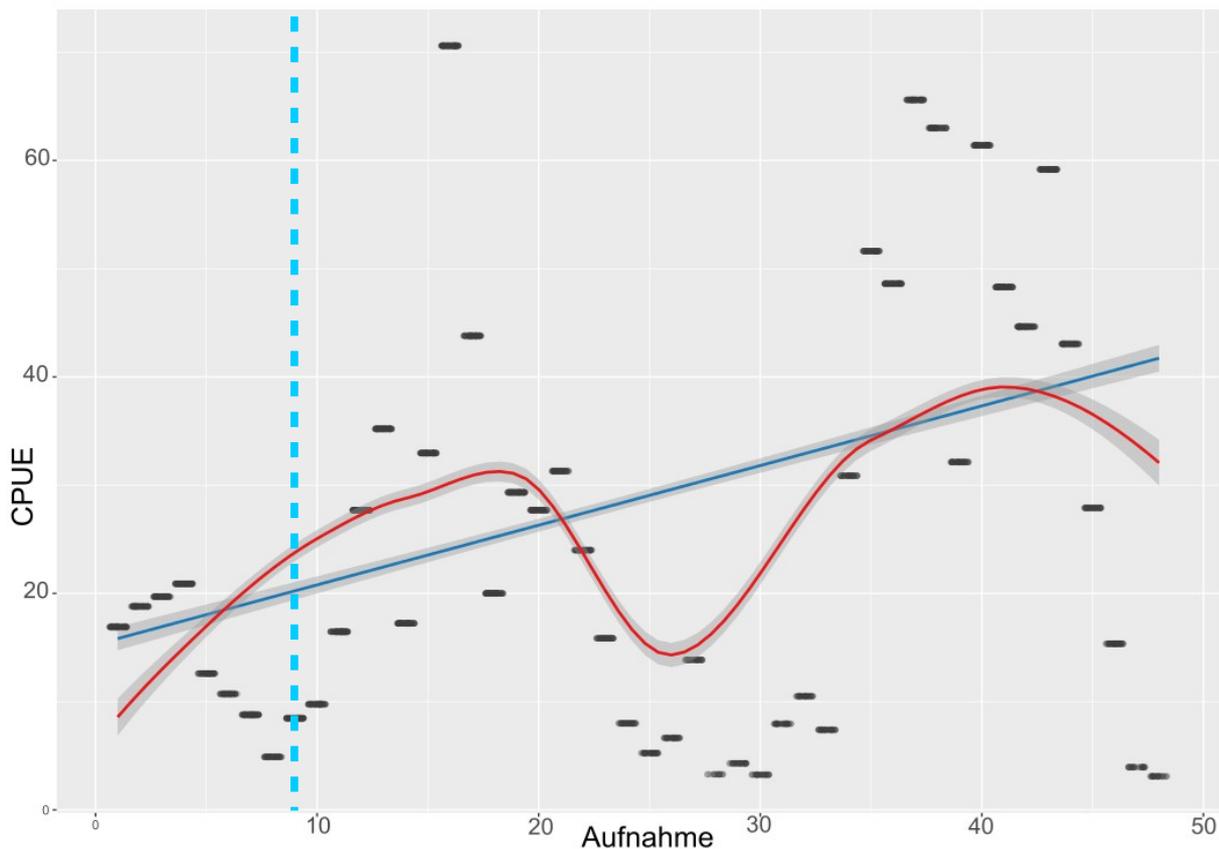


Abbildung 17: CPUE über alle Aufnahmedaten. Die Konfidenzintervalle der Regressionslinie (blau) sind durch die grünlige Schattierung angedeutet. In rot ist eine LOESS- Kurve mit Konfidenzintervallen dargestellt, die die Schwankungen bedingt durch die Temperatur widerspiegelt. Die senkrechte blaue Linie zeigt die Winterpause zwischen Aufnahmedatum 8 und 9. Regressionslinie: $f(x)=0,55x + 15,27$, $n=3290$

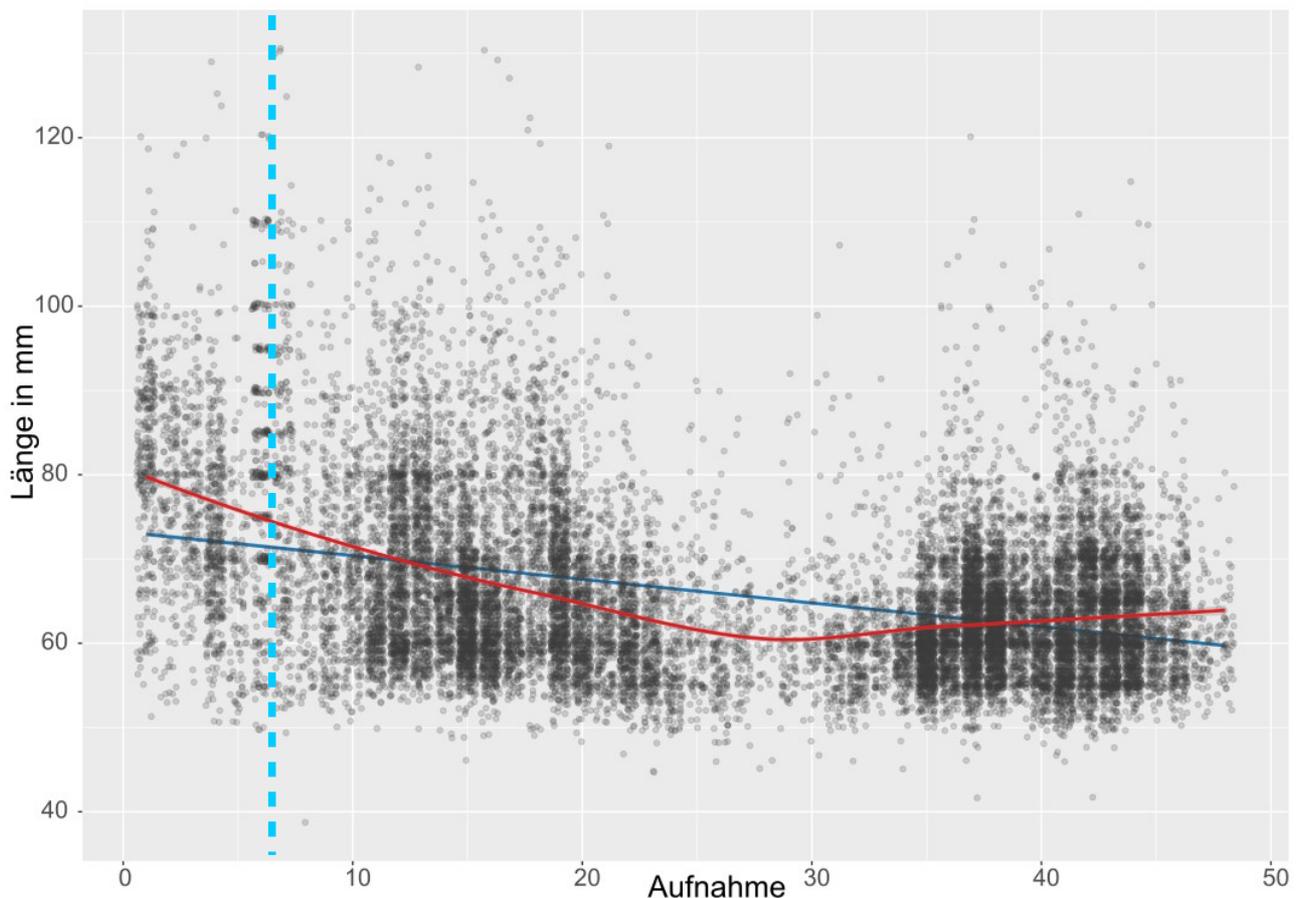


Abbildung 18: Länge der Tiere in Millimeter aufgetragen gegen den zeitlichen Verlauf (Aufnahme) der Aufnahmedaten. Die Größen-Werte zu jedem Aufnahmedatum sind durch die schwarzen Punkte dargestellt. Die blaue senkrechte Linie zeigt die Datenlücke im Winter 2014/2015. Die Regressionslinie ist in blau dargestellt und eine LOESS-Kurve in rot. In der Abbildung sind nur Daten nur aus den Uferfängen enthalten! Abline (blau): $f(x) = -0,38x + 75,1$, $n=3290$

Um den Effekt der Bereusung auf große und kleine Signalkrebse zu testen, wurden zwei weitere linear mixed-models durchgeführt (CPUE ~ Aufnahme, random = Temperatur).

Vorerst wurden große/konkurrenz-starke Tiere definiert als solche, die ≥ 80 mm lang sind - kleine/konkurrenz-schwache Tiere als solche, die < 80 mm lang sind. Diese Festlegung basiert auf Literaturangaben zur Erreichung der Geschlechtsreife bei *Pacifastacus leniusculus* (Guan & Wiles 1996, Guan & Wiles 1999, Capurro et al. 2015, Zhang Guan 1999). Dabei sind im Weiteren große Tiere > 80 mm als geschlechtsreife Tiere zu verstehen, was im untersuchten Gewässer durch die Größe der Eier tragenden Weibchen verdeutlicht wird. Für große und kleine Tiere wurden separate linear mixed-models berechnet.

Kleine Signalkrebse

Mit fortlaufender Zeit steigt der CPUE der Signalkrebse, welche <80 mm sind ($p < 0,001$). Dabei sind die Schwankungen, die durch den Temperaturverlauf bedingt sind, deutlich zu erkennen (Abbildung 19, rote Kurve). Insgesamt werden 63 % der Varianzen durch die Temperaturschwankungen mit dem linear mixed-model erklärt und 25 % der Varianzen durch den zeitlichen Verlauf (Aufnahme).

Jede Aufnahme steht für einen Tag, an dem die Daten erhoben wurden. Die Aufnahmedaten sind zeitlich sortiert. Die einzelnen Aufnahmedaten sind in Tabelle 1 ersichtlich.

