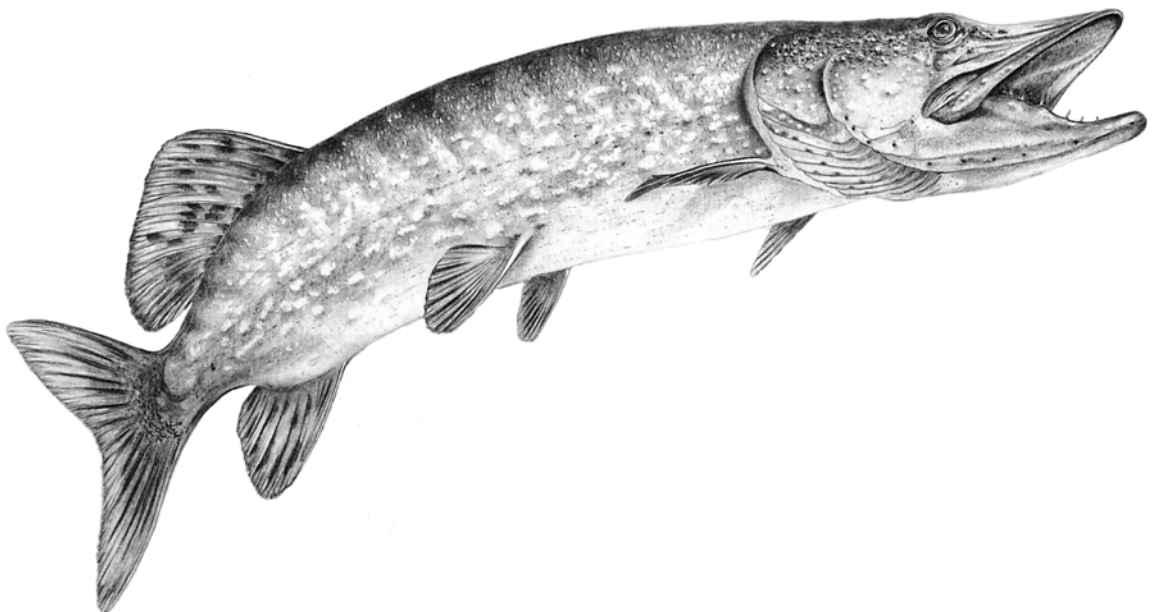


Habitatwahl und Aktivität des
Hechtes (*Esox lucius* L.)
im Kleinen Döllnsee:
Eine radiotelemetrische
Untersuchung



UNIVERSITÄT HOHENHEIM
Fakultät für Agrarbiologie

Habitatwahl und Aktivität des Hechtes (*Esox lucius* L.)
im Kleinen Döllnsee: Eine radiotelemetrische Untersuchung

Diplomarbeit

von

Alexander Kobler

geboren am 21. Juni 1976 in Nürtingen

Matrikelnummer 0298555

1. Gutachter und Betreuer: Prof. Dr. Robert Arlinghaus

-Leibniz-Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei

Abteilung Biologie und Ökologie der Fische

Müggelseedamm 310, 12587 Berlin

-Humboldt-Universität zu Berlin

Landwirtschaftlich-Gärtnerische Fakultät

Institut für Nutztierbiologie

Invalidenstraße 42, 10115 Berlin

2. Gutachter und Betreuer: Prof. Dr. Johannes Steidle

-Universität Hohenheim

Institut für Zoologie, Fachgebiet Tierökologie

Garbenstraße 30, 70593 Stuttgart

-Freie Universität Berlin,

Institut für Biologie

Angewandte Zoologie/Ökologie der Tiere

Haderslebener Straße 9, 12163 Berlin

Berlin, den 30. März 2007

Zusammenfassung

Das Ziel der vorliegenden Studie war die Habitatwahl und Aktivität des Hechtes (*Esox lucius* L., ≥ 45 cm) in einem mesotrophen, kleinen Natursee (25 ha) in Nordost-Deutschland (Kleiner Döllnsee) zu untersuchen. Dazu wurden $N = 20$ Hechten Radiotransmitter implantiert, und die Aufenthalte mit Ortungsintervallen von drei Stunden wöchentlich in 24-h sowie in zwei 96-h Beobachtungszeiträumen im Zeitraum von Mai 2005 bis Februar 2006 aufgenommen. Die Habitate des Sees und die Ortungspunkte individueller Hechte wurden mit der Global Positioning Systems-Technik präzise erfasst. Die Distanz der Hechte zu emersen Makrophyten sowie die Selektionsquotienten der Habitate, die auf den individuellen Ortungspunkten basierten, wurden zur Bestimmung des saisonalen und diurnalen Aufenthaltes des Hechtes berechnet. Die Aktivität des Hechtes wurde durch die Nettobewegungen der Individuen in den Ortungsintervallen der einzelnen Ortungstage festgelegt. Die daraus resultierenden minimal stündlichen oder minimal täglichen Schwimmstrecken wurden in linearen gemischten Modellen auf Beeinflussung durch abiotische und biotische Variablen untersucht.

Die Hechte im Kleinen Döllnsee zeigten über den gesamten Untersuchungszeitraum eine nichtzufällige räumliche Verteilung, die nicht mit der Verteilung der Beutefische zusammenhing. Das Revier des Hechtes (die Home Range) wurde in Abhängigkeit der Verteilungswahrscheinlichkeit des Aufenthaltes quantifiziert, und die Ortstreue zur Home Range durch Translokationsexperimente an $N = 9$ Hechten erstmalig nachgewiesen. Nach der Translokation schwammen alle Individuen innerhalb von $84 \pm 16,2$ h in ihr Revier zurück. Außer in den Sommermonaten, in denen die Hechte submerse Makrophyten präferierten, wurden im Versuchszeitraum emerse Makrophyten positiv selektiert. Die diurnale Betrachtung des Aufenthaltes des Hechtes zeigte größte Distanzen zu emersen Makrophyten sowie höchste Selektionsquotienten für das Pelagial in der Nacht. Eine Differenzierung der diurnalen Habitatwahl der Hechte im Sommer zeigte drei distinkte Habitatwahltypen, die jeweils aus mehreren Individuen ähnlicher Habitatwahl zusammengesetzt waren. Diese wurden als Habitatgeneralisten ($N = 8$), Schilfspezialisten ($N = 5$) und Krautspezialisten ($N = 4$) charakterisiert. Die Hechte der drei Habitatwahltypen unterschieden sich signifikant in der Größe des Aufenthaltsbereiches und in der Aktivität. Die Aktivitätshöchstwerte der drei Typen waren zudem diurnal unterschiedlich verteilt und es wurde davon ausgegangen, dass drei Verhaltenstypen mit verschiedenen Jagdstrategien im Kleinen Döllnsee existierten. Die vorliegende Studie ist die erste, die distinkte Verhaltensstrategien bei Hechten quantitativ

belegt. Die Aktivität des Hechtes wurde neben den Unterschieden der Habitatwahltypen von der Totallänge des Individuums, dem Luftdruck, dem Mondstand und der Tageszeit beeinflusst. Zunehmende Totallänge, abnehmender Luftdruck, Vollmond und die Abenddämmerung forcierten die Aktivität des Hechtes. Es zeigte sich, dass bei der Erklärung der Aktivität des Hechtes die Ausprägung verschiedener Habitatwahltypen Wechselwirkungen mit anderen unabhängigen Variablen aufwies, und dass somit eine ganzheitliche Betrachtung der Einflüsse auf die Aktivität nur unter Berücksichtigung distinkter Verhaltenstypen möglich ist. Die Ausprägung von distinkten Verhaltenstypen ist aus ökologischer Sicht wahrscheinlich ein Prozess, der die Abundanz der Population durch Verringerung der intraspezifischen Konkurrenz bei gleichzeitiger verbesserter Nutzung der Ressourcen im System maximiert.

Inhaltsverzeichnis

Abbildungsverzeichnis.....	VII
Tabellenverzeichnis	XI
Abkürzungsverzeichnis	XIV
1 Einleitung	1
2 Material und Methoden.....	6
2.1 Untersuchungsgebiet.....	6
2.2 Seekartierung	9
2.3 Wasser- und Wetterparameter	11
2.4 Beutefische.....	11
2.5 Fang und Markierung der Hechte	12
2.6 Transmitterimplantation	14
2.7 Abundanzschätzung	16
2.8 Telemetry	18
2.9 Statistische Datenanalyse	19
2.9.1 Beutefische.....	19
2.9.2 Auswahl der Stichproben und Definitionen.....	19
2.9.3 Test auf Zufälligkeit der Verteilung der Hechte.....	21
2.9.4 Ausprägung der Home Range.....	22
2.9.5 Saisonale und diurnale Unterschiede im Aufenthalt des Hechtes	22
2.9.5.1 Distanz zu emersen Makrophyten	22
2.9.5.2 Habitatwahl.....	24
2.9.6 Identifikation von distinkten Habitatwahltypen	24
2.9.7 Aktivität des Hechtes	26
2.9.7.1 Definition der Variablen der Aktivität	26
2.9.7.2 Einfluss meteorologischer Parameter auf die Aktivität (MDPD).....	26
2.9.7.3 Determinanten der Aktivität (MDPH) im Sommer	27
2.9.7.4 Determinanten der Aktivität (MDPH) im Jahresverlauf	29
3 Ergebnisse	30
3.1 Limnologische Daten	30
3.2 Beutefische.....	32
3.3 Abundanz des Hechtes	36

3.4	Aufenthalt des Hechtes	37
3.5	Ausprägung der Home Range.....	39
3.6	Saisonale und diurnale Unterschiede im Aufenthalt des Hechtes	41
3.6.1	Distanz zu emersen Makrophyten	41
3.6.2	Habitatwahl.....	44
3.7	Identifikation von distinkten Habitatwahltypen	51
3.8	Aktivität des Hechtes	58
3.8.1	Einfluss meteorologischer Parameter auf die Aktivität (MDPD).....	58
3.8.2	Determinanten der Aktivität (MDPH) im Sommer	60
3.8.3	Determinanten der Aktivität (MDPH) im Jahresverlauf	66
4	Diskussion	75
4.1	Methodik der Telemetrie.....	75
4.2	Aufenthalt des Hechtes	77
4.3	Saisonale und diurnale Unterschiede im Aufenthalt des Hechtes	79
4.4	Distinkte Verhaltensstrategien.....	83
4.5	Determinanten der Aktivität des Hechtes	89
5	Schlussfolgerung	95
6	Danksagung.....	96
7	Erklärung	98
8	Literatur	99
9	Anhang.....	110
9.1	Saisonale Habitatwahl der Sommer-Habitatwahltypen.....	110
9.2	Individuelle Ortungspunkte der Hechte.....	113
9.3	Zusammenführung der Cluster und individuelle Verteilung	120

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1: Oben: Vegetationskarte, unten: Bathymetrische Karte des Kleinen Döllnsees im Juli 2005.....	10
Abb. 2: Temperatur und Sauerstoffgehalt im Kleinen Döllnsee in 1,8 m Wassertiefe gemessen	30
Abb. 3: Monatliche Schichtungsprofile der Temperatur und des Sauerstoffgehalts im Kleinen Döllnsee..	31
Abb. 4: Sichttiefen im Kleinen Döllnsee im Jahr 2005.	32
Abb. 5: Einheitsfänge (NPUE, Individuenanzahl pro m ² pro 2 h) von allen potentiellen Beutfischen, und Einheitsfänge differenziert in Plötze, Flussbarsch und Rotfeder im Kleinen Döllnsee..	35
Abb. 6: Anzahl Neufänge (Wiederfänge ausgeschlossen) pro Längenklasse von Hechten ≥ 45 cm im Kleinen Döllnsee von April bis November 2005.....	36
Abb. 7: Darstellung aller Ortungspunkte der Hechte (N = 13) im Kleinen Döllnsee, die über den gesamten Untersuchungszeitraum geortet wurden (19. Mai 2005 bis 3. Februar 2006).	38
Abb. 8: Relative Häufigkeitsverteilung (%) der Distanz zu emersen Makrophyten [DTE (m)] (Ortungspunkte, N = 3668) der ganzperiodisch georteten Hechte (N = 13) im Kleinen Döllnsee.	39
Abb. 9: Saisonale Unterschiede in der Distanz zu emersen Makrophyten [DTE (m)] der Hechte (N = 13) im Kleinen Döllnsee.....	42

Abb. 10: Diurnale Unterschiede in der Distanz zu emersen Makrophyten [DTE (m)] der Hechte (N = 13) im Kleinen Döllnsee. 43

Abb. 11: Saisonale Habitatwahl der Hechte (N = 13) im Kleinen Döllnsee..... 45

Abb. 12: Diurnale Habitatwahl der Hechte (N = 13) im Kleinen Döllnsee im Frühjahr. 47

Abb. 13: Diurnale Habitatwahl der Hechte (N = 13) im Kleinen Döllnsee im Sommer. 48

Abb. 14: Diurnale Habitatwahl der Hechte (N = 13) im Kleinen Döllnsee im Herbst.. 49

Abb. 15: Diurnale Habitatwahl der Hechte (N = 13) im Kleinen Döllnsee im Winter. 50

Abb. 16: Ortungspunkte der Habitatgeneralisten (Typ 1, N = 8) am Tag (obere Abb.) [Anzahl, \bar{x} (WB) = 66,8 (55-76)] und in der Nacht (untere Abb.) [Anzahl, \bar{x} (WB) = 17,8 (15-21)]...... 52

Abb. 17: Ortungspunkte der Schilfspezialisten (Typ 2, N = 5) am Tag (obere Abb.) [Anzahl, \bar{x} (WB) = 63,2 (48-74)] und in der Nacht (untere Abb.) [Anzahl, \bar{x} (WB) = 16,4 (8-24)]...... 53

Abb. 18: Ortungspunkte der Krautspezialisten (Typ 3, N = 4) am Tag (obere Abb.) [Anzahl, \bar{x} (WB) = 63,3 (48-73)] und in der Nacht (untere Abb.) [Anzahl, \bar{x} (WB) = 18 (15-22)]. 54

Abb. 19: Habitatwahl der drei Habitatwahltypen im Kleinen Döllnsee im Sommer (Habitatgeneralisten: N = 8, Schilfspezialisten: N = 5 und Krautspezialisten: N = 4).. 56

Abb. 20: Fläche (ha) der Aufenthaltsbereiche (Minimum Convex Polygon, 95%ige Wahrscheinlichkeit) der Habitatwahltypen der Hechte (N = 17) des Kleinen Döllnsees im Sommer..... 57

Abb. 21: Einfluss der Habitatspezialisierung auf die minimal stündliche Schwimmstrecke [MDPH (m)] der Hechte (N = 17) im Kleinen Döllnsee im Sommer..
 62

Abb. 22: Einfluss der Tageszeit auf die minimal stündliche Schwimmstrecke [MDPH (m)] der Habitatgeneralisten (Typ 1, N = 8), der Schilfspezialisten (Typ 2, N = 5) und der Krautspezialisten (Typ 3, N = 4) im Kleinen Döllnsee im Sommer..... 65

Abb. 23: Einfluss der Habitatspezialisierung auf die minimal stündliche Schwimmstrecke [MDPH (m)] der Hechte (N = 13) im Kleinen Döllnsee im gesamten Telemetrie-Zeitraum (Mai 2005 bis Februar 2006)..... 69

Abb. 24: Einfluss des Mondstandes auf die minimal stündliche Schwimmstrecke [MDPH (m)] der Hechte (N = 13) im Kleinen Döllnsee im gesamten Telemetrie-Zeitraum (Mai 2005 bis Februar 2006)..... 70

Abb. 25: Einfluss der Tageszeit auf die minimal stündliche Schwimmstrecke [MDPH (m)] der Hechte (N = 13) im Kleinen Döllnsee 71

Abb. 26: Einfluss der Tageszeit auf die minimal stündliche Schwimmstrecke [MDPH (m)] der Habitatgeneralisten (Typ 1, N = 8), der Schilfspezialisten (Typ 2, N = 5) und der Krautspezialisten (Typ 3, N = 4) im Kleinen Döllnsee im gesamten Untersuchungszeitraum (Mai 2005 bis Februar 2006). 74

Abb. 27: Habitatwahl der verschiedenen Sommer-Habitatwahltypen (Cluster) im Kleinen Döllnsee im Frühjahr (Cluster 1: N = 8, Cluster 2: N = 5 und Cluster 3: N = 3).
 110

Abb. 28: Habitatwahl der verschiedenen Sommer-Habitatwahltypen (Cluster) im Kleinen Döllnsee im Herbst (Cluster 1: N = 7, Cluster 2: N = 4 und Cluster 3: N = 3).
 111

Abb. 29: Habitatwahl der verschiedenen Sommer-Habitatwahltypen (Cluster) im Kleinen Döllnsee im Winter (Cluster 1: N = 7, Cluster 2: N = 4 und Cluster 3: N = 3).
 112

Abb. 30: Ortungspunkte von 150.023 (Cluster 1) aus dem gesamten Ortungszeitraum..... 113

Abb. 31: Ortungspunkte von 150.052 (Cluster 1, oben) und 150.073 (Cluster 2, unten) aus dem gesamten Ortungszeitraum (Translokationsexperiment integriert).
 114

Abb. 32: Ortungspunkte von 150.092 (Cluster 1, oben) und 150.110 (Cluster 1, unten) aus dem gesamten Ortungszeitraum. (Translokationsexperiment integriert).
 115

Abb. 33: Ortungspunkte von 150.130 (Cluster 2, oben) und 150.181 (Cluster 3, unten) aus dem gesamten Ortungszeitraum (Translokationsexperiment integriert)..
 116

Abb. 34: Ortungspunkte von 150.238 (Cluster 1, oben) und 150.341 (Cluster 3, unten) aus dem gesamten Ortungszeitraum (Translokationsexperiment integriert)..
 117

Abb. 35: Ortungspunkte von 150.372 (Cluster 2, oben) und 150.391 (Cluster 2, unten) aus dem gesamten Ortungszeitraum (Translokationsexperiment integriert)..
 118

Abb. 36: Ortungspunkte von 150.412 (Cluster 1, oben) und 150.431 (Cluster 1, unten) aus dem gesamten Ortungszeitraum (Translokationsexperiment integriert)..
 119

Tabellenverzeichnis

Tab. 1: Limnologische Daten des Kleinen Döllnsees im Jahr 2005	8
Tab. 2: Besenderte Hechte und deren individuelle Besenderungszeitpunkte im Jahr 2005, Länge, Gewicht, Geschlecht und Verwendung in der folgenden statistischen Analyse.	15
Tab. 3: Einteilung der Jahreszeiten auf Basis der gemessenen Wassertemperaturen.	20
Tab. 4: Zusammenfassende Daten der gefangenen Beutefische aus allen verwendeten Maschenweiten der Kiemennetze.....	33
Tab. 5: Tests der Zwischensubjekteffekte auf die abhängige Variable Einheitsfang (NPUE) aller Beutefische, der Plötzen, der Flussbarsche und der Rotfedern im Kleinen Döllnsee..	34
Tab. 6: Gesamtzahl und Verteilung auf die Jahreszeiten von Ortungspunkten der Hechte (Tranmitter-Frequenz) (N = 17), die in der statistischen Datenanalyse verwendet wurden.....	37
Tab. 7: Größe der Home Range (Revier) der ganzperiodisch georteten Hechte (N = 13) des Kleinen Döllnsees berechnet aus allen Ortungspunkten im Zeitraum vom 19. Mai 2005 bis 3. Februar 2006 (Ortungspunkte, N = 3668).	40
Tab. 8: Effekte auf die Distanz zu emersen Makrophyten [DTE (m)] [$\ln(x + 1)$] der Hechte (N = 13) im Kleinen Döllnsee.	41
Tab. 9: Einfluss der meteorologischen Parameter auf die tägliche Schwimmstrecke [MDPD (m)] [$\ln(x + 1)$] der Hechte (N = 13) im Kleinen Döllnsee.	59

Tab. 10: Vergleich der Einflüsse der meteorologischen Parameter auf die minimal tägliche Schwimmstrecke [MDPD (m)] $[\ln(x + 1)]$ der Hechte (N = 13) im Kleinen Döllnsee..... 59

Tab. 11: AIC-Wert Vergleiche und Vergleiche der erklärten Varianz der linearen gemischten Modelle (Einfluss jeder Variablen ist signifikant mit $p < 0,05$) aller möglichen Kombinationen der unabhängigen Variablen mit der abhängigen Variable minimal stündliche Schwimmstrecke [MDPH (m)] $[\ln(x+1)]$ der Hechte (N = 17) im Kleinen Döllnsee im Sommer..... 60

Tab. 12: Effekte auf die minimal stündliche Schwimmstrecke [MDPH (m)] $[\ln(x + 1)]$ der Hechte (N = 17) im Kleinen Döllnsee im Sommer..... 61

Tab. 13: Diurnale Aktivität der drei Habitatwahltypen im Kleinen Döllnsee im Sommer einzeln in linearen gemischten Modellen betrachtet: Habitatgeneralisten (N = 8), Schilfspezialisten (N = 5) und Krautspezialisten (N = 4).. 64

Tab. 14: AIC-Wert Vergleiche und Vergleiche der erklärten Varianz der zwölf linearen gemischten Modelle mit den geringsten AIC-Werten (Einfluss jeder Variablen ist signifikant mit $p < 0,05$) aus allen möglichen Kombinationen der unabhängigen Variablen mit der abhängigen Variable minimale stündliche Schwimmstrecke [MDPH (m)] $[\ln(x + 1)]$ der Hechte (N = 13) im Kleinen Döllnsee im gesamten Telemetrie-Zeitraum (Mai 2005 bis Februar 2006)..... 67

Tab. 15: Effekte auf die minimal stündliche Schwimmstrecke [MDPH (m)] $[\ln(x + 1)]$ der Hechte (N = 13) im Kleinen Döllnsee im gesamten Telemetrie-Zeitraum (Mai 2005 bis Februar 2006)..... 68

Tab. 16: Diurnale Aktivität der drei Habitatwahltypen im Kleinen Döllnsee im Jahresverlauf (Mai 2005 bis Februar 2006) einzeln in linearen gemischten Modellen betrachtet: Habitatgeneralisten (N = 7), Schilfspezialisten (N = 4) und Krautspezialisten (N = 2)..... 73

Tab. 17: Hierarchische Clusteranalyse und die Linkage zwischen den Gruppen der prozentualen Habitataufenthalte (Tag, Nacht; z-transformiert) der Hechte des Kleinen Döllnsees (N = 17).. 120

Tab. 18: Verteilung der Hechtindividuen (Sender-Frequenz) auf die Cluster und die individuellen Aufenthaltsbereiche (MCP = Minimum Convex Polygon, MCP) im Sommer.. 121

Abkürzungsverzeichnis

AIC: Akaike's Information Criterion; Akaike's Informations Kriterium

DG: Deckungsgrad

DTE: Distance to Emerged; Distanz zu emersen Makrophyten

FG, Z-FG, N-FG: Freiheitsgrad, Zählerfreiheitsgrad, Nennerfreiheitsgrad

KUDP: Kernel Utilisation Distribution Propability; Kernel Verteilungswahrscheinlichkeit des Aufenthaltes

MCP: Minimum Convex Polygon

MDPD: Minimum Displacement per Day; Minimale tägliche Schwimmstrecke

MDPH: Minimum Displacement per Hour; Minimale stündliche Schwimmstrecke

N: Anzahl

NPUE: Number per Unit Effort; Einheitsfang

SF: Standardfehler

p: Signifikanz

WB: Wertebereich

—

\bar{x} : Durchschnittswert

1 Einleitung

Der Hecht (*Esox lucius* L.) ist ein phytophiler Top-Prädator in den meisten stehenden bis langsam fließenden Gewässern der nördlichen Hemisphäre (Raaf, 1988; Crossman, 1996). Er ist ein einzelgängerischer Lauerjäger (Savino & Stein, 1989a, 1989b; Eklöv & Diehl, 1994; Bean & Winfield, 1995; Skov et al., 2002; Nilsson et al., 2006), der sich abgesehen vom frühen juvenilen Stadium piscivor bzw. karnivor ernährt (Crossman, 1996). Kannibalismus ist unter Hechten stark ausgeprägt (Raaf, 1988; Grimm & Klinge, 1996; Nilsson, 2006) und reguliert maßgeblich die eigene Populationsgröße (Grimm, 1981a, 1981b). Durch ihre Position am Ende der Nahrungskette kontrollieren Hechte darüber hinaus die Bestände ihrer präferierten Beutefische und somit gesamte Fischgemeinschaften über ihre Prädation (Preijs et al., 1994; Berg et al., 1997). Der Hecht ist ferner eine Fischart, die von Anglern und Fischern geschätzt wird (Pierce et al., 1995; Arlinghaus & Mehner, 2004). Es besteht somit sowohl ökologisches als auch nutzungsbedingtes Interesse an einem fundierten Wissen über die Ökologie des Hechtes (Craig, 1996). Relativ wenig ist in diesem Zusammenhang über die Verhaltensökologie bekannt.

Telemetrie mit Radio- oder Ultraschallsendern ist ein bewährtes Mittel, um Verhalten und Habitatwahl von Fischen zu untersuchen (Lucas & Baras, 2000). Zahlreiche Studien untersuchten die Biologie des Hechtes in Seen oder Flüssen mit Hilfe der Telemetrie (z.B., Diana et al., 1977; Headrick & Carline, 1993; Rogers, 1998; Jepsen et al., 2001; Beaumont et al., 2005; Koed et al., 2006). Hechte wiesen in den unterschiedlichen Studien eine bemerkenswerte Vielseitigkeit in ihrer Habitatwahl und allgemein im Verhalten auf. Frühere Arbeiten zeigen, dass die Habitatwahl des Hechtes abhängig von verschiedenen biotischen und abiotischen Faktoren wie Totallänge des Individuums (Chapman & Mackay, 1984a, 1984b; Rosell & MacOscar, 2002), Geschlecht (Cook & Bergersen, 1988; Jepsen et al., 2001), Windstärke oder Sonneneinstrahlung (Chapman & Mackay, 1984a; Cook & Bergersen, 1988) und Wassertrübung (Vollestad et al., 1986; Jepsen et al., 2001; Skov et al., 2007) ist. Außerdem wurden diurnale (Cook & Bergersen, 1988; Lucas, 1992; Rogers, 1998) und saisonale Unterschiede in der Aktivität des Hechtes (Cook & Bergersen, 1988; Rogers, 1998; Jepsen et al., 2001) sowie Einflüsse der Wassertemperatur (Rogers, 1998) auf das Hechtverhalten festgestellt.

Die bisherigen Studien über die Verhaltensökologie des Hechtes zeigen zahlreiche Übereinstimmungen. Ein Beispiel ist die im Jahresverlauf auftretende höchste Aktivität während der Laichzeit (Cook & Bergersen, 1988; Ovidio & Philippart, 2005; Koed et al.,

2006) oder die Feststellung, dass Hechte unabhängig von der Jahreszeit ihre höchste Aktivität im diurnalen Rhythmus in den Dämmerungen zeigen (Cook & Bergersen, 1988; Rogers, 1998; Beaumont et al., 2005). Der Hecht wird - wie für einen Lauerräuber typisch – als nur sporadisch aktiv beschrieben (Diana, 1980; Cook & Bergersen, 1988; Beaumont et al., 2005), der sich durch abrupte, kurze Aktivitätspeaks nach langen stationären Phasen auszeichnet (Koed et al., 2006). Übereinstimmend berichteten frühere Autoren auch über eine Präferenz des Hechtes zum Litoral gegenüber dem Pelagial (Chapman & Mackay, 1984b; Vollestad et al., 1986; Cook & Bergersen, 1988; Haertel et al., 2002) und eine lebenslange Bindung an aquatische Vegetation als Refugium, Laichsubstrat und Jagdstandort, aus dem die Beute durch schnellen Vorstoß (Grimm, 1981a, 1981b; Grimm & Klinge, 1996), der selten länger als die eigene Totallänge ist (Webb & Skadsen, 1980), angegriffen wird. Seine längliche Körperform und die Anordnung der ungepaarten Flossen am Körperende ermöglichen dem Hecht eine rasche Beschleunigung, wobei er innerhalb von 0,1 s Geschwindigkeiten von 2,8 m s⁻¹ erreichen kann (Frith & Blake, 1995). Schließlich wird verschiedentlich dokumentiert, dass die Habitatwahl des Hechtes größenabhängig ist und dass größere Hechte ihre strenge Bindung an aquatische Makrophyten verlieren und zeitweilig auch sublitorale oder sogar pelagische Bereiche aufsuchen (Chapman & Mackay, 1984a, 1984b; Bry, 1996; Rosell & MacOscar, 2002).

Neben diesen übereinstimmenden Erkenntnissen finden sich in der Literatur auch diverse inkonsistente Ergebnisse, die keinen Raum für allgemeingültige Aussagen liefern. Rogers (1998) und Jepsen et al. (2001) berichteten z.B. von einer Konzentration der Hechte in den tiefsten Wasserschichten des Sees während der Wintermonate. Dagegen beobachteten Headrick & Carline (1993) flache Litoralbereiche und Grimm & Klinge (1996) überschwemmte und emerse Makrophyten als Winterhabitate des Hechtes. Unklar ist auch der Einfluss der Totallänge des Hechtes auf dessen Aktivität. Masters et al. (2005) und Vehanen et al. (2006) beobachteten einen positiven Zusammenhang zwischen Aktivität und Totallänge, wohingegen Koed et al. (2006) diesen Einfluss nicht bestätigten. Jepsen et al. (2001) fanden einen Zusammenhang von Totallänge und Aktivität des Hechtes in einem ihrer Untersuchungsgewässer, konnten diesen in dem anderen Gewässer jedoch nicht nachweisen. Weitere Unklarheiten existieren bezüglich des Einflusses der Temperatur und der Jahreszeit auf die Aktivität des Hechtes. Jepsen et al. (2001) fanden keinen saisonalen Einfluss der Temperatur auf die Aktivität des Hechtes, beobachteten jedoch genauso wie Koed et al. (2006) kurzfristige Aktivitätshöhepunkte im Winter. Rogers (1998) dagegen beobachtete die geringste Aktivität im Winter und wies die höchste Aktivität im Herbst nach. Cook &

Bergersen (1988) berichteten dagegen von geringsten geschwommenen Strecken im Herbst, und Vehanen et al. (2006) dokumentierten geringste Schwimmstrecken im Frühjahr.

Solche Unterschiede spiegeln wahrscheinlich nicht nur unterschiedliches Verhalten des Hechtes in verschiedenen Ökosystemen wider, sondern können auch in den unterschiedlichen methodischen Herangehensweisen der verschiedenen Studien begründet sein (Rogers, 1998; Jepsen et al., 2001). Die meisten Telemetrie Studien zum Hecht benutzten Uferpunkte und Karten, um die Ortungspunkte per Dreipunktpeilung aufzuzeichnen (z.B. Diana et al., 1977; Diana, 1980; Lucas, 1992; Headrick & Carline, 1993; Rogers, 1998; Jepsen et al., 2001). Diese Art der Messung wird mit zunehmendem Abstand des Ortungspunktes zum Ufer immer ungenauer (Rogers, 1998). Der Einsatz eines GPS-Gerätes mit eventuell zusätzlicher örtlicher Referenzstation kann solche Aufnahmefehler minimieren. Es existieren nur wenige Studien über den Hecht, die mit Hilfe eines GPS-Gerätes die exakte Position eines Individuums bestimmen (Rogers & Bergersen, 1996; Vehanen et al., 2006). Außerdem wurden in den meisten Telemetrie-Studien relativ große Zeitintervalle zwischen den einzelnen Ortungen benutzt. Jepsen et al. (2001) zum Beispiel benutzten Intervalle von sechs Stunden, Masters et al. (2005) orteten dreimal täglich, und Diana et al. (1977), Chapman & Mackay (1984b) und Headrick & Carline (1993) orteten nur einmal täglich. Die Genauigkeit der Abschätzung der minimalen Bewegung, wie zum Beispiel minimale stündliche Schwimmstrecke, hängt aber funktional von den Zeitintervallen zwischen den Ortungspunkten ab: Je kürzer die gewählten Zeitintervalle, desto präziser ist die gewonnene Information über die minimalen Schwimmstrecken (Rogers & White, 2007). Es besteht Bedarf an einer Überprüfung der aufgeführten Erkenntnisse zur saisonalen und diurnalen Habitatwahl und Aktivitätsdynamik des Hechtes unter Benutzung einer möglichst exakten und präzisen Ortungstechnik mittels GPS und möglichst kurzen Zeitintervallen zwischen den verschiedenen Ortungen. Die vorliegende Studie hat zum Ziel, diesen Beitrag zu liefern, indem im Unterschied zur verfügbaren Literatur jeder Ortungstag der Hechte über 24-h durchgeführt wird. Dies ist notwendig, um die diurnalen Dynamiken im Verhalten des Hechtes mit möglichst hohen Stichprobenumfängen im Jahresverlauf zu überprüfen. Die Durchführung von 24-h Ortungen wurde in bisherigen Studien nur selten durchgeführt (Rogers, 1998; Jepsen et al., 2001) und beschränkte sich wahrscheinlich aufgrund des Arbeitsaufwandes auf relativ wenige 24-h Ortungen während des Untersuchungszeitraums (einmal monatlich: Rogers, 1998).

Neben der Überprüfung des oben knapp zusammengefassten bisherigen Wissenstandes zur Verhaltensökologie des Hechtes, möchte die vorliegende Studie existente Wissenslücken über die Determinanten der Aktivität des Hechtes im Jahresverlauf schließen. Beispielsweise

wird der Einfluss des Wetters auf das Verhalten von Fischen von Anglern häufig diskutiert (Jackson & Davies, 1988; Stoner, 2004). Allerdings gibt es nur drei Arbeiten, die den Einfluss meteorologischer Parameter auf das Hechtverhalten thematisieren (Chapman & Mackay, 1984b; Cook & Bergersen, 1988; Rogers, 1998). Es ist außerdem keine Arbeit bekannt, die den Einfluss des Mondstandes auf das Hechtverhalten analysiert, obgleich bekannt ist, dass verschiedene Fischarten Zyklen zeigen, die mit dem Mondzyklus zusammenhängen (Helfman et al., 1997). Des Weiteren sind in der verfügbaren Literatur quantitative Informationen zur Größe der Home Range (Revier) des Hechtes selten. Lediglich zwei Studien (Jepsen et al., 2001; Masters et al., 2005) machen diesbezüglich Aussagen. Andere Arbeiten sprechen in qualitativer Hinsicht von einer „klaren Eingrenzung“ der Home Range des Hechtes (Cook & Bergersen, 1988; Grimm & Klinge, 1996) oder von einer „geringfügigen Ausprägung“ (Diana et al., 1977), ohne die Größe der Home Range quantitativ zu belegen. Die klare Ausprägung einer Home Range und die damit verbundene Site Fidelity (Ortstreue) der Home Range gilt als bewiesen, wenn das Tier nach einer Translokation die vorher etablierte Home Range erneut bezieht. Dieser Beweis wurde für den Muskie (*Esox masquinongy* Mitchill) bereits erbracht (Crossman, 1977), steht für den Hecht aber noch aus.

Schließlich möchte die vorliegende Studie eine häufig geäußerte Vermutung über die Verhaltensökologie des Hechtes prüfen, die sich auf intraspezifisch differente Verhaltensstrategien bezieht. In vielen Studien über das Verhalten des Hechtes werden individuelle Unterschiede betont (Cook & Bergersen, 1988; Rogers, 1998) und qualitativ zwei (Vehanen et al., 2006) bzw. drei verschiedenen Verhaltensstrategien (Jepsen et al., 2001; Masters et al., 2005) unterschieden. Ein quantitativer Beleg für die Ausprägung distinkter Verhaltenstypen innerhalb einer Hechtpopulation ist jedoch bisher nicht existent.

Ziele der vorliegenden Studie sind: 1.) die Bestimmung der Revierausprägung des Hechtes, 2.) die Habitatwahl des Hechtes in saisonalem und diurnalem Kontext darzustellen, 3.) die Identifikation von distinkten Habitatwahltypen, 4.) die Einflüsse meteorologischer Parameter auf die Aktivität des Hechtes zu werten und 5.) in einem letzten Analyseschritt die Determinanten der Aktivität des Hechtes integrativ zu bestimmen, indem biotische und abiotische Faktoren, sowie Aspekte aus den Teilzielen 3.) und 4.) in einem komplexen statistischen Modell zusammengefasst werden. Ergänzend wurden neben der Radiotelemetrie auch Abundanzschätzungen der Hechtpopulation durchgeführt, und habitatbezogenes, potentiell Beutefischaufkommen des Hechtes aufgenommen. Bisher existiert keine telemetrische Studie, die neben der Telemetrie auch Aussagen zur Verteilung der potentiellen Beutefische und eine Abschätzung des Anteils der besenderten Hechte an der

Gesamtpopulation liefert. Beide Erkenntnisse sind aber essentiell zur besseren Erklärung des Verhaltens des Hechtes bzw. zur Einschätzung, ob die gefundenen Verhaltensmuster repräsentativ für die Gesamtpopulation stehen können.

Das übergeordnete grundlagenwissenschaftliche Ziel der Studie ist, die limitiert vorhandene Literatur zum Hechtverhalten zu ergänzen und neue Einblicke in das Verhalten des Hechtes in einem kleinen Natursee zu generieren.

2 Material und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet

Die Studie wurde durchgeführt am Kleinen Döllnsee, etwa 80 km nordöstlich von Berlin (N 52° 59'32,1'', O 13° 34'46,5''). Das Gewässer ist ein glazial entstandener Zungenbeckensee der Weichsel-Kaltzeit, der sich im UNESCO Biosphärenreservat „Schorfheide-Chorin“ befindet. Ursprünglich wurde der See vom Döllnfließ durchflossen. Zu- und Abfluss waren im Untersuchungsjahr trocken gefallen, so dass der Kleine Döllnsee heute ein zu- und abflussloses Standgewässer darstellt. Er ist 25 ha groß, dimiktisch, flach, nach Lampert & Sommer (1993) mesotroph bis leicht eutroph (Totalphosphor Konzentration bei der Frühjahrsvollzirkulation von 30 µg l⁻¹) und weist eine durchschnittliche Sichttiefe von 3,4 m auf.

Der Kleine Döllnsee liegt in einem forstwirtschaftlich genutzten (hauptsächlich Waldkiefer, *Pinus sylvestris*), wenig vom Menschen besiedelten Einzugsgebiet. Er wird umrandet von einem Streifen aus Schwarzerlen (*Alnus glutinosa*), an den sich bis in eine Wassertiefe von etwa 2 Meter ein zwischen 2 und 40 m starker, dichter Gürtel aus emersen Makrophyten (hauptsächlich Schilf, *Phragmites australis* und Rohrkolben, *Typha latifolia*) anschließt. Submerse Makrophyten besiedeln das Sediment bis in eine Wassertiefe von circa 4,5 Meter (hauptsächlich Hornblatt, *Ceratophyllum demersum*; Nixkraut, *Naja minor*; Quirlblättriges Tausendblatt, *Myriophyllum alterniflorum* und Krauses Laichkraut, *Potamogeton crispus*). Lokal tritt das Hornblatt in Wassertiefen zwischen drei und vier Meter in zum Teil sehr dichten und bis zu 2,5 m hohen Feldern auf.