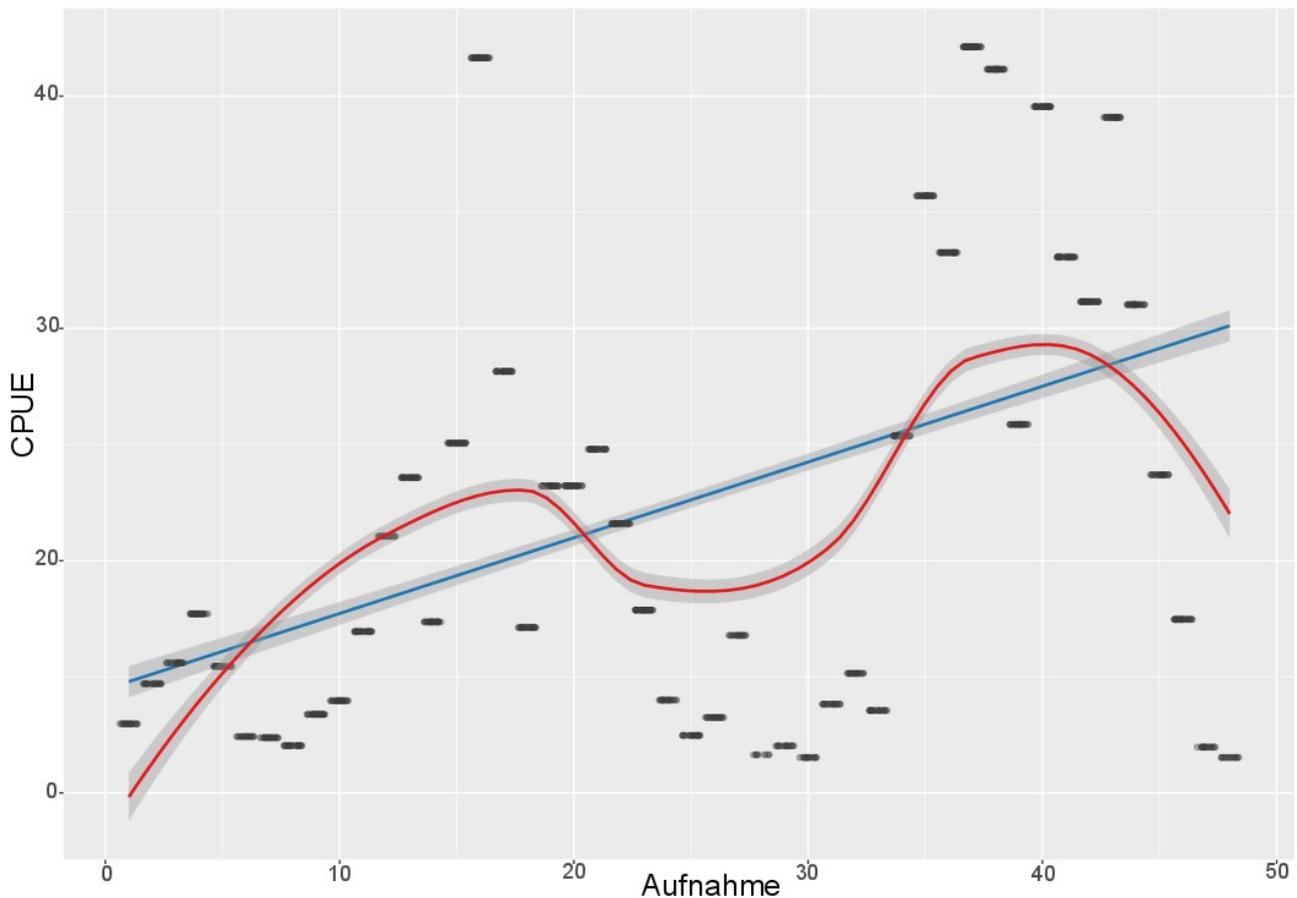


Abbildung 19: Dargestellt ist der linearen Zusammenhang von CPUE und Aufnahmedatum der Tiere <80mm. Die Konfidenzintervalle der Regressionslinie (blau) sind durch die grüliche Schattierung angedeutet. In rot ist eine LOESS- Kurve mit Konfidenzintervallen dargestellt, die die Schwankungen bedingt durch die Temperatur widerspiegelt $n=2369$.

Große Signalkrebse

Der CPUE der konkurrenz-starken Signalkrebse sinkt mit fortlaufender Zeit. Die Temperaturschwankungen sind in der Abbildung 20 (rote Kurve) gut ersichtlich ($p < 0,001$). Insgesamt werden 53 % der Varianzen durch die Temperaturschwankungen mit dem linear mixed-model erklärt und 43 % der Varianzen durch den zeitlichen Verlauf (Aufnahme).

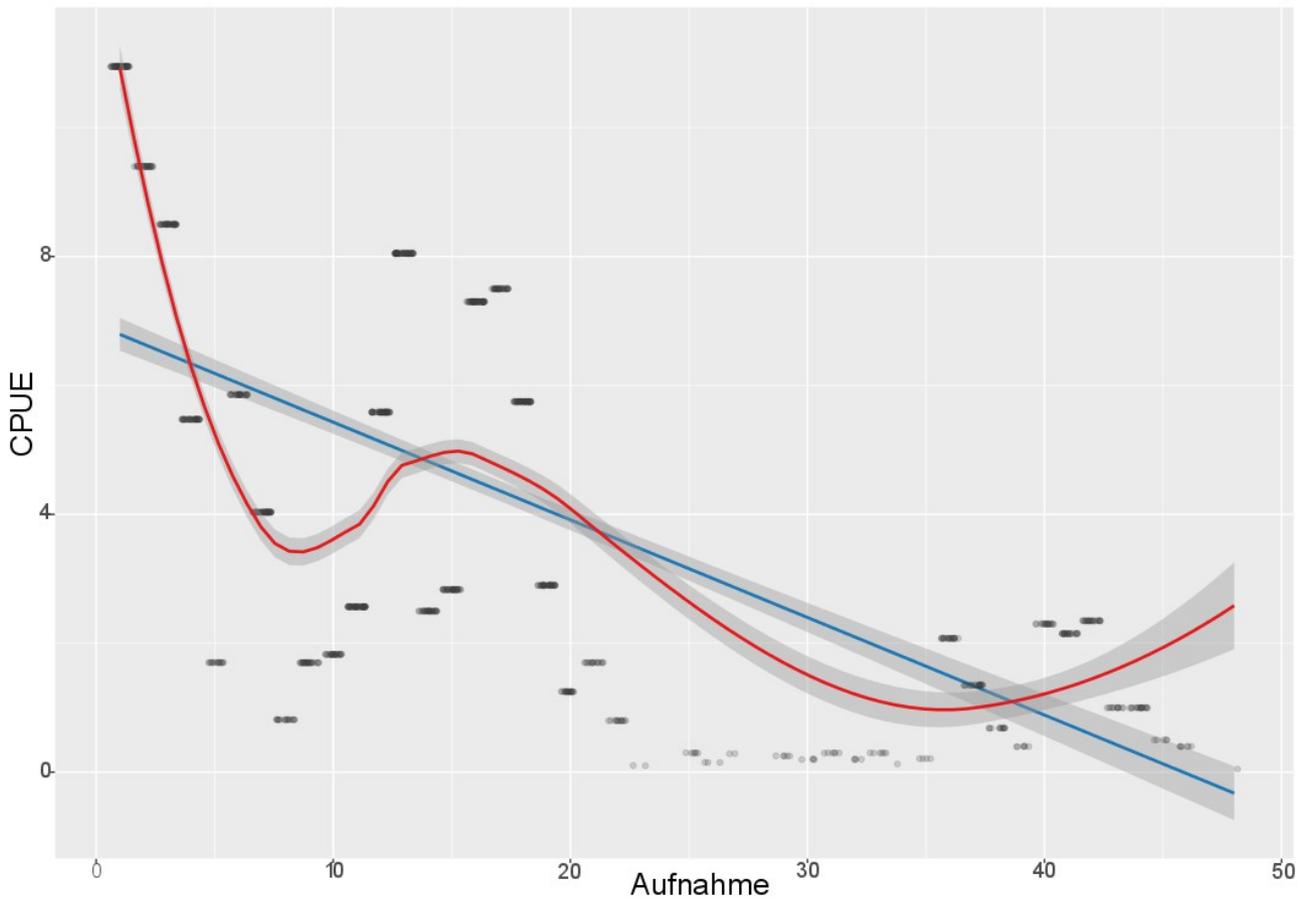


Abbildung 20: Dargestellt ist der linearen Zusammenhang von CPUE und Aufnahmedatum der Tiere $\geq 80\text{mm}$. Die Konfidenzintervalle der Regressionslinie (blau) sind durch die gräuliche Schattierung angedeutet. In rot ist eine LOESS- Kurve mit Konfidenzintervallen dargestellt. $n=923$

Circadiane Aktivität

Die Ergebnisse des 24- Stunden Fangs sind in Abbildung 21 zu sehen. Männliche und weibliche Signalkrebse werden mit Beginn der Dunkelheit aktiv (Sonnenuntergang 19:30 Uhr) und sind bei Sonnenaufgang (07:10 Uhr) wieder inaktiv. Die höchste Anzahl gefangener Signalkrebse wurde zwischen 00:00 Uhr und 01:00 Uhr mit 74 Tieren erreicht. Der Standort auf dem die beiden Reusen des circadianen Fangs standen, waren dem Mix-Standort zuzuordnen.

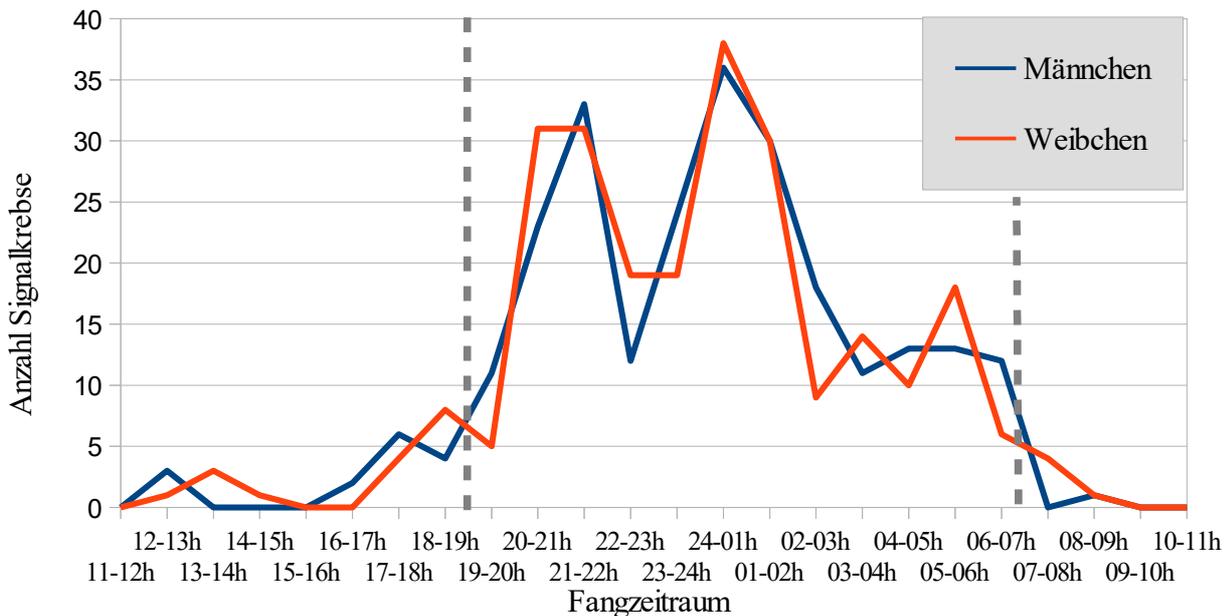


Abbildung 21: Gefangene Signalkrebse der 24h-Session. Die Y-Achse zeigt die tatsächlich gefangene Anzahl an Signalkrebse der beiden verwendeten Reusen. Auf der X-Achse ist der Fangzeitraum dargestellt. Sonnenuntergang und -aufgang sind durch die grauen Linien dargestellt. Die Geschlechter sind farblich, wie in der Legende erkenntlich, getrennt.

Der vergleichbare CPUE der gesamten Fangnacht auf Mix-Standorten liegt bei 75,7 (Rote Linie in Abbildung 22). Dieser CPUE wurde mit den Reusen zur 24-Stunden Messung bereits zwischen 21:00 Uhr und 22:00 Uhr mit einem CPUE von 83 überschritten. Der CPUE steigt bis auf 252 Tiere um 08:00 Uhr an.

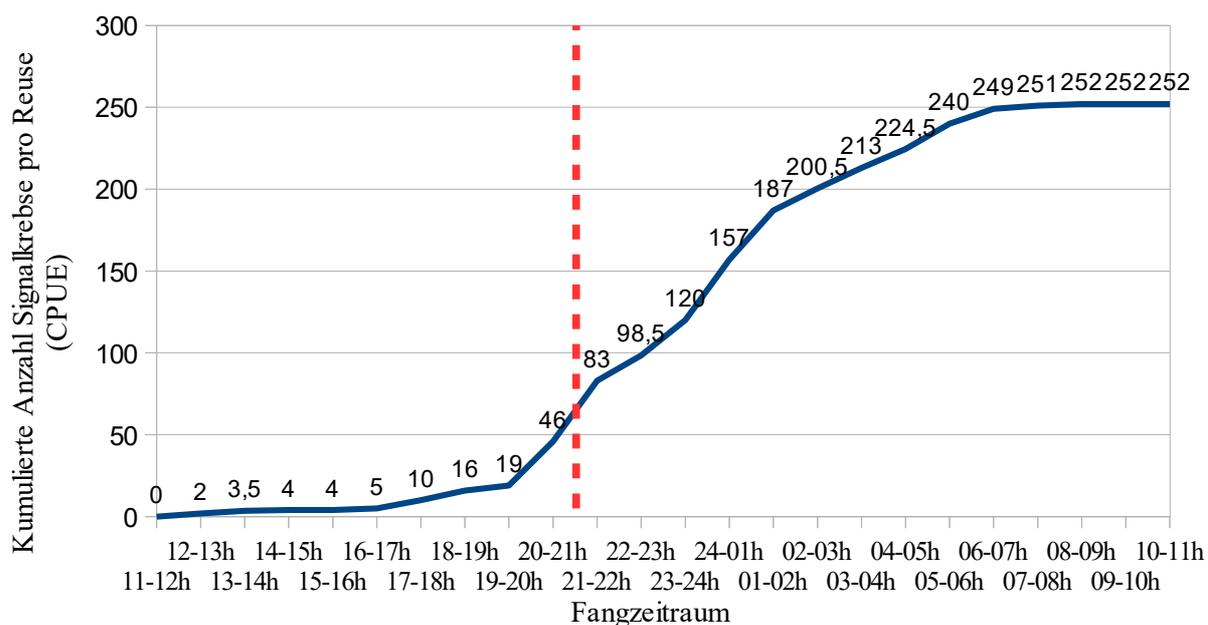


Abbildung 22: Kumulierter Durchschnittsfang der beiden Reusen der 24h-Session. Die Y-Achse zeigt den aufsummierten CPUE der beiden Reusen, welche zu jeder Stunde geleert wurden. Die rote Linie zeigt den Zeitpunkt an dem der CPUE (75,7) der vergleichenden Fangnacht erreicht wurde.