Der Fischbestand setzt sich aus zwölf Arten zusammen, wovon drei Arten auf Fischbesatz zurückzuführen sind [Karpfen, *Cyprinus carpio* L.; Aal, *Anguilla anguilla* (L.); Wels, *Silurus glanis* L.] (Tab. 1). Nach dem System der Märkischen Seentypen von Bauch (1949-1955; zusammengefasst in Anwand, 1973) wurde der Kleine Döllnsee als Hecht-Schleisee I klassifiziert. Erwartete Fischarten von Hecht-Schlei-Seen I zeichnen sich durch einen zahlreichen Bestand an Plötzen [*Rutilus rutilus* (L.)] und Hechten, großen Brasseln [*Abramis brama* (L.)] und Schleien [*Tinca tinca* (L.)], selten auch Kleinen Maränen [*Coregonus albula* (L.)] und durch das Fehlen von Zandern [*Stizostedion lucioperca* (L.)] aus, eine Fischzönose, die auch in vorliegender Studie im Kleinen Döllnsee nachgewiesen wurde. Im Vergleich zu den Befischungsergebnissen von Eckmann (1995) konnte 2005/2006 die

Kleine Maräne nicht mehr als residente Art nachgewiesen werden. Grund für das Verschwinden könnte das Trockenfallen des Döllnfließes gekoppelt mit einem Anstieg des Totalphosphorgehalts von $21 \mu\text{g l}^{-1}$ (Eckmann, 1995) auf $30 \mu\text{g l}^{-1}$ gewesen sein. Entsprechend der Seenklassifizierung nach Bauch (1949-1955; zusammengefasst in Anwand, 1973) ist der Hecht der dominierende Top-Räuber im Kleinen Döllnsee. Daneben kommen große Flussbarsche (*Perca fluviatilis* L.) und Welse regelmäßig vor. Das Leibniz-Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei besitzt seit 1991 die Fischereirechte auf den See. Seitdem existierte nur ein geringer Fischereidruck, ausgenommen einer Hechtabundanz-Studie von Anwand & Helms (1995). Da Hechte selten über 12 Jahre alt werden (Raat, 1988), kann der im Jahre 2005 vorgefundene Hechtbestand als natürlich und nahezu unbefischt eingeschätzt werden. Vorliegende Studie wurde von April 2005 bis Februar 2006 durchgeführt. Telemetrische Ortungen der Hechte begannen am 18. Mai 2005 und endeten am 3. Februar 2006.

Tab. 1: Limnologische Daten des Kleinen Döllnsees im Jahr 2005.

Fläche	25 ha
Ausdehnung submerse Makrophyten	6,8 ha; ≤ 4,5 m Tiefe
Ausdehnung emerse Makrophyten	3,6 ha; 0-2 m Tiefe
Ausdehnung Pelagial	10,4 ha; > 4,5 m Tiefe
Maximaltiefe	7,8 m
Durchschnittstiefe	4,1 m
Uferlinie	2190 m
Uferentwicklungsfaktor	1,3
Fischarten	
Hecht	<i>Esox lucius</i> L.
Brassen	<i>Abramis brama</i> (L.)
Flussbarsch	<i>Perca fluviatilis</i> L.
Plötze	<i>Rutilus rutilus</i> (L.)
Rotfeder	<i>Scardinius erythrophthalmus</i> (L.)
Karpfen	<i>Cyprinus carpio</i> L.
Wels	<i>Silurus glanis</i> L.
Aal	<i>Anguilla anguilla</i> (L.)
Ukelei	<i>Alburnus alburnus</i> (L.)
Kaulbarsch	<i>Gymnocephalus cernua</i> (L.)
Schleie	<i>Tinca tinca</i> (L.)
Güster	<i>Blicca bjoerkna</i> (L.)
Karausche	<i>Carassius carassius</i> (L.)
Ausgestorbene Fischart	
Kleine Maräne	<i>Coregonus albula</i> (L.)

2.2 Seekartierung

Für die Berechnung der Habitatwahl der Hechte musste zuerst eine digitale Habitatkarte erstellt werden. Emerse Makrophyten wurden mit dem Boot bestimmt. Der Gürtel der emersen Makrophyten wurde durch einige hundert Punkte mit einem GPS-Gerät (Garmin, etrex summit, UTM Koordinaten), das an eine Referenzstation (Trimble Navigation, GPS PFCBS) angeschlossen war, mit 1 m Genauigkeit abgespeichert. Die Deckungsgrade der submersen Makrophyten sowie der genaue Übergang zwischen Vegetation und Pelagial wurden durch Kartierung mit Hilfe von Tauchern festgestellt. Das Tauchen fand vom 23. bis zum 24. Juli 2005 statt. Es wurden 28 Transekte zufällig und orthogonal zum Ufer ausgewählt und betaucht. Die Taucher markierten auf diesen Transekten Veränderungen im Deckungsgrad der submersen Makrophyten mit selbst abrollenden Bojen und machten sich für jede Strecke zwischen den Bojen charakterisierende Notizen. Die Positionen der Bojen wurden mit dem GPS und Referenzstation (siehe vorher) aufgenommen. Die Tiefenwachstumsgrenze der submersen Makrophyten wurde bestimmt ($> 4,5$ m) und als Pelagial definiert.

Die Besiedlungsdichte und strukturelle Komplexität der submersen Makrophyten wurden durch unterschiedliche Deckungsgrade und Wuchshöhen charakterisiert. Drei verschiedene Deckungsgradklassen gekoppelt mit der Wuchshöhe wurden unterschieden: 1.) 1 – 75% Deckungsgrad und niedrige Wuchshöhe bis maximal 1 m, 2.) 76 - 100% Deckungsgrad und niedrige Wuchshöhe bis maximal 1 m und 3.) submerse Makrophytenfelder mit 100% Deckungsgrad und Wuchshöhe zwischen 1 und 3 m. Mit den Informationen zu den betauchten Standorten wurde in Arc View 3.2 durch Interpolation eine digitale Habitatkarte erstellt (Abb. 1).

Zusätzlich zur Vegetationskarte wurde eine bathymetrische Karte des Kleinen Döllnsees erstellt. Dazu wurden mit einem Echolot (EY-60 portabel, $7^\circ \times 7^\circ$ Transducer, 120 kHz, Split Beam Technik, Simrad, Norwegen), das an ein Notebook und ein GPS angeschlossen war, die Wassertiefen entlang von zwölf Transekten in nord-südlicher Richtung über den See sowie entlang eines Transekts an der Schilfkante aufgenommen. Die gespeicherten Punkte wurden mit dem Programm Sonar5_Pro bearbeitet und anschließend in ArcInfo interpoliert. Die erhaltenen Linien wurden von Hand in ArcView 3.2 zu Tiefenlinien mit Abständen von einem halbem Meter angepasst. Die flachste Tiefenlinie (vor dem Schilfgürtel) wurde als ≤ 2 m definiert (Abb. 1).

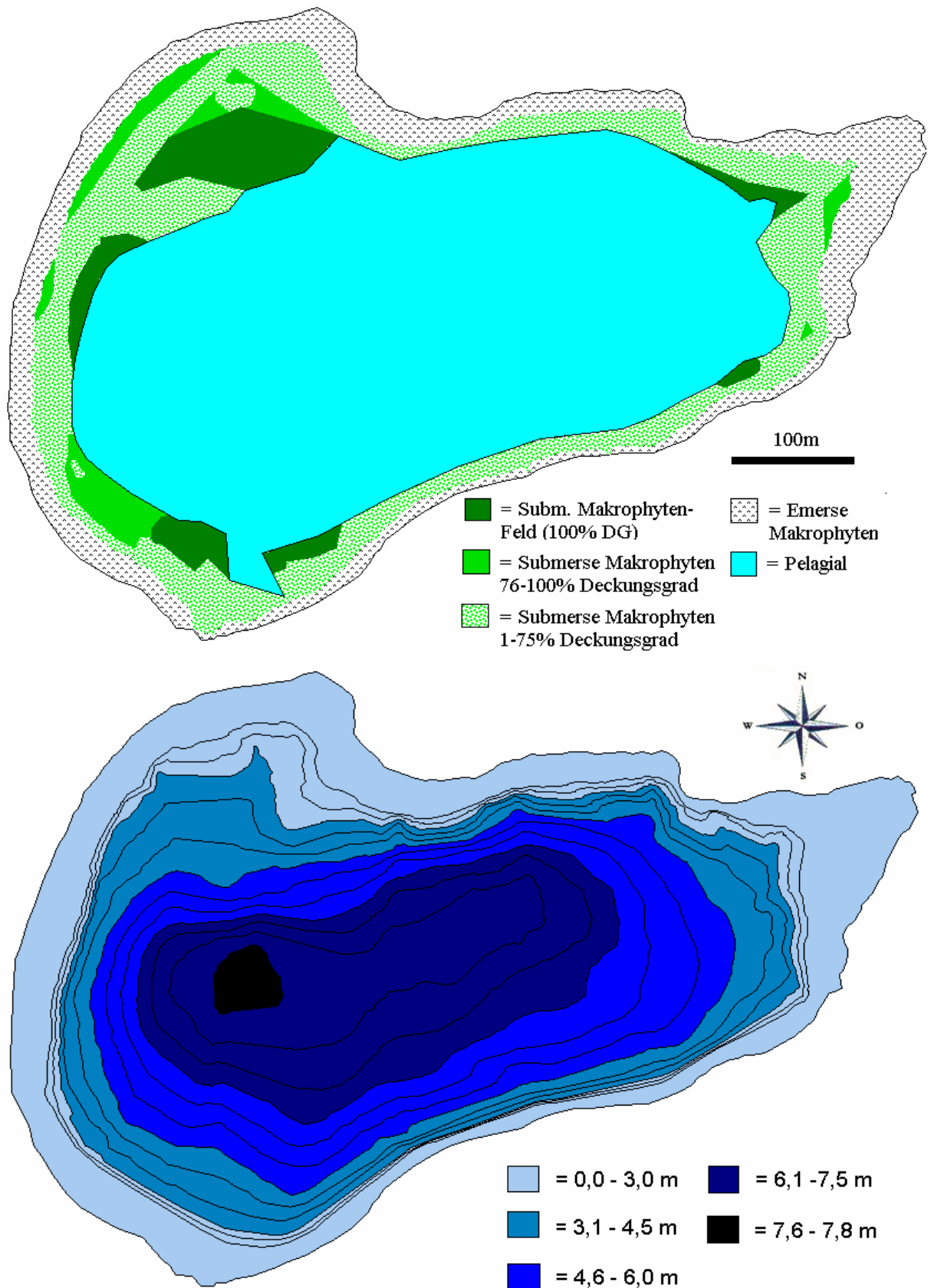


Abb. 1: Oben: Vegetationskarte, unten: Bathymetrische Karte des Kleinen Döllensees im Juli 2005. Die Tiefe der ersten Linie des Litorals ist ≤ 2 m, weitere Tiefenlinien befinden sich im Abstand von einem halben Meter zueinander. Maximaltiefe ist 7,8 m.

2.3 Wasser- und Wetterparameter

Wasser- und Wetterparameter wurden aufgenommen, um deren Einfluss auf die Aktivität der Hechte zu überprüfen. Wasserparameter wurden mit einer im Bereich der maximalen Wassertiefe platzierten Multiparametersonde (YSI 6600, YSI Corporation, Yellowstone Springs, Ohio, USA) in 1,8 m Wassertiefe gemessen. In Abständen von 15 Minuten wurden die Parameter Temperatur ($^{\circ}\text{C}$), Sauerstoff (mg l^{-1} und %), spezifische Leitfähigkeit (mS cm^{-1}), Leitfähigkeit ($\mu\text{S cm}^{-1}$) und der pH-Wert aufgenommen. Die Parameter wurden für weitere Berechnungen auf das jeweilige Niveau gemittelt (z.B. tageszeitlich und täglich). Zusätzlich wurde an jedem Ortungstag, d.h. einmal wöchentlich (Ortungsmethodik nachfolgend in 2.8) ein Tiefenprofil für Temperatur ($^{\circ}\text{C}$) und Sauerstoff (mg l^{-1}) mit einer Handsonde (4002-FST, Syland Scientific, Heppenheim Deutschland) erstellt. Die Messung erfolgte in der Mitte des Sees von der Oberfläche bis zum Grund in Abständen von einem halben Meter. Zusätzlich wurde die Sichttiefe mit einer Secchi-Scheibe gemessen.

Meteorologische Parameter wurden von einer Wetterstation (Angermünde N $53^{\circ} 02'$, O $14^{\circ} 00'$), die sich 30 km nordöstlich des Sees befand, bezogen. Die Parameter wurden stündlich aufgezeichnet und setzten sich aus Bedeckung (Achtel), Windrichtung ($^{\circ}$), Windgeschwindigkeit (m s^{-1}), Luftdruck (hPa) und Niederschlagshöhe (mm) zusammen. Die Windrichtung wurde für anschließende Berechnungen nominal aufgeteilt in Nord-, Süd-, Ost- und W-Wind. Die stündlich aufgezeichneten meteorologischen Parameter wurden für weitere Berechnungen auf das jeweilige Niveau gemittelt (z.B. Tageszeit - und Tageswerte).

2.4 Beutefische

Der Einfluss des Aufkommens von potentiellen Beutefischen auf die Habitatwahl und die Aktivität der Hechte wurde durch Habitat und Tageszeit bezogene Befischungen der Beutefische untersucht. Das Aufkommen der potentiellen Beutefische der Hechte im Kleinen Döllnsee wurde getrennt für Litoral und Pelagial sowie bei Tag und Nacht ermittelt. Auf diese Weise sollten Aufenthaltspräferenzen und diurnale Migrationen (z.B. vom Litoral in das Pelagial) untersucht werden, um das diurnale Verhalten des Hechtes besser erklären zu können. Die Befischungen fanden jeweils einmal am Ende jeden Monats statt (wegen späterer Vereisung nur von Mai bis November 2005). Als Richtlinie für die Totallänge der bevorzugten Beutefische der Hechte diente eine Angabe von Frost (1954). Er ging bei Hechten zwischen 400 und 490 mm Totallänge von einer bevorzugten Länge der Beutefische (in seinem Fall Flussbarsche) von durchschnittlich 103 mm, und bei Hechten zwischen 500

und 590 mm Totallänge von durchschnittlich 126 mm aus. Mittelbach & Persson (1998) fassten aus gesammelter Literatur die präferierte Beutefischgröße von 80 mm für Hechte von 30 bis 50 cm Totallänge zusammen. Die maximale Beutegröße von Hechten beträgt bis etwa der Hälfte der eigenen Körperlänge (Raat, 1988; Mittelbach & Persson, 1998). Im Allgemeinen fressen Hechte jedoch weit unter der maximal möglichen Totallänge der Beutefische (Nilsson & Brönmark, 2000). Die durchschnittliche Totallänge der besenderten Hechte betrug 57,7 cm, somit wurde von einer bevorzugten Totallänge der Beutefische von ungefähr 120 mm und einer maximal möglichen von ungefähr 290 mm Totallänge ausgegangen. Borgström (1989) beobachtete Fänge von Plötzen bis 230 mm Totallänge auf eine Maschenweite von 19,5 mm. Die Entscheidung fiel in der vorliegenden Studie somit auf Maschenweiten von 8, 12, 16 und 20 mm.

Die Größe der vier Kiemennetze pro Panel variierte [Länge \bar{x} (Wertebereich, WB), 13,1 (9 – 20) m; Höhe \bar{x} (WB), 1,9 (1,3 – 3) m]. Die Stelldauer der Panels betrug zwei Stunden. Es wurden sechs Panels im Litoral und drei im Pelagial bei Tag (zwölf Uhr) und Nacht (in vollkommener Dunkelheit) gestellt. Die Panels wurden im Litoral in einer Tiefe von ungefähr 2 m vom Grund bis zur Oberfläche gestellt. Im Pelagial wurden die Panel längs der Seelänge (Ost – West) gestellt, wobei ein Panel von der Oberfläche bis in eine Tiefe von 2 m, ein Panel von 2 bis 4 m und ein Panel von 4 bis 6 m gestellt wurde.

Die gefangenen Fische wurden nach Art bestimmt. Aufgenommen wurde zusätzlich noch die Totallänge (mm genau) und das Gewicht (g genau). Aus der Anzahl der gefangenen Beutefische wurde jeweils für das Litoral und das Pelagial, bei Tag und Nacht, der Einheitsfang (NPUE, Anzahl Fische pro m², hier: in 2 h) gerechnet.

2.5 Fang und Markierung der Hechte

Hechte wurden zwischen dem 21. April und dem 4. Mai 2005 mittels Elektrofischerei für die Transmitter Implantation, Schätzung der Abundanz und Charakterisierung der Populationsstruktur der Hechte gefangen. Zusätzlich erfolgten zwei weitere Elektrofischungen für die Schätzung der Abundanz der Hechte und die Beurteilung des Allgemeinzustandes der besenderten Hechte am 20. und 29. September 2005. Mit einem batteriebetriebenen Gleichstrom Elektrofischfang-Gerät (Typ EFGI 4000, 4 KW, 40 cm Ringanode, Brettschneider Spezialelektronik, Chemnitz, Deutschland) wurden die Hechte im Litoral, vornehmlich in dem Gürtel der emersen Makrophyten, gefangen. Zudem wurden begleitend, parallel der Schilfkante, Kiemennetze mit Maschenweiten von 40 bis 70 mm

gestellt, um evtl. flüchtende Hechte zu fangen. Bei jeder Elektrofischung wurde auf diese Weise das gesamte Litoral beprobt. Als zusätzliche Fanggeräte wurden sechs Reusen (Schwalg-Reusen mit Rückfang, gestellt in Tiefen zwischen 1,5 und 4,5 m) vom 11. April bis zum 18. Mai 2005 und vom 20. bis 29. September 2005 im Uferbereich eingesetzt und jeden zweiten Tag auf Fänge kontrolliert. Jeder gefangene Hecht wurde gemessen (Totallänge in mm, nächster mm) und gewogen (± 5 g). Zudem wurde von jedem Hecht eine Schuppenprobe (ca. zehn Stück) dorsal der Seitenlinie genommen, um das Längenwachstum der Hechte nachzuvollziehen. Diese Längenwachstumsrückberechnung war die Grundlage für eine notwendige Korrektur bei der Abundanzschätzung (siehe 2.7). Dazu wurden die Schuppen in einer Spülmittellösung eingeweicht, anschließend mit einem Papiertuch gesäubert und zwischen zwei Objektträgern trocken fixiert. Pro Individuum wurden drei gut „lesbare“ Schuppen untersucht. Für die Längenrückberechnung wurden die Abstände vom Schuppenzentrum anterior zu den verschiedenen Jahresringen zeichnerisch bestimmt (Projektion der Schuppe auf ein Blatt Papier, Microfiche Mini-Cat III 4). Nach dem Wiegen, Messen und der Schuppenprobe wurden die gefangenen Hechte, die nicht mit einem Sender versehen wurden und über 25 cm Totallänge maßen, mit einem fluoreszierenden, individuell nummerierten VI Alpha Tag (1.5 x 3.5 mm, Northwest Marine Technology, Inc. Washington, USA) posterior zum Auge markiert (vgl. Kincaid & Calkins, 1992). Zudem wurde jedem Hecht eine Bauchflosse entfernt, um durch die Doppelmarkierung mögliche Verluste des VI Alpha Tags abschätzen zu können. Nach dem Messen, Wiegen, Markieren und der Entnahme der Schuppenprobe wurden die Hechte nahe ihrer Fangplätze wieder ausgesetzt. Neben der Elektrofischerei und dem Reusenfang wurden außerdem die Angelfänge einer parallel durchgeführten Studie (Klefoth et al., unveröffentlicht) miteinbezogen. Durch die Kombination verschiedener Fanggeräte wurde davon ausgegangen, die Population der Hechte der Altersklasse 1 und älter (1 +) repräsentativ beprobt zu haben.

2.6 Transmitterimplantation

20 zufällig ausgewählten Hechten, mit einer Mindestgröße von 45 cm (nach Brandenburger Fischereigesetz „mäßige“ Hechte), wurde ein Radiosender in die Bauchhöhle implantiert. Die Radiosender (Holohil SB-2 Transmitter, Kanada) waren 20 mm lang, hatten einen Durchmesser von 9 mm, und wogen 5,2 g an der Luft. Die angegebene Lebenszeit der Batterie betrug 10 Monate und die Frequenzen der 20 Sender lagen zwischen 150.023 und 150.431 MHz. Das relative Transmitter-Gewicht betrug $\leq 0,9\%$ der Körpermasse der besenderten Hechte. Nach Jepsen et al. (2002) kann eine Beeinflussung des Hechtverhaltens bei Sendergewichten $< 2\%$ der Körpermasse ausgeschlossen werden. Die Hechte wurden für die Implantation der Transmitter mit einer 100 mg l⁻¹ MS 222 Lösung betäubt. Wie in Fredrich et al. (2003) im Detail beschrieben, wurde die Bauchhöhle anschließend mit einem Skalpell etwa 2 bis 3 cm, 3 cm posterior zur linken Brustflosse geöffnet. Der Transmitter wurde hier eingesetzt und seine Antenne mittels einer 15 cm langen hohlen Nadel etwa 10 cm kaudal durch das Peritoneum nach außen geführt. Anschließend wurde die Öffnung der Bauchhöhle mit zwei Fadenstichen genäht. Die Implantationen dauerten zwischen zwei und drei Minuten. Nach der Operation eines Hechtes wurde dieser gemessen (mm genau) und gewogen (g genau), sowie dessen Geschlecht nach Casselman (1974) extern bestimmt (Tab. 2). Anschließend wurden die Hechte in eine Wiederbelebungseinheit, die mit frischem, sauerstoffreichem Seewasser befüllt war, überführt und nach der Wiedererholung an ihren Fangplätzen wieder ausgesetzt. Zum Zeitpunkt der Besenderung betrug die Wassertemperatur des Sees 11 °C (in 1,8 m Tiefe gemessen). Die Telemetrie der Hechte begann zwei Wochen nach dem Aussetzen, ein Zeitraum, der in anderen Studien als ausreichend für die Erholung und die Rückkehr zum normalen Verhalten angesehen wurde (Adams et al., 1998; Jepsen et al., 2001). Die Methode der Besenderung wie sie im Kleinen Döllnsee verwendet wurde hat keinen oder nur sehr geringen negativen Langzeiteinfluss auf das Wachstum oder das Überleben der Hechte (Jepsen & Aarestrup, 1999).

Ein Hecht verlor den Sender kurz nach der Operation im April 2005 (150.282), einer starb kurz nach der Operation im April 2005 (150.162) und weitere vier verstarben im Verlaufe des Versuchszeitraum (150.199, 150.219, 150.258 und 150.322) durch natürliche Mortalität oder Hakmortalität durch eine parallel durchgeführte Angelfischerei-Studie (Klefoth et al., unveröffentlicht). Die Transmitter dieser Hechte wurden durch Tauchen oder Auffinden im Schilf wiedererlangt und in einen „Ersatzhecht“, der mit der Angel gefangen wurde, implantiert.

Tab. 2: Besenderte Hechte und deren individuelle Besenderungszeitpunkte im Jahr 2005, Länge, Gewicht, Geschlecht und Verwendung in der folgenden statistischen Analyse. Hechte mit „ / 2 “ nach deren Transmitter-Frequenz wurden wegen Mortalität des Transmitter tragenden Vorgängers nachbesendert.

Transmitter - Frequenz	Datum der Besenderung	Länge (cm)	Gewicht (g)	Geschlecht	Verwendung für die Datenanalyse
150.023	21. April	56	1104	♀	Saisonal, Sommer
150.052	21. April	52,2	845	♀	Saisonal, Sommer
150.073	21. April	51,1	912	♂	Saisonal, Sommer
150.092	21. April	52,3	901	♀	Saisonal, Sommer
150.110	21. April	49,3	768	♀	Saisonal, Sommer
150.130	21. April	73,8	2679	♀	Saisonal, Sommer
150.162	21. April	75,5	3394	♀	Keine
150.181	26. April	63	1555	♀	Saisonal, Sommer
150.199	27. April	63	1674	♀	Sommer
150.219	28. April	57,8	1343	♀	Keine
150.238	28. April	73,5	2370	♀	Saisonal, Sommer
150.258	28. April	59,3	1470	♀	Keine
150.282	28. April	62,0	1523	♀	Keine
150.300	28. April	73	2600	♀	Sommer
150.322	28. April	47,5	910	♂	Sommer
150.341	28. April	54,3	1064	♀	Saisonal, Sommer
150.372	28. April	51,5	976	♀	Saisonal, Sommer
150.391	28. April	48,8	816	♀	Saisonal, Sommer
150.412	28. April	46,2	640	♀	Saisonal, Sommer
150.431	28. April	45	580	♀	Saisonal, Sommer
150.162 / 2	8. Sept.	55,2	1105	♀	Keine
150.199 / 2	8. Sept.	60,2	1400	♀	Keine
150.219 / 2	7. Juli	68,2	2020	♀	Sommer
150.258 / 2	2. Sept.	77,3	2680	♀	Keine
150.282 / 2	9. Sept.	58,2	1091	♀	Keine
150.322 / 2	9. Sept.	68,1	1760	♀	Keine

2.7 Abundanzschätzung

Abundanzschätzungen der Hechte wurden durchgeführt, um den Frühjahrsbestand von allen Altersklassen älter als 1 und von mäßigen (nach Brandenburger Fischereigesetz ≥ 45 cm) Hechten im Kleinen Döllnsee zu ermitteln. Ziel der Abundanzschätzung von mäßigen Hechten war es, den Anteil der besenderten Hechte an der Population von vergleichbar großen Individuen zu bestimmen. Die Abundanz Schätzungen wurde nach den Vorgaben von Ricker (1975, S. 75 ff.) auf Basis von Fang-Wiederfang-Daten durchgeführt. Es wurden zwei Methoden verglichen.

Zunächst wurde die Petersen *single census* Methode, modifiziert nach Chapman (Ricker, 1975), angewendet. Grundlage dieser Berechnung war die Elektrofischerei im Frühjahr, wo in engen Abständen Fang-Markierung und Fang-Wiederfang Befischungen stattfanden. Die entsprechende Berechnungsgrundlage lautet:

$$N = \frac{(M + 1)(C + 1)}{R + 1}$$

N ist die zu schätzende Anzahl Hechte der Population (ausgenommen die Altersgruppe 0); M ist die Zahl der markierten Hechte in der Population; C ist die Gesamtstichprobengröße; R ist die Zahl wiedergefangener Hechte in der Stichprobe. Die Varianz der Stichprobe kann durch die näherungsweise Konfidenzintervalle für R bestimmt werden. Hier wurde Pearson's Formel für große R -Werte benützt (siehe Anhang II in Ricker, 1975).

Gerechnet wurde mit einer Wahrscheinlichkeit der näherungsweise Konfidenzintervalle von 95 %:

$$R = 1,92 \pm 1,960\sqrt{R + 1,0}$$

Als zweite Populationsschätzung wurde das Schnabel *multiple-census* Verfahren, modifiziert nach Chapman (Ricker, 1975) benützt. Auch mit dieser Methode wurde die Frühjahrsabundanz bestimmt. Allerdings erfolgten Wiederfänge über den gesamten Versuchszeitraum durch Einsatz der Elektrofischerei und von Reusen im Frühjahr und Herbst, sowie durch Angelfänge (parallele Studie: Klefoth et al., unveröffentlicht) im Zeitraum von Mai bis Oktober 2005. Weil im Laufe des Jahres Fische in eine bestimmte Längenklasse hineinwachsen und somit die Relation zwischen markierten und unmarkierten Fischen

verzerren können (Ricker, 1975), wurde für die Berechnung der Frühjahrsabundanz der maßigen Hechte ≥ 45 cm die Individuen ausgeschlossen, die im Laufe des Jahres zwar ≥ 45 cm aufwiesen, diese Größe im Frühjahr allerdings wahrscheinlich noch nicht aufgewiesen hatten. Um diese Einschätzung zu ermöglichen, wurde der Versuchszeitraum in 7 Zeitperioden unterteilt (eine Zeitperiode entsprach in etwa einem Versuchsmonat, WB = 23 bis 31 Tage). Der Schuppenzuwachs seit Anlage des Jahresrings (siehe 2.5) wurde als Basis genommen, um die Länge des Hechtes bei Anlage des Jahresrings im Frühjahr nach der Berechnungsmethode von Fraser-Lee (Francis, 1990) zu ermitteln. Mit dieser Angabe ließ sich der erwartete durchschnittliche Zuwachs von einer Zeitperiode in die nächste bestimmen, was dann als Basis zur Korrektur der gefangenen Hechte fungierte. So konnte von einer Hecht Mindestgröße als Grundlage für die Abundanzschätzung in den einzelnen Zeitperioden ausgegangen werden. Um die Prozedur mit einem Beispiel zu verdeutlichen: In der ersten Periode vom 7. April bis 4. Mai betrug das Wachstum der Hechte (≥ 45 cm im April) 1,33 cm, somit wurden in der zweiten Zeitperiode für die Abundanzschätzung der maßigen Hechte nur Hechte mit $\geq 45 + 1,33$ cm verwendet. Wurde in der zweiten Zeitperiode nun ein Hecht kleiner als 46,33 cm gefangen, wurde er nicht in der Schnabel *multiple-census* Berechnung berücksichtigt, weil es sich hierbei um einen in das Mindestmaß rekrutiertes Exemplar handelte. Die Berechnungsformel lautete:

$$N(LP) = \frac{\sum (C_t M_t)}{R + 1}$$

$N(LP)$ ist die Schätzung der Abundanz der Hechte der Altersgruppe 1 oder älter bzw. der maßigen Hechte; C_t ist die Zahl gefangener Hechte in der Zeit t ; M_t ist die Zahl markierter Hechte in der Zeit t ; R ist die Zahl wiedergefangener Hechte über die gesamte Zeit. Für die Schätzung der Gesamtabundanz ist t jedes Fangereignis, für die Schätzung der Abundanz der maßigen Hechte ist t eine Zeitperiode (Definition siehe vorher). Konfidenzintervalle wurden wie bei der Petersen Methode nach Pearson (siehe Appendix II in Ricker, 1975) berechnet.

2.8 Telemetrie

Die Ortung der Hechte wurde mit einer 3 Element Yagi Handantenne und einem portablen Receiver (Lotek SRX_400 Telemetrie Receiver, Ontario, Kanada) von einem Elektromotorbetriebenen Glasfaserboot aus durchgeführt. Beobachtungen zeigten, dass man sich Hechten im flachen Wasser bis zu 2 m nähern konnte, und im tiefen Wasser mit dem Boot über sie fahren konnte, ohne dass diese flüchteten. Als die Eisschicht des Sees im Januar 2006 ein Begehen zuließ, wurde die Radiotelemetrie zu Fuß fortgesetzt. Sobald ein Hecht geortet wurde, wurde seine Position mit einem GPS (Garmin, etrex summit, UTM Koordinaten) gespeichert. Die Genauigkeit des Ortungspunktes betrug als Folge der Korrektur durch eine Referenzstation (Trimble Navigation, GPS PFCBS) ± 1 m. Eine genaue Ortung war nicht möglich bei Hechten, die tief innerhalb der emersen Makrophyten standen. In diesem Fall wurde der Ortungspunkt an der Grenze zwischen den emersen Makrophyten und dem offenen Wasser aufgenommen. Die tatsächliche Ortungsgenauigkeit, die aus der Genauigkeit des Auffindens des Hechtes und des Abspeicherns des Punktes besteht, wurde auf ± 6 m bestimmt, weil zwei der 20 besenderten Hechte über zwei Wochen geortet wurden, obgleich sich dann zeigte, dass einer davon verstorben war und ein anderer den Sender verloren hatte. Aus der Streuung der Ortungspunkte wurde die Ortungsgenauigkeit abgeleitet. Da diese Ortungsaufnahme am Beginn der Studie erfolgte und die Ortungsfähigkeiten mit dem Versuchszeitraum wahrscheinlich zunahmen, wurde angenommen, dass sich die Ortungsgenauigkeit im Laufe des Versuchs weiter verbesserte.

Die Telemetrie der Hechte fand einmal wöchentlich statt. Der erste Ortungstag der ersten Woche jeden Monats wurde zufällig bestimmt, die kommenden Ortungstage folgten 7 Tage darauf. Ein Ortungstag dauerte 24 Stunden, aufgeteilt in vier Schichten zu 6-h. Damit ist gemeint, dass zwei Personen die Ortungen durchführten und sich im 6-h Turnus ablösten. Die Ortungsintervalle betragen drei Stunden. Ziel war es, innerhalb dieser Zeitspanne jedes Individuum zu orten, so dass innerhalb einer 24-h Ortung acht Ortungspunkte pro Individuum aufgezeichnet werden konnten, mit denen sieben Nettobewegungen pro Hecht errechnet wurden. Wurde ein Hecht weniger als sechs Mal pro Ortungstag geortet, wurde er für weiterführende Berechnungen ausgeschlossen.

Zusätzlich zu der Routineerhebung einmal wöchentlich, fand eine durchgängige 4-Tage Ortung am 18. Juli 2005 und am 30. Januar 2006 statt. An diesen beiden Zeitpunkten wurden die Hechte wie zuvor beschrieben 8 Mal in 24 Stunden geortet, 96 Stunden insgesamt.

Telemetrische Ortungen begannen am 19. Mai 2005 und endeten am 3. Februar 2006. Lediglich in der Übergangszeit zur vollständigen Vereisung (Dezember, Januar 2005 / 2006) konnte der wöchentliche Zyklus nicht eingehalten werden, da der See nicht ohne erhebliches Sicherheitsrisiko begehbar war.

2.9 Statistische Datenanalyse

2.9.1 Beutefische

Der räumliche und tageszeitliche Unterschied zwischen den Fängen der potentiellen Beutefische wurde durch die Einheitsfänge (NPUE, Anzahl Fische pro m², hier: in 2 h) verglichen. Dadurch sollten diurnale Migrationen der Beutefische abgeschätzt werden, um das Hechtverhalten besser erklären zu können. Unterschiede der Einheitsfänge zwischen den Habitaten (Litoral, Pelagial) und der Tageszeit (Tag, Nacht) wurden für alle gefangenen Beutefische, und differenziert auf Plötzen, Flussbarsche und Rotfedern mit dem allgemeinen linearen Modell (SPSS 14.0) gerechnet. Die abhängige Variable Einheitsfang setzte sich aus den NPUE-Werten der einzelnen Netzpanel (Litoral, N = 6; Pelagial, N = 3), die jeweils bei Tag und Nacht monatlich gestellt wurden, aus dem ganzen Befischungszeitraum (Mai bis November 2005) zusammen. Unabhängige Variablen waren das Habitat und die Tageszeit, sowie deren Wechselwirkungen. Die unabhängigen Variablen wurden als feste Effekte im Modell gerechnet, da sie alle möglichen Abstufungen umfassten und nicht zufällig aus einer Population vieler Faktorstufen entnommen wurden (Bühl & Zöfel, 2002). Die abhängige Variable NPUE wurde in allen Faktorstufen auf Varianzhomogenität (Levene-Test) getestet. Die nichtgegebene Varianzhomogenität (trotz Logarithmierung) des Einheitsfangs der Rotfeder [*Scardinius erythrophthalmus* (L.)] (Levene-Test, $p < 0,05$) bewirkte eine Verringerung der Signifikanzschranke von $p = 0,05$ auf $p = 0,01$ bei der Rotfeder (Bühl & Zöfel, 2002).

2.9.2 Auswahl der Stichproben und Definitionen

Statistische Analysen zum Verhalten des Hechtes basierten auf an Individuen wiederholt erhobenen Daten. Aufgrund der bereits genannten partiellen Mortalität ausgewählter Tiere sowie eines verfrühten Senderausfalls (150.300) im Jahresverlauf und der damit verbundenen Nachbesonderung der Ausfälle durch neue Hechte, variierte die Zahl der Individuen bei den verschiedenen Analyseschritten (siehe Tab. 2 in 2.6). Für die Analysen, die Ortungsdaten aus

dem gesamten Untersuchungszeitraum eingeschlossen wurden nur Tiere berücksichtigt, die über die gesamte Ortungsperiode von Mai bis Februar telemetriert wurden ($N = 13$). Für Berechnungen, die sich nur auf den Sommer bezogen, wurden $N = 17$ Hechte verwendet. Rechtfertigung für dieses Verfahren war, dass ein nachträglich besenderter Hecht, der aufgrund individueller Verhaltenseigenschaften z.B. deutlich aktiver war als sein Vorgänger, einen verzerrten Wert für die geschwommene Distanz liefern würde und damit z.B. den saisonalen Einfluss auf die Aktivität verfälscht hätte.

Die Analyse saisonaler Einflüsse verlangte eine Kategorisierung der Jahreszeiten, die zunächst kalendarisch vorbestimmt waren. Allerdings berücksichtigt die Kalendereinteilung nicht die tatsächlichen Temperaturbedingungen in verschiedenen Jahren. Aus diesem Grund wurden die Jahreszeiten zur Analyse auf Basis der tatsächlichen Wassertemperatur unterschieden. Grundlage hierfür waren Studien von Casselman (1978), in denen der Autor den Einfluss der Wassertemperatur auf die Aktivität des Hechtes dokumentierte. Casselman (1978) fand die höchste Aktivität bei Wassertemperaturen über 19 °C , und im Vergleich zu 9 °C eine signifikant niedrigere Aktivität bei einer Temperatur von 6 °C . Der Winter wurde somit durch die konstante Unterschreitung von 6 °C definiert, während als Sommermonate solche Monate aufgefasst wurden, in denen die Wassertemperatur $\geq 19\text{ °C}$ betrug. Frühjahr und Herbst ergaben sich entsprechend (Tab. 3).

Tab. 3: Einteilung der Jahreszeiten auf Basis der gemessenen Wassertemperaturen.

Jahreszeit	Beginn	Ende	Wassertemperatur
Frühjahr	19.05.05 (Beginn der Ortungen)	18.06.05	$6 - 19\text{ °C}$
Sommer	18.06.05	16.09.05	$\geq 19\text{ °C}$
Herbst	16.09.05	25.11.05	$19 - 6\text{ °C}$
Winter	25.11.05	3.02.06 (Ende der Ortungen)	$\geq 6\text{ °C}$

Die Tageszeiten wurden durch die Dauer der Morgendämmerung und der Abenddämmerung bestimmt. Die Dämmerungszeiten wurden nach nautischer Definition errechnet. Die Morgendämmerung begann beim Stand der Sonne 12° unter dem geozentrischen Horizont (horizontale Ebene, die durch den Erdmittelpunkt geht) und endete bei Sonnenaufgang. Die Abenddämmerung begann mit dem Sonnenuntergang und endete

beim Stand der Sonne 12° unter dem geozentrischen Horizont. Die Länge der Dämmerungszeiten variierte somit bei jeder Ortung im Jahresverlauf. Die Dauer der Morgendämmerung betrug durchschnittlich (\pm SF) $96,2 \pm 4,2$ min (WB, 75 - 141 min) und die Dauer der Abenddämmerung $95,9 \pm 4,1$ min (WB, 74 - 141 min). Die Berechnungen wurden mit einem Programm einer Internetseite durchgeführt (<http://cgi.stadtklima-stuttgart.de/mirror/sonne.exe>).

Der Mondstand wurde aus einer Internetseite entnommen (www.jagdweb.at/kalender/mondphasen.html) und in kategorialen Dimensionen dargestellt. Fiel ein Ortungstag auf einen Tag (24 h) vor oder nach einem Vollmond, so wurde er als Vollmond definiert. Gleiches Verfahren erfolgte auch für den Neumond. Die übrigen Ortungstage wurden entweder als Mond zunehmend oder Mond abnehmend definiert. Somit entfielen jeweils drei Ortungstage auf Voll- und Neumond, 15 auf den zunehmenden Mond und 18 auf den abnehmenden Mond.

Die Vegetationskarte wurde wegen der höchsten Ausprägung der Biomassen submerser Makrophyten im Sommer erstellt. Die im Sommer ermittelte Präsenz und Dichte submerser Makrophyten, und die damit verbundenen Bezeichnungen wurden zur Analyse der saisonalen Habitatwahl beibehalten, da angenommen wurde, dass z.B. im Winter absterbendes oder niederlegendes Kraut (das mehrjährige Hornblatt) höhere Strukturvielfalt bot als das im Pelagial der Fall war. Es wäre daher falsch gewesen, die im Sommer dicht bewachsenen Habitate im Winter als strukturfrei und womöglich sogar als Pelagial zu kategorisieren. Ziel dieser Einteilung war es zu prüfen, ob Standorte (Habitate), die die Hechte im Sommer präferierten, auch im Winter aufgesucht wurden.