3.4 Populationsstruktur

Kohortenanalyse

Für die Jahre 2014, 2015 und 2016 wurden Kohorten erstellt, um Altersgruppen innerhalb der Population festzustellen. Die Kohorten eines jeden Jahres zeigen die Jahrgänge der Signalkrebse. Zur vereinfachten Auftrennung der Kohorten wurde zwischen Männchen und Weibchen differenziert. Dies ist nötig, da weibliche Signalkrebse nach Erreichen der Geschlechtsreife langsamer wachsen als männliche (vgl. Einleitung: *Reproduktion und Wachstum*).

In der Abbildung 23 ist zu sehen, dass die Spannweite der Länge der gefangenen männlichen Tiere von 2014 zu 2015 und 2016 abnimmt. Dadurch erscheint das Diagramm der Jahre 2015 und 2016 gedrungen im Vergleich zu 2014. Im Jahr 2014 konnten 6 Kohorten statistisch aufgetrennt werden. Im Jahr 2015 und 2016 sind nur 5 Kohorten aufgetrennt. Jede Kohorte steht für eine Altersgruppe der Signalkrebse innerhalb der Population des dargestellten Jahres.

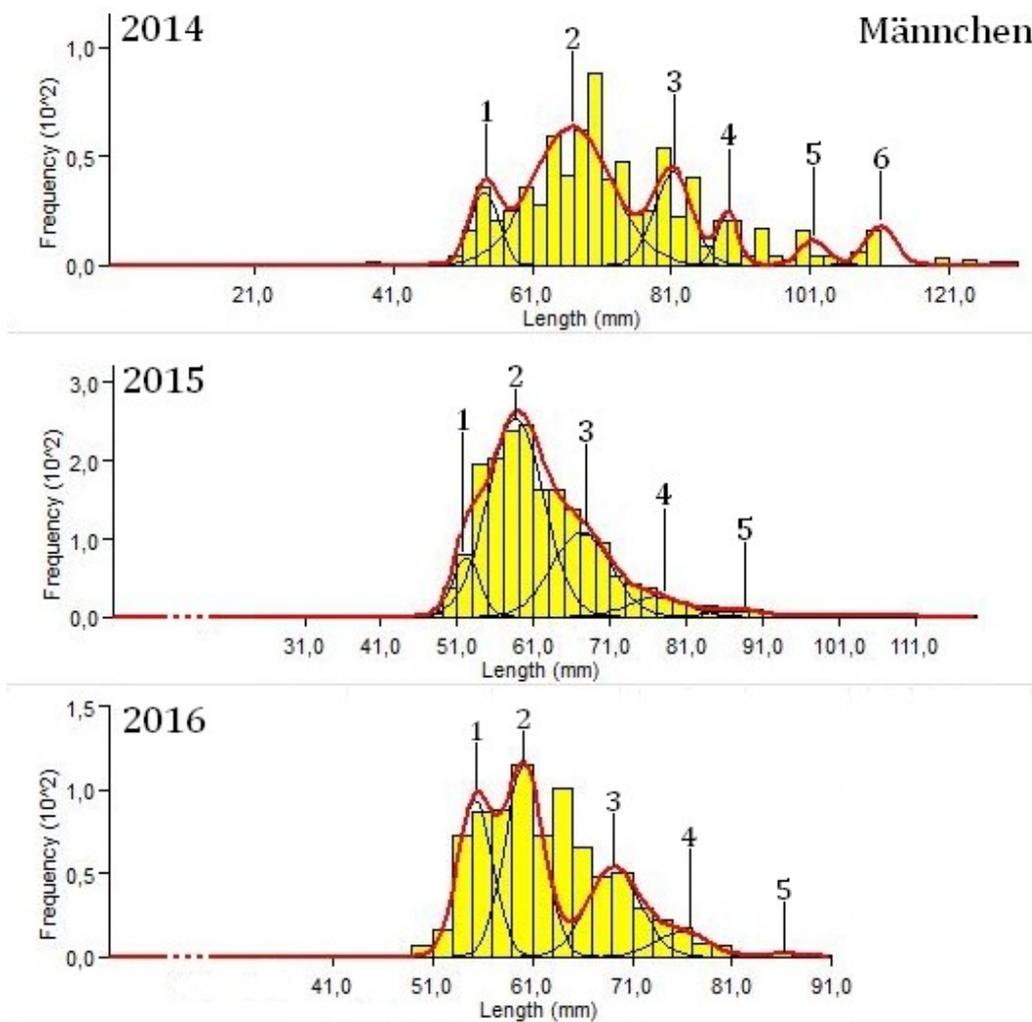


Abbildung 23: Kohortenanalyse der Jahre 2014, 2015 & 2016 für männliche Signalkrebse. Die X-Achse zeigt jeweils die Länge der Tiere in mm. Auf der y-Achse ist die Häufigkeit der Tiere aufgetragen. (Achtung: Die Abstände der Längen zwischen den Jahren sind nicht identisch). Die Kohorten sind durch die jeweiligen Nummern gekennzeichnet.

Aus den gefangenen weiblichen Signalkrebsen konnten 6 Kohorten für das Jahr 2014 berechnet werden. Für das Jahr 2015 wurden nur noch 5 Kohorten berechnet und 4 Kohorten für das Jahr 2016.

Wie bei den Männchen wirkt die Abbildung 24 der Jahre 2015 und 2016 deutlich gedrungen im Vergleich zu 2014. Der Separationsindex (S.I) ist >2 für jede Kohorte, um Überlappungen der Kohorten untereinander zu vermeiden.

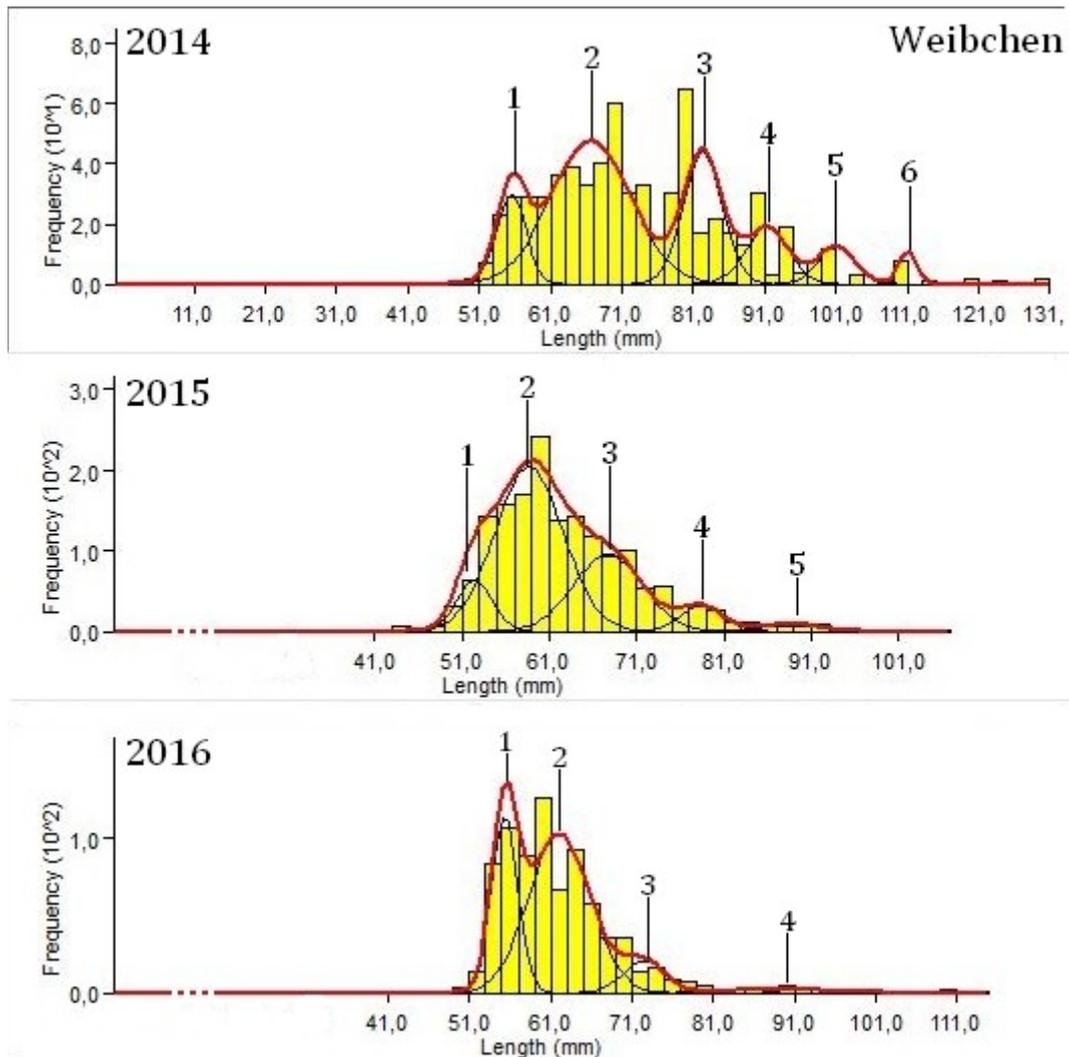


Abbildung 24: Kohorten-Analyse der Jahre 2014, 2015 & 2016 für weibliche Signalkrebse. Die X-Achse zeigt jeweils die Länge der Tiere in mm. Auf der y-Achse ist die Häufigkeit der Tiere aufgetragen. (Achtung: Die Abstände der Längen zwischen den Jahren sind nicht identisch). Die Kohorten sind durch die jeweiligen Nummern gekennzeichnet.

Wachstumsmodell

Die Wachstumsmodelle sind für die Jahre 2015 und 2016 erstellt worden. Für eine ausreichende Datengrundlage wurde hier auf die Differenzierung der Geschlechter verzichtet.

Für das Jahr 2015 wurde ein Wachstum von $K=0,36$ berechnet, für 2016 ist $K=0,4$. Beide Werte sind für eine maximalen Länge von $L_{oo}=130$ mm berechnet worden. Die maximale Länge von 130

mm entspricht dem größten gefangenen Tier im untersuchten Gewässer. Zur Berechnung dieses Wachstums wurden die Mittelwerte (bestimmt durch Bhattacharya-Methode) zu jeder Kohorte eines Monats mit den Kohorten-Mittelwerten der nachfolgenden Monate verbunden. Dies wurde für das Jahr 2015 (vgl. Abbildung 25) und das Jahr 2016 (vgl. Abbildung 26) durchgeführt.

Die verwendeten Mittelwerte der Kohorten zur Berechnung des Wachstumsmodells entsprechen nicht den Alterskohorten in Abbildung 23 & 24, da diese für die Monate Mai-September jeweils einzeln berechnet wurden und nicht aus der Gesamtheit der Monate Oktober-April wie in Abbildung 23 & 24 hervorgehen.

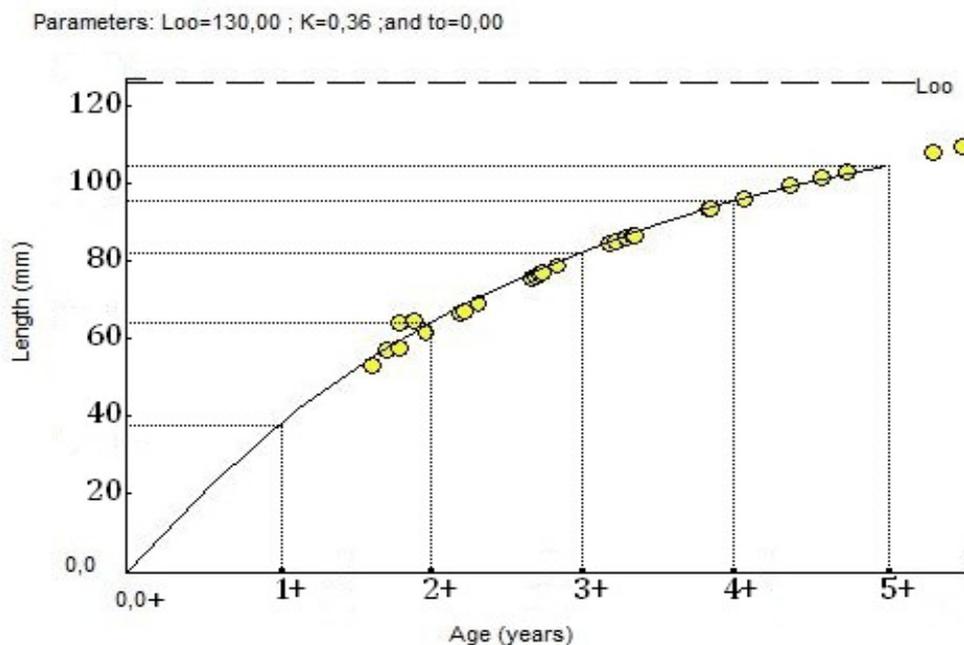


Abbildung 25: Wachstummodell der Population 2015. Bei einem $K=0,36$ und $L_{\infty}=130\text{mm}$ sind 5 Altersgruppen kalkuliert worden. Auf der X-Achse ist das Alter von 0 bis 5 Jahre dargestellt. Die Y-Achse zeigt die Länge der Tiere in mm. Die gelben Punkte zeigen die Mittelwerte einer Kohorte, welche durch die Methode von Bhattacharya bestimmt wurde.

In den Abbildung 25 und 26 ist die Größe der Tiere zum jeweiligen Zeitpunkt dargestellt. Für das Jahr 2015 (Abbildung 25) sind 6 Altersgruppen für die untersuchte Population kalkuliert worden. In 2016 (Abbildung 26) sind hingegen nur noch 4 Altersgruppen vorhanden. Durch den höheren K-Wert im Jahr 2016, der das Wachstum der Tiere beschreibt, erreichen die Signalkrebse schneller ihre maximale Größe (hier 130 mm). Die Angabe des Alters auf der X-Achse resultiert aus der Kohortenanalyse. Da im Jahr 2015 maximal 5 Kohorten berechnet wurden, sind hier nur 6 Jahrgänge aufgetragen. Der Jahrgang 0 existiert in der Kohortenanalyse nicht, wird aber bei der

Altersangabe in den Abbildungen 25 und 26 berücksichtigt. Daher ist dort ein Jahrgang mehr dargestellt als die Anzahl der berechneten Kohorten. Selbiges gilt für das Jahr 2016

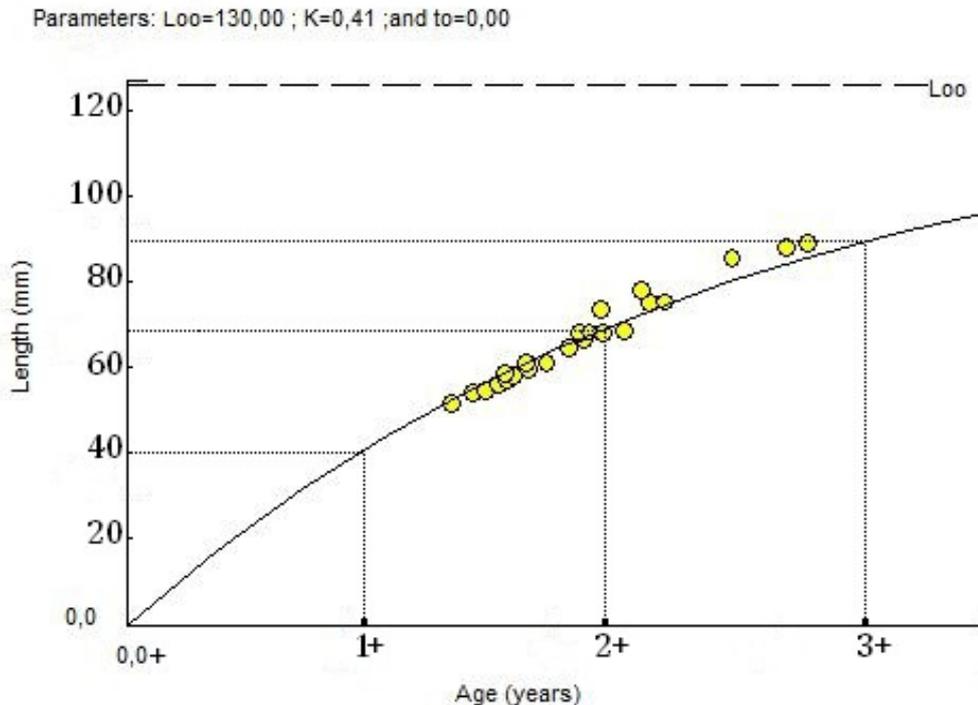


Abbildung 26: Wachstumsmodell der Population 2016. In die Berechnung sind beide Geschlechter eingegangen, um die Datengrundlage zu maximieren. Bei einem $K=0,41$ und $L_{\infty}=130\text{mm}$ sind 3 Altersgruppen kalkuliert worden. Auf der X-Achse ist das Alter von 0 bis 3 Jahre dargestellt. Die Y-Achse zeigt die Länge der Tiere in mm. Die gelben Punkte zeigen die Mittelwerte einer Kohorte, welche durch die Methode von Bhattacharya bestimmt wurde.

Populationsgröße

Auf vier jeweils 4 m^2 großen Flächen sind insgesamt 48 Signalkrebse gefangen worden. Auf einer 1 m^2 Fläche sind demnach 3 Tiere vorhanden. Für die Gesamtfläche des Gewässers und somit die vorhandene Population zum Zeitpunkt der Datenaufnahme am 15.05.2016 bedeutet dies:

$$3 \text{ Signalkrebse } (1\text{m}^2) \times 4700 \text{ m}^2 = 14.100 \text{ Signalkrebse im Gewässer}$$

Ausgehend vom CPUE eines Jahres kann damit der theoretische Fangradius einer Reuse berechnet werden:

Mittelwert einer Reuse (CPUE) / Anzahl Tiere pro 1m² = Lockradius einer Reuse*

(* Der Mittelwert einer Reuse entspricht hier dem errechneten Mittelwert aller CPUE im Jahr 2016 mit Temperaturwerten >10 °C)

Für das Jahr 2016 bedeutet dies:

CPUE 46,3 / 3 Signalkrebse/m² = 15,4 m² Lockradius einer Reuse

Ausgehend vom Lockradius einer Reuse von 15,4 m² im Jahre 2016 kann nun die theoretische Signalkrebsdichte/m² für das Jahr 2015 bestimmt werden:

*Mittelwert einer Reuse (CPUE) * / Lockradius einer Reuse = Tiere pro 1m²*

(* Der Mittelwert einer Reuse entspricht hier dem errechneten Mittelwert aller CPUE im Jahr 2015 mit Temperaturwerten >10°C)

Für das Jahr 2015 bedeutet dies:

CPUE 41,2 / 15,4 m² = 2,7 Signalkrebse/m²

und somit für das gesamte Gewässer in 2015 = 12690 Signalkrebse

Zum Vergleich sind in Tabelle 4 alle errechneten Werte der Jahre 2015 und 2016, sowie vergleichende Literaturwerte zum Fangradius von Krebsreusen dargestellt:

Jahr	Lockradius/Reuse (m²)	Tiere/1m²	Gesamt-Population	Gefangen
2015	15,4	2,7	12690	8274
2016	15,4	3	14100	11574
<i>Abrahamsson & Goldmann</i>	<i>13*</i>	<i>3,6</i>	16920	--
<i>Flint</i>	<i>30*</i>	<i>1,5</i>	7050	--

Tabelle 4: Übersicht der berechneten Gesamtpopulation für das Jahr 2015 und 2016, sowie der tatsächlich gefangenen Anzahl der Signalkrebse in den beiden Jahren. Zum Vergleich wurden mit Hilfe der Lockradien () von Abrahamsson und Goldmann (1970), sowie Flint (1975) die Gesamtpopulation und die Dichte der Signalkrebse im Versuchsgewässer berechnet.*

4. Diskussion

4.1 Temperatur

Temperatur hat eine wichtige Rolle bei der biogeographischen Verbreitung von Tieren sowie auf lokaler Ebene innerhalb eines Habitats (Bozinovic 2011). Da Temperatur einen großen Einfluss auf den Metabolismus von Organismen hat (Pörtner 2001), wird auch die Wachstumsrate durch die Temperatur beeinflusst. Simcic (2013) beschreibt eine optimale Temperatur für Wachstum von *Pacifaculus leniusculus* zwischen 20 °C und 26 °C. In Untersuchungen von Frikins & Holdich (1993) wird eine optimale Wachstumstemperatur von 22,8 °C angegeben. So unterscheiden sich die Angaben zu Temperatur-Optima bei Flusskrebse von Literatur zu Literatur oder von Standort zu Standort.

Dies ist unter Anderem begründet dadurch, dass optimale Wachstumsbedingungen nicht allgemeingültig sind, da die Temperatur für optimales Wachstum mit zunehmendem Breitengrad negativ korreliert ist (Westhoff & Rosenberger 2016). Somit kann durch Literaturangaben nicht auf die optimale Temperatur für Wachstum und somit Aufenthaltsbedingungen im Untersuchungsgewässer geschlossen werden.

Die vorliegende Arbeit zeigt, dass Temperatur einen Einfluss auf die Verteilung der Signalkrebse im Gewässer sowie auf die Aktivität von diesen hat.

Durch die Berechnung des Pseudo R^2 der mixed-models wurde der Einfluss, der durch die Temperatur erklärt werden kann für das jeweilige Modell berechnet. In allen Modellen wurde durch diese Berechnung ein höherer R^2 -Wert erreicht als ohne Einbezug der Temperatur. Dies zeigt den Zugewinn der erklärenden Varianzen in einem solchen Modell durch Berücksichtigung von Umweltfaktoren wie der Temperatur.

Die Korrelation von CPUE und Temperatur beschreibt den Einfluss von Temperatur-Schwankungen auf poikilotherme Lebewesen. Betrachtet man den CPUE als Aktivitätslevel der Signalkrebse, wird deutlich, dass diese bei höheren Temperaturen deutlich aktiver sind als bei niedrigeren und somit bei niedrigeren Wassertemperaturen schlechter zu fangen sind als bei höheren Wassertemperaturen.

Die vorliegenden Ergebnisse zeigen auch, dass die Temperatur einen Einfluss auf die Größe der gefangenen Signalkrebse hat. Dieser Zusammenhang ist jedoch hauptsächlich auf den großen Stichprobenumfang ($n= 21165$) zurückzuführen, da das Modell nur einen sehr geringen Teil der Varianzen erklärt ($R^2=0,004$). Zusätzlich gibt es keinen Zusammenhang zwischen CPUE und Größe der gefangenen Signalkrebse. Dies ist jedoch auch auf den Effekt der Bereusung auf die Größe der gefangenen Tiere zurückzuführen, da mit fortlaufendem Fangdatum die Größe der

Signalkrebse abgenommen hat, der CPUE jedoch zunahm.