2.9.3 Test auf Zufälligkeit der Verteilung der Hechte

In einem ersten Analyseschritt wurde geprüft, ob die tatsächliche räumliche Verteilung der Hechte ($N = 13$) im gesamten Jahresverlauf sich signifikant von einer zufälligen räumlichen Verteilung unterschied. Da die Hechte unterschiedlich oft geortet wurden, wurden hierfür 77 Ortungen pro Hecht (1001 insgesamt) zufällig ausgewählt. Die Verteilung der 1001 Ortungspunkte wurde mit der Verteilung von 1001 Zufallspunkten (bei 1000-facher Wiederholung) verglichen. Hieraus wurde die durchschnittliche Varianz der Entfernungen der Ortungspunkte zu den Zufallspunkten berechnet. Diese Varianz wurde mit der durchschnittlichen Varianz der 1001 zufällig ausgewählten „Pseudo-Ortungen“ zueinander verglichen und über die 1000-fache Wiederholung auf Signifikanz getestet ($\alpha < 0.05$). Die

Analyse wurden mit dem Programm Fishtel 1.4 Modul 2 - Distribution Random nach Rogers & White (2007) durchgeführt.

2.9.4 Ausprägung der Home Range

Die Größe der Home Range (Revier) wurde für durchgängig besenderte Hechte (N = 13) berechnet. Mit der Home Range Extension für Arc View 3.2 (Rodgers & Carr, 1998) wurde eine Kernel Analyse durchgeführt und die Aufenthaltsbereiche mit 50 und 95%iger Wahrscheinlichkeit bestimmt. Die Berechnung der Home Range mit der Kernel Analyse beruht auf Clusterungen von Ortungspunkten eines Tieres, wobei je nach berechneter Wahrscheinlichkeit Ortungspunkte, die sich nicht in den Bereichen der Ballungen der Aufenthalte befinden, ausgeschlossen werden (Anderson, 1982; Seaman & Powell, 1996). Durch dieses Verfahren kann die Home Range eines Tieres aus mehreren Clustern bestehen und umfasst die Bereiche, in denen sich ein Tier „normalerweise“ bewegt. Die gerechnete Größe und der gerechnete Umfang der Home Range wurden auf Zusammenhang mit der Totallänge des Hechtes (cm) mit der Spearman Korrelation (Varianzheterogenität nach Levene-Test, $p < 0,05$) getestet (SPSS 14.0).

Die Site-Fidelity (Ortstreue) der Home Range sollte durch Translokations-Experimente bewiesen werden. Dazu wurden neun besenderte Hechte (vgl. Anhang 9.2) mit der Angel gefangen und so weit wie möglich von dem Fangpunkt entfernt danach zurückgesetzt. Die durchschnittliche Entfernung (\pm SF) des Punktes des Zurücksetzens vom voran gegangenen Fangpunkt betrug $447 \pm 35,9$ m (WB, 304 – 584 m). Die umgesetzten Hechte wurden bis zum Zurückkehren in den Bereich ihres Fangplatzes (der bei allen Hechten in oder knapp neben ihrer Home Range lag) mindestens einmal täglich geortet. Die Dauer bis zur Rückkehr in die Home Range wurde mit der Spearman Korrelation (Varianzheterogenität nach Levene-Test, $p < 0,05$) auf Zusammenhänge mit der Distanz des Umsetzens (m) und der Totallänge des Individuums (cm) geprüft. Die Ortungspunkte eines translokalisierten Hechtes wurden für einen Zeitraum von zwei Wochen nach dem Fang von den üblichen Ortungstagen ausgeschlossen.

2.9.5 Saisonale und diurnale Unterschiede im Aufenthalt des Hechtes

2.9.5.1 Distanz zu emersen Makrophyten

Die Bedeutung von ufernahen Habitaten für die Hechte wurde durch die Distanz zur Uferlinie (Distance to Shore, DTS) ausgewertet (Rogers, 1998). In vorliegender Studie wurde statt der

sonst üblichen Distanz zum Ufer streng genommen die Distanz zu den emersen Makrophyten (Distance to Emerged, DTE) berechnet, weil alle Hechtstandorte innerhalb des dichten Schilfgürtels am Rand vom Schilf zum offenen Wasser aufgezeichnet wurden. Folglich wurde Hechten ($N = 13$), die sich im Schilf befanden, der Wert 0 für die DTE zugeordnet. Die DTE sämtlicher Ortungspunkte wurde durch die kürzeste Entfernung des Ortungspunktes zur Kante der emersen Makrophyten mit Fishtel 1.4 (Rogers & White, 2007) errechnet. Die maximalen acht Ortungspunkte pro Hecht und Ortungstag resultierten somit in acht DTE-Werten. Die DTE-Werte stellten zeitlich wiederholt aufgenommen Messwerte der Individuen und damit abhängige Variablen dar. Durch fehlende Ortungspunkte für ausgewählte Individuen war der Datensatz zur DTE darüber hinaus unbalanciert. Wegen der Abhängigkeit der Ortungspunkte und unterschiedlichen Stichprobenumfänge pro Hechtindividuum wurden die diurnalen und saisonalen Einflüsse auf die DTE der Hechte mittels linearer gemischter Modelle, wie von Rogers & White (2007) empfohlen, in SPSS 14.0 analysiert. Zur Analyse der saisonalen und diurnalen Unterschiede der Distanz zu emersen Makrophyten wurden die abhängige Variable DTE logarithmiert [$\ln(x + 1)$], um Varianzheterogenität zu verringern. Die wiederholte Kovarianz wurde wegen zeitlicher Abhängigkeit von beweglichen Subjekten, in diesem Fall Hechte, als diagonal definiert. Jahreszeit und Tageszeit wurden als feste Effekte behandelt, da sie alle möglichen Abstufungen umfassten und nicht zufällig aus einer Population von Faktorstufen entnommen wurden (Bühl & Zöfel, 2002). Das Subjekt Hecht ($N = 13$) wurde als zufälliges Subjekt behandelt, da die Tiere zufällig aus der Population ausgewählt wurden. Wechselwirkungen der Faktoren (Jahreszeit und Tageszeit) wurden nur bei Nicht-Signifikanz im Modell berücksichtigt, da bei Signifikanz die Randmittelwerte der beiden wechselwirkenden Variablen nicht verglichen werden dürfen (Piepho et al., 2004). Eventuelle, signifikante Wechselwirkungen wurden mit demselben Modell, in dem sie auftraten, separat noch einmal gerechnet. Danach wurden die einzelnen Kategorien durch Differenzierung näher betrachtet, wobei die verschiedenen Kategorien einer der wechselwirkenden Variablen einzeln in linearen gemischten Modellen analysiert wurden. Trat eventuell eine Wechselwirkung von Jahreszeit und Tageszeit auf, so wurde die Wirkung der Tageszeit auf die MDPH (m) für jede Jahreszeit einzeln gerechnet. Haupteffekte der geschätzten Randmittel der Jahreszeit und Tageszeit wurden verglichen, die Korrektur der Konfidenzintervalle erfolgte durch Bonferroni. Für geschätzte Randmittel wurden Mittelwerte angezeigt, welche später als Grundlage für die dargestellten Graphen dienten.

2.9.5.2 Habitatwahl

Zur Analyse saisonaler und diurnaler Einflüsse auf die Habitatwahl wurden die gespeicherten Ortungspunkte in Arc View 3.2 mit der Vegetationskarte (mit Pelagial) verknüpft. Jedem Ortungspunkt wurde so eine charakteristische Habitatbeschreibung (Makrophytendeckungsgrad, Pelagial etc.) zugeordnet. Vor der Berechnung der Habitatwahl der besenderten Hechte wurde geprüft, ob die Hechte die verschiedenen Habitattypen in Bezug zu ihrer Verfügbarkeit nutzen. Dazu wurden zwei Tests durchgeführt: 1.) Ob individuelle Hechte (N = 13) die verschiedenen Habitate auf ähnliche Weise nutzen, oder ob sich die Art und Weise der Nutzung der verschiedenen Habitate durch die Individuen unterschied, wurde mit der Likelihood Chi-Quadrat 1 Analyse [Fishtel 1.4 (Rogers & White, 2007) geprüft. 2.) Ob bestimmte Habitate selektiv von einigen besenderten Hechten benutzt wurden, wurde mit der Likelihood Chi-Quadrat 2 Analyse nach Rogers & White (2007) getestet. Die Berechnungsgrundlagen entsprachen Manly et al. (1993). Nach dem Beweis der Selektion von bestimmten Habitaten (Punkt 2) wurde in einem anschließenden Schritt gerechnet, welche Habitate von den besenderten Hechte bevorzugt oder gemieden wurden. Die Rechnung erfolgte in dem Modul „Selection Ratios W_i “ in fishtel 1.4 (Rogers & White, 2007). Das Verfahren (Maximum Likelihood Chi-Quadrat) wird durchgeführt, indem die Ortungspunkte aller Hechte zusammengefügt werden, aber die Gleichung Variation der Habitatnutzung der Individuen berücksichtigt (Manly et al., 1993). Die diurnale und saisonale Habitatwahl der Hechte auf Populationsebene (der besenderten Hechte) mit individuellen Tieren als Stichprobe wurde mittels Selektionsquotienten und den dazugehörigen Bonferroni-korrigierten 95% Konfidenzintervallen analysiert. Werte des unteren Konfidenzintervalls über 1 zeigen signifikant positive Selektion und Werte des oberen Konfidenzintervalls unter 1 signifikant negative Selektion für ein Habitat an.

2.9.6 Identifikation von distinkten Habitatwahltypen

Für die Sommermonate (18.06. bis 16.09.2005) lag ein um vier Tiere höherer Datensatz vor (N = 17) als für saisonale Betrachtungen. Darüber hinaus war die Ausprägung der submersen Makrophyten in vollem Maß vorhanden und die Zuordnung zu strukturell komplexeren Habitaten im Sommer unzweifelhaft möglich. Folglich wurden separate Untersuchungen der Habitatwahl ausschließlich mit den Sommerdaten durchgeführt. Diese Untersuchungen dienten vor allem der Identifizierung von distinkten Verhaltenstypen des Hechtes. Um dies zu ermöglichen, war es notwendig, die Varianz durch externe Faktoren wie Änderungen der Wassertemperatur und damit verbundener Rückgang der Ausprägung submerser Makrophyten

so gering wie möglich zu halten, ein weiterer Grund für die separate Analyse der Sommerdaten.

Auf Basis der Habitatwahlzeiten für $N = 17$ Hechte wurden distinkte Gruppen ähnlichen Verhaltens mittels hierarchischer Clusteranalyse unterschieden. Zur Analyse dienten prozentuale Habitataufenthalte der besenderten Hechte. Dabei wurde auf eine Unterscheidung der submersen Makrophyten in unterschiedliche Deckungsgrade verzichtet und die Habitate in 1.) emerse Makrophyten, 2.) submerse Makrophyten und 3.) Pelagial unterteilt. Für jeden Hecht wurde aus allen Ortungspunkten der Sommermonate für jedes der 3 Habitatkategorien ein prozentualer Tages- und Nachtwert berechnet. Die Individuen wurden durch ihre diurnale Habitatwahl (%) in der Clusteranalyse gruppiert. Gruppen (Cluster) wurden mit dem Fusionierungsverfahren „Linkage zwischen den Gruppen“ gebildet. Die Habitatvariablen wurden zunächst z-transformiert und ihr Abstand zueinander mit der Quadrierten Euklidischen Distanz in SPSS 14.0 errechnet. Ein sprunghafter Anstieg des Abstandsmaßes zwischen zwei Clustern (des Koeffizienten der zusammengeführten Cluster) indizierte die beste Clusterzahl (Bühl & Zöfel, 2002). Nach Identifikation von distinkten Habitatwahltypen wurden für jeden Cluster unter Berücksichtigung aller individuellen Ortungspunkte die Habitatselektionsquotienten berechnet (vgl. Methodik von 2.9.5.2).

Für einen Vergleich der individuellen Aufenthaltsbereiche zwischen den Clustern wurde zuerst in Arc View 3.2 mit der Home Range Extension (Rodgers & Carr, 1998) für jedes Individuum ein Sommeraufenthaltsbereich (Minimum Convex Polygon) (individuelle Flächengrößen siehe Anhang Tab. 18) berechnet. Das Minimum Convex Polygon (MCP) wird durch die Verbindung der flächenmäßig äußersten Ortungspunkte eines Individuums gebildet (White & Garrott, 1990). Das MCP wird (statt der Kernel Analyse für die Home Range) üblicherweise benutzt, um Aufenthaltsbereiche in vollem Spektrum aufzuzeichnen. Um extreme „Ausreißer“ der Ortungspunkte nicht mit einzubeziehen wurde mit 95%iger Wahrscheinlichkeit gerechnet. Der Vergleich der Aufenthaltsbereiche zwischen den Clustern erfolgte mit einer einfaktoriellen ANOVA (SPSS 14.0) (Varianzhomogenität: Levene-Test, $p > 0,05$) mit Bonferroni post-hoc Test.

Eine Möglichkeit für individuell unterschiedliche Habitatwahl ist in der Totallänge des Hechtes begründet (z. B. Grimm & Klinge, 1996). Deswegen wurde mit einer einfaktoriellen ANOVA (SPSS 14.0) (Varianzhomogenität: Levene-Test, $p > 0,05$) mit Bonferroni post-hoc Test geprüft, ob zwischen den Clustern Unterschiede in den Totallängen der Hechte existierten.

2.9.7 Aktivität des Hechtes

2.9.7.1 Definition der Variablen der Aktivität

Die minimal täglich geschwommene Strecke (Minimum Displacement per Day, MDPD in m) und die minimal stündlich geschwommene Strecke (Minimum Displacement per Hour, MDPH in m) wurden als Maß für die Schwimmaktivität der Hechte berechnet (Rogers & White, 2007). Zuerst wurden mittels Arc View 3.2 die geradlinig geschwommenen Strecken zwischen zwei aufeinander folgenden Ortungspunkten eines Individuums gemessen. Die MDPD (m) wurde durch die Summierung der mindestens (minimal) geschwommenen Strecken zwischen den Ortungspunkten eines Ortungstages erhalten, wofür maximal acht Werte pro Fisch und Ortungstag zur Verfügung standen. Für die Rechnung der MDPH (m) wurde die mindestens (minimal) geschwommene Strecke zwischen zwei Ortungspunkten durch den Zeitabstand (h) zwischen den Ortungspunkten dividiert, um das Schwimmstreckenmaß pro h zu standardisieren. Aus den acht Ortungspunkten pro Ortungstag und Tier resultierten somit sieben MDPH-Werte (m).

2.9.7.2 Einfluss meteorologischer Parameter auf die Aktivität (MDPD)

Zur Prüfung des Einflusses von meteorologischen Parametern wie Luftdruck und Niederschlagshöhe auf die Schwimmaktivität von Hechten im Jahresverlauf wurden zunächst nichtparametrische Spearman-Korrelationen zwischen den einzelnen Wetterparametern gerechnet. Aufgrund auftretender starker Korrelationen wurden die über einen Ortungstag gemittelten Parameter jeweils einzeln in linearen gemischten Modellen auf deren Einfluss auf die minimal tägliche Schwimmstrecke (Minimum Displacement per Day, MDPD in m) geprüft. Grund für die Benützung der MDPD (m) war die Einflüsse der Diurnalität auszuschalten und somit Verzerrungen der Einflüsse der Wetterparameter durch die Tageszeit auszuschließen. Gerechnet wurde mit allen Ortungstagen ($N = 39$) des gesamten Telemetriezeitraums (18. Mai bis 3. Februar), um eine möglichst hohe Variabilität in den Wetterparametern abzudecken. Wegen der Abhängigkeit der Ortungspunkte und unterschiedlichen Stichprobenumfänge pro Hechtindividuum wurden die Einflüsse der meteorologischen Parameter auf die MDPD (m) der Hechte mittels linearer gemischter Modelle analysiert (vgl. Rechnung der DTE, 2.9.5.1). Die MDPD-Werte (m) wurden vor der Analyse logarithmiert $[\ln(x + 1)]$, um Varianzheterogenität zu verringern. Die Wetterparameter wurden als feste Effekte betrachtet, da 39 Ortungstage nicht als repräsentativ

für die ganze Bandbreite der Parameter angesehen wurden (vgl. Bennington & Thayne, 1994). Die Subjekte (Fisch, N = 13) wurden als zufällige Subjekte behandelt.

Aus den Ergebnissen der linearen gemischten Modelle sollten signifikante Wetterparameter erkannt und deren Einflussgröße auf die Aktivität [MDPH (m)] des Hechtes gegeneinander abgewogen werden. Die Parameter wurden verglichen, um aus der Menge von korrelierenden signifikanten Parametern den Parameter mit dem größten Einfluss auf die MDPD (m) herauszustellen, da dieser im Weiteren in komplexeren linearen gemischten Modellen (Kapitel 2.9.7.3 und 2.9.7.4) verwendet werden sollte. Der Vergleich einzelner Wetterparameter wurde durch den Anteil der, durch den Parameter, erklärten Varianz der MDPD (m) und unter Berücksichtigung des Akaike's Informations Kriterium (AIC) der einzelnen Modelle eingeschätzt. Das AIC kann als relative Distanz zwischen Modellen mit der gleichen abhängigen Variablen benutzt werden (Burnham & Anderson, 1998). Die Erklärungsgüte der Modelle kann über ihren AIC-Wert eingeschätzt werden, wobei ein kleinerer AIC-Wert des Modells eine bessere Erklärung der unabhängigen Variablen auf die abhängige Variable anzeigt. Der Unterschied der relativen Güte der Modelle wurde durch das Δ der AIC – Werte gewertet. Das Modell mit dem kleinsten Informationskriterium (minAIC) bekam den Δ -Wert 0 (Burnham & Anderson, 2001).

$$\Delta_i = AIC_i - \min AIC$$

wobei $AIC_i = AIC$ – Werte, die größer als minAIC sind.

Je größer Δ_i , desto weniger plausibel ist es, dass das Modell i ähnlich gute Anpassung als das minAIC- Modell bietet. Ein $\Delta_i \leq 2$ zeigt beträchtliche Anlehnung und somit vergleichbare Anpassung der beiden Modelle an die abhängige Variable; $4 \leq \Delta_i \leq 7$ zeigt wesentlich weniger Anlehnung und damit geringere Anpassung; $\Delta_i \geq 10$ zeigt tatsächlich keine Anlehnung und somit eine deutlich geringere Anpassung (Burnham & Anderson, 2001).

2.9.7.3 Determinanten der Aktivität (MDPH) im Sommer

Signifikante Einflüsse auf die minimal stündliche Schwimmstrecke [MDPH (m)] im Sommer wurden mittels linearer gemischter Modelle ermittelt (vgl. 2.9.5.1). Die Menge unabhängiger Variablen umfasste Tageszeit, Totallänge des Hechtes und Luftdruck. Die Auswahl aus den Wetterparametern fiel auf den Luftdruck aufgrund der besten Erklärung des Luftdrucks auf die MDPD (m) (siehe Ergebnisse 3.8.1). Zusätzlich kamen die identifizierten Cluster (2.9.6) zu der Menge der unabhängigen Variablen hinzu. Der Hintergrund war die Prüfung, ob sich

die Aktivitäten der Hechte, der drei Habitatwahltypen, signifikant unterschieden und somit vielmehr Verhaltenstypen als Habitatwahltypen darstellten.

Für die Analyse der diurnalen Bewegungen (unabhängige Variable Tageszeit) wurden die MDPH-Werte (m) pro Tageszeit gemittelt, resultierend in vier Werten (Morgendämmerung, Tag, Abenddämmerung und Nacht) pro Hecht (N = 17) und Ortungstag. Die Dämmerungszeiten waren kürzer als die Ortungsintervalle (3 h), und so entfiel nicht immer jeder Dämmerungszeit ein Ortungspunkt pro Hecht. Um unbalancierte Daten (ungleiche Stichprobenumfänge) durch fehlende Tageszeiten-Werte zu vermeiden, wurde in diesen Fällen der Ortungspunkt kurz nach einer der Dämmerungszeiten als Dämmerungswert festgelegt. Als Korrekturspanne wurden maximal eineinhalb Stunden genommen, um zu gewährleisten, dass sich die Bewegung des Hechtes in dem 3-h Ortungsintervall mindestens zur Hälfte in der entsprechenden Tageszeit vollzogen haben könnte. In Fällen, in denen Ortungsausfälle dazu führten, dass Bewegungen über zwei Tageszeiten (z.B. Nacht und Morgendämmerung) verliefen, wurde die Bewegung keiner Tageszeit zugeordnet und verworfen. Die auf tageszeitlicher Basis gemittelten MDPH-Werte (m) (abhängige Variable) waren ebenfalls die Grundlage für die Berechnung der anderen unabhängigen Variablen, wie Totallänge des Hechtes, Luftdruck und Cluster. Datenausfälle der MDPH (m) pro Tageszeit eines Hechtes hatten auch einen Wegfall der Werte der anderen unabhängigen Variablen zur Folge. So war gewährleistet, dass die gleiche Anzahl von unabhängigen Variablen im Modell gerechnet wurde.

Die genannten unabhängigen Variablen wurden in allen möglichen Kombinationen auf die Sommer MDPH (m) $[\ln(x + 1)]$ gerechnet. Die Kombination der vier unabhängigen Variablen resultierte in insgesamt 14 verschiedenen Modellen. Die Variablen Cluster, Tageszeit, Totallänge (nur Hechte ≥ 45 cm) und Luftdruck wurden als feste Effekte gerechnet. Die Subjekte (Hecht, N = 17) wurden als zufällige Subjekte behandelt. Die verschiedenen Modelle wurden über den AIC-Wert sowie über den Anteil erklärter Varianz bewertet (vgl. Erläuterung in 2.9.7.2). Signifikante Wechselwirkungen von nominalen Variablen wurden zusätzlich zum „Originalmodell“, in dem die nominalen Variablen verwendet wurden, separat im selbigen linearen gemischten Modell plus alle möglichen Wechselwirkungen gerechnet (vgl. Erläuterung in 2.9.5.1).

Als Zusatz wurde der Einfluss der Totallänge der Hechte auf die MDPH (m) nicht nur absolut betrachtet, sondern auch für individuell zurückgelegte Totallängen gerechnet. Hierzu wurden die MDPH-Werte (m) jedes Individuums durch die eigene Totallänge (m) geteilt. Eine Rechtfertigung für diese zusätzliche Rechnung ist in dem längenabhängig

unterschiedlichen Energieaufwand für die Schwimmstrecke begründet. Anhaltende Schwimmbewegung von Fischen ist durch den vergleichsweise hohen Widerstandskoeffizienten für kleinere Individuen energetisch kostenintensiver (Wootton, 1994). Der Einfluss der Totallänge (fester Effekt) auf die abhängige Variable MDPH (individuelle Totallänge) $[\ln(x + 1)]$ wurde einzeln in einem linearen gemischten Modell für $N = 17$ Individuen betrachtet.

2.9.7.4 Determinanten der Aktivität (MDPH) im Jahresverlauf

Zur Analyse der Determinanten der Aktivität im Jahresverlauf (Mai 2005 bis Februar 2006) wurden die zuvor identifizierten erklärenden Variablen in allen möglichen Kombinationen auf ihren Einfluss auf $\ln(\text{MDPH} + 1)$ (m) für $N = 13$ Hechte getestet. Verwendung fanden die Variablen Totallänge (cm), Cluster, Tageszeit und Luftdruck (hPa). Zusätzlich wurde noch der Einfluss der Jahreszeit, der Wassertemperatur ($^{\circ}\text{C}$) und des Mondstandes auf die MDPH (m) untersucht. Die unabhängigen Variablen wurden auf Tageszeit-Basis gemittelt (vgl. 2.9.7.3) und als feste Effekte im Modell gerechnet. Die Subjekte (Fisch, $N = 13$) wurden als zufällige Subjekte behandelt. Die Kombination der sieben unabhängigen Variablen resultierte in insgesamt 93 verschiedenen linearen gemischten Modellen. Die Einteilung verschiedener Jahreszeiten basierte auf der Wassertemperatur; Modelle mit beiden Variablen wurden somit ausgeschlossen. Modelle, in denen jede unabhängige Variable signifikanten Einfluss auf die MDPH (m) zeigte, wurden über das Akaike's Informations Kriterium (AIC) verglichen (Burnham & Anderson, 2001) (vgl. 2.9.7.2). Zusätzlich zu den AIC-Werten wurde auch die erklärte Varianz der MDPH (m) $[\ln(x + 1)]$ der verschiedenen Modelle verglichen, um abzuschätzen, welche Variablen die Schwimmaktivität von Hechten maßgeblich beeinflussten. Mögliche signifikante Wechselwirkungen der unabhängigen Variable Cluster mit einer der anderen unabhängigen kategorialen Variablen wurden nicht weiter differenziert (Methodik vgl. 2.9.7.3), da die Aussagekraft durch geringe Subjektzahl bei Cluster 3 ($N = 2$) hierfür als unzureichend angesehen wurde. Ausnahme bildeten Wechselwirkungen von Cluster und Tageszeit, da diese sich bei der Rechnung der Determinanten der Aktivität im Sommer (3.8.2) als signifikant erwiesen und für das theoretische Verständnis der Jagdstrategien der Cluster als wichtig empfunden wurden.

Wie zuvor bei der Betrachtung der Determinanten der Aktivität im Sommer wurde noch zusätzlich der Einfluss der Totallänge der Hechte auf die MDPH (individuelle Totallänge) in einem separaten linearen gemischten Modell gerechnet (siehe Methoden 2.9.7.3).

3 Ergebnisse

3.1 Limnologische Daten

Im Untersuchungsjahr schwankte die Wassertemperatur in 1,8 m Wassertiefe zwischen 2 und 22 °C und der Sauerstoffgehalt zwischen 9 und knapp 14 mg l⁻¹ (Abb. 2). Der Döllnsee war zwischen Ende Dezember und dem Ende der Untersuchung im Februar eisbedeckt.

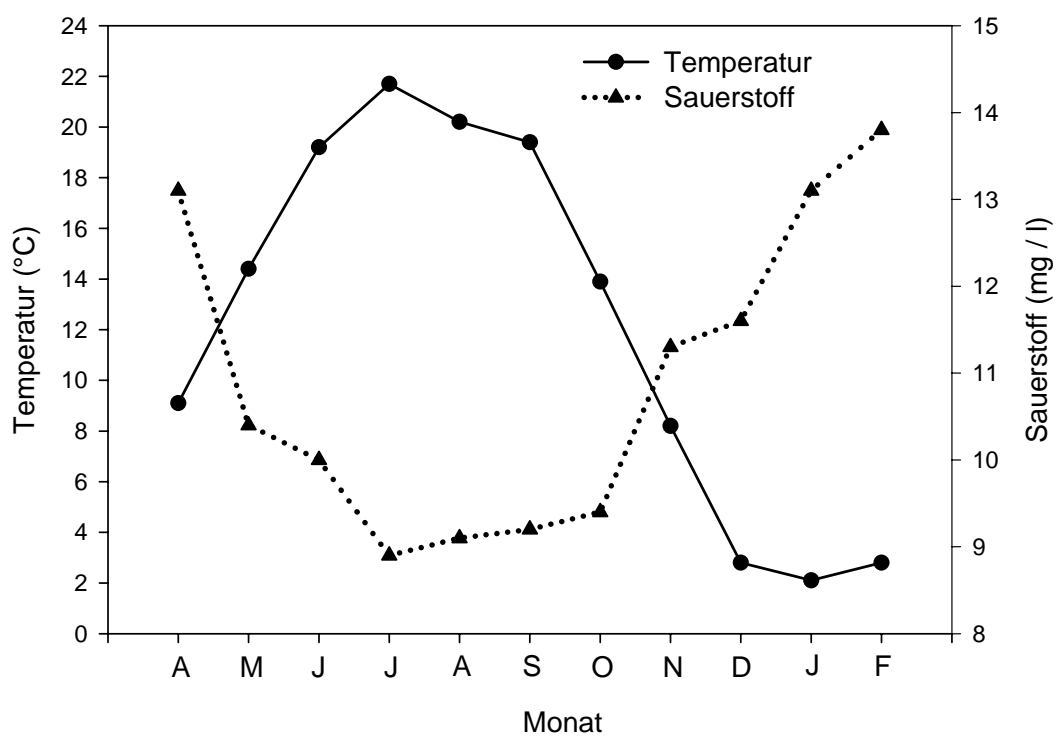


Abb. 2: Temperatur und Sauerstoffgehalt im Kleinen Döllnsee in 1,8 m Wassertiefe gemessen. Dargestellt sind monatsweise gemittelte Werte von April (A) 2005 bis Februar (F) 2006.

Während des Studienzeitraums zeigte der Kleine Döllnsee im Oktober, November und Dezember, abgeschwächt auch im April eine Vollzirkulation der Wassersäule. In den Sommermonaten bildete sich eine für einen dimiktischen See typische Temperaturschichtung aus, mit anoxischen Bedingungen im Hypolimnion (Abb. 3).

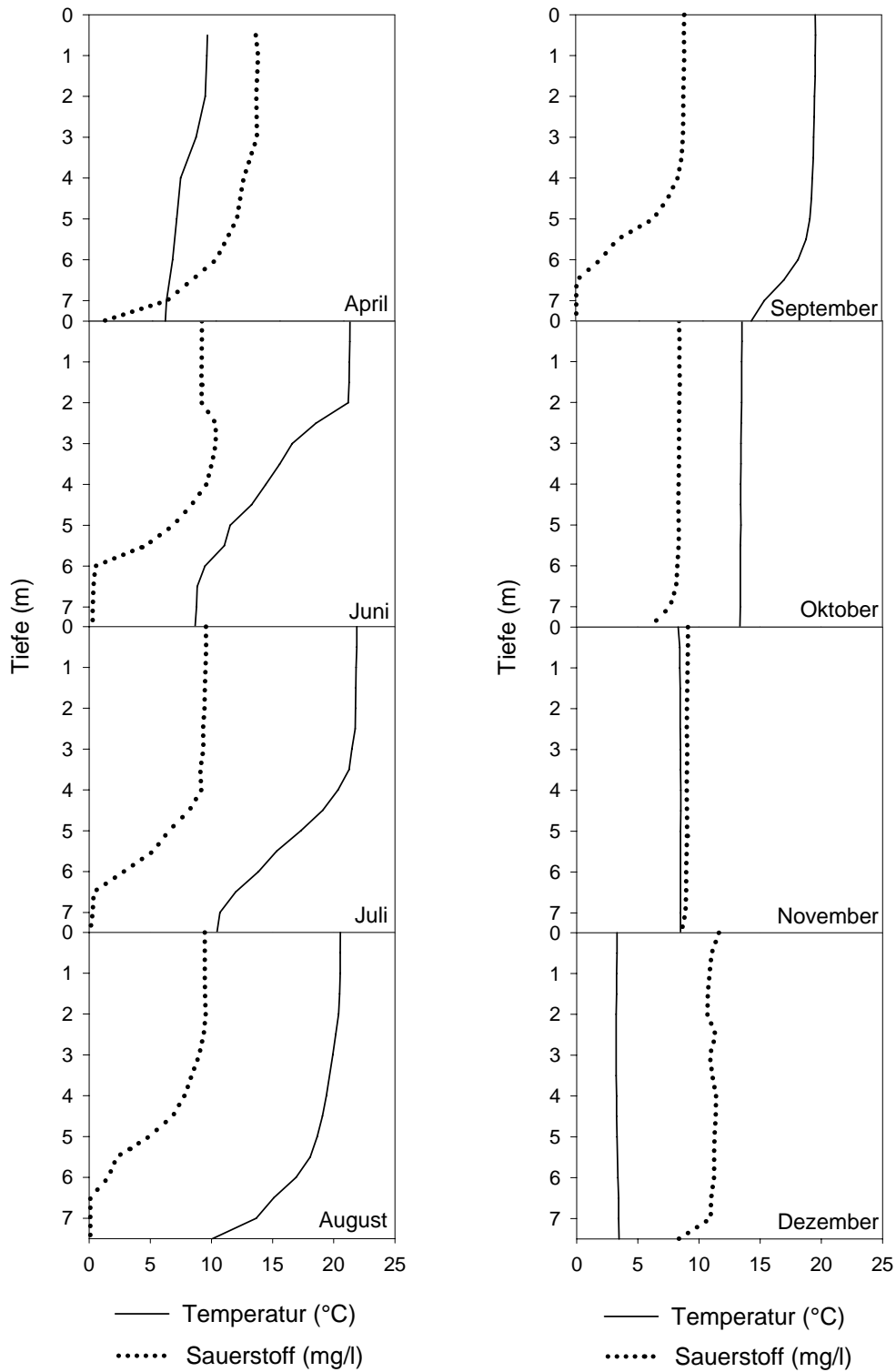


Abb. 3: Monatliche Schichtungsprofile der Temperatur und des Sauerstoffgehalts im Kleinen Döllnsee. Die dargestellten Werte entsprechen Mittelwerten aus wöchentlichen Profilen des Jahres 2005 (Ausnahme April und Juni: einzelne Messung).

Die Sichttiefe erreichte ihr Maximum kurz vor Vereisung des Sees Ende Dezember (4,95 m). Die durchschnittliche Sichttiefe (\pm SF) betrug $3,5 \pm 0,1$ m. Minima (2,3 und 2,45 m) traten im Sommer am 9.08.2005 und 16.08.2005 sowie im Herbst am 12.10.2005 (2,15 m) auf (Abb. 4).

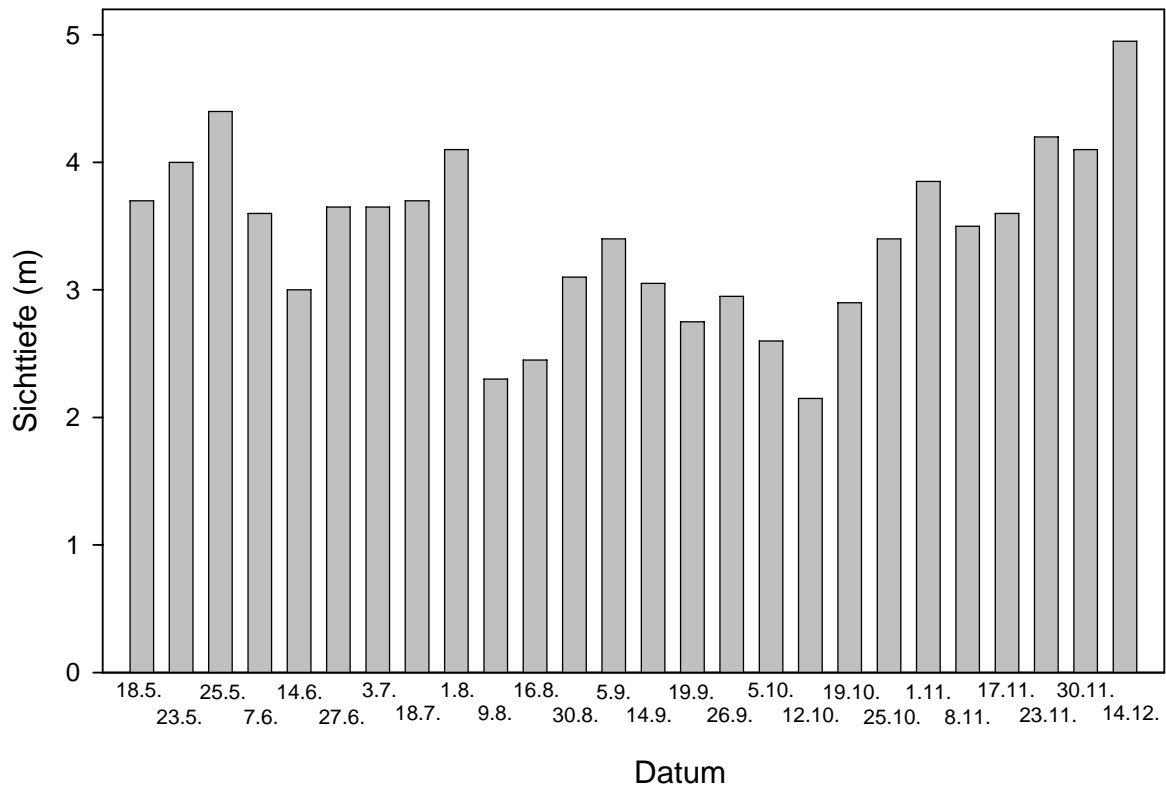


Abb. 4: Sichttiefen im Kleinen Döllnsee im Jahr 2005.

3.2 Beutefische

Die durchschnittlichen Totallängen der gefangenen potentiellen Beutefische im Kleinen Döllnsee von Mai bis November 2005 betragen zwischen 104,9 und 143,0 mm (Tab. 4). Die Plötze war der häufigst gefangene potentielle Beutefisch im Kleinen Döllnsee.

Tab. 4: Zusammenfassende Daten der gefangenen Beutefische aus allen verwendeten Maschenweiten der Kiemennetze. Rr = Plötze, Pf = Flussbarsch, Se = Rotfeder, andere Arten setzen sich aus Güster, Brassens, Schleie, Ukelei, Kaulbarsch und Karausche zusammen.

Art, Fangort	Anzahl	\bar{x} Länge (mm)	\pm SF Länge	\bar{x} Gewicht (g)	\pm SF Gewicht
Rr, Litoral	1291	135,7	0,8	29,3	0,5
Rr, Pelagial	558	143,0	0,9	30,1	0,6
Pf, Litoral	857	105,8	0,6	15,0	0,8
Pf, Pelagial	616	109,8	0,9	16,4	1,2
Se, Litoral	235	112,2	0,9	17,1	0,5
Se, Pelagial	301	110,3	1,0	15,4	0,5
Andere, Litoral	184	123,1	3,5	25,0	5,5
Andere, Pelagial	27	104,9	6,4	13,2	2,6

Die Tageszeit (Tag, Nacht) hatte signifikanten Einfluss auf den Einheitsfang (NPUE, Individuenanzahl pro m² pro 2 h) der potentiellen Beutefische (Tab. 5). Am Tag wurden mehr Beutefische gefangen als in der Nacht (Abb. 5).

Das Habitat (Litoral, Pelagial), die Tageszeit und deren Wechselwirkungen hatten keinen Einfluss auf den Einheitsfang der Plötzen (Tab. 5). Es existierten demnach keine Indizien für einen diurnalen, horizontalen Habitatwechsel (vgl. Abb. 5).

Die Tageszeit hatte signifikanten Einfluss auf den Einheitsfang der Flussbarsche (Tab. 5). Am Tag wurden signifikant mehr Flussbarsche gefangen als in der Nacht (Abb. 5).

Das Habitat, die Tageszeit und deren Wechselwirkungen hatten signifikanten Einfluss auf den Einheitsfang der Rotfedern (Tab. 5). Eine Differenzierung der Habitate, die in den signifikanten Wechselwirkungen begründet war, ergab keinen Einfluss der Tageszeit im Litoral (allgemeines lineares Modell, Quadratsumme = 0,006, FG = 1, Mittel der Quadrate = 0,006, F = 3,401, p = 0,069), doch wurden im Pelagial signifikant mehr Rotfedern in der Nacht gefangen als am Tag (allgemeines lineares Modell, Quadratsumme = 0,092, FG = 1, Mittel der Quadrate = 0,092, F = 8,582, p = 0,006) (Abb. 5).

Tab. 5: Tests der Zwischensubjekteffekte auf die abhängige Variable Einheitsfang (NPUE) aller Beutefische, der Plötzen, der Flussbarsche und der Rotfedern im Kleinen Döllnsee. ^a R-Quadrat = 0,046, ^b R-Quadrat = 0,103, ^c R-Quadrat = 0,140, ^d R-Quadrat = 0,188.