Allerdings ist bei Betrachtung von Abbildung 12 interessant, dass die Größe der gefangenen Signalkrebse auf allen Standorten ab 21 °C Wassertemperatur wieder abzunehmen scheint. Diese Messung fand im Juli statt und stellt die höchste gemessene Wassertemperatur im Gewässer dar. An diesem Tag ist auch in Abbildung 12 zu sehen, dass der CPUE niedriger ist als in den Monaten unmittelbar vor und nach dem Fangdatum. Diese Beobachtung würde dafür sprechen, dass eine Wassertemperatur von 21 °C das Temperaturoptimum der Signalkrebse übersteigt und sich diese womöglich nicht im warmen Uferbereich aufhielten, wo die Reusen gestellt wurden.

Da nur an einem Fangtag das Wasser diese Temperatur erreichte, ist diese Beobachtung statistisch nicht abgesichert und bedarf damit weiteren Untersuchungen. Mögliche Ursachen für den Einbruch des CPUE könnten beispielsweise das gleichzeitige Häuten der Krebse sein, wodurch sie nicht in der Lage gewesen wären, in die Reusen zu gelangen.

Die Ergebnisse der Tiefenreusen spiegeln die Sensitivität der Signalkrebse zur Temperatur ebenso wider. Im Frühling und Sommer, wenn die Uferbereiche deutlich wärmer sind als in der Tiefe, halten sich auch mehr Tiere in den wärmeren Uferbereichen auf. Im Herbst, wenn sich die Temperaturen von Ufer (10 °C) und Tiefe (6,9 °C) annähern, halten sich in der Tiefe und im Ufer statistisch gesehen gleich viele Signalkrebse auf. Im Winter bleibt der CPUE der Signalkrebse in der Tiefe über dem des Uferbereichs. Dabei wurden im Ufer im Sommer am meisten Signalkrebse gefangen und im Winter bei den niedrigsten Temperaturen am wenigsten. Im Tiefen hingegen wurde die höchste Anzahl Signalkrebse im Herbst erreicht, wo die Tiere im Gewässer gleichmäßig verteilt waren. Die Ergebnisse stehen im Einklang mit Untersuchungen von Flint (1975). Er konnte nachweisen, dass im Winter Tiefen bis zu 100 Meter am Gewässergrund von Signalkrebsen besiedelt waren und diese mit steigender Wassertemperatur im Frühling wieder zurück in flachere Bereiche wanderten. Des Weiteren bestätigen die Ergebnisse die Aussage, dass Signalkrebse mit abnehmender Temperatur inaktiver werden (Johnson et al. 2013), da bei niedrigeren Temperaturen allgemein weniger Signalkrebse gefangen wurden als bei höheren Temperaturen.

Außerdem wird sowohl eine vertikale Wanderung der Signalkrebse bedingt durch Temperaturänderungen, als auch eine Präferenz von größeren Tieren in tieferen Gebieten aufgezeigt. Diese Präferenz der größeren Tiere kann durch geeignete Habitatsstrukturen (Abrahamsson & Goldamm 1970) und verfügbare Nahrung bedingt sein (Flinders & Magoulick 2007). Hier kann davon ausgegangen werden, dass die tieferen Bereiche ausschließlich von größeren Tieren präferiert werden oder dass diese Bereiche allgemein sehr attraktiv sind, aber durch die Konkurrenzstärke der größeren Signalkrebse gegenüber kleineren Signalkrebsen (Ranta & Lindström 1993) von diesen besetzt sind.

4.2 Standorte

Zur Berechnung der Präferenz von Signalkrebsen auf verschiedene Standorte, wurde die Temperatur bewusst in dem statistischen Model extra berechnet. Dadurch konnte eine Präferenz zu den Standorten ohne Einfluss der Temperatur auf den CPUE gewährleistet werden. Durch die Berechnung von R^2 ist ersichtlich, dass 80 % der Varianzen des Modells durch die Faktoren Temperatur und Standorte auf den CPUE erklärt werden. 10 % der Varianzen werden ausschließlich durch die Standorte erklärt. Dies zeigt wiederum, dass die Temperatur den Haupteinfluss auf den CPUE hat.

Die Wahl der Standorte von Signalkrebsen ist unter Anderem abhängig vom Alter der Tiere (Flint 1977, Wutz & Geist 2013), Nahrungsangebot vor Ort (Abrahamsson & Goldamm 1970) und passenden Schutzmöglichkeiten (Kirjavainen & Westman 1995).

In dieser Arbeit gab es keine Unterschiede im Alter der Tiere innerhalb der fünf Standorte im Uferbereich. Dies spricht dafür, dass alle Standorte ein geeignetes Habitat für alle Altersklassen bieten oder, dass die intraspezifische Konkurrenz auf diesen Standorten so gering ist, dass adulte Tiere Jungtiere nicht von diesen Standorten vertreiben. Intraspezifische Konkurrenz hat einen entschiedenen Einfluss auf die Verteilung der Signalkrebse im Gewässer (Flint 1977).

Die Ergebnisse der Tiefen-Untersuchungen zeigen aber, dass die tiefen Gebiete präferiert von großen Signalkrebsen im Winter und Frühling bewohnt werden. Ähnliche Ergebnisse zeigten Untersuchungen von Johnson et al. (2013) und Clark et al. (2013).

In diesen Arbeiten wird beschrieben, dass Vertiefungen in Gewässern attraktiv für ältere (größere) Signalkrebse sind. Jedoch wurden diese Untersuchungen in Flüssen durchgeführt. Da dort auch Faktoren, wie Wasserströmung und veränderte Strukturen hinzukommen, lassen sich die Ergebnisse von Untersuchungen an Flüssen nur bedingt mit solchen an stehenden Gewässern vergleichen.

Der attraktivste Standort mit dem höchsten CPUE ist der Mix-Standort. Hier ist auch die höchste Heterogenität im Vergleich zu den anderen Standorten vorzufinden. Durch die Kombination von großen und kleinen Steinen, sowie Vegetationsresten und teilweise schlammigem Boden, finden die Signalkrebse gute Bedingungen für Schutzmöglichkeiten. Eine solche Attraktivität spiegelt sich in einer höheren Signalkrebsdichte als auf anderen Standorten wieder (Wooster et al. 2012).

Trotz der in der Literatur beschriebenen Standort-Attraktivität von großen Steinen (Flint 1977, Guan & Wiles 1996) für Signalkrebse, weist der Standort Blocksteine in den vorliegenden Ergebnissen den geringsten CPUE auf. Ein Grund hierfür könnten die teilweise sehr großen Blocksteine, die unter Umständen als Schutzmöglichkeit nicht passend sind, in dem untersuchten Gewässer sein. Zumindest bieten diese Steine einen Reichtum an Periphyton (vgl. Abb. 28),

welcher als Nahrung für Signalkrebse dient (Abrahamsson & Goldmann 1970). Möglicherweise wird in diesem Gewässer aber größtenteils das vorhandenen Laub als Nahrungsangebot wahrgenommen. Vegetationsreste sind eine bevorzugte Nahrungsquelle für Signalkrebse und es wird sogar Makrozoobenthos bevorzugt (Weinländer & Füreder 2016). Die Attraktivität der Standorte Äste und Mix spricht für die bevorzugte Aufnahme von pflanzlichem Material als Nahrungsquelle, da diese eine große Menge an Vegetationsresten vorwiesen. Da der Standort Feinsubstrat den zweithöchsten CPUE aufweist, kann davon ausgegangen werden, dass die Signalkrebse sich auch vermehrt in Bereichen ohne natürliche Schutzmöglichkeiten, wie Steine, aufhalten. Hier können sich die Tiere in den sandigen/kiesigen Boden eingraben, um Schutz zu suchen. So scheinen sich die Tiere in diesem Gewässer präferiert in lockerem Boden Höhlen zu graben oder nutzen kleine Steine und Vegetationsreste als Schutz. Große Steine von einem Durchmesser bis zu 1,50 m, wie sie als Blocksteine hier vorzufinden sind, sind weniger attraktiv als Schutzmöglichkeit.

Hervorzuheben ist, dass trotz der extremen Nähe der Standorte zueinander die oben genannten Unterschiede zwischen den Standorten statistisch gefunden wurden. Dies spricht für das deutliche Präferieren von verschiedenen Standorten selbst auf kleinstem Raum. Zusätzlich bestätigt dies den berechneten Fangradius einer Reuse von ca. 15 m². Bei einem größeren Fangradius, wie er von Flint (1975) mit 30 m² und von Lewis (1997) mit bis zu 116 m² beschrieben wird, wären die vorliegenden Ergebnisse der Standorte im Uferbereich nicht möglich gewesen. Dann wären Signalkrebse aus einem definierten Standort in die Reuse eines anderen definierten Standortes gewandert. Jedoch kann der Fangradius der Reusen auf verschiedenen Standorten variieren. Der Lockradius auf offenem Boden ohne Vegetationsreste und Steine ist größer als auf Flächen mit solchen Hindernissen (Flint 1975). Bedingt durch den verringerten Lockradius auf dem Standort Blocksteine, gelangen so auch nur weniger Signalkrebse in die Reusen auf einem solchen Standort im Vergleich zu dem Standort Feinsubstrat, wo keinerlei Hindernisse vorhanden sind. Dies kann eine weitere Erklärung für den hohen CPUE des Standortes Feinsubstrat im Vergleich zum Standort Blocksteine sein.

4.3 Effekt: Bereusung

Durch das Fangen von Flusskrebsen mit Hilfe von Reusen werden besonders große Krebse bevorzugt gefangen (Westmann et al. 1999). Dies ist bedingt durch die Konkurrenzstärke von größeren Flusskrebsen gegenüber kleineren (Ranta & Lindström 1993). Dadurch können große

Signalkrebse den Eintritt von kleineren Tieren in eine Krebsreuse blockieren (Heine et al. 2007, Richards et al. 1996).

Dieser selektive Fang von großen Individuen führt zu einer vermehrten Entnahme von großen Tieren. Dadurch kann sich der intraspezifische Konkurrenzdruck bei ausreichender Entnahme von großen Tieren innerhalb der Population verringern, was wiederum zu einer erhöhten Wachstumsrate in der verbleibenden Population resultiert (Herberholz et al. 2007, Moorhouse & Macdonald 2011). In den vorliegenden Ergebnissen ist genau dieser Effekt einer erhöhten Wachstumsrate, der bedingt durch die Entnahme von großen Flusskrebsen entsteht, zu beobachten. Die Wachstumsrate K des Jahres 2015 ist mit 0,36 niedriger als im Jahr 2016 mit 0,41. Diese erhöhte Wachstumsrate ist vor allem dadurch beeinflusst, dass sich die Population verjüngt hat. Die verbleibenden Jungtiere innerhalb der Population finden durch die Entnahme der konkurrenzstärkeren großen Tiere optimale Wachstumsbedingungen vor. Durch den Kannibalismus innerhalb einer Flusskrebspopulation wird normalerweise ein Großteil der kleinen Tiere von Größeren dezimiert (Guan & Wiles 1998). Außerdem haben die verbleibende Jungtiere bedingt durch den verringerten Konkurrenzdruck leichteren Zugang zu Nahrungsquellen, was in einem erhöhten Wachstum resultiert (Herberholz et al. 2007).

Die Anzahl der großen Signalkrebse ist in der vorliegenden Arbeit mit fortlaufendem Fangzeitraum gesunken, während die Anzahl der kleineren Signalkrebse gestiegen ist. Des Weiteren ist der Gesamtfang (CPUE) aller Signalkrebse angestiegen und hatte seinen Höhepunkt im Juni 2016 mit einem CPUE von 65 Krebsen. Dieser Anstieg des CPUE, trotz des Entnahmedrucks, kann durch oben beschriebenen Effekt der Entnahme von großen Flusskrebsen erklärt werden. Dieser kurzzeitige Anstieg des CPUE bevor dieser drastisch abfällt, ist typisch für Anzeichen einer Überfischung (Allan et al. 2005). Daher kann davon ausgegangen werden, dass dieser Anstieg im Jahr 2016 stattgefunden hat und die Population so kurz vor dem Zusammenbruch steht.

4.4 Populationsstruktur

Durch die Kohortenanalyse der drei Jahrgänge wurde erkenntlich, dass die untersuchte Signalkrebspopulation aus maximal sechs Jahrgängen besteht. Lediglich im Jahr 2014 konnten für männliche und weibliche Signalkrebse sechs Jahrgänge berechnet werden. Bei den männlichen Tieren haben die ältesten gefangenen Signalkrebse im Jahr 2015 und 2016 ein Alter von nur noch fünf Jahren. Bei den Weibchen konnten für das Jahr 2016 sogar nur vier Jahrgänge berechnet werden.

Die Analyse wurde durch die Separation von Längen-Frequenz-Daten erzielt. Das Problem der vorliegenden Daten ist, dass diese keine Signalkrebse unter einer Größe von <40 mm enthalten. Diese ungleiche Verteilung entsteht durch das selektive Fangen von Krebsen mit Hilfe von Reusen. Bei den verwendeten Reusen können Krebse unter einer bestimmten Größe (hier < 40 mm) nicht gefangen werden, da diese aufgrund der großen Maschenweite wieder aus den Reusen fliehen können (Paillisson et al. 2011). Daher wurde in den vorliegenden Ergebnissen berücksichtigt, dass die Altersklasse 0+ nicht gefangen werden konnte. Eine Analyse der Längen-Frequenz-Daten ist jedoch auch bei fehlenden Daten der Jungtiere möglich, insofern das Sampling groß genug ist (Smietana & Krzywosz 2006).

Durch das Hältern von trächtigen Signalkrebs-Weibchen bis zum Schlupf der Jungtiere im Jahr 2016, ist allerdings bekannt, dass die 0+ Tiere direkt nach Schlupf eine ungefähre Größe von 10 mm haben. Leider sind diese Jungtiere einige Zeit nach dem Schlupf verstorben und konnten so nicht für die weitere Auswertung Gebrauch finden. In der Literatur wird beschrieben, dass Einsömmerlinge (0+ Tiere) am Ende des ersten Jahres eine Größe von 30,3 mm TL (Kirjavainen & Westmann 1999) bis 40,0 mm TL (Abrahamsson 1971) haben.

Trotzdem zeigen die Ergebnisse, dass sich die Population innerhalb des Zeitraums der Bereusung deutlich verändert hat. Offensichtlich hat die Entnahme der Tiere vor allem Einfluss auf die älteren Signalkrebse im Gewässer. Umweltbedingungen, die diese Veränderung der Population erklären, können aufgrund der isolierten Lage des Gewässers ausgeschlossen werden.

Durch die Berechnung der Wachstumsrate K für die Jahre 2015 und 2016 ist eine weitere Veränderung der Population ersichtlich geworden. Im Jahr 2015 sind die Signalkrebse mit einem $K=0,36$ langsamer gewachsen als im Jahr 2016 ($K=0,41$) bei einer maximalen Größe von 130 mm TL. Die Wachstumsraten beider Jahre sind realistische Werte für das Wachstum für Signalkrebse. Lewis (1997) berechnete einen K -Wert von 0,38 bei einer maximalen Größe von 49 mm CP für eine Signalkrebspopulation im Lake Billy Chinook in Oregon. Dies bedeutet auch, dass die Tiere eines Jahrgangs in 2016 größer sind als die des gleichen Jahrgangs in 2015. Für den Jahrgang 2014 kann bezüglich der Wachstumsgeschwindigkeit keine Aussage getroffen werden. Allerdings wird bei Vergleich der Kohortenanalyse der drei Jahrgänge erkenntlich, dass die 3. Jahreskohorte der Männchen und Weibchen in 2014 mit einem Mittelwert von 81,3 mm und 82,3 mm höher ist als im Jahr 2015 (67,2 mm & 67,7 mm) und 2016 (69,1 mm & 72,5 mm). Dies würde bedeuten, dass Tiere gleichen Alters im Jahr 2014 größer waren als im Jahr 2016 und steht somit im Gegensatz zu einer kontinuierlich erhöhten Wachstumsrate seit Beginn der Bereusung in 2014.

Jedoch kann diese Unstimmigkeit durch Berechnungsfehler der Kohortenanalyse erklärt werden, da aufgrund der sehr gehäuften Datengrundlage eine Differenzierung der einzelnen Kohorten schwer

möglich gewesen ist.

Trotz der Veränderung der Jahrgänge, hat sich die Population im untersuchten Gewässer aber nicht reduziert. Für das Jahr 2016 wurde sogar eine höhere Population von 14.100 Tieren berechnet als im Jahr 2015 mit 12.690. Außerdem ist der CPUE kontinuierlich mit fortlaufenden Aufnahmedaten angestiegen und hat seinen Höchstwert im Sommer 2016 erreicht. Dies zeigt, dass die Population trotz des Drucks durch die Bereusung noch nicht verringert wurde. In einer Untersuchung zur Effektivität von Reusen zum Auslöschung einer Population von *Oronectes rusticus*, wurde gezeigt, dass nach 5 Jahren Reusen stellen, die Population um 95 % dezimiert wurde. Hier war ebenso ein Anstieg des CPUE zu verzeichnen (Hein et al. 2007). Dieser wurde nach einem Jahr festgestellt.

Letztendlich ist das Ziel die Population so weit zu dezimieren, dass die Populationsdichte in dem Gewässer abnimmt und zur Extinktion führt, damit gleichzeitig die Populationsdichte der Edelkrebse wieder zunehmen kann.

Hierbei sind Populationen mit einer niedrigeren Abundanzverteilung besonders anfällig für stochastische Variationen, die zur Auslöschung der Population führen können (Lande 1992). Stochastische Variationen beschreiben die zufällige Veränderung von Geburten und Sterberate innerhalb einer Population (demographische Stochastizität). Diese Veränderungen können vor allem in einer kleinen Population zur schnellen Extinktion führen.

Neben der demographischen Stochastizität hat auch die Umweltstochastizität Auswirkung auf das Fortbestehen einer Population. Diese ist durch zufällige störende Ereignisse von außerhalb geprägt und hat gleichermaßen Einfluss auf große und kleine Populationen.

Ein weiterer Faktor, der Einfluss auf das Bestehen einer Population hat, nennt man Allee-Effekt. Dieser beschreibt den Zusammenhang von Populationsdichte und Fitness. Dabei wird davon ausgegangen, dass eine niedrige Populationsdichte einen negativen Einfluss auf die Fitness eines einzelnen Individuums (Pro Kopf Wachstumsrate) auslöst und somit zum Bestehen einer Population beiträgt. Bedingt wird dieser Einfluss unter Anderem durch Inzuchtdepressionen, fehlende Sexualpartner und Räubersättigung (Stephens et al. 1999).

Liebhold & Bascompte (2003) zeigen beispielsweise anhand von *Lymantria dispar*, dass demographische Stochastizität und der Allee-Effekt zum Auslöschung einer Population mit niedriger Dichte führen kann.

Demographische Veränderungen von Populationen können letztendlich dazu führen, dass die Wachstumsrate K negativ wird und die Population zusammenbricht.

In der vorliegenden Arbeit ist ein Zusammenbruch der Population jedoch noch nicht ersichtlich. Durch den positiven Effekt der Entnahme von großen Tieren, ist sogar das Gegenteil des beschriebenen Allee-Effektes aufgetreten. Die Wachstumsrate K ist im Jahr 2016 höher als im Jahr

2015. Als Ursache hierfür kann der abnehmende Intraspezifische Konkurrenzdruck gesehen werden. Betrachtet man jedoch die Zusammensetzung der Jahrgänge 2014, 2015 und 2016, wird deutlich, dass dieser positive Wachstumseffekt nur kurzzeitig sein kann, da sich die Population immer mehr verjüngt. Letztendlich wird diese Verjüngung zum Einbruch der Population führen, was sich in einer negativen Wachstumsrate widerspiegelt. Da vor allem die geschlechtsreifen Tiere durch die Reusen gefangen werden, wird das Auffinden eines geschlechtsreifen Partners innerhalb der Population immer schwieriger. Zusätzlich wird durch die bewusste Entnahme und die damit resultierende Veränderung der Jahrgänge der negative Einfluss von demographischer Stochastizität begünstigt. Somit können Effekte wie die demographische Stochastizität und Umweltstochastizität das Auslöschen einer kleinen Population begünstigen. Dies bedeutet wiederum, dass es nicht unbedingt nötig ist, alle Individuen einer Population zu entnehmen, um diese zur Extinktion zu treiben, sondern eine Dezimierung um mindestens 80 % der Population ausreichend sein kann (Liebhold & Bascompte 2003).

Da im Jahr 2016 weniger Eier tragende Weibchen als in den Jahren 2015 und 2014 gefangen wurden, kann dies als Hinweis gesehen werden, dass sich die potentielle Fekundität der Population verringert hat. Jedoch ist diese Aussage allein nicht belastbar, da trächtige Weibchen ihren Unterschlupf nur selten verlassen und somit schwer zu fangen sind (Cullen et al. 2003). Die Fangzahlen der Eier tragenden Weibchen in diesem Gewässer können die Ergebnisse von Cullen et al. (2003) bestätigen. Im Jahr 2014 wurden 32 trächtige Weibchen von insgesamt 875 Weibchen gefangen, im Jahr 2015 waren es 20 von 3937 und im Jahr 2016 lediglich 19 Eier tragende Weibchen von insgesamt 5249 Weibchen. Dabei hatte das kleinste gefangene trächtige Weibchen eine Größe von 64 mm TL. Dies zeigt, dass ein Weibchen bei guten Wachstumsbedingungen im zweiten Jahr (1+) bereits geschlechtsreif werden kann, aber in den häufigeren Fällen ein Alter von 2+ oder 3+ bei Geschlechtsreife und einer Durchschnittsgröße von 86,1 mm TL \pm 10,2 mm hat (Vergleiche Abbildung 25 und 26).

4.5 Material: Krebsreusen

Die vorliegende Arbeit bestätigt, dass durch das Stellen von Reusen eine enorme Menge an Flusskrebse in sehr kurzer Zeit gefangen werden kann. Besonders durch die stündliche Leerung des 24- Stunden Fangs konnte eine große Menge an Signalkrebsen entnommen werden. Hier wurde an einem Tag mehr als die vierfache Menge an Signalkrebsen gefangen als mit Reusen, welche nur regulär am nächsten Morgen geleert wurden. Dabei ist es sinnvoll die Reusen erst mit Beginn des

Sonnenuntergangs zu stellen und die Fangnacht mit Sonnenaufgang zu beenden, da *Pacifastacus lenisuculus* nachtaktiv ist (Lewis, 1997).

Jedoch bringt das Verwenden von Reusen eines solchen Typs wie in der vorliegenden Arbeit auch Nachteile mit sich.

Ein allgemeines Problem von Reusen ist, dass präferiert große Krebse gefangen werden, da diese bei Ersteintritt in eine Reuse diese gegenüber Artgenossen verteidigen. Dabei wird der Eintritt von kleineren Artgenossen verhindert (Heine et al. 2007, Richards et al.1996).

Außerdem wird von mehreren Autoren berichtet, dass Reusen selektiv männliche Krebse anlocken (Rach & Bills, 1989, Hein et al.2007, Brown and Brewis 1978), was der Reduktion der Reproduktionsfähigkeit der Population,aufgrund dem hohen Anteil der verbleibenden Weibchen nicht sonderlich schaden würden.

In dieser Arbeit konnte jedoch keine sexuelle Selektion durch den Fang von Reusen festgestellt werden. Über das Blockieren der Reusen durch große Tiere kann in dieser Arbeit keine Aussage gemacht werden. Es lässt sich jedoch vermuten, dass dies hier keine große Rolle gespielt hat, da ohnehin nur sehr wenige große Tiere im Laufe der Zeit gefangen wurden.