NPUE	Quelle	Quadratsumme vom Typ III	FG	Mittel der Quadrate	F-Wert	p
Beutefische insgesamt	Korrigiertes Modell	0,948 ^a	3	0,316	1,947	0,126
	Intercept	12,412	1	12,412	76,475	< 0,001
	Habitat	0,064	1	0,064	0,396	0,530
	Tageszeit	0,825	1	0,825	5,084	0,026
	Habitat × Tageszeit	0,006	1	0,006	0,035	0,853
	Plötze	Korrigiertes Modell	0,079 ^b	3	0,026	0,539
Intercept		0,103	1	0,103	2,094	0,170
Habitat		0,021	1	0,021	0,438	0,519
Tageszeit		0,010	1	0,010	0,212	0,652
Habitat × Tageszeit		0,029	1	0,029	0,597	0,453
Flussbarsch		Korrigiertes Modell	1,305 ^c	3	0,435	6,644
	Intercept	1,792	1	1,792	27,365	< 0,001
	Habitat	0,069	1	0,069	1,049	0,308
	Tageszeit	1,203	1	1,203	18,364	< 0,001
	Habitat × Tageszeit	0,037	1	0,037	0,561	0,455
	Rotfeder	Korrigiertes Modell	0,135 ^d	3	0,045	9,404
Intercept		0,251	1	0,251	52,312	< 0,001
Habitat		0,037	1	0,037	7,674	0,006
Tageszeit		0,086	1	0,086	18,042	< 0,001
Habitat × Tageszeit		0,040	1	0,040	8,443	0,004

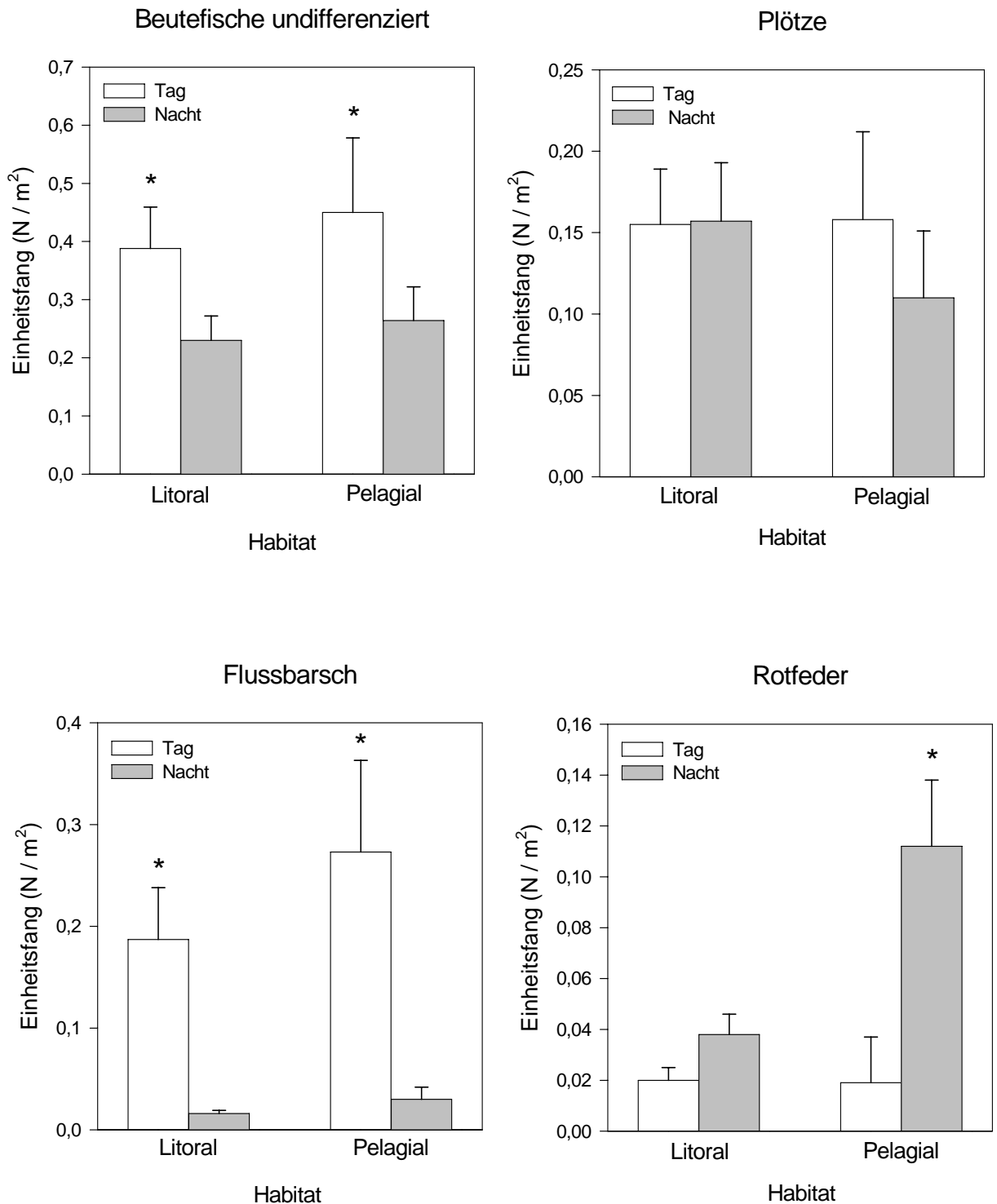


Abb. 5: Einheitsfänge (NPUE, Individuenanzahl pro m^2 pro 2 h) von allen potentiellen Beutefischen, und Einheitsfänge differenziert in Plötze, Flussbarsch und Rotfeder im Kleinen Döllnsee. Die dargestellten Werte entsprechen Mittelwerten der einzelnen Kiemennetz-Panel (Litoral, $N = 6$; Pelagial, $N = 3$) der monatlichen Befischungen (Monat, $N = 7$; Mai bis November 2005). * indiziert signifikanten Unterschied der habitatspezifischen Einheitsfänge zwischen den Tageszeiten.

3.3 Abundanz des Hechtes

Mittels Petersen-Abundanzschätzung wurde eine Frühjahrs-Abundanz von Hechten der Altersklassen 1+ von 544 Tieren (95%-iges Konfidenzintervall: WB, 194 - 1088) ermittelt. Das Schnabel Verfahren lieferte eine Populationsschätzung (Altersklassen 1+) von 589 Individuen (95%-iges Konfidenzintervall: WB, 498 - 706), das sich aufgrund des kleineren Konfidenzintervalls als präziser erwies.

Die Zahl der Hechte über 45 cm zu Beginn der Studie im Frühjahr wurde durch das Schnabel Verfahren auf 91 geschätzt (95%-iges Konfidenzintervall: WB, 73 - 116). Somit konnte der Anteil der besenderten Hechte, die über den gesamten Studienzeitraum geortet wurden ($N = 13$), am Frühjahrsbestand der Hechte über 45 cm auf ~14 % festgelegt werden. Der Anteil der Hechte, die nur für die Sommeranalyse benutzt wurden ($N = 17$) entsprach ~19 % des Bestandes der Hechte über 45 cm.

Im gesamten Fangzeitraum der Hechte (April bis November 2005) konnten mit Elektrofischerei, Reusen und Angelfischerei 117 Hechte ≥ 45 cm gefangen werden (Abb. 6). Die größten Exemplare waren 80, 85, 94,5 und 102 cm lang.

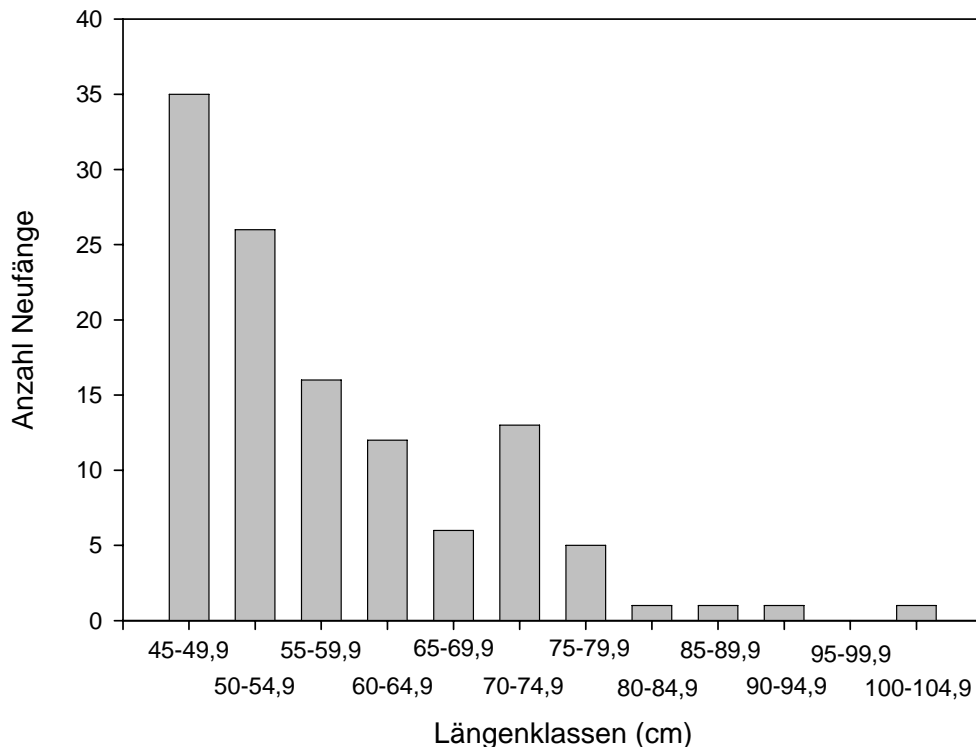


Abb. 6: Anzahl Neufänge (Wiederfänge ausgeschlossen) pro Längenklasse von Hechten ≥ 45 cm im Kleinen Döllnsee von April bis November 2005.

3.4 Aufenthalt des Hechtes

Die Anzahl der Beobachtungen der Individuen ($N = 17$), welche relevant für die statistischen Analysen waren, schwankte zwischen 120 und 311 Ortungspunkten (Tab. 6).

Tab. 6: Gesamtzahl und Verteilung auf die Jahreszeiten von Ortungspunkten der Hechte (Tranmitter-Frequenz) ($N = 17$), die in der statistischen Datenanalyse verwendet wurden. Hechte, die während einer Jahreszeit nicht geortet wurden, wurden ausschließlich für die Sommer-Analyse verwendet.

Transmitter - Frequenz	Ortungspunkte gesamt	Frühjahr	Sommer	Herbst	Winter
150.023	295	40	114	80	61
150.052	265	30	94	78	63
150.073	288	48	96	80	64
150.092	246	48	112	71	15
150.110	263	34	110	70	49
150.130	263	48	120	79	16
150.181	301	48	120	71	62
150.199	148	48	100	—	—
150.238	296	47	110	79	60
150.300	148	37	95	16	—
150.322	120	48	72	—	—
150.341	294	48	112	72	62
150.372	287	48	96	80	63
150.391	311	48	120	80	63
150.412	275	36	109	74	56
150.431	285	43	110	71	61
150.219 / 2	215	—	80	80	55

Die Verteilung aller Ortungspunkte der saisonal durchgängig georteten Hechte ($N = 13$) wick signifikant ($p < 0,001$) von einer Zufallsverteilung ab (Fishtel 1.4, Modul 2 - Distribution Random), wodurch die Selektion der Hechte für bestimmte Habitate zum Ausdruck kommt (Abb. 7).

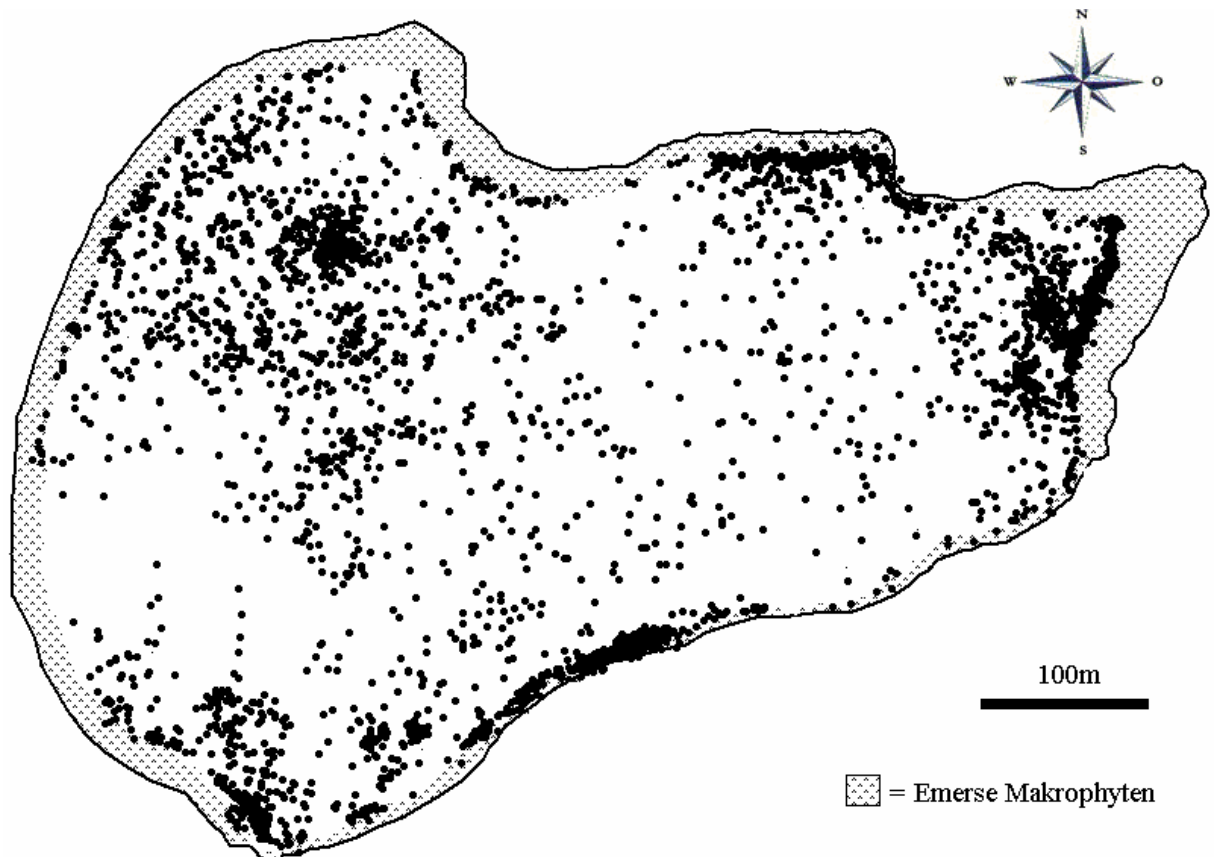


Abb. 7: Darstellung aller Ortungspunkte der Hechte ($N = 13$) im Kleinen Döllnsee, die über den gesamten Untersuchungszeitraum geortet wurden (19. Mai 2005 bis 3. Februar 2006).

Die Hechte hielten sich im Kleinen Döllnsee überwiegend innerhalb der emersen Makrophyten oder an der Grenze des emersen Makrophytengürtels zum offenen Wasser auf. Dies zeigt sich in dem hohen Prozentsatz (43%) an Ortungspunkten mit einer Distanz zu emersen Makrophyten von 0 (Abb. 8). Die relative Häufigkeitsverteilung für DTE-Werte über 0 war relativ homogen.

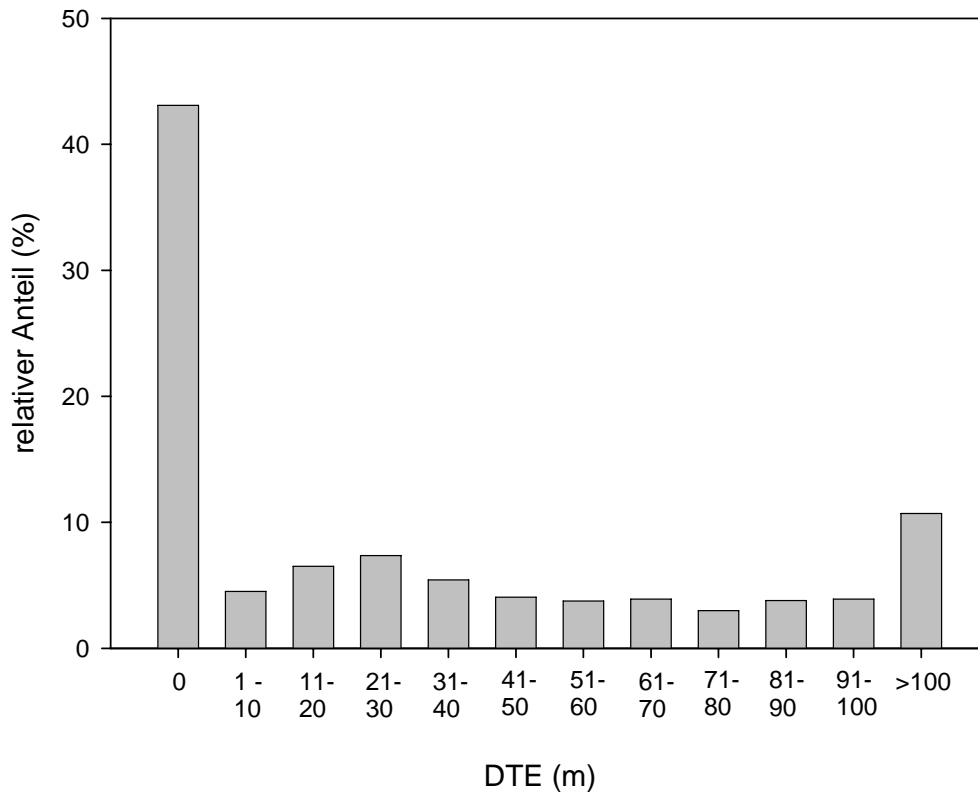


Abb. 8: Relative Häufigkeitsverteilung (%) der Distanz zu emerseren Makrophyten [DTE (m)] (Ortungspunkte, N = 3668) der ganzperiodisch georteten Hechte (N = 13) im Kleinen Döllnsee. Der Wert DTE = 0 m entspricht den Aufenthalten in den emerseren Makrophyten.

3.5 Ausprägung der Home Range

Die Größe der Home Range (Revier) der Hechte des Kleinen Döllnsees variierte zwischen 0,196 und 8,174 ha bei 95% KUDP (Kernel Verteilungs-Wahrscheinlichkeit des Aufenthaltes) und zwischen 0,033 und 1,882 ha bei 50% KUDP (Tab. 7). Es bestand kein Zusammenhang zwischen Totallänge des Hechtes und Home Range Fläche (95% KUDP und 50% KUDP) sowie zwischen Totallänge und Umfang der Home Range (95% KUDP und 50% KUDP) (Spearman's-Rho, $p > 0,05$).

Das Umsetzen (Translokation) der besenderten Hechte nach dessen Fang zeigte, dass alle Individuen (N = 9) in ihre vorher etablierte Home Range (Revier) zurück schwammen (siehe Anhang 9.2). Die durchschnittliche Dauer (\pm SF) bis zur Rückkehr betrug $84 \pm 16,2$ h (WB, 5 – 173 h). Es existierten keine signifikanten Korrelationen zwischen der Dauer der Rückkehr und der Distanz des Umsetzens oder der Totallänge des Hechtes (Spearman's-Rho, $p > 0,05$ in allen Fällen).

Tab. 7: Größe der Home Range (Revier) der ganzperiodisch georteten Hechte (N = 13) des Kleinen Döllnsees berechnet aus allen Ortungspunkten im Zeitraum vom 19. Mai 2005 bis 3. Februar 2006 (Ortungspunkte, N = 3668). KUDP = Kernel Verteilungs-Wahrscheinlichkeit des Aufenthaltes und HR = Home Range.

Hecht-Frequenz	Totallänge (cm)	KUDP	Home Range (ha)	Umfang HR (m)
150.023	56,0	95%	0,954	478
		50%	0,125	126
150.052	52,2	95%	3,599	1326
		50%	0,627	283
150.073	51,1	95%	0,534	487
		50%	0,116	178
150.092	52,3	95%	4,498	1923
		50%	0,316	203
150.110	49,3	95%	6,978	2042
		50%	0,536	283
150.130	73,8	95%	1,100	414
		50%	0,289	197
150.181	63,0	95%	4,754	1259
		50%	0,887	395
150.238	73,3	95%	0,772	367
		50%	0,261	188
150.341	54,3	95%	1,887	858
		50%	0,229	170
150.372	51,5	95%	0,196	266
		50%	0,033	74
150.391	48,8	95%	0,218	267
		50%	0,062	106
150.412	46,2	95%	5,919	1553
		50%	0,915	599
150.431	45,0	95%	8,174	1807
		50%	1,882	682

3.6 Saisonale und diurnale Unterschiede im Aufenthalt des Hechtes

3.6.1 Distanz zu emersen Makrophyten

Die Hechte zeigten jahreszeitlich signifikante Unterschiede in der Distanz zu emersen Makrophyten [DTE (m)] (Tab. 8).

Tab. 8: Effekte auf die Distanz zu emersen Makrophyten [DTE (m)] [$\ln(x + 1)$] der Hechte (N = 13) im Kleinen Döllnsee. Schätzungen der Parameter und deren Standardfehler (SF) sind nur bei signifikantem Ergebnis ($p < 0,05$) angezeigt. Morgen = Morgendämmerung, Abend = Abenddämmerung und a = dieser redundante Parameter wurde auf null gesetzt.

Quelle	Zähler - FG	Nenner - FG	F – Wert	Parameter -schätzung	SF	p
Jahreszeit	3	1236	19,34	Frühjahr= -0,268	0,270	< 0,001
				Sommer= 0,424	0,242	
				Herbst= 0,298	0,247	
				Winter= 0 (a)	0	
Tageszeit	3	1236	4,9	Morgen= -0,210	0,295	0,002
				Tag= -0,509	0,279	
				Abend= -0,251	0,291	
				Nacht= 0 (a)	0	
Jahreszeit × Tageszeit	9	1236	0,62			0,780

Im Frühjahr hielten sich die Hechte signifikant ufernäher auf als in allen anderen Jahreszeiten ($p < 0,001$ bei Vergleich mit Sommer und Herbst, $p < 0,05$ bei Vergleich mit Winter) (Abb. 15). Die signifikant größte Entfernung zu den emersen Makrophyten zeigte sich im Sommer. Dieser Wert war signifikant ($p < 0,001$ in beiden Fällen) höher als die Werte im Herbst und Winter.

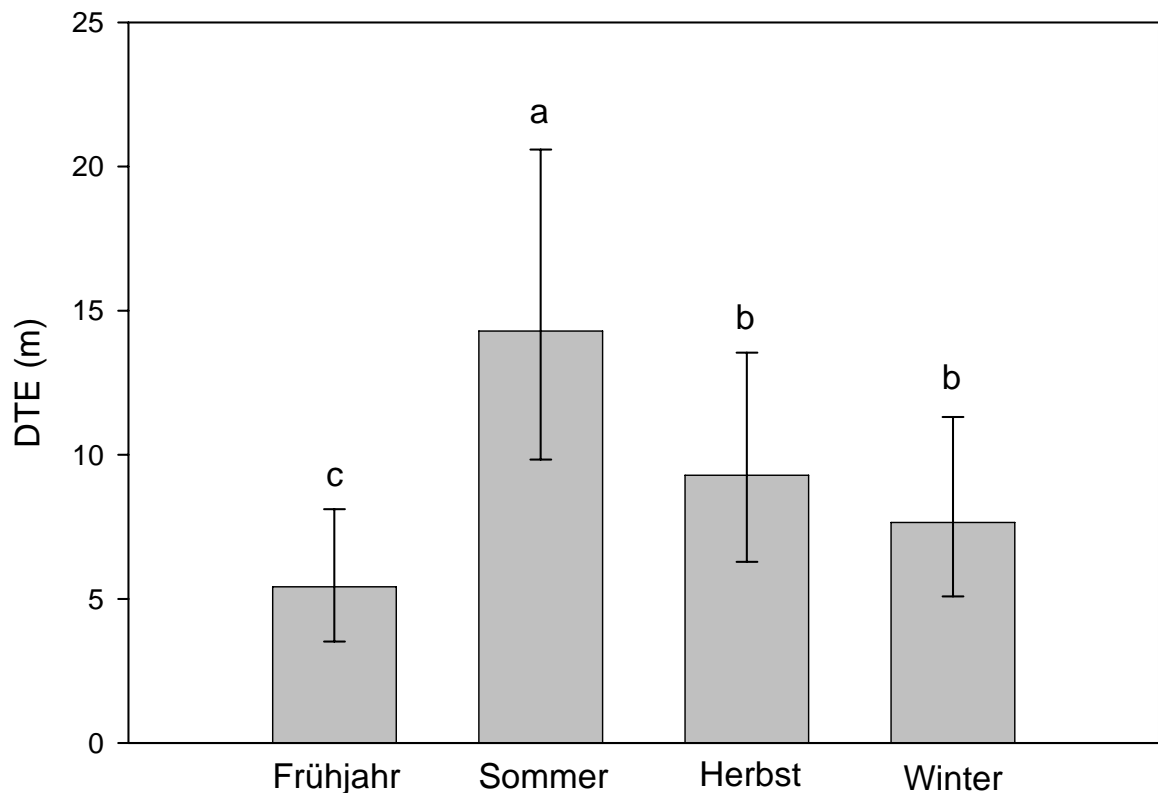


Abb. 9: Saisonale Unterschiede in der Distanz zu emersen Makrophyten [DTE (m)] der Hechte ($N = 13$) im Kleinen Döllnsee. Die dargestellten DTE-Werte (m) und deren Standardfehler sind Retransformationen aus den Schätzungen des linearen gemischten Modells (Anzahl unabhängiger Variablen: Frühjahr, $N = 264$; Sommer, $N = 646$; Herbst, $N = 449$; Winter, $N = 324$). Verschiedene Buchstaben über den Balken zeigen signifikante Unterschiede an.

Die Hechte zeigten diurnale Unterschiede in der Distanz zu emersen Makrophyten (Tab. 8). Die Hechte waren in der Nacht signifikant weiter von den emersen Makrophyten entfernt als in der Morgendämmerung und am Tag ($p < 0,01$ in beiden Fällen) (Abb. 10). Ansteigende DTE-Werte (m) der Hechte vom Tag zur Abenddämmerung erreichten in der Nacht den Höchstwert und zeigten in der Morgendämmerung bereits vergleichbare Werte wie am Tag. Die Mittelwertunterschiede waren jedoch gering (Unterschied in den Mittelwerten zwischen Nacht und Tag ~ 4 m). Die Tages- und Jahreszeit zeigten keine signifikanten Wechselwirkungen (Tab. 8). Dieses Ergebnis deutet darauf hin, dass diurnale Veränderungen der Distanz zu emersen Makrophyten der Hechte sich jahreszeitlich ähnlich manifestierten.

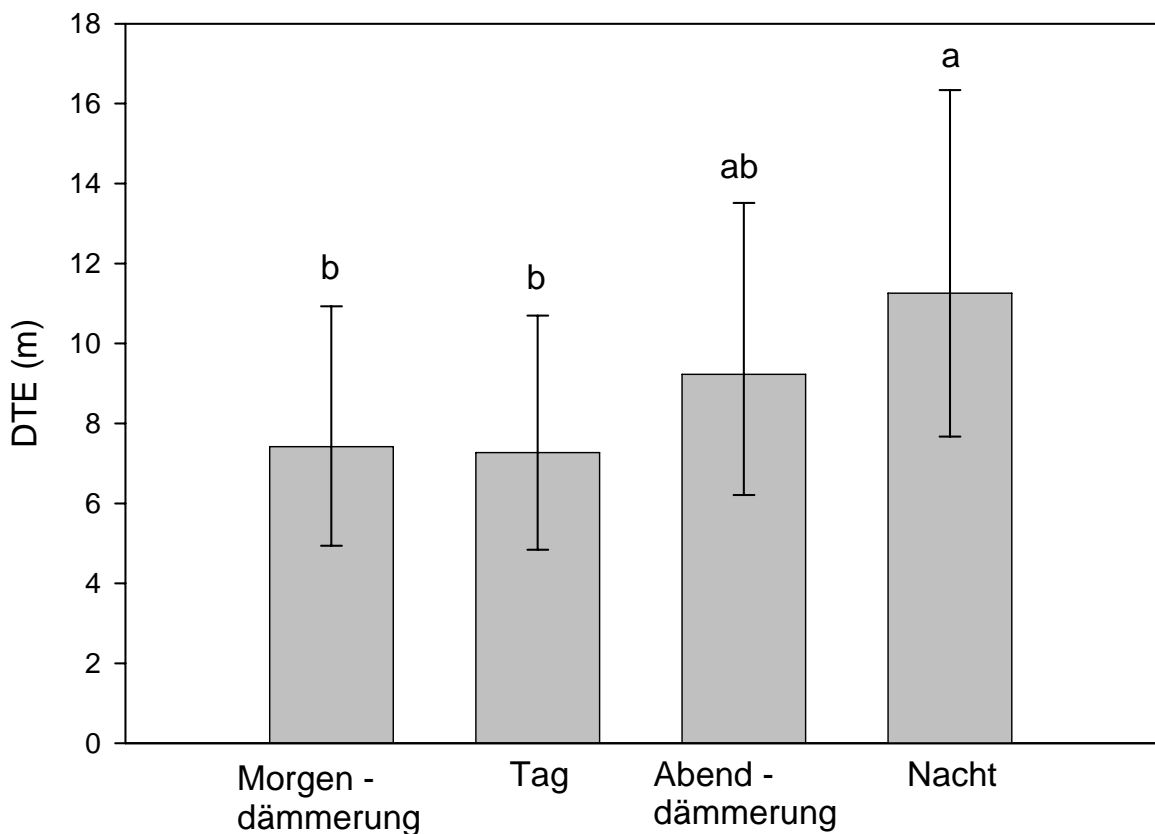


Abb. 10: Diurnale Unterschiede in der Distanz zu emersen Makrophyten [DTE (m)] der Hechte ($N = 13$) im Kleinen Döllnsee. Die dargestellten DTE-Werte und deren Standardfehler sind Retransformationen aus den Schätzungen des linearen gemischten Modells (unabhängige Variablen: Morgendämmerung, $N = 411$; Tag, $N = 471$; Abenddämmerung, $N = 347$; Nacht, $N = 454$). Verschiedene Buchstaben über den Balken zeigen signifikante Unterschiede an.

3.6.2 Habitatwahl

Die individuelle Betrachtung der Habitatwahl zeigte, dass sich im Kleinen Döllnsee die besenderten Hechte signifikant in ihrer Habitatnutzung unterschieden (Likelihood $\chi^2_1 = 2877,65$, FG = 70, $p < 0,001$).

Manche Habitate wurden von einigen besenderten Hechten positiv oder negativ selektiert, sprich präferiert oder gemieden (Likelihood $\chi^2_2 = 5722,06$, FG = 75, $p < 0,001$). Dieses Ergebnis rechtfertigt eine habitatspezifische Differenzierung der Selektion, und in folgenden Ergebnissen soll dargestellt werden welche Habitate von den besenderten Hechten bevorzugt oder gemieden wurden. Die Selektionsquotienten der besenderten Hechte (N = 13) und die dazugehörigen Konfidenzintervalle wurden sowohl saisonal als auch differenziert auf die Jahreszeiten diurnal dargestellt. Wenn von Selektion (positiv wie negativ), Präferenz oder Meiden gesprochen wird, deutet dies auf einen signifikanten Selektionsquotienten hin.

Die saisonale Betrachtung der Habitatwahl im Kleinen Döllnsee zeigte, dass die Hechte im Frühjahr das Pelagial negativ selektierten (Abb. 11). Es zeigte sich eine Präferenz zu den emersen Makrophyten. Die submersen Makrophyten, die im Frühjahr noch nicht ihre volle Ausprägung erfuhren, wurden weder negativ noch positiv selektiert.

Im Sommer wurde erneut das Pelagial gemieden (Abb. 11). Es zeigte sich jedoch im Vergleich zum Frühjahr eine Änderung in der Nutzung der Makrophyten. Submerse Makrophytenfelder wurden positiv selektiert wobei die Selektion der emersen Makrophyten abnahm und weder zu einer positiven noch negativen Selektion führte.

Im Herbst und Winter zeigten sich vergleichbare Selektionsquotienten wie im Frühjahr (Abb. 11). Im Herbst existierte eine Tendenz zur positiven Selektion der Felder der submersen Makrophyten. Im Winter war die negative Selektion des Pelagials geringer ausgeprägt als in den anderen Jahreszeiten.

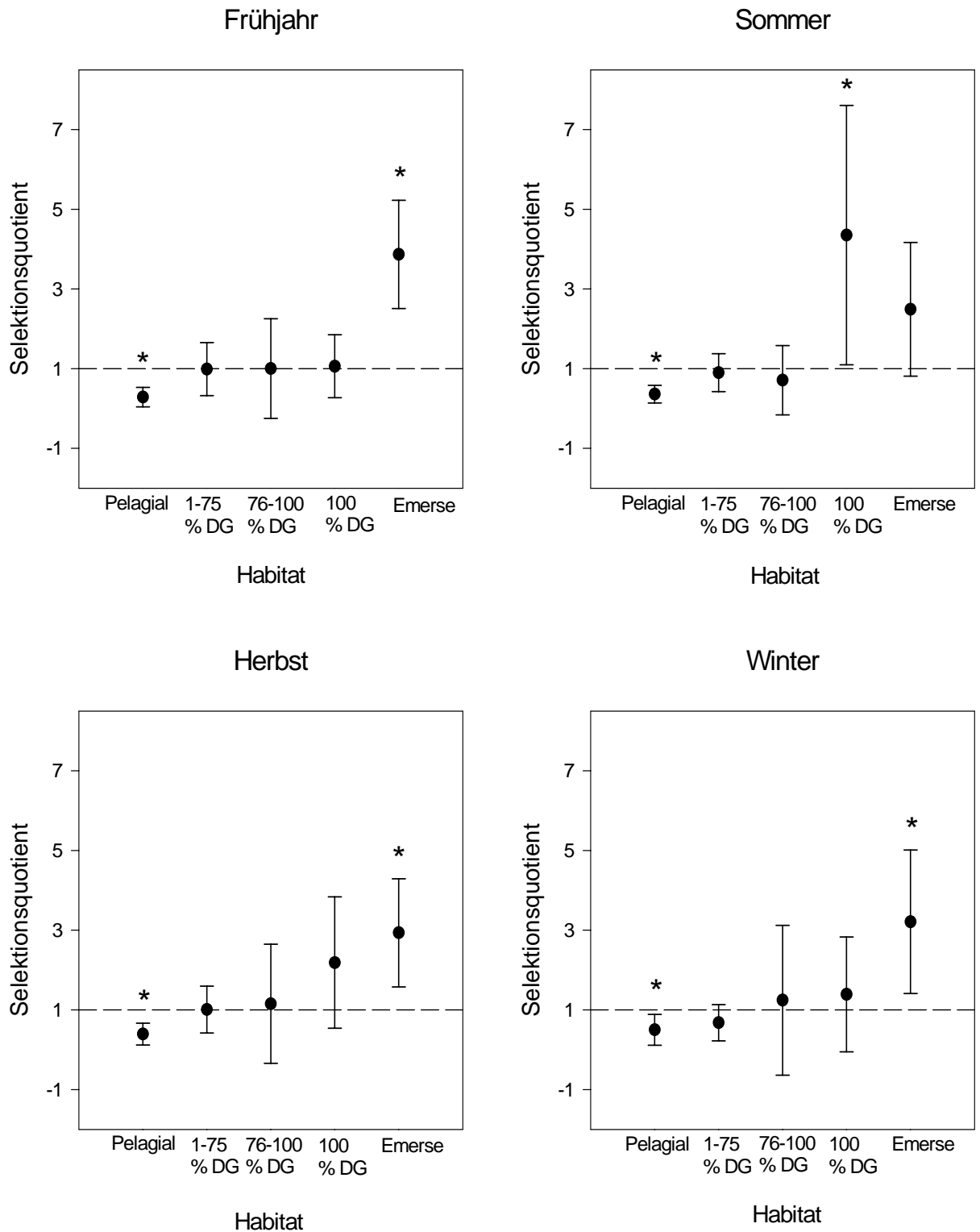


Abb. 11: Saisonale Habitatwahl der Hechte (N = 13) im Kleinen Döllnsee. * indiziert signifikant positive oder negative Selektion; DG = Deckungsgrad submerser Makrophyten, Emerse = emerse Makrophyten, 100% DG meint Felder aus besonders dicht und hoch gewachsenen submersen Makrophyten.

Die diurnale Habitatwahl der Hechte (N = 13) wurde differenziert in den einzelnen Jahreszeiten betrachtet. Wenn von Selektion (positiv wie negativ), Präferenz oder Meiden gesprochen wird, deutet dies auf einen signifikanten Selektionsfaktor hin.

Die Hechte hielten sich im Frühjahr zum Großteil im Schilf auf und selektierten es außer in der Nacht in jeder Tageszeit positiv (Abb. 12). Das Pelagial wurde im Frühjahr gemieden; es zeigte sich negative Selektion in allen Tageszeiten. In jeder Tageszeit wurden Habitats, in denen sich im Sommer zum Teil dichte Bestände submerser Makrophyten ausprägten, nicht selektiert.

Im Sommer verlor das Schilf seine Attraktivität und es zeigt sich in keiner Tageszeit eine positive Selektion für dieses Habitat (Abb. 13). Submerse Makrophyten mit geringerem Deckungsgrad (1-75 % und 76-100 %) wurden in einigen Tageszeiten gemieden. 1-75 % DG wurde in der Morgendämmerung und 76-100 % DG in der Abenddämmerung und in der Nacht gemieden. Hingegen zeigten die submersen Makrophytenfelder (100 % Deckungsgrad), die im Sommer ihre volle Ausprägung erfuhren, am Tag eine positive Selektion. Das Pelagial wurde in der Morgendämmerung, am Tag und in der Abenddämmerung gemieden. In der Nacht wurde weder eine positive noch eine negative Selektion für bestimmte Habitattypen gefunden.

Im Herbst zeigte sich ein vergleichbares Bild wie im Frühjahr (Abb. 14). Das Pelagial wurde in allen Tageszeiten negativ selektiert, das Schilf in allen Tageszeiten positiv und die submersen Makrophyten weder positiv noch negativ. Jedoch zeigte sich eine Tendenz zur positiven Selektion der submersen Makrophyten Felder am Tag.

Zu allen Tageszeiten wurden im Winter „submerse Makrophyten“, d.h. die Mikro- und Makrohabitate, an denen abgestorbenes oder niederliegendes Kraut vorzufinden war, weder signifikant gemieden noch aufgesucht (Abb. 15). Die emersen Makrophyten wurden außer in der Nacht positiv selektiert. Das Pelagial wurde am Tag und in der Abenddämmerung negativ selektiert. In der Morgendämmerung und in der Nacht wurde keine Selektion (negativ oder positiv) nachgewiesen.

Über alle Jahreszeiten hinweg waren Tendenzen in den diurnalen Veränderungen der Habitatselektionen zu erkennen. Die diurnale Schilfselektion zeigte grundsätzlich die niedrigsten Selektionsquotienten und Konfidenzintervalle in der Nacht (Abb. 12, Abb. 13, Abb. 14 und Abb. 15). Die diurnale Pelagialselektion war in der Nacht immer am höchsten.