Ein weiteres Problem beim Stellen der Reusen ist, dass diese durch falsche Platzierung den Eintritt für Flusskrebse verhindern können. Beim Auslegen der Reusen ist darauf zu achten, dass beide Öffnungen einer Reuse am Grund des Bodens liegen. Besonders in Bereichen mit großen Steinen und vielen Vegetationsresten sind dadurch die Reusen teilweise erschwert aufstellbar.

Dadurch kann es passieren, dass gar keine oder nur sehr wenige Tiere in die Reuse gelangen.

Dieses Problem ist vor allem beim Stellen der Tiefenreusen zu beachten, da hier nicht nachgeprüft werden kann, wie die Reuse am Grund platziert ist.

5. Zusammenfassung

Bei Beachtung der potentiell höchsten Aktivität von Signalkrebsen kann der Fang dieser deutlich gesteigert werden. Dabei spielt die Temperatur des Gewässers eine maßgebende Rolle. So ist es sinnvoll, möglichst viele Reusen in Sommermonaten zu stellen, um den CPUE bei niedrigem Aufwand zu maximieren. Auch können Fänge mit mehreren Leerungen über Nacht als erfolgversprechende Maßnahme gelten, wie die 24- Stunden Aufnahme zeigte.

Eine weitere wichtige Rolle spielt die Wahl der Standorte für die ausgelegten Reusen. Dabei zeigen die Ergebnisse, dass auf strukturreichen Standorten und auf offenen Standorten ein hoher CPUE erzielt werden kann. Außerdem wurden große Signalkrebse vorrangig in den Tiefenbereichen des Gewässer gefangen werden.

Somit kann die erste Hypothese: **„Das Habitat hat Einfluss auf die Populationsdichte, die Größe und das Geschlechterverhältnis von *Pacifastacus leniusculus*“** zum Teil bestätigt werden. Lediglich der Einfluss auf das Geschlechterverhältnis konnte in dieser Arbeit nicht nachgewiesen werden.

Eine erfolgreiche Dezimierung der Population ist jedoch bis zu diesem Zeitpunkt noch nicht geglückt. Dies ist auch durch den Effekt der selektiven Entnahme von großen Signalkrebsen bedingt durch die Verwendung von Krebsreusen zu erklären.

Damit kann die zweite Hypothese: **„Ein aktives Fangen von Signalkrebsen durch Stellen von Reusen führt zu einer Veränderung der Populationsdynamik. Dabei werden hauptsächlich große und konkurrenzstärkere Signalkrebse gefangen, was aufgrund von verringerter Konkurrenzsituation in einer erhöhten Wachstumsrate beim Rest der Population resultiert“** auf Basis der vorliegenden Ergebnisse bestätigt werden.

Letztendlich zeigt das Zusammenspiel der Ergebnisse unter Berücksichtigung der Literatur, dass die Population kurz vor dem Zusammenbruch steht und ein Einbruch bei weiterem kontinuierlichen Fang kurz bevor steht.

6. Ausblick

In der Arbeit konnte gezeigt werden, dass der effektive Fang von Flusskrebsen durch mehrere Faktoren beeinflusst wird. Besonders ist hier der Temperatureinfluss zu nennen.

Hier sind weitere Untersuchungen zum Temperaturlimit von *Pacifastacus leniusculus* nötig um dessen potentielle Ausbreitung vorhersehen zu können und so vorzeitige Maßnahmen für eine Ausbreitung zu verhindern.

Die Untersuchungen über 2,5 Jahre Bereusen von *Pacifastacus leniusculus* haben aber auch gezeigt, dass eine starke Beeinflussung der Population möglich ist. Jedoch können keine konkreten Aussagen darüber getroffen werden, wie lange es genau dauert bis diese Population zusammenbricht und ob sich die vorhandene Edelkrebs Population im Gegenzug wieder erholt. Daher müssen weitere Untersuchungen über einen unbestimmten Zeitraum weitergeführt werden, um die Antwort darauf zu finden, ob diese Signalkrebs Population sich weiter verändert und wann sie zusammenbricht. Auch steht die Frage im Raum, ob das Auslöschen einer Flusskrebs-Population in einem isolierten Gewässer nur durch die Entnahme von allen Individuen gewährleistet werden kann oder ob eine Ausdünnung der Population ausreichend sein kann.

Hier ist zu beachten, dass kleine Tiere, die mit Hilfe der Reusen nicht gefangen werden können, im Gewässer zurück bleiben. Dadurch kann sich eine Population mit Beendigung des Stellen von Reusen wieder regenerieren.

Somit erscheint es sinnvoll weitere Maßnahmen, wie das Regulieren von Flusskrebsen durch Prädation von Fischen (Hein et al. 2007), in Kombination mit dem Stellen von Reusen in Betracht zu ziehen.

Anhang



Abbildung 27: Stellen der Reusen mit Hilfe eines Pontonboots. Selbst bei eingefrorener Wasseroberfläche im Winter wurden die Reusen gestellt. Der rote Schwimmkörper im Hintergrund dient zur Befestigung der Schnüre, um die Reusen wieder hochzuholen.



Abbildung 28: Periphyton auf Blocksteinen im Uferbereich. Im Hintergrund ist ein Schwarm Moderlieschen erkennbar



Abbildung 29: Rohrkolbenfeld im Frühjahr 2016. Standort: Rohrkolben



Abbildung 30: Offener Bereich mit kiesigem Sediment. Standort: Feinsubstrat



Abbildung 31: Größtenteils durch Äste und Laub bedeckter Boden. Standort: Äste



Abbildung 32: Mittelgroße Blocksteine nahe der Wasseroberfläche. Standort: Blockstein



Abbildung 33: Standort mit Rohrkolben, toten Ästen und vereinzelt großen Steinen. Standort: Mix

8. Danksagung

Mein Dank geht an Herrn Christoph Dümpelmann (Büro für Fischbiologie und Gewässerökologie) für die Ermöglichung dieser Arbeit. Außerdem danke ich den Helfern und Helferinnen vor Ort, ohne die das Vermessen und Protokollieren der Signalkrebse nicht möglich gewesen wäre, hier seien besonders Frau Irmela Doerries und Erich Sänger vom Nabu genannt. Besonderer Dank gebührt Herrn Professor Dr. Lothar Beck, der mich betreute und auch die Erstkorrektur durchführte. Auch bedanke ich mich bei Dr. Barbara Kostron für die Erstellung des Zweitgutachtens.

9. Eidesstattliche Erklärung

Hiermit versichere ich, dass ich die vorliegende Arbeit mit dem Titel „Populationsentwicklung von *Pacifastacus leniusculus* (Dana,1825) in einem Steinbruch“ selbständig und nur unter Verwendung der angegebenen Hilfsmittel und Quellen verfasst habe. Aus anderen Werken entnommene Wortlaute oder Zusammenhänge sind als solche kenntlich gemacht. Des Weiteren versichere ich, dass diese Arbeit nicht in gleicher oder ähnlicher Fassung in einem anderen Studiengang als Prüfungsleistung vorgelegt wurde.

Marburg, den

Lucas Schubert

10. Literaturverzeichnis

- Abercrombie M, Hickman M, Johnson ML, Thain M. (1992). Dictionary of biology. Middlesex, England: Penguin Books. pp. 596.)
- Abrahamsson, S. A. A. (1971). Density , Growth and Reproduction in Populations of *Astacus astacus* and *Pacifastacus* in populations of *Astacus astacus* Density , growth and reproduction and *Pacifastacus leniusculus* in an isolated pond. *Oikos*, 22, 373–380.
- Abrahamsson, S. A. A., & Goldman, C. R. (1970). Distribution , Density and Production of the Crayfish *Pacifastacus leniusculus* Dana in Lake Tahoe , California - Nevada. *Oikos*, 21, 83–91
- Allan, J. D., Abell, R., Hogan, Z. E. B., Revenga, C., Taylor, B. W., & Welcomme, R. L. (2005). Overfishing of Inland Waters, 55(12).
- Almeida, D., Argent, R., Ellis, A., England, J., & Copp, G. H. (2013). Environmental biology of an invasive population of signal crayfish in the River Stort catchment (southeastern England). *Limnologia*, 43(3), 177–184. <http://doi.org/10.1016/j.limno.2012.09.002>
- Bondar, C. A., Bottriell, K., Zeron, K., & Richardson, J. S. (2005). Does trophic position of the omnivorous signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) in a stream food web vary with life history stage or density? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62(11), 2632–2639. <http://doi.org/10.1139/f05-167>
- Bozinovic, F., Calosi, P., & Spicer, J. I. (2011). Physiological Correlates of Geographic Range in Animals. <http://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145055>
- Brown, D.J. & J.M. Brewis. 1978. A critical look at trapping as a method of sampling of *Austropotarnobius pallipes* (Lereboullet) in a mark and recapture experiment. In: Freshwater Crayfish IV Papers from the 4th International Symposium on Freshwater Crayfish
- Bubb, D. H., Lucas, M. C., & Thom, T. J. (2002). Winter movements and activity of signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in an upland river, determined by radio telemetry. *Hydrobiologia*, 483, 111–119. <http://doi.org/10.1023/A:1021363109155>
- Capurro, M., Galli, L., Mori, M., Salvidio, S., & Arillo, A. (2015). Reproductive cycle of *Pacifastacus leniusculus* (Dana) (Crustacea: Decapoda) from the Brugnato Lake (Liguria, northwest Italy). *Italian Journal of Zoology*, 82(3), 366–377. <http://doi.org/10.1080/11250003.2015.1022235>
- Chucholl, C. (2016). The bad and the super-bad: prioritising the threat of six invasive alien to three imperilled native crayfishes. *Biological Invasions*, 18(7), 1–22. <http://doi.org/10.1007/s10530-016-1141-2>
- Chybowski, L. (2013). Absolute fecundity of two populations of signal crayfish , *Pacifastacus leniusculus* (Dana). *Arch.Pol.Fish*, 21, 357–362. <http://doi.org/10.2478/aopf-2013-0036>

- Clark, J. M., Kershner, M. W., & Montemarano, J. J. (2013). Habitat-specific effects of particle size, current velocity, water depth, and predation risk on size-dependent crayfish distribution. *Hydrobiologia*, 716(1), 103–114. <http://doi.org/10.1007/s10750-013-1548-z>
- Cullen P, Copley L, McCarthy TK (2003) Observations on experimental trapping of *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet) in a western Irish stream. In: Holdich DM, Sibley PJ (eds) Management and conservation of crayfish. Proceedings of a conference held on 7th November, 2002. Environment Agency, Bristol, UK, pp 152–158
- Edgerton, B. F., Henttonen, P., Jussila, J., Mannonen, A., Paasonen, P., Taugbøl, T., ... Souty-Grosset, C. (2004). Understanding the causes of disease in European freshwater crayfish. *Conservation Biology*, 18(6), 1466–1474. <http://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00436.x>
- Elser, J. J., Junge, C., & Goldman, C. R. (1994). Population structure and ecological effects of the crayfish *pacifastacus leniusculus* in castle lake, california. *The Great Basin Naturalist*, 54(2), 162–169.
- Ercoli, F., Ruokonen, T. J., Hämäläinen, H., & Jones, R. I. (2014). Does the introduced signal crayfish occupy an equivalent trophic niche to the lost native noble crayfish in boreal lakes? *Biological Invasions*, 16(10), 2025–2036. <http://doi.org/10.1007/s10530-014-0645-x>
- Firkins I, HoldichDM(1993) Thermal studies with three speciesof freshwater crayfish. *Freshw Crayfish* 9:241–248
- Flinders, C. A., & Magoulick, D. D. (2007). Effects of depth and crayfish size on predation risk and foraging profitability of a lotic crayfish. *Journal of the North American Benthological Society*, 26(4), 767–778. <http://doi.org/10.1899/06-103.1>
- Flint, R. W. (2004). The natural history, ecology and production of the crayfish, *pacifastacus leniusculus* in a subalpine lacustrine environment. *Marine Biotechnology*, 1–157.
- Flint, R. W., & Goldman, C. R. (1977). Crayfish growth in Lake Tahoe: effects of habitat variation. *J. Fish. Res. Board Can.*, 34(April), 155–159. <http://doi.org/10.1139/f77-022>
- Freeland-Riggert, B. T., Cairns, S. H., Poulton, B. C., & Riggert, C. M. (2016). Differences Found in the Macroinvertebrate Community Composition in the Presence or Absence of the Invasive Alien Crayfish, *Orconectes hylas*. *PloS One*, 11(3), e0150199. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0150199>
- Freeman, M. A., Turnbull, J. F., Yeomans, W. E., & Bean, C. W. (2010). Prospects for management strategies of invasive crayfish populations with an emphasis on biological control M. *AQUATIC CONSERVATION: MARINE AND FRESHWATER ECOSYSTEMS*, 20, 211–233. <http://doi.org/10.1002/aqc>
- Gherardi, F., Renai, B., & Corti, C. (2001). Crayfish Predation on Tadpoles : a Comparison Between a Native (*Austropotamobius Pallipes*) and an Alien Species (*Procambarus Clarkii*). *Bulletin Français de La Pêche et de La Pisciculture*, (361), 659–668. <http://doi.org/10.1051/kmae:2001011>

- Gimpel, K. & R. Hugo (2008): Nachuntersuchungen zur Bestandssituation des Edelkrebse (Astacus astacus) in Hessen. – Unveröffentlichtes Gutachten erstellt im Auftrag von Hessen-Forst (FENA)
- Guan, R. Z., & Wiles, P. R. (1997). Ecological impact of introduced crayfish on benthic fishes in a British Lowland River. *Conservation Biology*, 11(3), 641–647. <http://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1997.96073.x>
- Guan, R. Z., & Wiles, P. R. (1999). Growth and reproduction of the introduced crayfish *Pacifastacus leniusculus* in a British lowland river. *Fisheries Research*, 42(3), 245–259. [http://doi.org/10.1016/S0165-7836\(99\)00044-2](http://doi.org/10.1016/S0165-7836(99)00044-2)
- Guan, R. Z., & Wiles, P. R. (1998). Feeding ecology of the signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in a British lowland river. *Aquaculture*, 169(3–4), 177–193. [http://doi.org/10.1016/S0044-8486\(98\)00377-9](http://doi.org/10.1016/S0044-8486(98)00377-9)
- Guan, R.-Z. (1994). Burrowing behaviour of signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Dana), in the river Great Ouse, England. *Freshwater Forum*, 4, 144–168.
- Guan, R., & Wiles, P. R. (1996). Growth, density and biomass of crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in a British lowland river. *Aquatic Living Resources*, 9, 265–272.
- Hein, C. L., Zanden, M. J. Vander, & Magnuson, J. J. (2007). Intensive trapping and increased fish predation cause massive population decline of an invasive crayfish, 1134–1146. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01741.x>
- Heinimaa, S., & Pursiainen, M. (2008). Signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* at northerly latitudes: A search for the distribution limits. *Freshwater Crayfish*, 16(Kuitunen 2006), 37–41
- Herberholz, J., Mccurdy, C., & Edwards, D. H. (2007). Direct benefits of social dominance in juvenile crayfish. *Biological Bulletin*, 213(1), 21–27. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01741.x> [pii]
- HMUKLV & Hessen-Forst FENA (Hrsg.) (2014): Atlas der Fische Hessens – Verbreitung der Rundmäuler, Fische, Krebse und Muscheln – In: FENA Wissen Band 2, Gießen, Wießbaden
- Holdich, D. M., Harlioglu, M. M., & Firkins, I. (1997). Salinity Adaptations of Crayfish in British Waters with Particular Reference to *Austropotamobius pallipes*, *Astacus leptodactylus* and *Pacifastacus leniusculus*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 44, 147–154. <http://doi.org/10.1006/ecss.1996.0206>
- Holdich, D. M. (2002). *Biology of Freshwater Crayfish*.
- Hudina, S., Žganec, K., & Hock, K. (2015). Differences in aggressive behaviour along the expanding range of an invasive crayfish: an important component of invasion dynamics. *Biological Invasions*, 17(11), 3101–3112. <http://doi.org/10.1007/s10530-015-0936-x>

- Jackson, M. C., Grey, J., Miller, K., Britton, J. R., & Donohue, I. (2016). Dietary niche constriction when invaders meet natives: evidence from freshwater decapods. *The Journal of Animal Ecology*, 1098–1107. <http://doi.org/10.1111/1365-2656.12533>
- Johnson, M. F., Rice, S. P., & Reid, I. (2014). The activity of signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) in relation to thermal and hydraulic dynamics of an alluvial stream, UK. *Hydrobiologia*, 724(1), 41–54. <http://doi.org/10.1007/s10750-013-1708-1>
- Kirjavainen J. & Westman K. (1995). Development of an introduced signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*(Dana)) population in the small Lake Karisjärvi in centralFinland. *Freshwater Crayfish* 10: 140–150.
- Kirjavainen, J., & Westman, K. (1999). Natural history and development of the introduced signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in a small, isolated Finnish lake, from 1968 to 1993. *Aquatic Living Resources*, 12(6), 387–401. [http://doi.org/10.1016/S0990-7440\(99\)00110-2](http://doi.org/10.1016/S0990-7440(99)00110-2)
- Kolar, C. S., & Lodge, D. M. (2001). Progress in invasion biology: Predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution*, 16(4), 199–204. [http://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02101-2](http://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02101-2)
- Kouba, A., Petrusek, A., & Kozák, P. (2014). Continental-wide distribution of crayfish species in Europe: update and maps. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, (413), 05P1-05P31. <http://doi.org/10.1051/kmae/2014007>
- Kowarik, I. (2010). *Biologische Invasionen, Neophyten und Neozoen in Mitteleuropa, 2. Auflage*. <http://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Lande, R. (1993). Risks of Population Extinction from Demographic and Environmental Stochasticity and Random Catastrophes Author (s): Russell Lande Source : The American Naturalist , Vol . 142 , No . 6 (Dec ., 1993) , pp . 911-927 Published by : The University of Chicag, 142(6), 911–927.
- Lewis, D. (1997). ABSTRACT OF THE THESIS OF Scott D. Lewis for the degree of Master of Science in Fisheries Science presented on 24 November 1997. Title: Life History, Population Dynamics, and Management of Signal Crayfish in Lake Billy Chinook, Oregon.
- Liebhold, A., & Bascompte, J. (2003). The Allee effect , stochastic dynamics and the eradication of alien species, 133–140.
- Mathers, K. L., Chadd, R. P., Dunbar, M. J., Extence, C. A., Reeds, J., Rice, S. P., & Wood, P. J. (2016). The long-term effects of invasive signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) on instream macroinvertebrate communities. *Science of the Total Environment*, 556, 207–218. <http://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.01.215>

- Moorhouse, T. P., & Macdonald, D. W. (2011). The effect of removal by trapping on body condition in populations of signal crayfish. *Biological Conservation*, 144(6), 1826–1831. <http://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.03.017>
- Nakata, K., & Goshima, S. (2003). Competition for shelter of preferred sizes between the native crayfish species *Cambaroides japonicus* and the alien crayfish species *Pacifastacus leniusculus* in Japan in relation to prior residence, sex difference, and body size. *Journal of Crustacean Biology*, 23(4), 897–907. <http://doi.org/10.1651/C-2411>
- Olsson, K., & Nyström, P. (2009). Non-interactive effects of habitat complexity and adult crayfish on survival and growth of juvenile crayfish (*Pacifastacus leniusculus*). *Freshwater Biology*, 54(1), 35–46. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02089.x>
- Olsson, K., Stenroth, P., Nyström, P., & Granéli, W. (2009a). Invasions and niche width: Does niche width of an introduced crayfish differ from a native crayfish? *Freshwater Biology*, 54(8), 1731–1740. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02221.x>
- Paillisson, J., Soudieux, A., & Damien, J. (2011). Capture efficiency and size selectivity of sampling gears targeting red-swamp crayfish in several freshwater habitats. <http://doi.org/10.1051/kmae/2011015>
- Portner, H. O. (2002). Climate variations and the physiological basis of temperature dependent biogeography : systemic to molecular hierarchy of thermal tolerance in animals , 132(April 2001), 739–761.
- Pöckl, M. (1998). Fortpflanzung der Flußkrebse, *Stapfia* 58, 143–156.
- Rach J.J. & Bills T.D. (1989) Crayfish control with traps and largemouth bass. *The Progressive Fish Culturist*, 51,157–160.
- Ranta, E., & Lindstrom, K. (1993). Body size and shelter possession in mature signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*. *Finnish Zoological Publishing Board*.
- Richards, C., Kutka, F. J., McDonald, M. E., Merrick, G. W., & Devore, P. W. (1996). Life history and temperature effects on catch of northern orconectid crayfish, 111–118.
- Rosenberger, J. T. W. A. E. (2016). A global review of freshwater crayfish temperature tolerance , preference , and optimal growth. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 26(3), 329–349. <http://doi.org/10.1007/s11160-016-9430-5>
- Rosewarne, P. J., Mortimer, R. J. G., Newton, R. J., Grocock, C., Wing, C. D., & Dunn, A. M. (2016). Feeding behaviour, predatory functional responses and trophic interactions of the invasive Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) and signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*). *Freshwater Biology*, 61(4), 426–443. <http://doi.org/10.1111/fwb.12717>

- Ruokonen, T. J., Kiljunen, M., Karjalainen, J., & Hämäläinen, H. (2012). Invasive crayfish increase habitat connectivity: a case study in a large boreal lake. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 407(2012), art08. <http://doi.org/10.1051/kmae/2013034>
- Ruokonen, T. J., Karjalainen, J., & Hämäläinen, H. (2014). Effects of an invasive crayfish on the littoral macroinvertebrates of large boreal lakes are habitat specific. *Freshwater Biology*, 59(1), 12–25. <http://doi.org/10.1111/fwb.12242>
- Simcic, T., Pajk, F., Jakli, M., Brancelj, A., & Vrezec, A. (2014). The thermal tolerance of crayfish could be estimated from respiratory electron transport system activity, 41, 21–30. <http://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2013.06.003>
- Śmietana, P., & Krzywosz, T. (2006). Determination of the rate of growth of *Pacifastacus leniusculus* in Lake Poblędzie, using polymodal length frequency distribution. *Bulletin Français de La Pêche et de La Pisciculture*, 380–381, 1229–1243. <http://doi.org/10.1051/kmae:2006022>
- Stephens, P. A., Sutherland, W. J., & Freckleton, R. P. (1999). What Is the Allee Effect? Wiley on behalf of Nordic Society Oikos 87(1), 185–190.
- Weinländer, Martin; Füreder, Leopold (2016): Native and alien crayfish species: do their trophic roles differ? In: *Freshwater Science* 35 (4), S. 1340–1353. DOI: 10.1086/689031.
- Westman, K., & Savolainen, R. (2002). Growth of the signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in a small forest lake in Finland. *Boreal Environment Research*, 7(1), 53–61.
- Westman, K., Savolainen, R., & Pursiainen, M. (1999). Development of the introduced North American signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Dana), population in a small Finnish forest lake in 1970-1997. *Boreal Environment Research*, 4(4), 387–407.
- Wooster, D., Snyder, J. L., & Madsen, A. (2012). Environmental correlates of signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852), density and size at two spatial scales in its native range. *Journal of Crustacean Biology*, 32(5), 741–752. <http://doi.org/10.1163/193724012X651144>
- Wutz, S., & Geist, J. (2013). Sex- and size-specific migration patterns and habitat preferences of invasive signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus* Dana). *Limnologica*, 43(2), 59–66. <http://doi.org/10.1016/j.limno.2012.02.002>

Bildquellen

Sofern nicht anders gekennzeichnet sind die verwendeten Abbildungen Privatfotos des Verfassers der vorliegenden Arbeit.