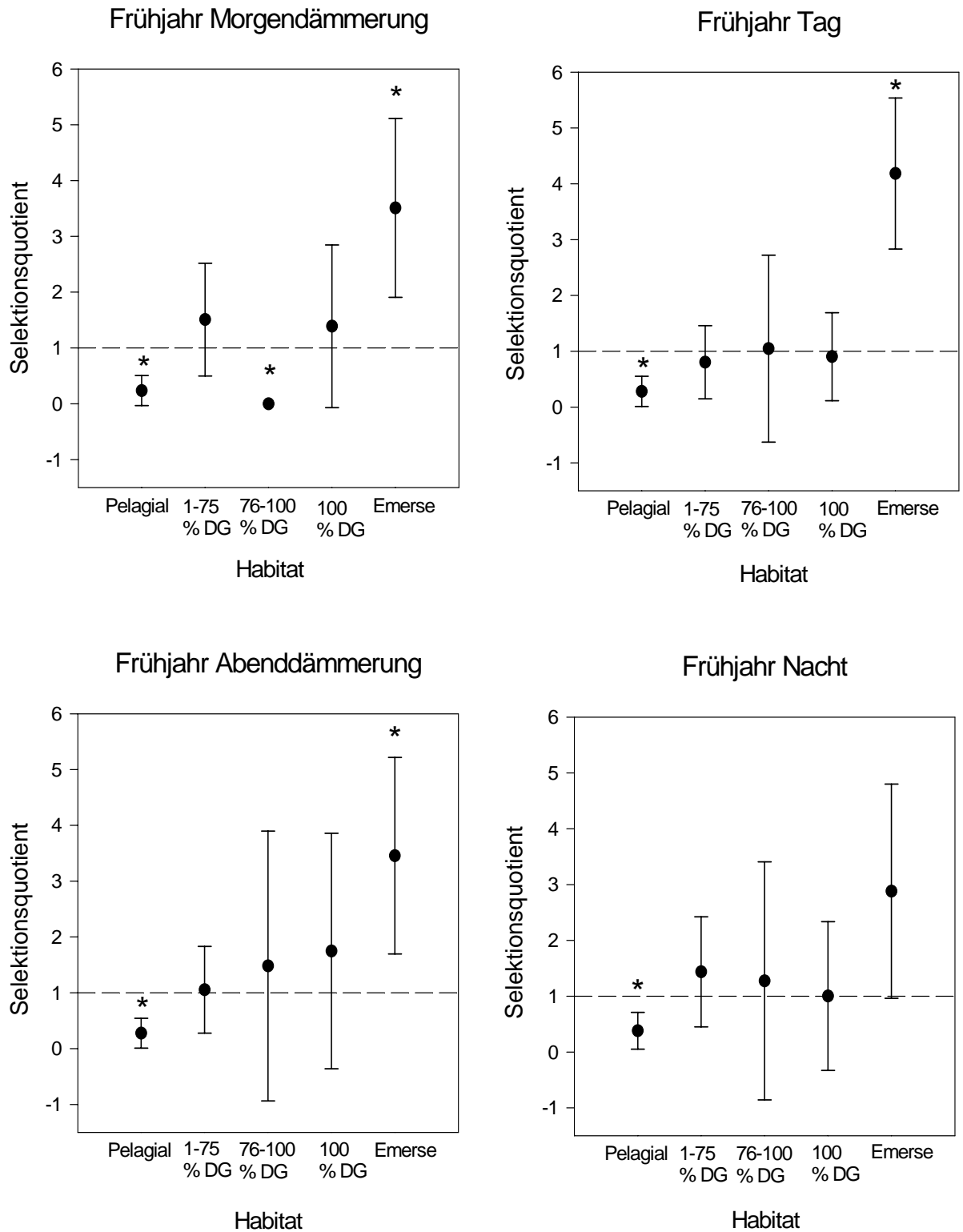


Abb. 12: Diurnale Habitatwahl der Hechte (N = 13) im Kleinen Döllnsee im Frühjahr. * indiziert signifikant positive oder negative Selektion; DG = Sommer-Deckungsgrad submerser Makrophyten, Emerse = emerse Makrophyten, 100% DG meint Felder, die im Sommer aus besonders dicht und hoch gewachsenen submersen Makrophyten bestehen.

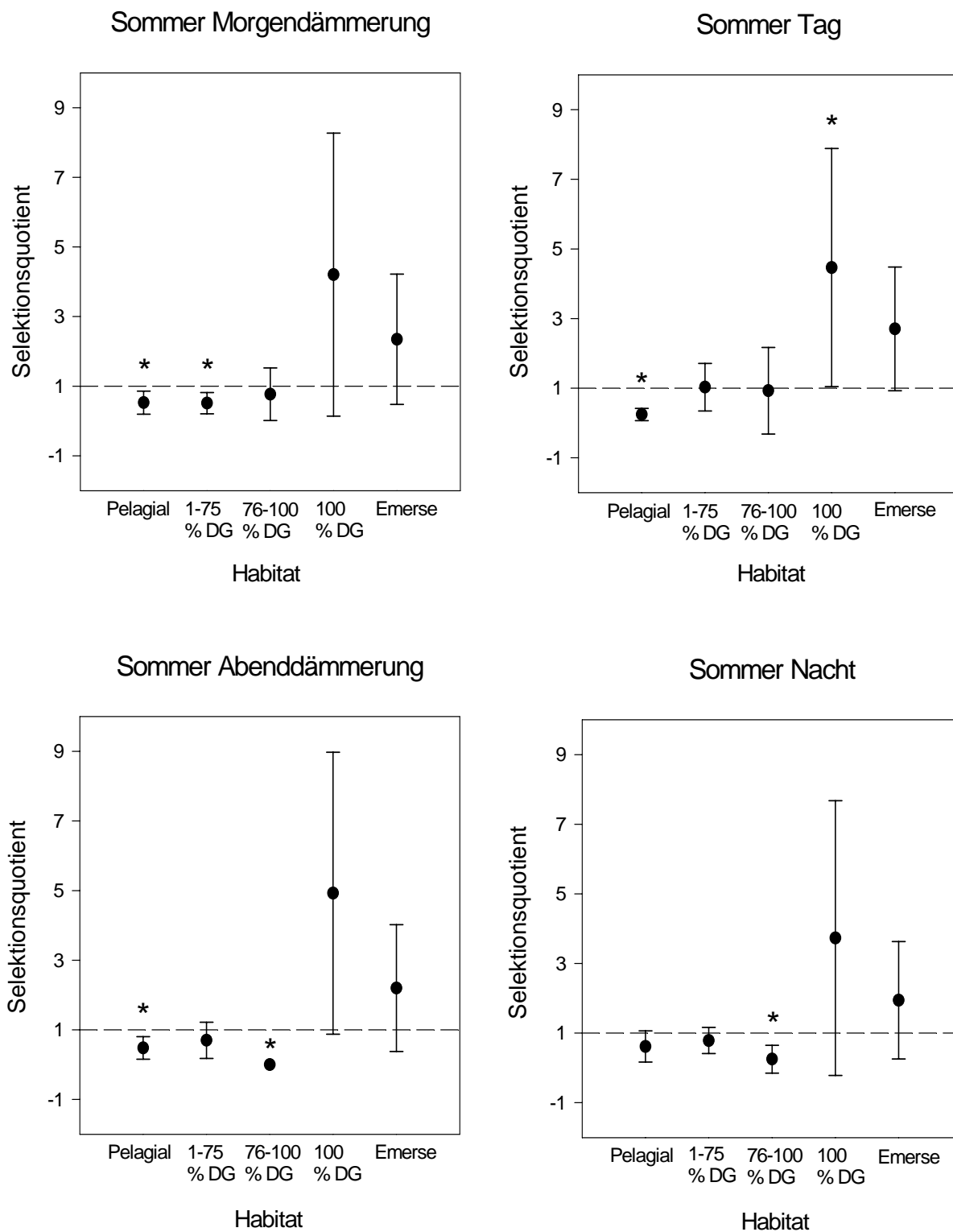


Abb. 13: Diurnale Habitatwahl der Hechte (N = 13) im Kleinen Döllnsee im Sommer. * indiziert signifikant positive oder negative Selektion; DG = Deckungsgrad submerser Makrophyten, Emerse = emerse Makrophyten, 100% DG meint Felder aus besonders dicht und hoch gewachsenen submersen Makrophyten.

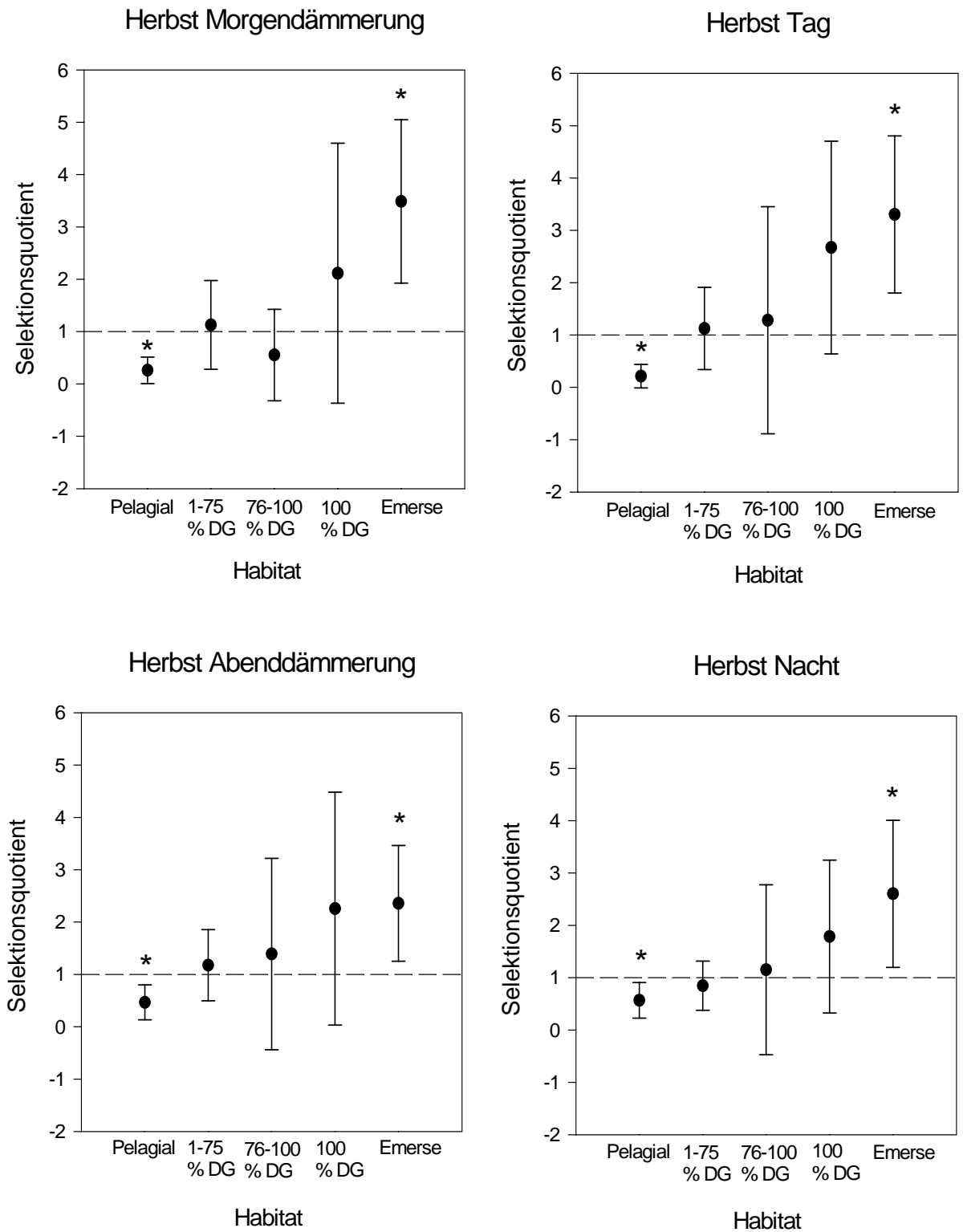


Abb. 14: Diurnale Habitatwahl der Hechte (N = 13) im Kleinen Döllnsee im Herbst. * indiziert signifikant positive oder negative Selektion; DG = Sommer-Deckungsgrad submerser Makrophyten, Emerse = emerse Makrophyten, 100% DG meint Felder, die im Sommer aus besonders dicht und hoch gewachsenen submersen Makrophyten bestanden.

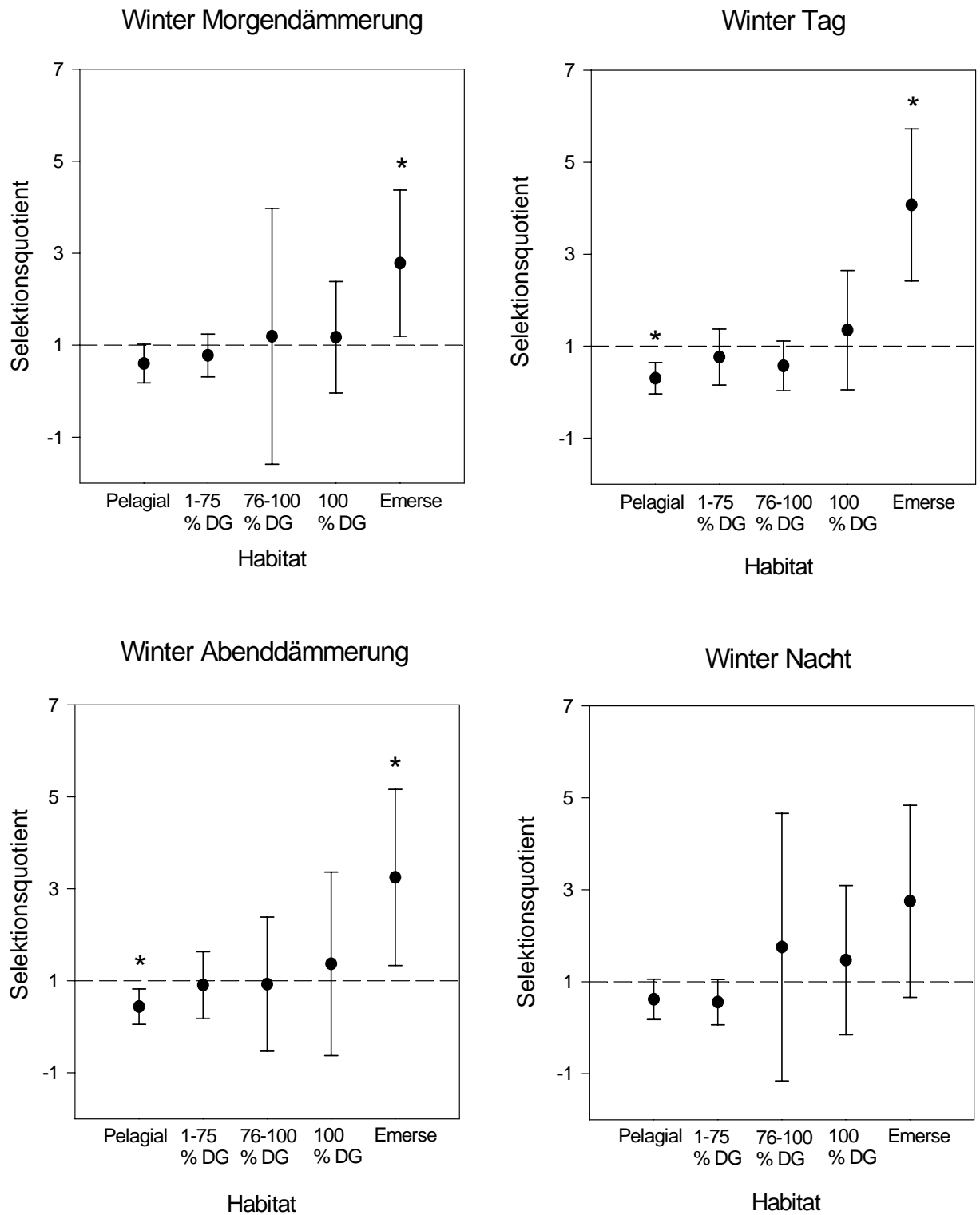


Abb. 15: Diurnale Habitatwahl der Hechte (N = 13) im Kleinen Döllnsee im Winter. * indiziert signifikant positive oder negative Selektion; DG = Sommer-Deckungsgrad submerser Makrophyten, Emerse = emerse Makrophyten, 100% DG meint Felder, die im Sommer aus besonders dicht und hoch gewachsenen submersen Makrophyten bestanden.

3.7 Identifikation von distinkten Habitatwahltypen

Wie bereits durch die Rechnung der individuellen Unterschiede in der Habitatwahl mit dem Likelihood Chi-Square 1 Test zu sehen war (3.6.2), zeigten die besenderten Hechte signifikante Unterschiede in ihrer Habitatwahl. Aus dem Pool der sich unterscheidenden Individuen wurde mittels Clusteranalyse und der individuell im Sommer aufgesuchten Habitate für N = 17 Hechte drei distinkte Habitatwahltypen unterschieden: 1.) Cluster (Typ) 1 beinhaltete acht Individuen (47% der besenderten Hechte), 2.) Cluster (Typ) 2 fünf Individuen (29%) und 3.) Cluster (Typ) 3 vier Individuen (24%) (Zusammenführung der Cluster und individuelle Differenzierung: Anhang 9.3). Die Hechte des Typ 1 wurden als Habitatgeneralisten bezeichnet, des Typ 2 als Schilfspezialisten und des Typ 3 als Krautspezialisten (Erklärung nachfolgend).

Die drei Habitatwahltypen (Cluster) variierten substantiell in ihrer räumlichen Habitatnutzung. Um dies zu illustrieren, wurden sämtliche Ortungspunkte für die Habitatwahltypen am Tag und in der Nacht in den Abb. 16, Abb. 17 und Abb. 18 dargestellt. Aus der vergleichsweise kürzeren Dauer der Nacht [$\bar{x} \pm \text{SF (WB)}$, $314,1 \pm 39,6$ (141 - 521) min] im Vergleich zum Tag [$\bar{x} \pm \text{SF (WB)}$, $915,4 \pm 25,8$ (767 - 1017) min] resultierten unterschiedliche Häufigkeiten der Ortungspunkte pro Tageszeit (siehe Legenden der Abbildungen Abb. 16, Abb. 17 und Abb. 18).

Wie aus Abb. 16 deskriptiv ersichtlich, befanden sich die Habitatgeneralisten (Typ 1) am Tag hauptsächlich in emersen Makrophyten und in oder auf submersen Makrophyten. Ein Teil der Ortungspunkte befand sich jedoch auch im Pelagial. In der Nacht wurden die Habitatgeneralisten zum Großteil im Pelagial geortet.

Die Schilfspezialisten hielten sich am Tag und in der Nacht hauptsächlich in den emersen Makrophyten auf (Abb. 17). Im flachen Teil des Sees (vgl. Abb. 1) wurden sie auch in oder auf den submersen Makrophyten angetroffen. Aufenthalte im Pelagial waren äußerst selten.

Die Krautspezialisten wurden in beiden Tageszeiten fast ausschließlich in oder auf submersen Makrophyten geortet (Abb. 18).

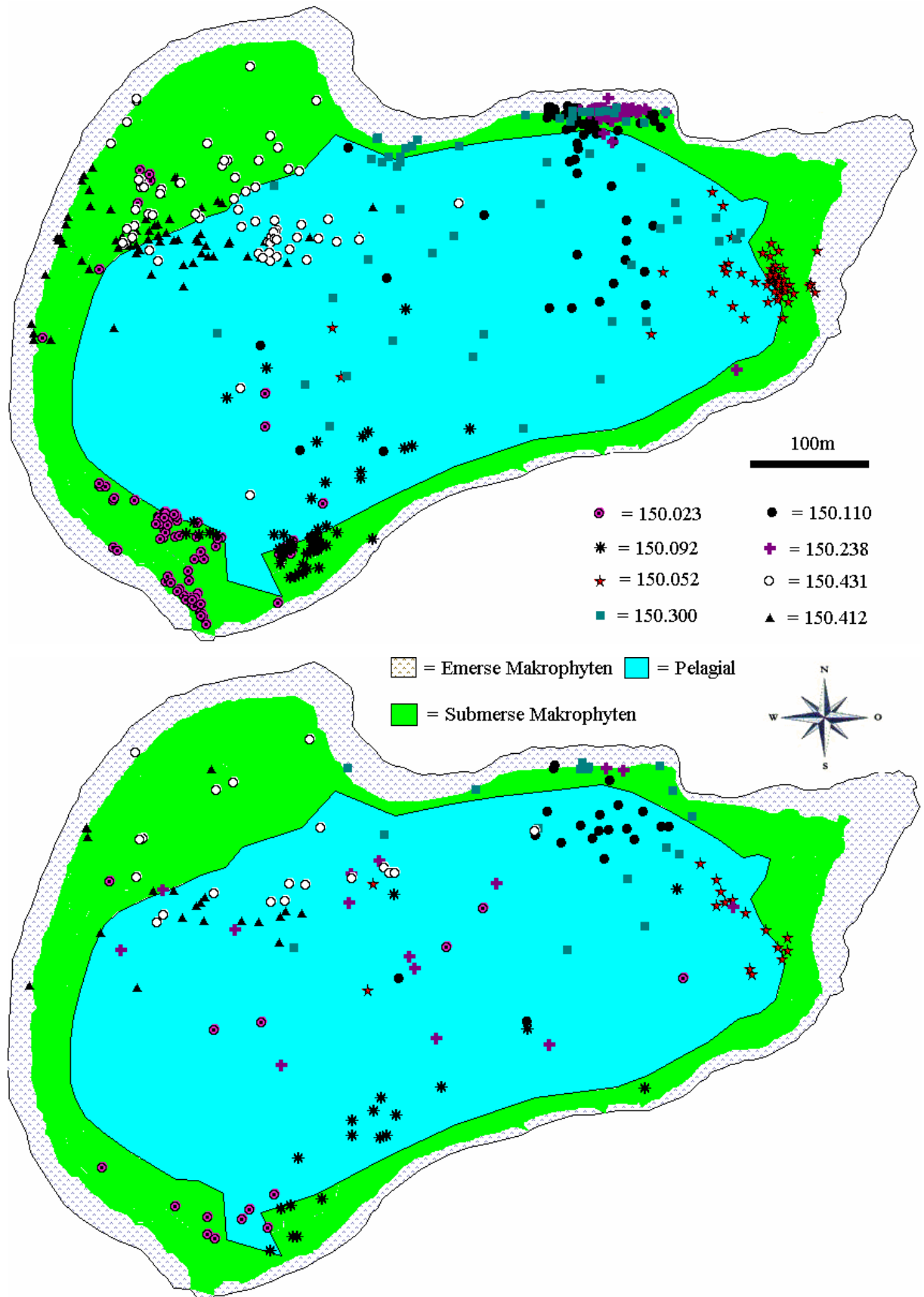


Abb. 16: Ortungspunkte der Habitatgeneralisten (Typ 1, N = 8) am Tag (obere Abb.) [Anzahl, \bar{x} (WB) = 66,8 (55-76)] und in der Nacht (untere Abb.) [Anzahl, \bar{x} (WB) = 17,8 (15-21)].

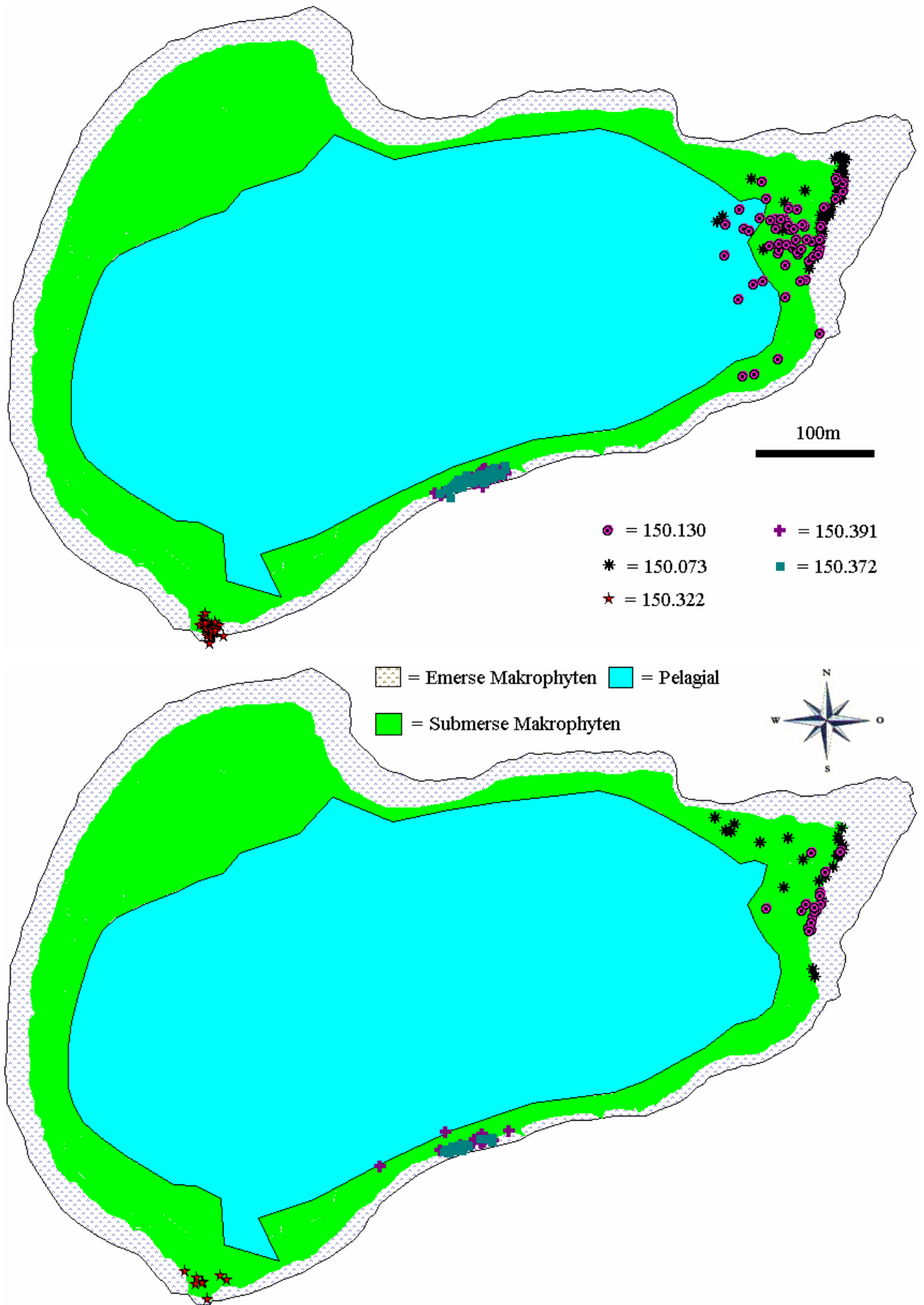


Abb. 17: Ortungspunkte der Schilfspezialisten (Typ 2, N = 5) am Tag (obere Abb.) [Anzahl, \bar{x} (WB) = 63,2 (48-74)] und in der Nacht (untere Abb.) [Anzahl, \bar{x} (WB) = 16,4 (8-24)].

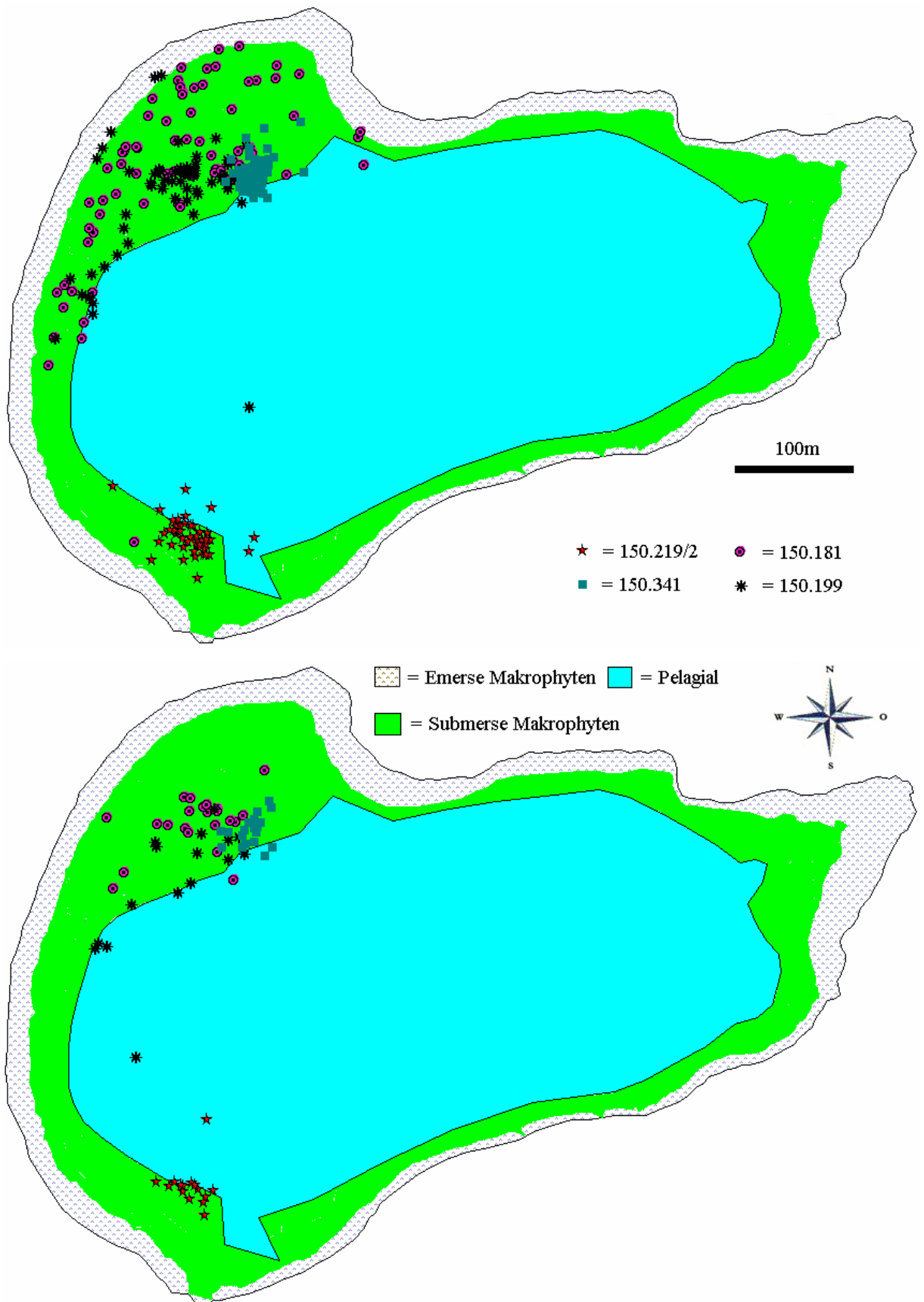


Abb. 18: Ortungspunkte der Krautspezialisten (Typ 3, N = 4) am Tag (obere Abb.) [Anzahl, \bar{x} (WB) = 63,3 (48-73)] und in der Nacht (untere Abb.) [Anzahl, \bar{x} (WB) = 18 (15-22)].

Die qualitativ beschriebenen Unterschiede der drei Habitatwahltypen wurden durch die Betrachtung der Selektionsquotienten quantifiziert. Wie in Abb. 16 dargestellt, zeichneten sich die Habitatgeneralisten (Typ 1) durch ihren diurnalen Habitatwechsel aus. Am Tag ergab die Berechnung der Selektionsquotienten negative Selektion des Pelagials und positive Selektion der submersen Makrophyten (Abb. 19). In der Nacht wurde das Pelagial positiv selektiert.

Die Schilfspezialisten (Typ 2) mieden das Pelagial in beiden Tageszeiten (Abb. 19). Submerse Makrophyten wurden nicht selektiert. Die emersen Makrophyten wurden in beiden Tageszeiten positiv selektiert.

Die Krautspezialisten (Typ 3) mieden das Pelagial und die emersen Makrophyten in beiden Tageszeiten (Abb. 19). Die submersen Makrophyten wurden in beiden Tageszeiten präferiert.

Neben der Habitatwahl zeigte auch die flächenmäßige Ausdehnung der drei Habitatwahltypen quantitative Unterschiede. Die Aufenthaltsbereiche (Minimum Convex Polygon, 95%ige Wahrscheinlichkeit) der drei Typen unterschieden sich signifikant (einfaktorielle ANOVA, $N = 17$, Quadratsumme = 44,465, $FG = 2$, Mittel der Quadrate = 22,232, $F = 11,516$, $p = 0,001$). Der Aufenthaltsbereich des Typ 1 war signifikant größer als des Typ 2 ($p = 0,001$) und des Typ 3 ($p = 0,024$) (Abb. 20).

Die Größe der Hechte konnte die Unterschiede der drei Habitatwahltypen nicht erklären, da kein signifikanter Unterschied der Totallängen der Hechte zwischen den Habitatwahltypen nachgewiesen wurde (einfaktorielle ANOVA, $N = 17$, Quadratsumme = 146,950, $FG = 2$, Mittel der Quadrate = 73,475, $F = 0,702$, $p = 0,512$). Die durchschnittliche Länge (\pm SF) der Habitatgeneralisten betrug $55,8 \pm 4,0$ cm (WB, 45 – 73,3 cm), der Schilfspezialisten $54,8 \pm 4,9$ cm (WB, 47,5 – 73,8 cm) und der Krautspezialisten $62,3 \pm 3,1$ cm (WB, 54,3 – 69 cm).

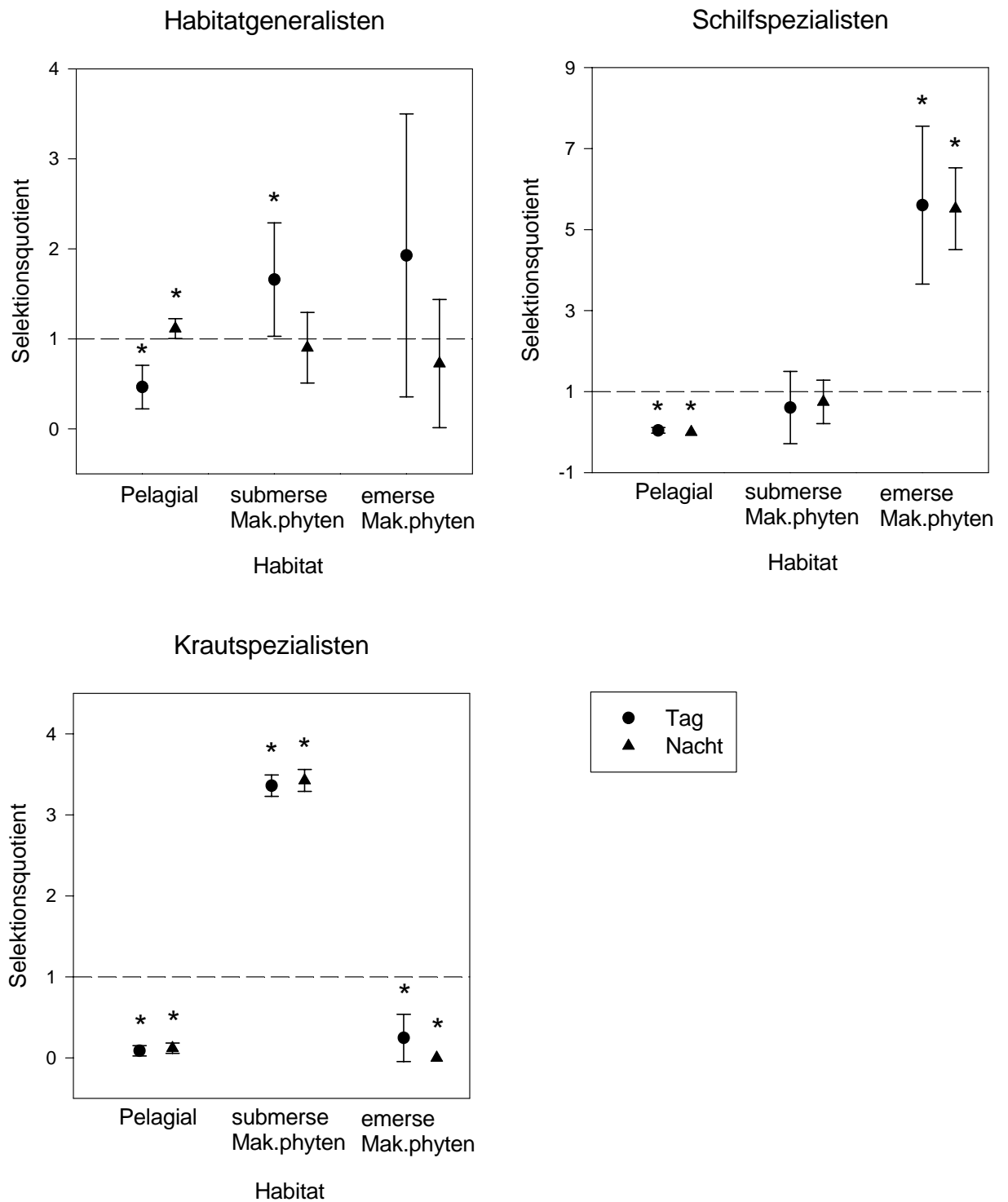


Abb. 19: Habitatwahl der drei Habitatwahltypen im Kleinen Döllnsee im Sommer (Habitatgeneralisten: N = 8, Schilfspezialisten: N = 5 und Krautspezialisten: N = 4). * indiziert signifikant positive oder negative Selektion, Mak.phyten = Makrophyten.

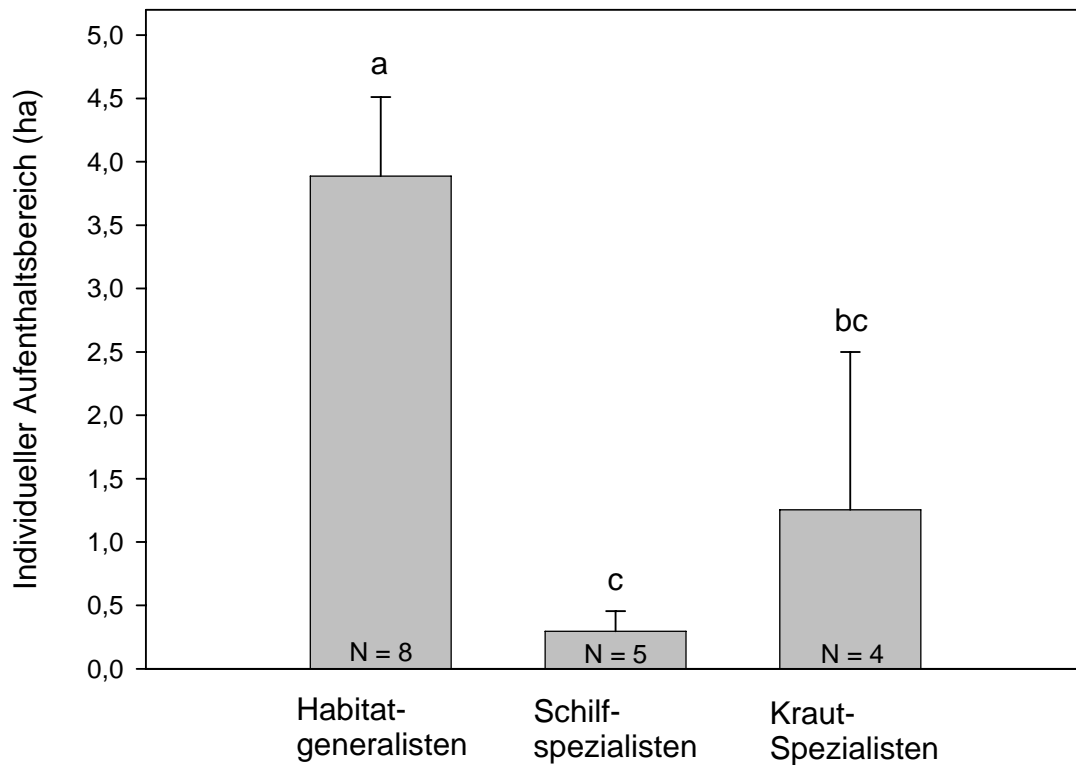


Abb. 20: Fläche (ha) der Aufenthaltsbereiche (Minimum Convex Polygon, 95%ige Wahrscheinlichkeit) der Habitatwahltypen der Hechte (N = 17) des Kleinen Döllnsees im Sommer. Die dargestellten Werte und deren Standardfehler entsprechen Mittelwertbildungen aus den individuellen Werten. Verschiedene Buchstaben über den Balken zeigen signifikante Unterschiede an.

3.8 Aktivität des Hechtes

3.8.1 Einfluss meteorologischer Parameter auf die Aktivität (MDPD)

Da die Wetterparameter zum Teil erheblich miteinander korrelierten, wurden die Parameter jeweils einzeln in einem linearen gemischten Modell auf deren Einfluss auf die minimal tägliche Schwimmstrecke [MDPD (m)] betrachtet. Signifikante Korrelationen der mittleren Tageswerte (N) traten zwischen Luftdruck und Windstärke (Spearman's-Rho, $N = 39$, $r_s = -0,501$, $p = 0,001$), Luftdruck und Niederschlagshöhe (Spearman's-Rho, $N = 39$, $r_s = -0,469$, $p = 0,003$) und Windgeschwindigkeit und Niederschlagshöhe (Spearman's-Rho, $N = 39$, $r_s = 0,357$, $p = 0,026$) auf.

Die Analyse zeigte, dass die minimal tägliche Schwimmstrecke der Hechte im Kleinen Döllnsee mit meteorologischen Daten zusammenhing. Es zeigten sich folgende signifikante Zusammenhänge: Die MDPD (m) stieg mit fallendem Luftdruck, steigender Niederschlagshöhe und steigender Windgeschwindigkeit (Tab. 9). Im Vergleich mit anderen Wetterparametern wies der Luftdruck die geringsten AIC-Werte und die größte erklärte Varianz der MDPD (m) auf (Tab. 10). Auf Basis dieser Analyse wurde für weitergehende Berechnungen aus der Menge der meteorologischen Parameter der Luftdruck weiterverwendet. Keinen signifikanten Einfluss auf die Schwimmaktivität wiesen Bedeckungsgrad, Windrichtung und Änderung des Luftdrucks zum Vortag der Ortung auf.

Tab. 9: Einfluss der meteorologischen Parameter auf die tägliche Schwimmstrecke [MDPD (m)] $[\ln(x + 1)]$ der Hechte (N = 13) im Kleinen Döllnsee. Dargestellt wurden nur Parameter, die signifikanten Einfluss hatten.

Parameter	Quelle	Zähler - FG	Nenner - FG	F – Wert	Schätzung	SF	p
Luftdruck	Konstanter Term	1	96,641	18,537	19,878	4,617	< 0,001
	Luftdruck	1	96,308	10,160	-0,015	0,005	0,002
Niederschlags- höhe	Konstanter Term	1	416,721	15938, 799	5,129	0,041	< 0,001
	Niederschlag	1	22,654	6,754	0,020	0,008	0,016
Windge- schwindigkeit	Konstanter Term	1	253,792	2647,6 23	4,978	0,097	< 0,001
	Windges.	1	209,187	4,097	0,052	0,026	0,044

Tab. 10: Vergleich der Einflüsse der meteorologischen Parameter auf die minimal tägliche Schwimmstrecke [MDPD (m)] $[\ln(x + 1)]$ der Hechte (N = 13) im Kleinen Döllnsee. Die Ergebnisse sind Auszüge aus den separaten Rechnungen jeder unabhängigen Variable. Die erklärte Varianz bezieht sich auf die abhängige Variable.

Parameter	p	Erklärte Varianz	AIC
Luftdruck	0,002	1,7 %	1331,4
Niederschlagshöhe	0,008	1,0 %	1333,4
Windgeschwindigkeit	0,044	0,9 %	1333,4
Windrichtung	0,590	0,4 %	1335,8
Bedeckung	0,329	0,25 %	1336,8
Luftdruckänderung	0,698	0 %	1339,1

3.8.2 Determinanten der Aktivität (MDPH) im Sommer

Für die Bestimmung der Determinanten der minimal stündlichen Schwimmstrecke [MDPH (m)] im Sommer wurden möglichst umfangreich unabhängige Variablen herangezogen. Die zuvor als relevant identifizierte unabhängige Variable Luftdruck wurde erneut herangezogen. Außerdem wurden die Variablen Tageszeit, Totallänge des Hechtes und Habitatwahltyp (Cluster) in allen möglichen Kombinationen in linearen gemischten Modellen eingesetzt. Tab. 11 zeigt die AIC-Werte und das damit verbundene Ranking der Modelle, in denen jede Variable signifikanten Einfluss auf die MDPH (m) hatte (10 aus 14 möglichen Modellen). Die Variable Cluster (Habitatwahltyp) tauchte in den fünf besten Modellen auf, was auf den hohen Erklärungswert für die Schwimmaktivität hinweist. Die Variablen Cluster, Hechtlänge und Luftdruck bildeten das Modell mit dem geringsten AIC – Wert (Tab. 11). Ein AIC Δ_i von 5,8 zu dem Modell „Cluster und Länge“ zeigte seine Ausnahmestellung.

Tab. 11: AIC-Wert Vergleiche und Vergleiche der erklärten Varianz der linearen gemischten Modelle (Einfluss jeder Variablen ist signifikant mit $p < 0,05$) aller möglichen Kombinationen der unabhängigen Variablen mit der abhängigen Variable minimal stündliche Schwimmstrecke [MDPH (m)] $[\ln(x + 1)]$ der Hechte (N = 17) im Kleinen Döllnsee im Sommer. Die erklärte Varianz meint die Varianzerklärung der MDPH (m) $[\ln(x + 1)]$ durch die Effekte des Modells; Cluster = Habitatwahltyp und Länge = Totallänge des Hechtes.

Faktor, Kovariate	Faktor, Kovariate	Faktor, Kovariate	Erklärte Varianz	AIC
Cluster	Länge	Luftdruck	23,4 %	2291,8
Cluster	Länge		22,4 %	2297,6
Cluster	Luftdruck		18,8 %	2329,3
Cluster	Luftdruck	Tageszeit	19,5 %	2333,0
Cluster			17,9 %	2334,6
Luftdruck	Länge		4,9 %	2474,9
Länge			3,3 %	2482,2
Luftdruck			1,7 %	2494,4
Luftdruck	Tageszeit		2,7 %	2497,4
Tageszeit			0,9 %	2504,5

Im Sommer zeigten die drei Habitatwahltypen signifikante Unterschiede in ihrer MDPH (m) (Tab. 12).

Weitere signifikante Variablen umfassten Luftdruck und Totallänge des Hechtes. Die MDPH (m) stieg signifikant mit fallendem Luftdruck und zunehmender Totallänge des Hechtes (Tab. 12).

Tab. 12: Effekte auf die minimal stündliche Schwimmstrecke [MDPH (m)] [$\ln(x + 1)$] der Hechte (N = 17) im Kleinen Döllnsee im Sommer; a = dieser redundante Parameter wurde auf null gesetzt, Cluster = Habitatwahltyp, Länge = Totallänge des Hechtes und Cl. = Cluster.

Quelle	Zähler - FG	Nenner - FG	F-Wert	Schätzung	Standard - Fehler	p
Konstanter Term	1	276,082	19,814	17,968	4,060	< 0,001
Cluster	2	705,112	115,675	Cl.1= 0,665 Cl.2= -0,351 Cl.3= 0 (a)	0,075 0,083 0	< 0,001
Länge	1	702,921	54,792	0,023	0,003	< 0,001
Luftdruck	1	276,640	18,177	-0,017	0,004	< 0,001

Die Totallänge des Hechtes zeigte bei der separaten Rechnung mit der abhängigen Variable MDPH (individuelle Totallänge) keinen signifikantem Einfluss (lineares gemischtes Modell, Z-FG = 1, N-FG = 717,771, F = 2,111, p = 0,147). Der Einfluss der Totallänge war demnach nur auf die absolut betrachtete MDPH (m) vorhanden.

Die Habitatgeneralisten (Typ 1, N = 8) waren signifikant aktiver als die Schilfspezialisten (Typ 2, N = 5) und die Krautspezialisten (Typ 3, N = 4) ($p < 0,001$ in beiden Fällen) (Abb. 21). Ausserdem zeigten die Krautspezialisten signifikant höhere Aktivität als die Schilfspezialisten ($p < 0,001$).

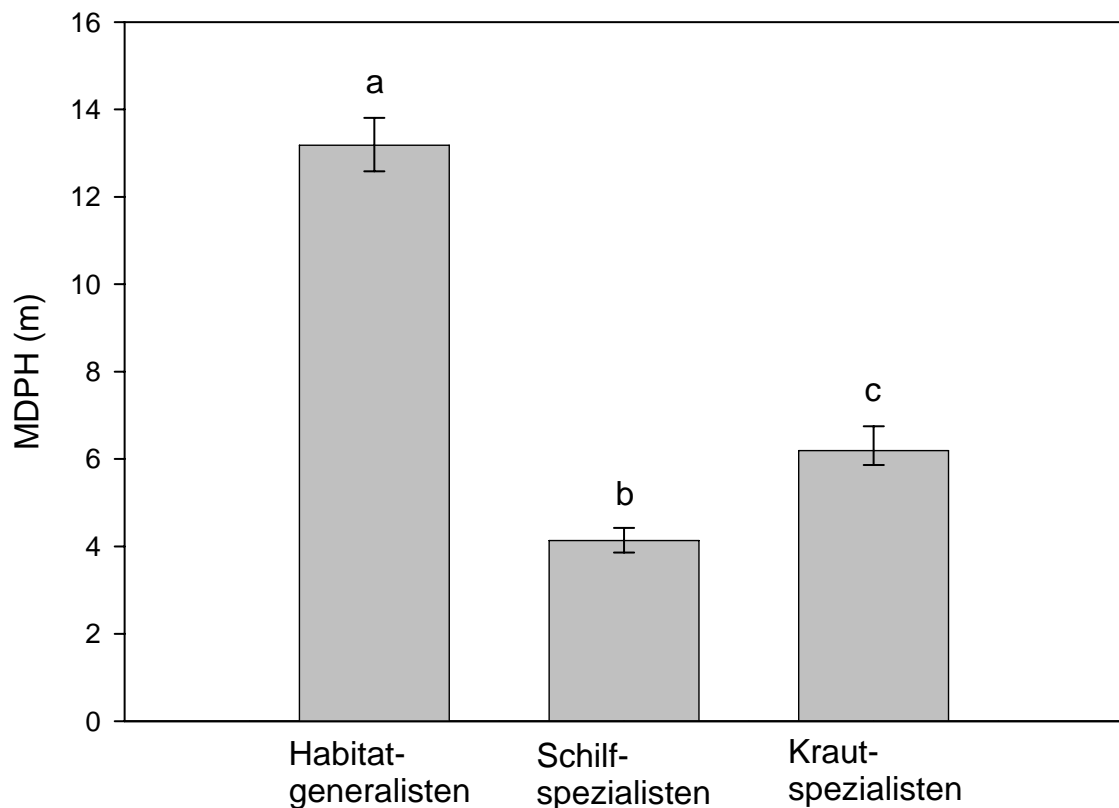


Abb. 21: Einfluss der Habitatspezialisierung auf die minimal stündliche Schwimmstrecke [MDPH (m)] der Hechte (N = 17) im Kleinen Döllnsee im Sommer. Die dargestellten MDPH-Werte (m) und deren Standardfehler wurden aus den Schätzungen des linearen gemischten Modells retransformiert. Die Anzahl der unabhängigen Variablen der Habitatgeneralisten (N = 8) beträgt 393, der Schilfspezialisten (N = 5) 240 und der Krautspezialisten (N = 4) 201. Verschiedene Buchstaben über den Balken zeigen signifikante Unterschiede an.

Der Einfluss der Tageszeit zeigte sich im vierten Modell als signifikant, vergrößerte jedoch durch die Miteinbeziehung in das Modell Cluster und Luftdruck den AIC-Wert bei zunehmender Erklärung der Varianz der MDPH (m) [$\ln(x + 1)$] (Tab. 11). In dem Modell Cluster, Luftdruck und Tageszeit existierte eine signifikante Wechselwirkung von Tageszeit und Cluster (lineares gemischtes Modell, N-FG = 6, Z-FG = 365,389, F = 3,002, p = 0,007). Die drei Habitatwahltypen (Typ 1, 2 und 3) zeigten somit Unterschiede in der diurnalen Aktivität (Tab. 13).

Der Einfluss der Tageszeit auf die Aktivität der Habitatgeneralisten (Typ 1) war signifikant (Tab. 13). Die MDPH (m) in der Abenddämmerung war signifikant höher als am Tag (p = 0,005) und in der Nacht (p = 0,038) (Abb. 22).

Die MDPH (m) der Schilfspezialisten (Typ 2) war unabhängig von der Tageszeit (Tab. 13) und betrug nahezu konstant nur vier Meter pro Stunde (Abb. 22).

Die Krautspezialisten (Typ 3) zeigten signifikante Unterschiede in der diurnalen Aktivität (Tab. 13). Die MDPH (m) war am Tag signifikant höher als in der Morgendämmerung (p < 0,001) und in der Nacht (p < 0,001) (Abb. 22). Die niedrigste MDPH (m) in der Nacht unterschied sich auch signifikant von der MDPH (m) in der Abenddämmerung (p = 0,011).

Tab. 13: Diurnale Aktivität der drei Habitatwahltypen im Kleinen Döllnsee im Sommer einzeln in linearen gemischten Modellen betrachtet: Habitatgeneralisten (N = 8), Schilfspezialisten (N = 5) und Krautspezialisten (N = 4). Tests auf feste Effekte, abhängige Variable MDPH (m) [$\ln(x + 1)$]. a = dieser redundante Parameter wurde auf null gesetzt (Morgen = Morgendämmerung; Abend = Abenddämmerung).

Quelle	Zähler - FG	Nenner - FG	F – Wert	Schätzung	Standard - Fehler	p
Habitat-generalisten						
Konstanter Term	1	282,720	3009,620	2,550	0,107	< 0,001
Tageszeit	3	156,503	4,220	Morgen= 0,138 Tag= -0,007 Abend= 0,415 Nacht= 0 (a)	0,152 0,126 0,150 0	0,007
Schilf-spezialisten						
Konstanter Term	1	51,904	2164,063	1,630	0,054	< 0,001
Tageszeit	3	20,042	0,671	Morgen= -0,188 Tag= -0,031 Abend= -0,029 Nacht= 0 (a)	0,084 0,088 0,097 0	0,580
Kraut-spezialisten						
Konstanter Term	1	84,292	1459,934	1,522	0,042	< 0,001
Tageszeit	3	44,741	23,850	Morgen= 0,181 Tag= 0,833 Abend= 0,491 Nacht= 0 (a)	0,102 0,103 0,148 0	< 0,001

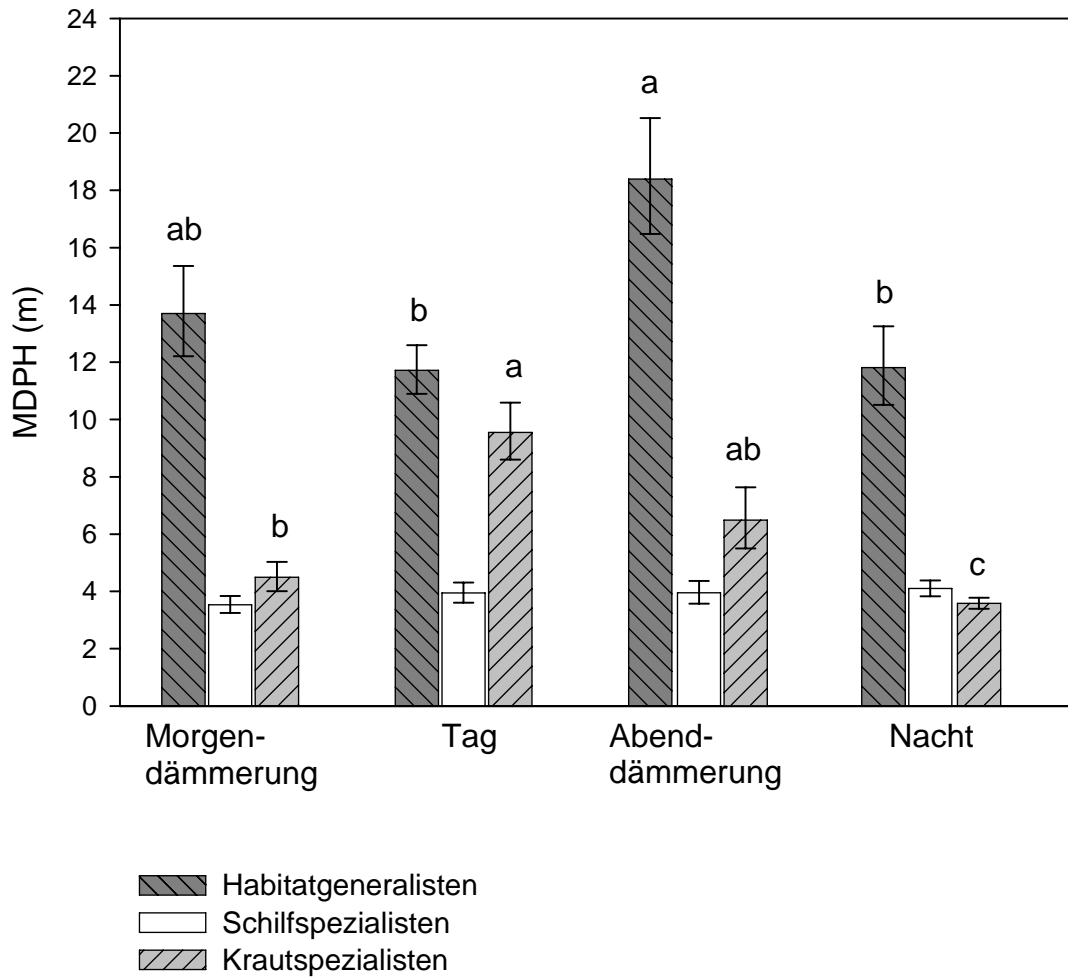


Abb. 22: Einfluss der Tageszeit auf die minimal stündliche Schwimmstrecke [MDPH (m)] der Habitatgeneralisten (Typ 1, N = 8), der Schilfspezialisten (Typ 2, N = 5) und der Krautspezialisten (Typ 3, N = 4) im Kleinen Döllnsee im Sommer. Die dargestellten MDPH-Werte (m) und deren Standardfehler wurden aus den Schätzungen der linearen gemischten Modelle retransformiert (Anzahl unabhängiger Variablen: Typ 1, Morgendämmerung = 100, Tag = 107, Abenddämmerung = 89, Nacht = 97; Typ 2, Morgendämmerung = 59, Tag = 63, Abenddämmerung = 60, Nacht = 58; Typ 3, Morgendämmerung = 52, Tag = 52, Abenddämmerung = 47, Nacht = 50). Verschiedene Buchstaben über den Balken zeigen signifikante Unterschiede der MDPH (m) eines Habitatwahltyps in den Tageszeiten an.

3.8.3 Determinanten der Aktivität (MDPH) im Jahresverlauf

In einem letzten Analyseschritt wurde nach dem besten Modell zur Erklärung der minimal stündlichen Schwimmstrecke [MDPH (m)] im gesamten Telemetrie-Zeitraum (Mai 2005 bis Februar 2006) gesucht. Es kamen sämtliche zuvor identifizierten Erklärungsvariablen zum Einsatz. Zusätzlich wurde der Einfluss des Mondstandes, der Jahreszeit und der Wassertemperatur in Betracht gezogen.

Die Vergleiche durch Akaike's Informations Kriterium (AIC) aller möglichen Kombinationen der sieben unabhängigen Variablen (N = 93 Modelle) zeigten, dass die Variablen Cluster (Habitatwahltyp), Länge (Totallänge des Hechtes), Mondstand und Tageszeit in den fünf besten Modellen vorkamen (Tab. 14). Diese vier Variablen bildeten auch das Modell mit dem geringsten AIC – Wert. Maximal konnten 16,6% der Varianz der MDPH (m) $[\ln(x + 1)]$ erklärt werden. Der AIC Δ_i von 3,6 zum Modell „Cluster, Länge, Mond, Tageszeit und Jahreszeit“ zeigte die Ausnahmestellung des Modells.

Die Einflüsse der Variablen Cluster, Länge, Mond und Tageszeit auf die MDPH (m) waren signifikant (Tab. 15). Einzelnen im Modell gerechnet betrug die Varianzerklärung der MDPH (m) $[\ln(x + 1)]$ durch die Variable Cluster 8,7%, der Variable Länge 2,6%, der Variable Mond 2,4% und der Variable Tageszeit 2,3%. Bemerkenswert war der relativ geringe Beitrag der Wassertemperatur (Varianzerklärung 0,4%) bzw. kategorial der Jahreszeit (Varianzerklärung 1,3%) auf die MDPH (m) $[\ln(x + 1)]$. Bei einzelner Betrachtung betrug die erklärte Varianz durch den Luftdruck 0,6%.

Tab. 14: AIC-Wert Vergleiche und Vergleiche der erklärten Varianz der zwölf linearen gemischten Modelle mit den geringsten AIC-Werten (Einfluss jeder Variablen ist signifikant mit $p < 0,05$) aus allen möglichen Kombinationen der unabhängigen Variablen mit der abhängigen Variable minimale stündliche Schwimmstrecke [MDPH (m)] $[\ln(x + 1)]$ der Hechte ($N = 13$) im Kleinen Döllnsee im gesamten Telemetrie-Zeitraum (Mai 2005 bis Februar 2006). Die erklärte Varianz meint die Varianzerklärung der MDPH (m) $[\ln(x + 1)]$ durch die Effekte des Modells; Cluster = Habitatwahltyp, Länge = Totallänge des Hechtes (cm), Mond = Mondstand (zunehmend, Vollmond, abnehmend und Neumond) und Temperatur = Wassertemperatur ($^{\circ}\text{C}$).

Faktor, Kovariate	Faktor, Kovariate	Faktor, Kovariate	Faktor, Kovariate	Faktor, Kovariate	Faktor, Kovariate	Erklärte Varianz	AIC
Cluster	Länge	Mond	Tageszeit			16,6 %	4202,7
Cluster	Länge	Mond	Tageszeit	Jahreszeit		16,6 %	4206,3
Cluster	Länge	Mond	Tageszeit	Luftdruck		16,7 %	4206,5
Cluster	Länge	Mond	Tageszeit	Temperatur		16,5 %	4208,5
Cluster	Länge	Mond	Tageszeit	Jahreszeit	Luftdruck	16,7 %	4210,6
Cluster	Länge	Mond				15,0 %	4219,4
Cluster	Länge	Tageszeit	Jahreszeit			15,4 %	4220,4
Cluster	Länge	Mond	Jahreszeit			15,2 %	4220,7
Cluster	Länge	Mond	Luftdruck			15,0 %	4221,9
Cluster	Länge	Tageszeit	Jahreszeit	Luftdruck		15,5 %	4222,1
Cluster	Länge	Mond	Temperatur			15,0 %	4223,4
Cluster	Länge	Mond	Jahreszeit	Luftdruck		15,2 %	4224,4

Tab. 15: Effekte auf die minimal stündliche Schwimmstrecke [MDPH (m)] [$\ln(x + 1)$] der Hechte (N = 13) im Kleinen Döllnsee im gesamten Telemetrie-Zeitraum (Mai 2005 bis Februar 2006); a = dieser redundante Parameter wurde auf null gesetzt, Cluster = Habitatwahltyp, Länge = Totallänge des Hechtes, Mond = Mondstand, Cl. = Cluster; Zu = zunehmender Mondstand, Voll = Vollmond, Ab = abnehmender Mondstand, Neu = Neumond, Morgen = Morgendämmerung und Abend = Abenddämmerung.

Quelle	Zähler - FG	Nenner - FG	F-Wert	Schätzung	Standard - Fehler	p
Konstanter Term	1	1231,695	36,545	0,741	0,174	< 0,001
Cluster	2	1159,670	109,876	Cl.1= 0,398 Cl.2= -0,326 Cl.3= 0 (a)	0,062 0,065 0	< 0,001
Länge	1	1218,216	84,096	0,002	<0,001	< 0,001
Mond	3	268,236	14,226	Zu= -0,101 Voll= 0,136 Ab= -0,306 Neu = 0 (a)	0,082 0,107 0,080 0	< 0,001
Tageszeit	3	613,527	11,651	Morgen= 0,153 Tag = 0,125 Abend= 0,383 Nacht= 0 (a)	0,062 0,057 0,065 0	< 0,001

Gemäß den in Tab. 15 dargestellten Ergebnisse, zeigten Hechte mit größerer Totallänge signifikant höhere MDPH-Werte (m) als Hechte mit geringerer Totallänge.

Die separate Betrachtung des Einflusses der Totallänge des Hechtes auf die MDPH (individuelle Totallänge) ergab keinen signifikanten Zusammenhang (lineares gemischtes Modell, Z-FG = 1, N-FG = 1164,799, F = 1,620, p = 0,203). Somit war im gesamten Telemetrie-Teitraum (Mai 2005 bis Februar 2006) der Einfluss der Totallänge nur auf die absolut betrachteten MDPH-Werte (m) signifikant.

Die minimal stündlichen Schwimmstrecken [MDPH (m)] unterschieden sich zwischen den drei Habitatwahltypen (Cluster) über den gesamten Telemetrie-Zeitraum (Mai 2005 bis Februar 2006). Die Habitatgeneralisten (Typ 1, N = 7) zeigten signifikant höhere MDPH-Werte (m) als die Schilf- (Typ 2, N = 4) ($p < 0,001$) und Krautspezialisten (Typ 3, N = 2) ($p < 0,001$, Abb. 23). Außerdem waren die MDPH-Werte (m) der Krautspezialisten signifikant höher als die der Schilfspezialisten ($p < 0,001$).

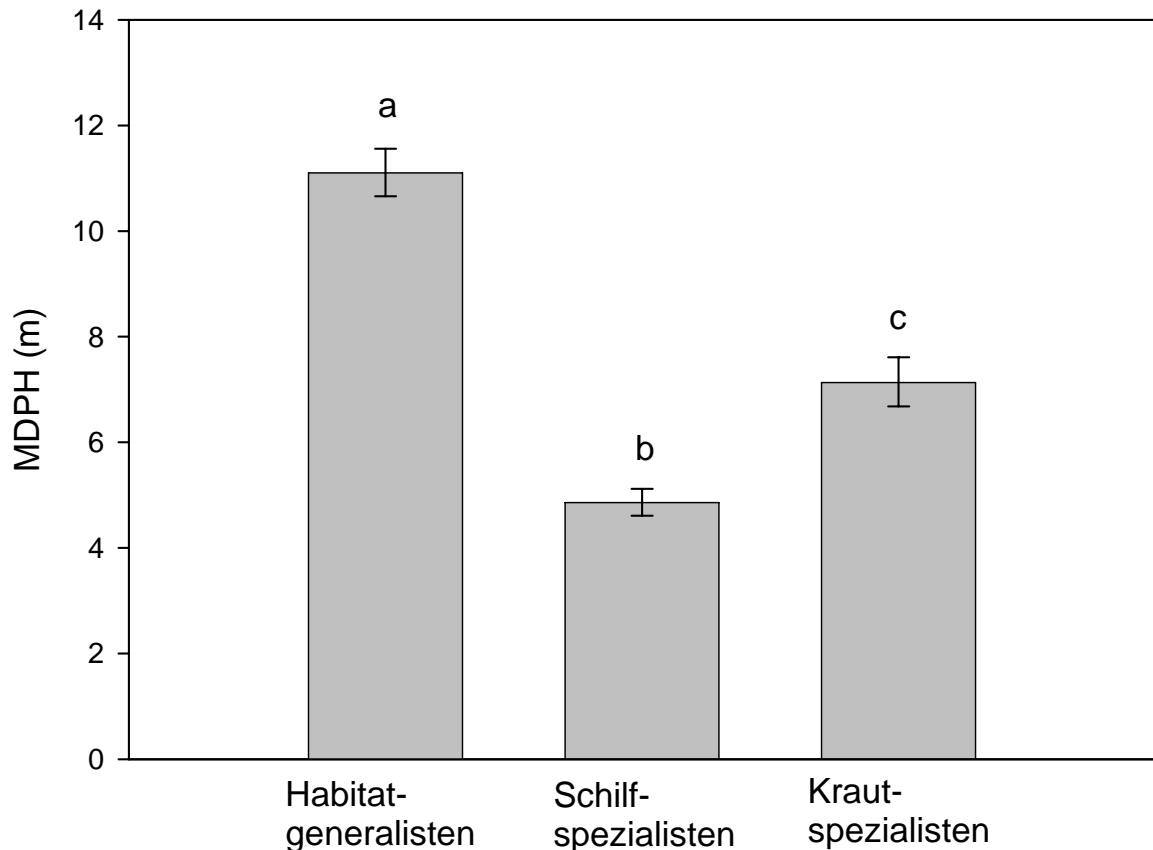


Abb. 23: Einfluss der Habitatspezialisierung auf die minimal stündliche Schwimmstrecke [MDPH (m)] der Hechte (N = 13) im Kleinen Döllnsee im gesamten Telemetrie-Zeitraum (Mai 2005 bis Februar 2006). Die dargestellten MDPH-Werte (m) und deren Standardfehler wurden aus den Schätzungen des linearen gemischten Modells retransformiert. Die Anzahl der unabhängigen Variablen der Habitatgeneralisten (N = 7) beträgt 765, der Schilfspezialisten (N = 4) 484 und der Krautspezialisten (N = 2) 256. Verschiedene Buchstaben über den Balken zeigen signifikante Unterschiede an.

Der Mondstand hatte signifikanten Einfluss auf die minimal stündliche Schwimmstrecke [MDPH (m)] der Hechte (Tab. 15). Die Hechte zeigten signifikant höhere MDPH-Werte (m) bei Vollmond im Vergleich zu zunehmenden ($p = 0,039$) und abnehmenden Mondstand ($p < 0,001$) (Abb. 24). Die MDPH-Werte (m) bei Neumond unterschieden sich ebenfalls signifikant zu abnehmendem Mondstand ($p = 0,001$).

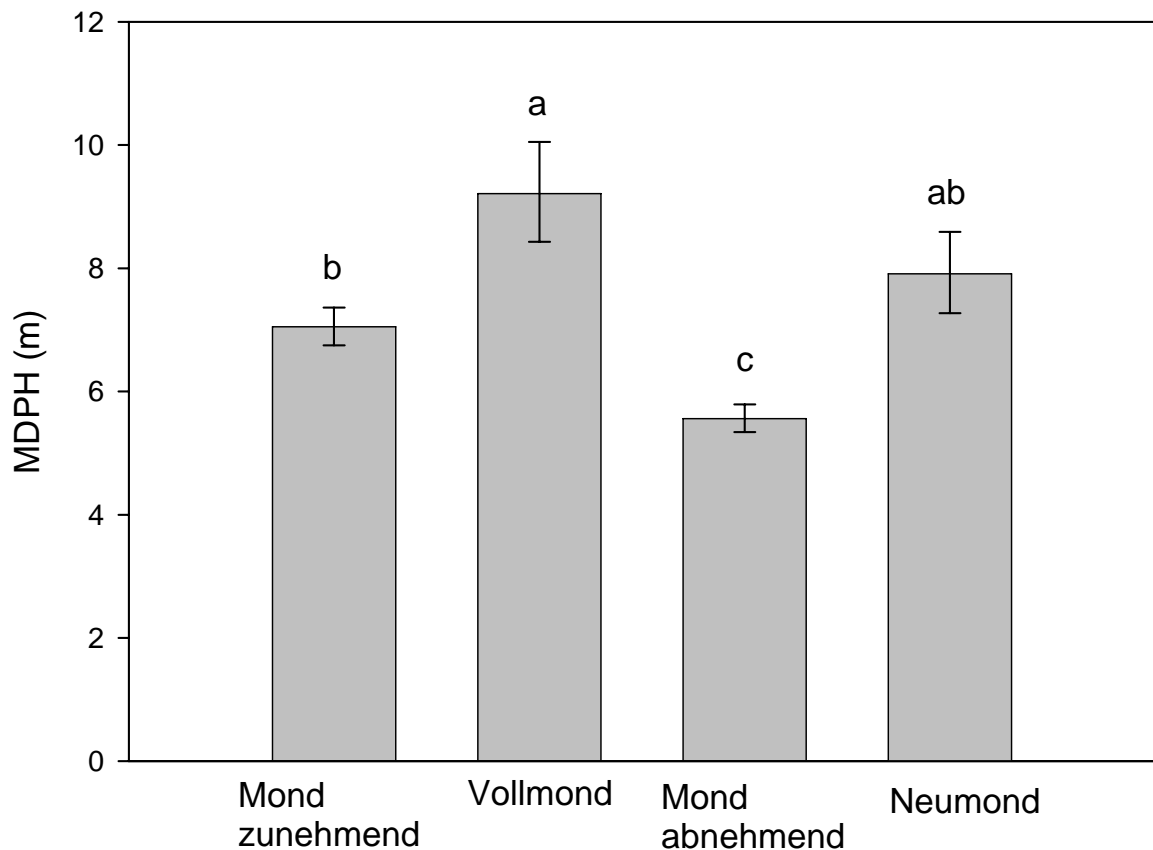


Abb. 24: Einfluss des Mondstandes auf die minimal stündliche Schwimmstrecke [MDPH (m)] der Hechte ($N = 13$) im Kleinen Döllnsee im gesamten Telemetrie-Zeitraum (Mai 2005 bis Februar 2006). Die dargestellten MDPH-Werte (m) und deren Standardfehler wurden aus den Schätzungen des linearen gemischten Modells retransformiert (Anzahl unabhängiger Variablen: Mond zunehmend, $N = 524$; Vollmond, $N = 151$; Mond abnehmend, $N = 691$; Neumond, $N = 139$). Verschiedene Buchstaben über den Balken zeigen signifikante Unterschiede an.

Die Tageszeit hatte signifikanten Einfluss auf die MDPH (m) der Hechte (Tab. 15). In der Abenddämmerung waren die Hechte signifikant aktiver als in der Morgendämmerung ($p = 0,005$), am Tag ($p < 0,001$) und in der Nacht ($p < 0,001$) (Abb. 25).

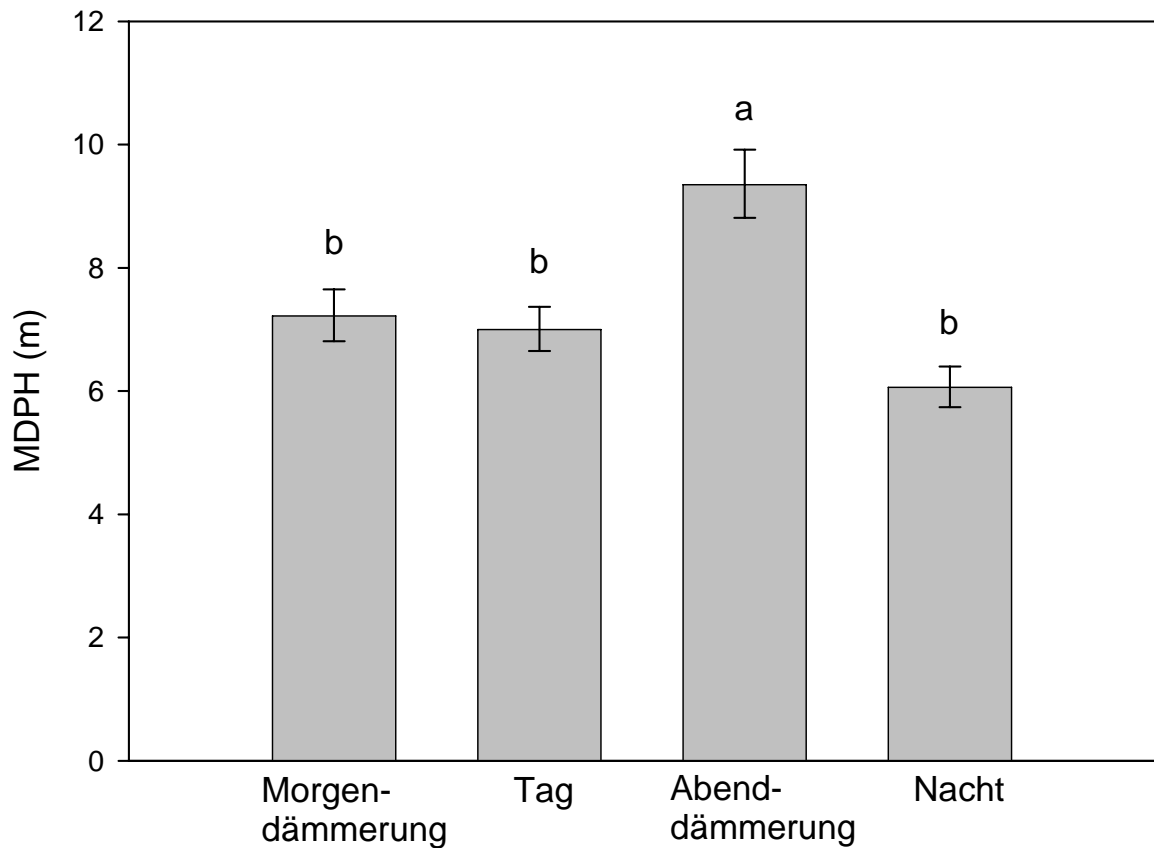


Abb. 25: Einfluss der Tageszeit auf die minimal stündliche Schwimmstrecke [MDPH (m)] der Hechte ($N = 13$) im Kleinen Döllnsee (Anzahl unabhängiger Variablen: Morgendämmerung, $N = 372$; Tag, $N = 388$; Abenddämmerung, $N = 361$; Nacht, $N = 373$). Die dargestellten MDPH-Werte und deren Standardfehler wurden aus den Schätzungen des linearen gemischten Modells retransformiert. Verschiedene Buchstaben über den Balken zeigen signifikante Unterschiede an.

Die separate Rechnung der Wechselwirkungen zeigte, dass Cluster \times Tageszeit (Z-FG = 6, N-FG = 575,306, F = 3,051, p = 0,006) und Cluster \times Mondstand (Mond) (Z-FG = 6, N-FG = 258,414, F = 3,675, p = 0,002) signifikant waren. Die Wechselwirkungen Tageszeit \times Mondstand waren nicht signifikant (Z-FG = 9, N-FG = 133,594, F = 1,058, p = 0,398) (Rechnung der Wechselwirkung auch mit dem linearen gemischten Modell „Cluster, Mondstand, Länge und Tageszeit“ gerechnet, zusätzlich integriert: Wechselwirkungen Cluster \times Tageszeit, Cluster \times Mond und Tageszeit \times Mondstand; hier betrug die erklärte Varianz der MDPH [$\ln(x + 1)$] 19,6 %).

Begründet durch die Wechselwirkungen von Cluster \times Tageszeit und die damit verbundenen diurnalen Aktivitätsunterschiede der drei Habitatwahltypen (Typ 1, 2 und 3), wurden der Tageszeiteinfluss einzeln für jeden Typ betrachtet (Tab. 16).

Der Einfluss der Tageszeit auf die Aktivität der Habitatgeneralisten (Typ 1, N = 7) war signifikant (Tab. 16). Die MDPH (m) in der Abenddämmerung war signifikant höher als in der Morgendämmerung (p = 0,002), am Tag (p < 0,001) und in der Nacht (p < 0,001) (Abb. 26).

Die MDPH (m) der Schilfspezialisten (Typ 2, N = 4) wurde von der Tageszeit beeinflusst (Tab. 16). Jedoch bestand kein Unterschied der MDPH-Werte in den einzelnen Tageszeiten nach Bonferroni Korrektur der Konfidenzintervalle des Haupteffekte-Vergleichs (Abb. 26).

Die Krautspezialisten (Typ 3, N = 2) zeigten signifikante Unterschiede in der diurnalen Aktivität (Tab. 16). Die MDPH (m) war in der Abenddämmerung signifikant höher als in der Morgendämmerung (p = 0,014), am Tag (p = 0,036) und in der Nacht (p = 0,002) (Abb. 26). Die niedrigste MDPH (m) in der Nacht unterschied sich auch signifikant von der MDPH (m) in der Morgendämmerung (p = 0,015) und am Tag (p = 0,001).

Tab. 16: Diurnale Aktivität der drei Habitatwahltypen im Kleinen Döllnsee im Jahresverlauf (Mai 2005 bis Februar 2006) einzeln in linearen gemischten Modellen betrachtet: Habitatgeneralisten (N = 7), Schilfspezialisten (N = 4) und Krautspezialisten (N = 2). Tests auf feste Effekte, abhängige Variable MDPH (m) [$\ln(x + 1)$]. a = dieser redundante Parameter wurde auf null gesetzt (Morgen = Morgendämmerung; Abend = Abenddämmerung).

Quelle	Zähler - FG	Nenner - FG	F – Wert	Schätzung	Standard - Fehler	p
Habitat- generalisten						
Konstanter Term	1	525,430	4499,170	2,109	0,072	< 0,001
Tageszeit	3	291,510	14,223	Morgen= 0,257 Tag= 0,107 Abend= 0,650 Nacht= 0 (a)	0,103 0,089 0,108 0	< 0,001
Schilf- spezialisten						
Konstanter Term	1	64,832	4921,047	1,598	0,037	< 0,001
Tageszeit	3	43,788	3,713	Morgen= -0,035 Tag= 0,150 Abend= 0,100 Nacht= 0 (a)	0,060 0,056 0,069 0	0,018
Kraut- spezialisten						
Konstanter Term	1	8,644	9738,013	1,705	0,033	< 0,001
Tageszeit	3	6,113	50,604	Morgen= 0,240 Tag= 0,405 Abend= 0,729 Nacht= 0 (a)	0,047 0,054 0,063 0	< 0,001

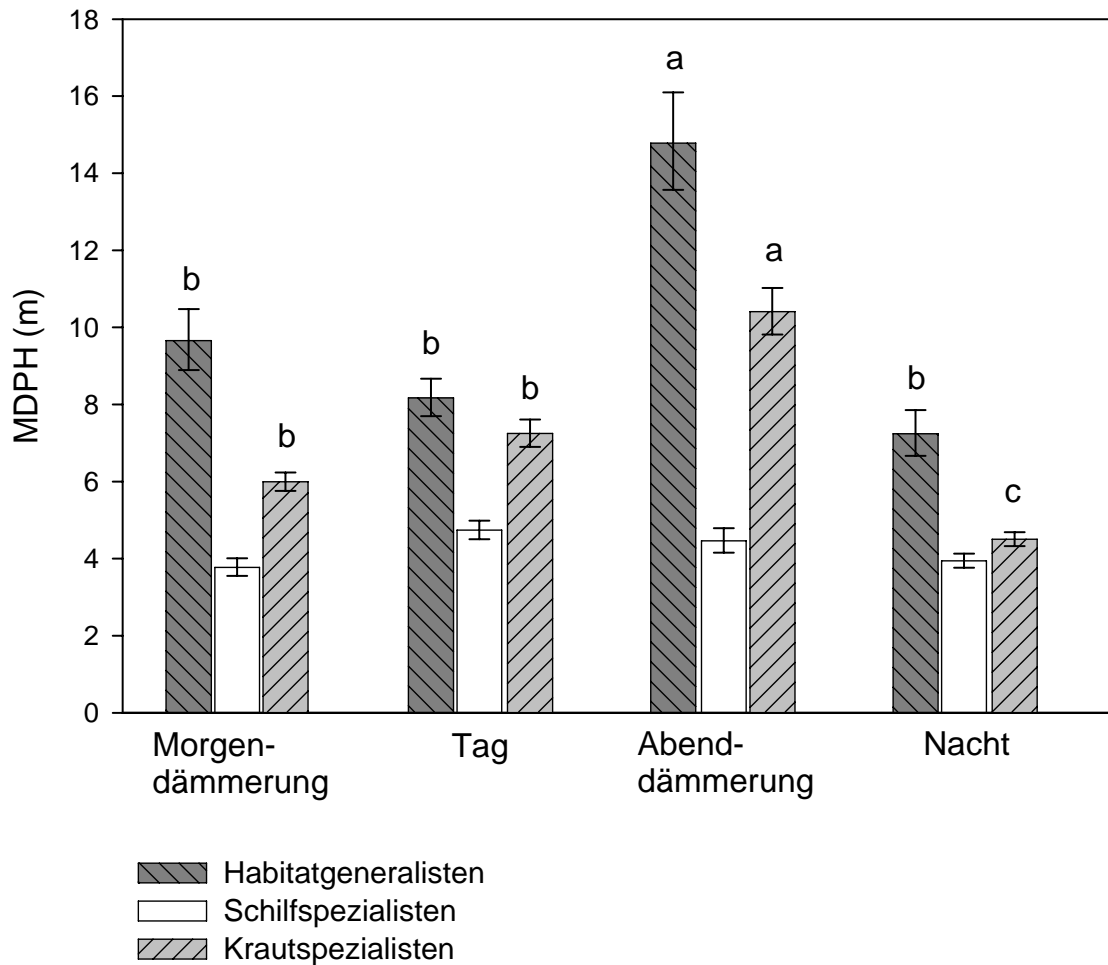


Abb. 26: Einfluss der Tageszeit auf die minimal stündliche Schwimmstrecke [MDPH (m)] der Habitatgeneralisten (Typ 1, N = 8), der Schilfspezialisten (Typ 2, N = 5) und der Krautspezialisten (Typ 3, N = 4) im Kleinen Döllnsee im gesamten Untersuchungszeitraum (Mai 2005 bis Februar 2006). Die dargestellten MDPH-Werte (m) und deren Standardfehler wurden aus den Schätzungen der linearen gemischten Modelle retransformiert (Anzahl unabhängiger Variablen: Typ 1, Morgendämmerung = 193, Tag = 200, Abenddämmerung = 180, Nacht = 192; Typ 2, Morgendämmerung = 119, Tag = 125, Abenddämmerung = 120, Nacht = 120; Typ 3, Morgendämmerung = 63, Tag = 66, Abenddämmerung = 63, Nacht = 64). Verschiedene Buchstaben über den Balken zeigen signifikante Unterschiede der MDPH (m) eines Habitatwahltyps in den Tageszeiten an.

4 Diskussion

In den folgenden Diskussionsteilen (4.2, 4.3, 4.4 und 4.5) wird als ein möglicher Erklärungsfaktor für die Habitatwahlwahl oder die Aktivität des Hechtes wiederholt die Totallänge des Hechtes herangezogen. Die potentielle Gefahr durch Kannibalismus stellt einen Grund für die Aktivitätsreduzierung (Nilsson et al., unveröffentlicht) und die eingeschränkte Habitatwahl (Grimm, 1981b; Grimm & Klinge, 1996; Eklöv, 1997) dar. Um das Risiko der intraspezifischen Prädation zu vermindern, meidet der Hecht größere Artgenossen, die potentielle Kannibalen darstellen, und bildet größen-strukturierte Populationen aus (Nilsson, 2006). Grimm (1981b) spekulierte, dass Hechte beim Erreichen einer Größe von 48 cm keiner Gefährdung eines kannibalistischen Angriffs mehr unterliegen. Persson et al. (2006) dokumentierten Kannibalismus bei Hechten bis maximal 55% der eigenen Körperlänge. Im Kleinen Döllnsee betrug die Totallänge der besenderten Hechte zu Beginn der Untersuchung zwischen 45 und 73,8 cm. Legt man die Angaben von Persson et al. (2006) zugrunde, kommen nur Hechte ≥ 82 cm in Frage, die intraspezifische Prädation auf die kleinsten der besenderten Hechte ausüben können. In den Befischungen der vorliegenden Studie und in einer begleitenden Untersuchung über das Verhalten des Hechtes durch Fang & Zurücksetzen am Kleinen Döllnsee (Klefoth, 2007) wurden nur drei Hechte gefangen, die solche Ausmaße aufwiesen. Man kann deswegen von einem nur gering ausgeprägten Risiko des Kannibalismus auf die in der vorliegenden Studie beobachteten Hechte ausgehen. Demnach sind die energetischen Aufwendungen für die Schwimmaktivität für die besenderten Hechte der vorliegenden Untersuchung ähnlich und nicht durch intraspezifische Prädation limitiert. Das gleiche gilt für die Habitatwahl, bei der die besenderten Hechte nahezu keine Einschränkung durch die Gefahr des Kannibalismus erfahren.

4.1 Methodik der Telemetry

Radio-Telemetry bietet eine gute Möglichkeit um Verhaltensforschungen an Tieren in der Wildnis durchzuführen (White & Garrott, 1990). Für die Übertragbarkeit des analysierten Verhaltens der besenderten Tiere auf die Gesamtpopulation sind vor allem vier Punkte wichtig: 1.) keine Beeinträchtigung des Tieres durch den Transmitter, 2.) Keine Beeinträchtigung durch den Vorgang der Telemetry, 3.) Aussagekräftige Genauigkeit der Aufnahme der Ortungspunkte und 4.) Ausreichend großer Anteil der besenderten Tiere an der untersuchten Gesamtpopulation.

1.) Jepsen et al. (2002) fassten aus gesammelter Literatur eine Nicht-Beeinträchtigung des Schwimmverhaltens bei 2%igem Anteil des implantierten Transmitters am Fischgewicht zusammen. Geringstes Körpergewicht eines besenderten Hechtes im Kleinen Döllnsee betrug 580 g. Der 0,9%ige Anteil am Körpergewicht durch die in der vorliegenden Studie benutzten Transmitter (5,2 g) beeinflusste somit nicht das Schwimmverhalten der besenderten Hechte im Kleinen Döllnsee. Neben dem Transmittergewicht kann auch der operative Eingriff der Besenderung das Verhalten von Fischen ändern. Adams et al. (1998) fanden keinen Unterschied in der Fressaktivität von juvenilen Chinook Lachsen [*Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum)] kurz nach der Implantation eines Transmitters. Jepsen et al. (2001) beobachteten nach der operativen Besenderung ein erneut „normales“ Verhalten der Hechte nach einer Woche. Somit wurde im Kleinen Döllnsee eine Frist von zwei Wochen, in der die Ortungspunkte nach der Besenderung ausgeschlossen wurden als ausreichend angesehen. Im Kleinen Döllnsee konnte bei Wiederfang eines Hechtes beobachtet werden, dass die Wunde durch den operativen Eingriff gut verheilt war und die Fische sich in einem guten Zustand befanden. Über die Langzeitbeeinflussung durch Transmitter ist bekannt, dass sie einen zu vernachlässigenden Einfluss auf das Schwimmverhalten von Fischen haben [Zander: Koed & Thorstad, 2001; Atlantische Lachse (*Salmo salar* L.): Thorstad et al., 2000]. Des Weiteren ist der Einfluss auf das Wachstum des Hechtes durch implantierte Transmitter nur gering (Jepsen & Aarestrup, 1999). Zusammenfassend lässt sich schlussfolgern, dass die in vorliegender Untersuchung verwendete Methode der Besenderung Schlüsse auf das Verhalten der Gesamtpopulation der Hechte im Kleinen Döllnsee zulässt.

2.) Die Telemetrie im Kleinen Döllnsee wurde mit einem E-Motor betriebenen Boot und bei Vereisung zu Fuß durchgeführt. Eigene Beobachtungen zeigten, dass die Hechte bei der Annäherung mit dem Boot selbst im Flachwasser keine Fluchtreaktionen zeigten. Im Winter zeigten sich bei der Ortung auf klarem Eis Fluchtreaktionen von besenderten Hechten, bei denen sie sich einige Meter vom ursprünglichen Aufenthaltsort wegbewegten. Die Position des geflüchteten Hechtes wurde an dem näherungsweisen Aufenthalt vor der Flucht aufgenommen. Trotzdem können solche Fluchtbewegungen eine Erhöhung der Aktivität bedingen. Diese Problematik existierte jedoch nur beim ersten Ortungstag auf klarem Eis, die weiteren Ortungen erfolgten auf schneebedecktem Eis und es wurden keine weiteren Fluchtreaktionen festgestellt.

3.) Die Genauigkeit der Erfassung der Ortungspunkte ist Grundlage für schlüssige Verhaltensforschung. Die Ortungsgenauigkeit im Kleinen Döllnsee konnte auf ± 6 m festgelegt werden (siehe Methoden 2.8). Die Aufenthalte der Hechte im Schilf konnten jedoch

nicht genau spezifiziert werden, da das Navigieren mit dem Boot im Schilf unmöglich war, und die Störung des Hechtes durch den Telemetrievorgang unnötig groß gewesen wäre. Deswegen wurden die Positionen der Hechte, die sich im Schilfgürtel aufhielten an der Schilfkante abgespeichert (siehe Methoden 2.8). Somit konnten orthogonale Bewegungen der Hechte von der Uferlinie zum Schilfrand nicht gemessen werden. Die Schwimmbewegungen der Hechte im Schilf wurden somit methodisch bedingt minimal aufgezeichnet, und im Vergleich zu Bewegungen der Hechte im Freiwasser unterschätzt. Die Ortungspunkte wurden in der vorliegenden Untersuchung mit einem GPS-Gerät gespeichert, das an eine lokale Referenzstation angeschlossen war. Diese Methode übertrifft die Genauigkeit der Triangulation, welche Ortungspunkte mit Hilfe von Karten und Uferpunkten aufzeichnet, und wird immer gebräuchlicher in Telemetrie-Studien (Rogers & Bergersen, 1996; Hulbert & French, 2001).

4.) Im Kleinen Döllnsee wurde die Frühjahrsabundanz der Hechte über 45 cm auf 91 Tiere (95%-iges Konfidenzintervall, 73 - 116) geschätzt. In der vorliegenden Studie betrug der Anteil der besenderten Hechte (N = 13) an der Gesamtpopulation der Hechte über 45 cm ~14 % und der für die Sommeranalyse benutzten Tiere (N = 17) ~19 %. Es liegen keine Hecht-Telemetrie-Studien vor, die den Anteil der besenderten Hechte an der Abundanz der vorhandenen, vergleichbar großen Individuen in der Population dokumentieren. Es wird jedoch angenommen, dass der Anteil besendeter Hechte im Kleinen Döllnsee als ausreichend groß erscheint, um durch die Analyse des Verhaltens und der Habitatwahl der besenderten Hechte Schlüsse auf die Gesamtpopulation ziehen zu können.

4.2 Aufenthalt des Hechtes

Bevor der Aufenthalt der Hechte im Kleinen Döllnsee spezifiziert in saisonale und diurnale Unterschiede diskutiert werden soll, wird zuerst auf den Aufenthalt, unabhängig von periodischen Veränderungen eingegangen. Die Ortungspunkte der Hechte im Kleinen Döllnsee zeigten eine nicht zufällige räumliche Verteilung mit vorrangig im Litoral auftretenden Clustern. Betrachtet man die relativen Anteile der Distanz zu emersen Makrophyten der Hechte, fällt auf, dass sich 43% aller Ortungen in oder am Rand der emersen Makrophyten befanden. Diese Präferenz zum Litoral wurde bereits in zahlreichen Untersuchungen gezeigt und hängt mit dem Aufkommen von Makrophyten zusammen (Vollestad et al., 1986; Cook & Bergersen, 1988; Headrick & Carline, 1993; Grimm & Klinge, 1996; Haertel et al., 2002). Die Bindung an aquatische Vegetation ist eine typische Eigenschaft von Hechten (Raaij, 1988; Bry, 1996), die vor allem im klaren Wasser auftritt

(Skov et al., 2002). Strukturierte Habitats wie Schilf und submerse Makrophyten werden von dem Hecht als Unterstand für den Beutefang und als Refugium vor kannibalistischen Artgenossen bevorzugt (Savino & Stein, 1989a, 1989b; Skov et al., 2002). Bei geringeren Sichttiefen ist die litorale Bindung geringer und der Hecht hält sich zunehmend im Pelagial auf (Vollestad et al., 1986; Skov et al., 2002). Der Kleine Döllnsee ist mit mittleren Sichttiefen von 3,4 m relativ klar. Die Präferenz der Hechte zum Litoral ist somit durch die größere strukturelle Vielfalt und die damit verbundenen besseren Möglichkeiten des Beutefangs und des Schutzes vor kannibalistischen Angriffen erklärbar.

Die vornehmlich im Litoral geclusterten Aufenthaltsbereiche der Hechte im Kleinen Döllnsee deuten auf eine Ausprägung von Revieren (Home Range) hin. Die Fläche, in dem sich ein Tier normalerweise bewegt, um Nahrung zu suchen, sich fortzupflanzen oder Brutpflege zu betreiben, bezeichnet man als seine Home Range (Revier) (Burt, 1943). Die ganzperiodisch georteten Hechte im Kleinen Döllnsee zeigten eine klare Ausprägung ihrer Reviere. Klar eingrenzbar Bereiche der Home Range von Hechten, sowie eine Seeseitentreue wurde in früheren Arbeiten bereits beschrieben (Cook & Bergersen, 1988; Grimm & Klinge, 1996; Jepsen et al., 2001), allerdings fehlte bisher der Beweis einer Ortstreue (Site-fidelity) der Home Range. Die Site-fidelity für eine Home Range kann durch das Umsetzen des Fisches aus seiner bis dato etablierten Home Range in einen anderen Bereich des Gewässers geprüft werden. Schwimmt der Fisch nach dessen Fang und Translokation nicht in die vorher etablierte Home Range zurück und bildet stattdessen in einem anderen Bereich des Gewässers eine neue Home Range, so zeigt der Fisch keine Site-Fidelity. Die Hechte im Kleinen Döllnsee zeigten eine Ortstreue (Site-Fidelity) der Home Range, wie durch die Rückkehr aller umgesetzten Hechte (N = 9) in diese belegt wurde, und in Übereinstimmung zu früheren Untersuchungen am Gattungsverwandten Muskie ist (Crossman, 1977). Die Vorteile der Home Range sind vor allem verbesserte Jagdbedingungen und reduziertes Prädationsrisiko durch die genaue Kenntnis des Reviers (Taylor, 1984; Noda et al., 1994) und speziell beim Hecht die räumliche Trennung von größeren Artgenossen, die eine kannibalistische Gefahr darstellen (Grimm & Klinge, 1996). Die Dauer der Kenntnis der Home Range vergrößert demnach die Vorteile für den Hecht und stellen einen Grund für die Site Fidelity der Home Range dar.

Im Kleinen Döllnsee zeigten die Individuen der besenderten Hechte deutliche Unterschiede in der flächenmäßigen Ausprägung des Reviers (Home Range). Minns (1995) berichtete von einem positiven Zusammenhang zwischen Ausdehnung der Home Range von Fischen und ihrer Totallänge. Grimm & Klinge (1996) zeigten, dass Hechte < 54 cm eine

eingeschränktere Home Range als größere Hechte besitzen. Grimm & Klinge (1996) machten intraspezifische Prädation dafür verantwortlich, dass kleinere Hechte eingeschränkter in der flächenmäßigen Ausprägung des Reviers sind. Ähnliches wurde für die besenderten Hechte im Kleinen Döllnsee (45 – 73,3 cm) nicht nachgewiesen, es bestand kein signifikanter Zusammenhang zwischen Totallänge des Hechtes und der Fläche oder dem Umfang der Home Range. Übereinstimmend stellten Jepsen et al. (2001) ebenfalls keinen Zusammenhang zwischen Totallänge des Hechtes und der Größe der Home Range fest. Die im Döllnsee und bei Jepsen et al. (2001) auftretenden individuellen Unterschiede in der Home Range Ausdehnung können demnach nicht durch die Theorie der intraspezifischen Prädation erklärt werden und stellen eher ein Indiz für distinkte Verhaltensstrategien dar. Für spätere Teile der Diskussion über den Aufenthalt des Hechtes soll die Möglichkeit, dass individuelle Variationen sich im Kleinen Döllnsee in distinkten Verhaltensstrategien äusserten, beibehalten und genauer spezifiziert diskutiert werden.

4.3 Saisonale und diurnale Unterschiede im Aufenthalt des Hechtes

Der Aufenthalt der Hechte im Kleinen Döllnsee soll in diesem Kapitel durch die Distanz zu emersen Makrophyten [DTE (m)] und der Habitatwahl sowohl saisonal als auch diurnal spezifiziert werden. Bei der saisonalen Betrachtung zeigt sich die Habitatwahl des Hechtes durch äussere Faktoren, wie zum Beispiel die in der gemäßigten Klimazone im Jahresverlauf schwankende Vegetationsbedeckung, Wasserdurchmischung, Sauerstoffverfügbarkeit und Sichttiefe, aber auch durch die saisonalen Veränderungen der Habitatpräferenzen der Beutefische, beeinflusst. Der gesamte Lebenszyklus des Hechtes ist von der lokalen und temporalen Verfügbarkeit von Vegetation als Laich-, Brutaufwuchs- und Unterstandshabitat abhängig und das Ausmaß einer Population hängt mit dem Aufkommen von Vegetation zusammen (Grimm, 1981a, 1981b; Grimm & Klinge, 1996). In Übereinstimmung waren es im Kleinen Döllnsee in allen Jahreszeiten ausschließlich Makrophyten, die von den Hechten positiv selektiert wurden. Im Frühjahr, Herbst und Winter präferierten die Hechte emerse Makrophyten und im Sommer submerse Makrophyten. Das Pelagial wurde ganzjährig gemieden. Übereinstimmend beobachteten Diana et al. (1977) und Cook & Bergersen (1988) ebenfalls im Sommer die positive Selektion von submersen Makrophyten. Die submersen Makrophytenfelder im Kleinen Döllnsee befanden sich zumeist in relativ großer Entfernung zum Ufer und so zeigte die saisonale Betrachtung der Distanz zu emersen Makrophyten die

signifikant größte Entfernung im Sommer. Eklöv (1997) und Rosell & MacOscar (2002) beobachteten ebenfalls, dass der Hecht sich im Sommer am weitesten vom Ufer entfernt aufhält. Gleiches beobachteten Miller & Menzel (1986) im frühen Sommer beim Gattungsverwandten Muskie. Die im Kleinen Döllnsee vorgefundene Habitatwahlverschiebung von emersen Makrophyten im Frühjahr zu submersen im Sommer und erneut emersen im Herbst wurde bereits übereinstimmend beobachtet von Headrick & Carline (1993) und Grimm & Klinge (1996). Betrachtet man sich die Beutefischfänge im Kleinen Döllnsee, so zeigt sich keine Präferenz der Beutefische für ein bestimmtes Habitat. Es bestand kein Unterschied zwischen Litoral- und Pelagialfängen von allen Beutefischen und differenziert betrachtet von Plötzen und Flussbarschen. Lediglich die Rotfeder zeigte eine Präferenz für das Pelagial. Die gleichmäßige Verteilung der Beutefische, die eine Tendenz zu vermehrten Pelagialaufenthalten aufwies, bewirkte keine Verteilung der Hechte auf Pelagial und Litoral. Dieses Ergebniss unterstreicht die vor allem im klaren Wasser auftretende Wichtigkeit von strukturierten Habitaten für den Hecht, im Falle des Kleinen Döllnsees von Makrophyten, die er als Unterstand zum erfolgreichen Beutefang benötigt (vgl. Diskussion 4.2).

Warum die Hechte im Kleinen Döllnsee bei sommerlicher Verfügbarkeit der submersen Krautfelder diese gegenüber den emersen Makrophyten bevorzugten, könnte in dem Unterschied der mechanischen Barriere der Makrophyten begründet sein. Casselman & Lewis (1996) fassten aus gesammelter Literatur zusammen, dass der Jagderfolg und damit auch die Habitatpräferenz von der Dichte der Makrophyten abhängen. Sie berichteten von optimalem Jagderfolg und Habitatpräferenz bei mittleren Dichten, wohingegen eine hohe Habitatsdichte, wie zum Beispiel ein dichter Schilfbestand, eine Abnahme des Erfolgs bewirken kann. Diese Beobachtung deckt sich gut mit der Habitatwahl der Hechte im Kleinen Döllnsee im Sommer, da die Krautfelder gegenüber den submersen Makrophyten mit geringerem Deckungsgrad und dem Schilf, dessen Bestände im Kleinen Döllnsee sehr dicht sind, bevorzugt wurden. Ebenfalls Einschränkung des Jagderfolgs durch große mechanische Barriere beobachteten Gotceitas & Colgan (1989) bei Schwarzbarschen [*Micropterus salmoides* (Lacepède)]. Die Präferenz der Hechte im Kleinen Döllnsee im Sommer zu dichten Krautfeldern gegenüber submerser Makrophyten mit geringerem Deckungsgrad und emersen Makrophyten kann somit durch verbesserte Jagdbedingungen erklärt werden. Ob ein vermehrtes Beutefischaufkommen in oder an den submersen Makrophytenfeldern gegenüber im oder am Rand des Schilfgürtels verantwortlich war, konnte im Kleinen Döllnsee nicht belegt werden, da keine Beutefischaufnahme an den submersen Makrophytenfeldern vorgenommen wurde.

Die Hechte im Kleinen Döllnsee zeigten im Winter trotz Vereisung des Sees ab Ende Dezember 2005 eine Präferenz zu emersen Makrophyten. Diese Präferenz widerspricht jedoch den Beobachtungen von Diana et al. (1977), Cook & Bergersen (1988), Rogers (1998) und Jepsen et al. (2001), die übereinstimmend berichteten, dass der Hecht sich im Winter am entferntesten vom Ufer aufhält. Jepsen et al. (2001) beobachteten, dass der Hecht im Winter das Litoral meidet und Rogers (1998) beobachtete, dass sich der Hecht in der Seemitte konzentriert. Die widersprüchlichen Ergebnisse der Habitatwahl im Winter stehen nicht im Zusammenhang mit dem Kleinen Döllnsee (25 ha) vergleichsweise unterschiedlichen Seegrößen. Diana et al. (1977) und Cook & Bergersen (1988) untersuchten große Seen (5700 und 1362 ha), wohingegen Rogers (1998) (26,7 und 29,1 ha) und Jepsen et al. (2001) (22 und 58 ha) relativ kleine Seen untersuchten. Deshalb scheinen die unterschiedlichen Ergebnisse eher von Unterschieden in der Beuteverfügbarkeit und der Uferstruktur bzw. von der Verfügbarkeit der bevorzugten Habitate unter Eis herzurühren. In den Studien von Diana et al. (1977) und Cook & Bergersen (1988) führte Eisbedeckung zum Verlust der Erreichbarkeit der emersen Makrophyten. Im Gegensatz dazu wuchs das Schilf im Kleinen Döllnsee bis in eine Wassertiefe von 2 m und war daher auch im Winter bei einer bis zu 40 cm dicken Eisbedeckung für die Beutefische und Hechte erreichbar. Die Beutebefischungen im Kleinen Döllnsee zeigten, dass die Plötze am zahlreichsten gefangen wurde. Die Plötze gilt als präferierter Beutefisch des Hechtes (Bregazzi & Kennedy, 1980; Jacobsen & Perrow, 1998; Haertel et al., 2002), welcher sowohl in den tiefsten Wasserschichten von Seen (Garcia-Berthou, 1999), als auch im Schilf und Wurzelsystemen von Bäumen des Gewässerufers (Jepsen & Berg, 2002) überwintert. Allerdings konnte im Kleinen Döllnsee die Abundanz der Beutefische unter Eis, die Vereisung machte einen beträchtlichen Teil des Zeitraums der Winterortungen 2005/2006 aus, nicht bestimmt werden, so dass über das Überwinterungshabitat der Plötze im Kleinen Döllnsee nichts bekannt ist. Somit bleibt unklar ob die Habitatpräferenz, oder das Beutefischaufkommen für die positive Selektion des Schilfs im Winter im Kleinen Döllnsee verantwortlich war. Übereinstimmend mit vorliegender Studie beobachteten Headrick & Carline (1993), dass sich Hechte mit der Reduktion der Wassertemperatur in flache Litoralbereiche zurückzogen, und Grimm & Klinge (1996) berichteten von überschwemmter und emerser Vegetation als Überwinterungshabitat des Hechtes. Neben der Präferenz der Hechte zu emersen Makrophyten zeigten die Selektionsquotienten für das Pelagial die höchsten Werte im Jahresverlauf im Winter. Nichtsdestotrotz wurde das Pelagial bezogen auf die Population der besenderten Hechte gemieden, wofür individuelle Unterschiede in der Habitatwahl verantwortlich sein können.

Übereinstimmend zeigten auch die Standardfehler der saisonalen Distanz der Hechte zu emersen Makrophyten hohe Werte, wofür neben individuellen Unterschieden auch diurnale Unterschiede in der DTE und der Habitatwahl einen Grund darstellen können.

Die diurnale Analyse der Distanz zu emersen Makrophyten der Hechte im Kleinen Döllnsee zeigte ganzjährig einen Trend zu höchsten Werten in der Nacht und niedrigsten am Tage. In der Abenddämmerung zeigte sich ein Ansteigen im Vergleich zu den Tageswerten, und in der Morgendämmerung eine Abnahme von den Nachtwerten. Dieses Ergebnis indiziert diurnale, horizontale Habitatwechsel der Hechte aus dem Litoral am Tag, ein Herausziehen vor oder in der Abenddämmerung in weiter zum Ufer entfernte Bereiche in der Nacht, und ein Zurückkehren in das Litoral vor oder in der Morgendämmerung. Dieser diurnale, horizontale Habitatwechsel stimmt mit den Beobachtungen von Cook & Bergersen (1988) überein, die die größte Distanz der Hechte zum Ufer in der Nacht und die geringste am Tag nachwiesen. Auch Skov et al. (2002) und Jacobsen & Perrow (1998) zeigten im klaren Wasser den Wechsel der Hechte von stark strukturierten Habitaten am Tag in das Pelagial in der Nacht. Die Population der besenderten Hechte des Kleinen Döllnsees präferierte das Pelagial jedoch in keiner Jahreszeit, und die durchschnittlichen DTE-Werte stiegen lediglich vom Tag zur Nacht um 4 m an. Dies indiziert einen diurnalen Wechsel in die Übergangszone von Litoral und Pelagial und spricht weniger für einen substantiellen Wechsel der Hechte in das Pelagial während der Nacht. Eine andere Möglichkeit für den nur geringen durchschnittlichen DTE-Anstieg stellt das Vorhandensein von individuellen Unterschieden in der diurnalen, horizontalen Migration dar, da wie bei der saisonalen Betrachtung hohe Standardfehler der diurnalen DTE-Werte vorherrschten. Ein Grund warum Hechte in der Nacht weiter vom Ufer entfernt sind als am Tag ist die lokale Anpassung an diurnale Migrationen von Beutfischen. Diurnale, horizontale Migrationen zwischen Litoral und Pelagial wurde von Plötzen, die eine präferierte Beute für Hechte darstellen (Bregazzi & Kennedy, 1980; Jacobsen & Perrow, 1998; Haertel et al., 2002) und die häufigsten potentiellen Beutfische im Kleinen Döllnsee waren, bereits zahlreich beobachtet (Bohl, 1980; Jacobsen & Perrow, 1998; Haertel et al. 2002; Jacobsen et al. 2004). Die Einheitsfänge der Plötzen im Kleinen Döllnsee indizierten jedoch keine diurnalen, horizontalen Habitatwechsel. Verantwortlich für das Fehlen dieser Habitatwechsel könnte das Aufkommen von Welsen im Kleinen Döllnsee sein. Dieser Räuber ist vor allem nachts aktiv (Boujard, 1995) und bevorzugt Rotaugen als Beute (Wysujack & Mehner, 2005). In einem dem Kleinen Döllnsee nahe gelegenen See, dem Großen Vätersee, wurde nachgewiesen, dass Rotaugen diurnale Habitatwechsel zwischen Litoral und Pelagial ausließen, sobald der See mit einem nachtaktiven Räuber, dem Zander, besetzt wurde

(Schulze et al., 2006). Ähnlich könnte der Wels im Kleinen Döllnsee auf die Rotaugenmigrationen eingewirkt und zum Fehlen von klaren diurnalen Habitatwechseln geführt haben. Abschließend bleibt hinzuzufügen, dass Jacobsen & Perrow (1998) zwar einen diurnalen Habitatwechsel von Plötzen auch parallel von Hechten beobachteten, jedoch genauso wie im Kleinen Döllnsee keine Präferenz der Population der beobachteten Hechte zum Pelagial in der Nacht verzeichneten. Neben der Anpassung an diurnale, horizontale Migrationen der Beutefische sind auch die veränderten Lichtverhältnisse der Tageszeiten für die Effektivität des Jagens in den unterschiedlichen Habitaten verantwortlich. Dies soll im folgenden Kapitel (4.4) genauer erläutert werden, in dem die bereits spekulierten individuellen Unterschiede in der Distanz zu emersen Makrophyten und der Habitatwahl spezifiziert werden, und eine Erklärung für die Indizien der individuellen Variabilität darstellen.

4.4 Distinkte Verhaltensstrategien

Die ökologische und evolutionäre Bedeutung von intraspezifischer Variabilität im Verhalten bekam seitens der Wissenschaft in den letzten Jahren zunehmendes Interesse (Magurran, 1993). Davor wurden individuelle Unterschiede weitestgehend ignoriert und als „ökologisches Rauschen“ abgetan (Ringler, 1983). Individuen zeigen in vielen Populationen wesentliche Unterschiede in den Verhaltenscharakteristika (z.B. Aktivität, Aggressivität und Habitatwahl), die sich zum Beispiel bei Räubern in Unterschieden in der zeitlichen und räumlichen Adaption auf Beutefische manifestieren können (Ringler, 1983). Hinsichtlich des Verhaltens des Hechtes ist diesbezüglich wenig bekannt, bis auf die häufig geäußerte Feststellung deskriptiver Telemetrie-Studien, dass „erhebliche individuelle Unterschiede“ im Verhalten zwischen den Hechten auftreten (Cook & Bergersen, 1988; Rogers, 1998; Jepsen et al., 2001; Masters et al., 2005; Vehanen et al., 2006). So vermuteten Vehanen et al. (2006), dass bei Hechten zwei Verhaltensstrategien existieren: 1. großräumlich bewegende Hechte und 2. sesshafte, sporadisch aktive Hechte. Jepsen et al. (2001) und Masters et al. (2005) fanden ähnlich zu separierende Verhaltensmuster, berichteten jedoch von einem dritten Verhaltenstyp, der einen Bewegungsradius dazwischen aufweist. Doch wurden die Vermutungen über die Verhaltensunterschiede in keiner der drei Studien quantitativ bestätigt.

In vorliegender Studie wurden analog zu Jepsen et al. (2001) und Masters et al. (2005) drei Habitatwahltypen identifiziert, die bei vergleichbarer Totallänge substantielle Unterschiede in der Habitatwahl und signifikant unterschiedliche Aktivitätsmuster und Home Range Größen aufwiesen. Im Kleinen Döllnsee wurde unterschieden zwischen

Habitatgeneralisten (Typ 1) Krautspezialisten (Typ 2) und Schilfspezialisten (Typ 3). Vehanen et al. (2006) beobachteten in einem Fluss ebenfalls distinkte Habitatwahltypen, d.h. Gruppen von Tieren, die sich durch ähnliche Habitatwahl auszeichneten. Vehanen et al. (2006) fanden manche Hechte immer in Habitaten ohne Makrophyten über relativ tiefen Wasserschichten, während andere Hechte sich nur in flachen Bereichen mit dichtem Pflanzenbewuchs aufhielten. Wie auch im Kleinen Döllnsee war die Assoziation der Hechte mit Makrophyten die Grundlage für eine individuelle Gruppierung. In einer Talsperre beobachteten Jepsen et al. (2001) drei verschiedene Verhaltenstypen: 1. Hechte, die sich durch Aufenthalt in großen Bereichen mit häufigem Habitatwechsel auszeichneten, 2. Sesshafte Hechte und 3. Hechte, die zwischen zwei oder drei favorisierten Bereichen wechselten. Die Ergebnisse von Jepsen et al. (2001) zeigen Vergleichbarkeit mit den Ergebnissen vom Kleinen Döllnsee, allerdings wurde in vorliegender Studie ein quantitativer Beleg für distinkte Habitatwahltypen vorgelegt, der in Jepsen et al. (2001) nicht zu finden ist. Im Kleinen Döllnsee können die identifizierten Schilfspezialisten (Typ 2) als sesshaft bezeichnet werden (Abb. 17), die Krautspezialisten (Typ 3) als Individuen, die zwischen einer geringen Zahl favorisierter Habitate wechseln (Abb. 18) und die Habitatgeneralisten (Typ 1) als Individuen, die sich durch große Aufenthaltsbereiche mit häufigem Habitatwechseln (Abb. 16) auszeichnen (vgl. Individuelle Ortungspunkte 9.2 im Anhang).

Eng verbunden mit den Unterschieden der Habitatwahl der drei Habitatwahltypen waren Unterschiede in deren Schwimmaktivität. Die Schilfspezialisten (Typ 3) waren im Sommer nahezu inaktiv, die Krautspezialisten (Typ 2) zeigten mehr und die Habitatgeneralisten (Typ 1) am meisten Bewegung. Miller & Menzel (1986) berichteten über individuelle Variabilität von Muskies im Sommer. Die Autoren fanden einen tendenziellen Zusammenhang zwischen Aktivität und Habitatwahl, nach dem Muskies, die sich vermehrt über offenem Wasser aufhielten, größere Schwimmstrecken zurücklegten. Gleiches galt für den Typ 1 (Habitatgeneralisten) des Kleinen Döllnsees, die sich durch vermehrten Freiwasseraufenthalt und der deutlich höchsten Aktivität auszeichneten. Grund für die geringeren Schwimmaktivitäten der streng an Makrophyten gebundenen zwei Habitatwahltypen (Typ 2 und 3) könnte in der Jagdstrategie liegen. Das nahezu bewegungslose Verhalten von Hechten in strukturierten Habitaten wurde in einer Vielzahl von Studien nachgewiesen (Savino & Stein, 1989a, 1989b; Eklöv & Diehl, 1994; Bean & Winfield, 1995; Skov et al., 2002). Skov et al. (2002) und Bean & Winfield (1995) zeigten, dass der Aufenthalt in strukturierten Habitaten von Hechten im klaren Wasser durch die Anwesenheit von Beutefischen zunimmt. Diese Beobachtung und das Wissen um die kurze

Distanz einer erfolgreichen Beuteattacke, die selten länger als die Hälfte der Körperlänge beträgt (Webb & Skadsen, 1980; Raat, 1988), unterstreichen die Theorie des in Deckung lauerten Räubers Hecht und trifft im Kleinen Döllnsee vor allem auf Typ 2 und 3 zu.

Die Unterschiede der Aktivität der drei auf Basis der Sommerdaten unterschiedenen Habitatwahltypen (Typ 1, 2 und 3) manifestierten sich über die gesamte Ortungsperiode und bekräftigten somit die Validität der Differenzierung. Die Betrachtung der saisonalen Habitatwahl der Cluster zeigte, dass die verschiedenen Habitatpräferenzen - wenn auch weniger stark ausgeprägt - in allen Jahreszeiten existierten. Übereinstimmend zeigten Jepsen et al. (2001), dass sich individuelle Unterschiede in der Habitatwahl von Hechten über das ganze Jahr manifestieren. Eine Veränderung vom Sommer- zum Winterverhalten fanden Miller & Menzel (1986), die individuelle Unterschiede von Muskies nur im Sommer beobachteten und von einem Habitatwechsel aller Individuen im Spätherbst zu Winterhabitaten berichteten. Interessanterweise wurden im Kleinen Döllnsee Bereiche, in denen im Sommer submerse Makrophyten auftraten, auch im Herbst und Winter in der Nacht von den Krautspezialisten (Typ 3) positiv selektiert. Dies spricht für eine gewisse Ortstreue (Site-Fidelity) und dafür, dass Bereiche mit absterbendem Kraut oder niederlegendem mehrjährigen Hornblatt in der Nacht für die Krautspezialisten immer noch günstigere Habitate darstellten, als das Schilf im Litoral. Möglicherweise reduziert diese Habitatwahl die intraspezifische Konkurrenz um Nahrung und erhöht somit die Fitness der gesamten Population. Die Habitatgeneralisten (Typ 1) des Kleinen Döllnsees, zeigten ihre nocturnale Migration in das Pelagial im gesamten Jahresverlauf, die signifikant positive Selektion blieb jedoch aus, wofür unter anderem individuelle Unterschiede im Winterverhalten verantwortlich sein können. Die Präferenz zu submersen Makrophyten am Tag im Sommer existierte in anderen Jahreszeiten nicht mehr, stattdessen stieg die Präferenz zu emersen Makrophyten an. Offensichtlich bevorzugten sie am Tag über die gesamte Ortungsperiode strukturreiche Habitate. Die Schilfspezialisten (Typ 2) zeigten ihre positive Selektion der emersen Makrophyten über den gesamten Studienzeitraum. Die ständige Verfügbarkeit des Schilfs im Jahresverlauf erlaubte dem Typ 2 eine in beiden Tageszeiten ganzjährig durchgängige Selektion.

Die drei Habitatwahltypen (Typ 1, 2 und 3) im Kleinen Döllnsee zeigten unterschiedliche diurnale Aktivitätsmuster im Sommer. Die Schilfspezialisten (Typ 2) waren nahezu inaktiv und zeigten sich unbeeinflusst vom Tagesverlauf. Die Habitatgeneralisten (Typ 1) waren vorrangig in der Abenddämmerung aktiv, und die Krautspezialisten (Typ 3) zeigten Aktivitätsspitzen am Tage. Diurnale Unterschiede in der Aktivität von Individuen

fanden Miller & Menzel (1986) beim Muskie. Sie beobachteten beträchtliche Unterschiede in der tageszeitlichen Aktivität im Sommer und teilten die Muskies in morgen-aktiv, abend-aktiv, oder dämmerungs-aktiv ein. Vehanen et al. (2006) spekulierten, dass individuelle Unterschiede in der Habitatwahl und der damit verbundenen Aktivität auf verschiedene Strategien der Nahrungssuche zurückzuführen sein können. Die Nahrungssuche des Hechtes ist nach Lucas et al. (1991), die die Aktivität im Freiland mit Hilfe der Herzschlag-Telemetrie untersuchten, verbunden mit einer Zunahme an Aktivität verbunden. Die Unterschiede im Kleinen Döllnsee, die die verschiedenen Habitatwahltypen (Typ 1, 2 und 3) in der diurnalen Aktivität zeigten, könnten somit durch unterschiedliche Jagdstrategien erklärt werden. Es bleibt jedoch unklar, ob Unterschiede in der intrinsischen Aktivität der Hechte der Habitatwahltypen (1, 2 und 3) zur verschiedenen Habitatwahl führten, oder umgekehrt die Habitatwahl die beobachteten Unterschiede in der Aktivität bestimmten.

Die Habitatgeneralisten (Typ 1) zeigten im Sommer und über die gesamte Ortungsperiode (Mai 2005 bis Februar 2006) die höchste Aktivität in der Abenddämmerung, die zusammen mit einem Wechsel von strukturierten Habitaten am Tag in das Pelagial bei Nacht auftrat. Die erhöhte Aktivität in der Dämmerung ist ein bekanntes Phänomen bei vielen Räubern und ist in effektiverem Beutefang im Freiwasser begründet (Helfman, 1993). Harper & Blake (1991) beobachteten erfolgreiche Attacken beim Hecht bei einem Abstand zwischen Räuber und Beute von nur bis zu 44 cm. Webb & Skadsen (1980) berichteten von erfolgreichen Attacken bei Entfernungen von weniger als der Hälfte der Totallänge des Hechtes. Diesen Studien zufolge muss sich der Hecht zum erfolgreichen Jagen in unmittelbarer Nähe zu seiner Beute befinden. Bei stärkeren Lichtintensitäten können Beutefische den Raubfisch durch starken Kontrast zum Licht von größerer Entfernung wahrnehmen und sich der Prädation effektiver entziehen (Pitcher & Turner, 1986). Die Situation ändert sich im Dämmerungslicht, bei dem der Hecht die Beutefische noch gut lokalisieren und sich etwa drei Mal kürzer der Beute nähern kann, bevor er von ihr wahrgenommen wird (Pitcher & Turner, 1986). Dobler (1977) zeigte, dass Hechte bei Tageslicht im Freiwasser nahezu keinen Erfolg beim Beutefang zeigten. Folglich besteht ein ökologischer Vorteil für den im Freiwasser jagenden Hecht höchste Aktivität in den Dämmerungsphasen zu zeigen. Das Verhalten der Habitatgeneralisten (Typ 1) könnte somit durch eine dem Freiwasser angepasste Jagdstrategie bedingt sein, und der Typ 1 würde somit dem klassischen Bild des Lauerräubers widersprechen. Auf dem Populationsniveau führt eine solche Verhaltensstrategie dazu, dass durch die Nutzung vorhandener Ressourcen im Freiwasser die intraspezifische Konkurrenz im Litoral verringert wird.

Im Kleinen Döllnsee zeigten die Krautspezialisten im Sommer die höchste Aktivität am Tag. In Bezug auf strukturierte Habitate zeigte Helfman (1981) den Vorteil des Beutefangs aus dem Schatten von z.B. (überhängenden) Makrophyten heraus auf. Die ungleichen Lichtverhältnisse für Räuber und Beute sind vor allem bei hohen Lichtintensitäten existent (vornehmlich am Tag), wobei der beschattete Räuber die Beute ansprechen kann, ohne selbst notwendigerweise wahrgenommen zu werden. Angenommen, die Krautspezialisten würden unter überhängendem Kraut oder direkt darin stehen, was jedoch in vorliegender Studie nicht verifiziert werden konnte, so bestünden verbesserte Jagdbedingungen am Tag (sensu Helfman, 1981). Da der Hecht am aktivsten bei der Jagd ist (Lucas et al., 1991), wäre demnach die höchste Aktivität der Krautspezialisten (Typ 2) am Tag durch die Jagdaktivität erklärbar. Offensichtlich schwammen die Krautspezialisten demnach tagsüber größere Strecken in oder über submersen Makrophyten, um Beutefischansammlungen zu lokalisieren, die sie dann aus der Deckung der submersen Makrophyten heraus angreifen konnten. Übereinstimmend mit der Theorie des aus dem Schatten jagenden Hechtes im Sommer konnte die höchste Aktivität am Tag über die gesamte Ortungsperiode nicht festgestellt werden. Es zeigte sich, dass die Krautspezialisten nur in der Wachstumsperiode tagsüber am aktivsten waren. Saisonal betrachtet waren die Krautspezialisten genauso wie die Habitatgeneralisten abenddämmerungsaktiv und passten somit ihren tageszeitlichen Rhythmus an das im Freiwasser optimierte Jagen in der Dämmerung an, da die Wassersäule an den von ihnen saisonal präferierten Standorten, an denen im Sommer Kraut wuchs, nicht mehr durch submerse Makrophyten strukturiert war.

Ähnliches Verhalten wie von den Krautspezialisten (Typ 2) im Sommer müsste durch die Licht/Schatten-Verhältnisse von dem Übergang offenes Wasser/Schilf, und den damit vergleichbaren Jagdbedingungen, demnach auch von den Schilfspezialisten (Typ 1) im Sommer und saisonal zu erwarten sein. Es konnte jedoch keine Aktivitätsspitze tagsüber festgestellt werden. Obwohl keine Untersuchungen bezüglich der mechanischen Barriere der submersen und emersen Makrophyten im Kleinen Döllnsee durchgeführt wurden, könnte der energetisch unterschiedliche Aufwand der Schwimmbewegung im oder über Kraut gegenüber von im Schilf verantwortlich für die Aktivitätsunterschiede des Typs 2 und 3 verantwortlich sein. Bean & Winfield (1995) beobachteten regungsloses Verhalten des Hechtes in Schilfhabitaten im Aquarium. Sie zeigten, dass bei großen Halmdichten die mechanische Barriere so groß war, dass die Hechte das Freiwasser dem Schilfhabitats vorzogen. Energetisch gesehen könnte es demnach ein Vorteil sein in emersen Makrophyten regunglos zu stehen und

eventuell lange Zeit auf vorbeischwimmende Beute zu warten, als durch das Schilf zu schwimmen, um Ansammlungen von Beutefischen zu suchen.

Die Habitatwahltypen (1, 2 und 3) im Kleinen Döllnsee unterschieden sich signifikant in der Größe ihrer individuellen Aufenthaltsbereiche. Die Habitatgeneralisten (Typ 1) zeigten größere Ausdehnung in ihren Aufenthaltsbereichen als die Schilf- und Krautspezialisten (Typ 2 und 3). Folglich waren Hechte, die auf strukturierte Habitate gebunden waren limitierter in ihrem Bewegungsraum, ein Zusammenhang den auch Jepsen et al. (2001) beobachteten.

Es zeigte sich zwischen den Habitatwahltypen kein Unterschied der Totallängen der besenderten Hechte. Übereinstimmend fanden Cook & Bergersen (1988) und Vehanen et al. (2006) keinen Zusammenhang zwischen Totallänge und der gruppierten Habitatwahl. Im Gegensatz dazu sind nach der Theorie der ontogenetischen Nische von Werner & Gilliam (1984) Unterschiede in der Körpergröße der wesentliche Faktor warum (Fisch-) Arten die direkte Überlappung in der Ressourcennutzung vermeiden. Eklöv (1997) zeigte, dass es einen Zusammenhang zwischen Totallänge der Hechte der bevorzugten Habitatdichte gibt, wobei kleinere Hechte dichtere Habitate bevorzugten. In der vorliegenden Studie wurde kein Unterschied zwischen den Dichten von Schilf und Kraut bestimmt, doch bestand kein Unterschied der Totallänge der Hechte zwischen allen Habitatwahltypen (1, 2 und 3), womit der vermehrte Aufenthalt im Pelagial der Habitatgeneralisten (Typ 1) nicht mit deren Totallänge zu erklären war. Die unterschiedlichen Ergebnisse von Eklöv (1997) und der vorliegenden Studie sind wahrscheinlich durch den unterschiedlichen Wertebereich der Totallängen entstanden, da in der Studie von Eklöv (1997) im Vergleich zu vorliegender Studie (45 bis 73,8 cm) deutlich kleinere Hechte mit Längen von 20 bis 55 cm untersucht wurden.

Zusammenfassend scheint der Schluss nahe, dass die Unterschiede in Habitatwahl, Aufenthaltsbereich und Aktivität der Habitatwahltypen (1, 2 und 3) im Kleinen Döllnsee durch unterschiedliche Jagdstrategien erklärt werden können. Da die Totallänge keinen Einfluss auf den Habitatwahltyp (1, 2 und 3) hatte, und für alle besenderten Individuen auch nahezu keine Gefahr durch einen kannibalistischen Angriff existierte (siehe Einleitung der Diskussion), kann angenommen werden, dass für alle besenderten Hechte nahezu gleiche Bedingungen für die individuelle Fitness-Optimierung bestanden. Die auf Fitnessmaximierung des Individuums beruhende Verteilung in einem bezüglich der Ressourcen heterogenen Lebensraums nennt man die Theorie der „idealen freien Verteilung“ (Fretwell & Lucas, 1969) und wurde bereits für Hechte nachgewiesen (Haugen et al., 2006; Morris, 2006). Wenn alle Individuen das selbe Habitat präferieren würden, so würde durch

diese Ansammlung das Überleben und die Reproduktion, und somit die Fitness des Hechtes zurückgehen. Deswegen maximieren Hechte ihre Fitness durch die Habitatwahl, in dem sie sich solange auf die Habitate verteilen bis kein Individuum mehr einen Fitnessvorteil besitzt (Morris, 2006). Haugen et al. (2006) zeigten, dass die Hechte Habitate nach intrinsischen Fitness Gradienten, die in ihrem Fall zwei lokal relativ getrennte Seeteile darstellten, auswählten und sich folglich so verteilten, dass der Fitnessnutzen der Habitate sich angleich, und langfristig kein Fitnessunterschied zwischen den Habitaten vorhanden war. So lässt sich aus den verschiedenen Habitatwahltypen des Kleinen Döllnsees eine Anpassung des Bestands an die Verteilung der Nahrungsressourcen und die damit verbundenen unterschiedlichen Jagdstrategien ableiten.

In der Annahme der Theorie der idealen freien Verteilung, dem damit verbundenen Fitness-Equilibrium des Systems (Morris, 2006; Haugen et al., 2006) und dem Wissen, dass nahezu keine kannibalistische Gefahr für die besenderten Hechte im Kleinen Döllnsee vorhanden war (vgl. Einleitung der Diskussion), kann angenommen werden, dass die Habitatwahltypen vergleichbaren Fitness-Zustand aufwiesen. Somit müssten sich der Nutzen und der Aufwand für den Beutefang für alle Habitatwahltypen energetisch gesehen gleichen. Dies bedeutet, dass die Habitatgeneralisten (Typ 1) die größte Masse an Beutefischen konsumiert haben, da sie den energetisch höchsten Aufwand der größten Aktivität hatten. Das Gegenteil gilt für die Schilfspezialisten, die am wenigsten schwammen und somit am wenigsten Nahrung zu sich führen mussten. Die Unterschiede der Verhaltenstypen äusserten sich demnach neben der (diurnalen) Habitatwahl und der Aktivität, welche sich ebenfalls diurnal unterschied, und der Jagdstrategie auch physiologisch, durch zum Beispiel unterschiedlichen Stoffwechsel. Ob distinkte Verhaltensstrategien im Laufe der Evolution des Hechtes entstanden und inwieweit diese genetisch verankert sind und somit vererbt werden, bleibt in zukünftigen wissenschaftlichen Studien zu klären. Außerdem bleibt die Frage offen, ob der Verhaltenstyp eine Anpassung der Aktivität des Hechtes bewirkt, oder ob intrinsische Aktivität des Hechtes verantwortlich für die Wahl des Verhaltens ist.

4.5 Determinanten der Aktivität des Hechtes

Unabhängig von distinkten Verhaltenstypen wurde in der vorliegenden Untersuchung im gesamten Studienzeitraum (Mai 2005 bis Februar 2006) ein Einfluss der Tageszeit auf die Aktivität des Hechtes gefunden. Aktivitätszustände in Fischen stellen im Allgemeinen eine direkte Antwort auf veränderte Lichtintensitäten dar, werden aber auch durch die Aktivitätszustände ihrer Räuber oder Beute beeinflusst (Helfman et al., 1997). Man

unterscheidet zwischen tag-, nacht-, und dämmerungsaktiven Fischen. Der Hecht wird als tagaktiver Fisch, der aber auch in den Dämmerungen Aktivität zeigt eingestuft (Helfman, 1993). Die vorliegende Analyse bestätigt die Dämmerungsaktivität, wobei die Hechte im Kleinen Döllnsee am aktivsten in der Abenddämmerung waren. Dieses Aktivitätsmuster zeigten die Hechte während des gesamten Beprobungszeitraums, da die Einflüsse der unabhängigen Variablen Jahreszeit und Tageszeit auf die minimal stündliche Schwimmstrecke keine signifikanten Wechselwirkungen zeigten. Übereinstimmend fanden Cook & Bergersen (1988) und Rogers (1998) höchste Aktivität in den Dämmerungen beim Hecht und Miller & Menzel (1996) beim Muskie.

Diese Aktivitätssteigerung in den Dämmerungen konnte jedoch nicht in allen Telemetrie-Studien belegt werden. Grund für die tageszeitlich einheitliche Inaktivität bei Diana (1980) waren hohe Schwellenwerte für die Anerkennung einer Bewegung als Aktivität von 5 m in 5 min. Jepsen et al. (2001) teilten die Tageszeiten in 6-h Intervalle ein, die zeitlichen Verschiebungen der Tageszeiten im saisonalen Verlauf nicht miteinbezogen. Diese Einteilung der Tageszeiten macht eine Vergleichbarkeit mit der vorliegenden Studie schwierig, da zu einer Betrachtung der Aktivität in der Dämmerung präzise Einteilungen, die sich nach den täglich ändernden Sonnenauf- und untergangszeiten richten nötig sind. Zudem sollte die Dauer der Tageszeitenintervalle die Dauer der Dämmerung nicht zu stark überschreiten, da sonst kurz auftretende Aktivitätsspitzen durch folgende Ruhephasen statistisch nicht erfasst werden können.

Der Einfluss des Wetters auf das Verhalten von Fischen wird von Anglern häufig diskutiert (Jackson & Davies, 1988; Stoner, 2004), ohne dass valide wissenschaftliche Information zur Untermauerung der Alltagsvermutungen vorlägen. Einige Telemetrie-Studien untersuchten den Einfluss von Wetterparametern auf die Aktivität von Fischen (Warden & Lorio, 1975; Markham et al., 1991; Guy et al., 1992; Schulz & Berg, 1992; Jones & Rogers, 1998), doch nur Rogers (1998) untersuchte den Hecht. Hinzu kommen grundsätzliche Erkenntnisse, dass physikalische Veränderungen des Gewässers durch das Wetter induziert oder verstärkt werden können. Beispiele sind durch Wind eingetragener Sauerstoff, veränderte Lichtintensität durch Bewölkung und Vereisung, oder verstärkte Wassertrübung durch windinduzierten Wellenschlag. Chapman & Mackay (1984b) und Cook & Bergersen (1988) beobachteten an windigen Tagen mit durch Wellenschlag auftretender Wassertrübung eine größere Entfernung des Hechtes zum Ufer als an sonnigen Tagen. Die tägliche Schwimmstrecke der Hechte im Kleinen Döllnsee als Indikator für deren Aktivität wurde signifikant von Luftdruck, Niederschlagshöhe und Windgeschwindigkeit beeinflusst. Die

Hechte zeigten steigende Aktivität bei abnehmendem Luftdruck, zunehmenden Niederschlagsmengen und zunehmender Windstärke. Übereinstimmend mit der vorliegenden Studie konnte auch Rogers (1998) keinen Einfluss von Luftdruckveränderungen auf die Aktivität von Hechten nachweisen.

Niedriger barometrischer Druck trat in der vorliegenden Studie zusammen mit Niederschlag und Wind auf. Es ist daher schwierig, die Effekte einzelner Parameter auf die Hechtaktivität zu separieren (vgl. Stoner, 2004). Es konnte in der vorliegenden Studie jedoch durch die Wertung der AIC Unterschiede und der erklärten Varianz der unabhängigen Variablen auf die minimal tägliche Schwimmstrecke gezeigt werden, dass der Luftdruck den größten Einfluss der drei Variablen auf die Aktivität besaß. Über den Mechanismus, der durch die Wetterparameter auf die Hechtaktivität wirkt, kann hier nur spekuliert werden. Möglicherweise sind die Lichtbedingungen im Gewässer, die von den Wetterparametern beeinflusst werden, ausschlaggebend. Regenwolken und Wind, der Wellen und somit Wassertrübung verursachen kann (Cook & Bergersen, 1988), verändern die Lichtbedingungen unter Wasser (Stoner, 2004). Das dämmerige Licht bei Regen sowie eine eventuell zusätzlich auftretende Wassertrübung können Sichtbedingungen für den Hecht erzeugen, die vergleichbar mit den Lichtintensitäten bei tageszeitlichen Dämmerungsphasen sind und somit die Aktivität im Zusammenhang mit verbesserten Jagdbedingungen anregen. Da Hechte im Allgemeinen während der Jagd aktiver sind (Lucas et al., 1991; Masters et al., 2005) könnten die verbesserten Jagdbedingungen im weniger intensiven Licht (z.B. Casselman, 1978; Helfman, 1993) sich in der erhöhten Aktivität widerspiegeln haben.

Interessanterweise hatte der Grad der Wolkenbedeckung des Himmels keinen Einfluss auf die Aktivität der Hechte im Kleinen Döllnsee, womit deutlich wird, dass ein bloßer Zusammenschluss der Wolkendecke von Wolken, die keinen Regen brachten, was für weniger voluminöse und dunkle Wolken spricht, keinen Einfluss hatte. Folglich waren es ausschließlich Lichtbedingungen von dunklen Regenwolken, die zusammen mit Wind und niederem Luftdruck auftraten, die die Aktivität des Hechtes forcierten. Die tatsächlichen Mechanismen der meteorologischen Parameter auf die Hechtaktivität bleiben unklar und die Spekulation über die veränderten Lichtverhältnisse stellt wahrscheinlich nur einen Teil der Wahrheit dar.

Der Mondstand hatte im Kleinen Döllnsee signifikanten Einfluss auf die Aktivität des Hechtes. Die Hechte waren bei Vollmond signifikant aktiver als bei zunehmendem und abnehmendem Mondstand. Die Lichtintensität beeinflusst die Sehfähigkeit und somit die Interaktion von Räuber und Beute (z.B. Lima & Dill, 1990; Helfman, 1993). Die spektrale

Sensibilität der Retina des Guppies (*Poecilia reticulata* Peters) ist abhängig von lunaren Phasen (Helfman et al., 1997). Die Anpassung der Lichtempfindlichkeit des Sehvermögens an die Periodizität des Mondes bringt für Räuber und Beute gleichermaßen Vorteil, da die Wahrnehmung des Gegenübers je nach Lichtverhältnissen optimiert wird. McMahon & Holanov (1995) beobachteten beste Jagderfolge für Schwarzbarsche im Dämmerlicht und hellem Mondlicht. So könnte eine mögliche Erklärung für die erhöhte Aktivität der Hechte im Kleinen Döllnsee am Vollmond die verbesserten Sichtbedingungen in der Nacht sein. Es existierten jedoch keine Wechselwirkungen zwischen den unabhängigen Variablen Tageszeit und Mondstand auf die minimal stündliche Schwimmstrecke. Die erhöhte Aktivität an Vollmondtagen war also unabhängig von der Tageszeit, und somit kann der Aktivität steigernde Effekt des Vollmondes nicht ausschließlich auf den Lichteinfluss zurückgeführt werden.

Des Weiteren zeigten die Hechte keinen Unterschied zwischen Voll- und Neumond. Die Aktivität bei Neumond war außerdem signifikant höher als bei abnehmendem Mond. Die Periodizität des Mondes fungiert in der Natur als Zeitgeber und man unterscheidet zwischen lunaren und semilunaren Zyklen (Helfman et al., 1997). Der Einfluss des Mondes auf die Aktivität des Hechtes im Kleinen Döllnsee war demnach nicht durch dessen Lichteinfluss, sondern vielmehr durch dessen Periodizität entstanden, wobei die Aktivitätsspitzen offensichtlich lunaren Zyklen unterlagen. Die Relevanz von lunaren Zyklen auf die Aktivität von Fischen ist gänzlich ungeklärt und bietet Stoff für zukünftige wissenschaftliche Studien.

Die Totallänge des Hechtes hatte im Sommer und im gesamten Untersuchungszeitraum im Kleinen Döllnsee signifikanten Einfluss auf die minimal stündlichen Schwimmstrecken. Übereinstimmend beobachteten Vehanen et al. (2006) im Sommer mehr Schwimmbewegung bei größeren Hechten in einem Fluss. Jepsen et al. (2001) konnten einen positiven Zusammenhang zwischen Aktivität und Totallänge des Hechtes in einer Talsperre feststellen, fanden diese Bedingung jedoch nicht in einem See. Ebenfalls keinen Zusammenhang zwischen Totallänge und Aktivität beobachteten Koed et al. (2006). Die Literatur ist demnach inkonsistent in Bezug auf die Frage, ob größere Hechte auch größere Schwimmstrecken zurücklegen. Wie bereits in der Einleitung der Diskussion ausgeführt wurde, kann ein Grund für die Aktivitätsreduzierung von kleineren Hechten die potentielle Gefahr durch Kannibalismus darstellen. Da aber die besenderten Hechte im Kleinen Döllnsee nahezu keine Gefahr durch intraspezifische Prädation erfuhren (vgl. Einleitung Kapitel 4), sind die energetischen Aufwendungen für die Aktivität ähnlich und nicht durch intraspezifische Prädation limitiert.

In Übereinstimmung mit obigen Überlegungen fanden sich im Kleinen Döllnsee keine Unterschiede zwischen Totallänge der Hechte und der minimal stündlichen Schwimmstrecke in individuellen Totallängeneinheiten. Für den in der vorliegenden Studie existierenden positiven Zusammenhang zwischen Totallänge und absoluter stündlicher Schwimmstrecke (m) sind folglich keine energetischen Limitationen durch intraspezifische Prädation verantwortlich, sondern sie sind Resultat des Umstandes, dass eine geschwommene individuelle Totallänge größerer Hechte zwangsläufig zu höheren Absolutwerten (m) führt. Da die Gefahr der intraspezifischen Prädation im Kleinen Döllnsee für alle besenderten Tiere vergleichsweise gering war, und keine Unterschiede in den zurückgelegten individuellen Totallängen gefunden wurden, könnten die besenderten Hechte sich unabhängig von der Körpergröße an einem dem See angepassten energetischen Optimum für den Schwimmaufwand befunden haben.

Ein weiterer Einfluss auf die Aktivität des Hechtes kann die Wassertemperatur und die Jahreszeit darstellen. Die Biologie von ektothermen Fischen ist äußerst ansprechbar für die saisonalen Schwankungen der Temperatur (Helfman et al., 1997). Die Temperatur beeinflusst bei Fischen fast alle metabolischen Prozesse (Charnov & Gillooly, 2004) und steuert somit zum Beispiel Aktivität, Nahrungsaufnahme und – verdauung (Wootton, 1994). Die im Jahr 2005 im Kleinen Döllnsee nachgewiesenen Wassertemperaturen befanden sich deutlich unter dem zur Mortalität führenden Temperaturmaximum von 29,4 °C (Casselmann, 1978). Die Sauerstoffkonzentrationen im Epilimnion stellten auch im Sommer zur Zeit der höchsten Wassertemperaturen keinen limitierenden Faktor für die Hechtaktivität dar (vgl. Casselman, 1978). Die Jahreszeiten der vorliegenden Studie wurden nach Schwellentemperaturwerten für die Schwimmaktivität von 0+ und 1+ Hechten in Laborarbeiten von Casselman (1978) eingeteilt. Bei den vorherrschenden Wassertemperaturen des Kleinen Döllnsees während der vorliegenden Untersuchung müsste nach dieser Einteilung die Aktivität der Hechte im Sommer nahe dem Maximum sein und im Winter ein Minimum erreichen. Der Einfluss der Jahreszeit und der Wassertemperatur war jedoch nur gering, wie sich durch das Ranking der linearen gemischten Modelle mit der abhängigen Variable MDPH (m) zeigte. Die Jahreszeit und Wassertemperatur hatten in dem Modell, das am besten auf die minimal stündliche Schwimmstrecke angepasst war, keine zusätzliche Erklärungsgüte. Übereinstimmend fanden Jepsen et al. (2001), Masters et al. (2002) und Diana et al. (1977) keinen Unterschied in der Schwimmaktivität des Hechtes zwischen Sommer und Winter. Die Übereinstimmung der vorliegenden Studie mit anderen Untersuchungen zeigt, dass der direkte Einfluss der

Wassertemperatur auf 0+ und 1+ Hechte im Labor von Casselman (1978), nicht auf größere Hechte im Freiland übertragbar ist.

5 Schlussfolgerung

In Übereinstimmung mit früheren Arbeiten zeigt die vorliegende Studie auf, dass Hechte saisonale und diurnale Verhaltensunterschiede aufweisen. Die Phase der höchsten Aktivität und zunehmenden Distanz zum Ufer in der Abenddämmerung ist wahrscheinlich durch das bei Dämmerlicht effektivere Jagen im Freiwasser begründet. Die vorliegenden Ergebnisse zeichnen ein Bild eines einzelgängerischen Räubers, der innerhalb des Ökosystems durch gut ausgeprägte Navigationsfähigkeiten räumlich getrennte Reviere ausprägt, die vorrangig im Litoral auftreten. Die Ausbildung eines Revieres scheint vor allem in verbesserten Jagdbedingungen und reduziertem intraspezifischen Prädationsrisiko durch die genaue Kenntnis des Reviers begründet zu sein. Die räumlichen Trennungen manifestieren sich außerdem in distinkten Verhaltensstrategien, die sich substantiell voneinander unterscheiden. Dies ist womöglich ein ökologischer Mechanismus zur Minimierung intraspezifischer Konkurrenz und trägt wahrscheinlich zur Erhöhung der Tragekapazität des Ökosystems für die Population des Hechtes bei.

In Übereinstimmung mit verfügbarer Literatur zur Verhaltensökologie des Hechtes bestätigt die vorliegende Studie die starke Abhängigkeit des Hechtes von aquatischer Vegetation. Dies lässt die Schlussfolgerung zu, dass Populationen des Hechtes durch Eutrophierung und den damit verbundenen Verlust höherer Wasserpflanzen bedroht sind. Zurückgehende Dichte von Makrophyten trägt zur Erhöhung des Kannibalismus bei und vergrößert außerdem die intraspezifische Konkurrenz um Refugien und Jagdunterstände. Aus praktischer Sicht erlaubt die vorliegende Studie die Empfehlung des Erhalts bzw. der Wiederherstellung ausgedehnter Makrophytenbestände durch Verringerung von Nährstoffeinträgen. Wenn in stark befischten Gewässern Hechte effektiv geschont werden sollen, sind Schutzgebiete so festzulegen, dass die bevorzugten Makrophytenbestände geschützt werden.

6 Danksagung

Mein ganz besonderer Dank gilt meinem Betreuer und Gutachter der Diplomarbeit Prof. Dr. Robert Arlinghaus, der die Studie ins Leben rief, plante, mitarbeitete und betreute. Seine Motivation, Willensstärke und anspruchsvolle Art waren wie ein Zug, auf den man aufspringen konnte. Vielen Dank für die wissensdurstigen Diskussionen, die Mithilfe, die Ratschläge, das Vertrauen, die gemeinsamen Veröffentlichungen und die zahl- und hilfreichen Korrekturen. Es war ein unschätzbares Glück Dich als Betreuer zu haben.

Als zweites möchte ich Prof. Dr. Johannes Steidle danken, der die Betreuung seitens der Universität Hohenheim übernahm und Gutachter der Diplomarbeit war. Vielen Dank für die sehr guten Vorlesungen und interessanten Praktika während des Studiums. Ihre sympathische Art und ihr fachliches Wissen waren eine Bereicherung.

Ganz besonders danken möchte ich Thomas Klefoth, der parallel zu meiner Diplomarbeit seine Master Thesis schrieb. Mit ihm zusammen habe ich das „Döllnseeprojekt“ durchlebt und Wohnwagen und Campingdusche geteilt. Die arbeitsintensiven 24 Stunden Ortungen sowie jegliche begleitende Datenerhebungen lassten zur Hälfte auf seinen Schultern. Seine scheinbar endlosen Energiereserven waren an dem Gelingen der vorliegenden Diplomarbeit maßgeblich beteiligt. Vielen Dank für die fachlichen Diskussionen, die gemeinsamen Veröffentlichungen und wertvollen Hilfen bei der Datenauswertung! Die Feld- und spätere Büroarbeit war ein reinstes Vergnügen mit Dir.

Unendlichen Dank an Alexander Türck, der neben Thomas Klefoth und mir ebenfalls nahezu durchgängig von Mai bis Oktober am Kleinen Döllnsee lebte. Seine geschickten technische Fähigkeiten und die anregenden Diskussionen waren unverzichtbar. Unermüdlich stellte er Netze, Reusen und half selbst bei minus 20 Grad Celsius nachts um drei Uhr noch gern bei der Telemetrie aus. Er war der Motor, der bei allen Tätigkeiten antrieb und motivierte und alles, was zu einer 10 monatigen Dauer-Feldstudie nötig war, perfekt in Schuss hielt. Deine sympathische, fleißige und aufopferungsvolle Art war ein Segen.

Unverzichtbar für die vorliegende Studie war auch Frank Fredrich, der die Besunderungen der Hechte übernahm und sich bei den zwei 96 Stunden Ortungen als unermüdlicher Arbeiter herstellte. Danke!

Dank geht auch an: Volker Huckstorf für kritische Kommentare und Verbesserungsvorschläge, unschätzbare Hilfe am PC und endlos gute Laune; Dr. Christian Wolter für Elektrofischerei, Tips und Literatur(aus)hilfe; die Taucher: Alina, Alexandra, Kay und Johnny für die Kartierung der submersen Makrophyten; Dr. Thomas Mehner für die fachkundige Benutzung des Simrad Echolotes; Dr. Michael Fritsch für die Hilfe bei der Digitalisierung der Makrophyten- und Tiefenkarte; Dieter Opitz, der eine wertvolle Hilfe für die Installation der Referenzstation war; Thomas Hintze für die sehr guten Ratschläge die Benutzung sowie Instandhaltung der Wasserparametersonden betreffend; Dr. Johannes Gladitz für statistische Beratung; Christian Kalberg und Johannes Hochschild, die die Informatik glänzend am Laufen hielten und nie müde wurden, unlösbare Probleme zu lösen; Christian Helms für seine Mithilfe bei der Fischerei und sein Verständnis für den „Rummel“ am Kleinen Döllnsee; Jörg Freyhof, Mattias Hempel, Josefin Stiller, Marcel Simon, Malte Dorow und Katharina Linkert für die Unterstützung bei der Analyse der Schuppen der Hechte; Fiona Johnston für ihre Hilfe und fantastischen Ratschläge die Statistik betreffend; Christian Lewin für wertvolle Tips für das „Storymaking“ der Diplomarbeit und zahlreiche anregende Diskussionen; Silva Uusi-Heikkilä und Katrin Daedlow für die liebevolle Unterstützung und guten Ratschläge; allgemein alle Angestellte (insbesondere der Abteilung IV) des Instituts für Gewässerökologie und Binnenfischerei (IGB) für nette Atmosphäre und Hilfsbereitschaft; Stefan Pohlmeier, Tobias Rapp und Jan Hallermann für die Freundschaft und Bereitstellung von Schlafmöglichkeit.

Dank geht auch an das Ministerium für Ländliche Entwicklung, Umwelt und Verbraucherschutz (MLUV) Brandenburg, das diese Studie tierschutzrechtlich genehmigte.

Zu guter Letzt möchte ich ganz herzlich meinen Eltern, Christine und Georg Kobler; meinen Großeltern, Hilde und Reinhold Rall; meinem Bruder Matthias, meiner Schwester Katja, Andreas Vicic (Randy Andy), Vito Martorrana (Onkel Vito), Hendrik Schuster – danke für die Praktikumsidee! -, Stefan Scharpf – danke für die Endkorrektur! - und Claudia Pelosi danken, die mich immer voll unterstützten und an mich glaubten. Ganz besonders hervorheben möchte ich meine Eltern und meine Geschwister, die es sicher nicht immer leicht mit mir hatten und ohne deren Liebe mein Studium und die abschließende Diplomarbeit nicht möglich gewesen wären. Vielen herzlichen Dank!

7 Erklärung

Hiermit erkläre ich an Eides statt,
die vorliegende Diplomarbeit selbstständig verfasst und keine anderen als die
angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt zu haben.

Berlin, den 30.03.2007

Alexander Kobler

8 Literatur

- Adams, N. S., D. W. Rondorf, S. D. Evans, J. E. Kelly, and R. W. Perry. 1998. Effects of surgically and gastrically implanted radio transmitters on swimming performance and predator avoidance of juvenile chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **55**:781-787.
- Anderson, D. J. 1982. The home range: a new nonparametric estimation technique. Ecology **63**:103-112.
- Anwand K. 1973. Gewässerverzeichnis der Seen- und Flußfischerei der Deutschen Demokratischen Republik. Institut für Binnenfischerei Berlin - Friedrichshagen, Berlin.
- Anwand, K., and C. Helms. 1995. Ökologische Untersuchungen an Hechten (*Esox lucius* L.) des Kleinen Döllnsees. Fortschr.Fisch.wiss. **12**:55-62.
- Arlinghaus, R., and T. Mehner. 2004. A management-orientated comparative analysis of urban and rural anglers living in a metropolis (Berlin, Germany). Environmental Management **33**:331-344.
- Bean, C. W., and I. J. Winfield. 1995. Habitat use and activity patterns of roach (*Rutilus rutilus* (L.)), rudd (*Scardinius erythrophthalmus* (L.)), perch (*Perca fluviatilis* L.) and pike (*Esox lucius* L.) in the laboratory: the role of predation threat and structural complexity. Ecology of Freshwater Fish **4**:37-46.
- Beaumont, W. R. C., K. H. Hodder, J. E. G. Masters, L. J. Scott, and J. S. Welton. 2005. Activity patterns in pike (*Esox lucius*), as determined by motionsensing telemetry. Pages 231-243 in M. T. Spedicato, G. Lembo, and G. Marmulla editors. Aquatic telemetry: Advances and applications. Proceedings of the fifth conference on fish telemetry held in Europe.Ustica, Italy, 9 - 13 June 2003. FAO/COISPA, Rome.
- Bennington, C. C., and W. V. Thayne. 1994. Use and misuse of mixed model analysis of variance in ecological studies. Ecology **75**:717-722.

- Berg, S., E. Jeppesen, and M. Sondergaard. 1997. Pike (*Esox lucius* L.) stocking as a biomanipulation tool. 1. effects on the fish population in Lake Lyng, Denmark. *Hydrobiologia* **342/343**:311-318.
- Bohl, E. 1980. Diel pattern of pelagic distribution and feeding in planctivorous fish. *Oecologia* **44**:368-375.
- Borgström, R. 1989. Direct estimation of gill-net selectivity for roach (*Rutilus rutilus* (L.)) in a small lake. *Fisheries Research* **7**:289-298.
- Boujard, T. 1995. Diel Rhythms of feeding activity in the european catfish, *Silurus glanis*. *Physiology & Behavior* **58**:641-645.
- Bregazzi, P. R., and C. R. Kennedy. 1980. The biology of pike, *Esox lucius* L., in a southern eutrophic lake. *Journal of Fish Biology* **17**:91-112.
- Bry, C. 1996. Role of vegetation in the life cycle of pike. Pages 45-67 in J. F. Craig editor. *Pike biology and exploitation*. Chapman & Hall, London.
- Bühl A., and P. Zöfel. 2002. SPSS 11 Einführung in die moderne Datenanalyse unter Windows., 8 edition. Pearson Studium, München.
- Burnham K. P., and D. R. Anderson. 1998. Model selection and inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New York.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2001. Kullback-Leibler information as a basis for strong inference in ecological studies. *Wildlife Research* **28**:111-119.
- Burt, W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* **24**:346-352.
- Casselman, J. M. 1974. External sex determination of northern pike, *Esox lucius* Linnaeus. *Transactions of the American Fisheries Society* **103**:343-347.
- Casselman, J. M. 1978. Effects of environmental factors on growth, survival, activity, and exploitation of northern pike. *American Fisheries Society Special Publications* **11**:114-128.

- Casselmann, J. M., and C. A. Lewis. 1996. Habitat requirements of northern pike (*Esox lucius*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **53 (Suppl.1)**:161-174.
- Chapman, C. A., and W. C. Mackay. 1984a. Direct observation of habitat utilization by northern pike. Copeia **1**:255-258.
- Chapman, C. A., and W. C. Mackay. 1984b. Versatility in habitat use by a top aquatic predator, *Esox lucius* L. Journal of Fish Biology **25**:109-115.
- Charnov, E. L., and J. F. Gillooly. 2004. Size and temperature in the evolution of fish life histories. Integrative & Comparative Biology **44**:494-497.
- Cook, M. F., and E. P. Bergersen. 1988. Movements, habitat selection, and activity periods of northern pike in Eleven Mile Reservoir, Colorado. Transactions of the American Fisheries Society **117**:495-502.
- Craig, J. F. 1996. Population dynamics, predation and role in the community. Pages 201-217 in J. F. Craig editor. Pike biology and exploitation. Chapman & Hall, London.
- Crossman, E. J. 1977. Displacement, and home range movements of muskellunge determined by ultrasonic tracking. Environmental Biology of Fishes **1**:145-158.
- Crossman, E. J. 1996. Taxonomy and Distribution. Pages 1-11 in J. F. Craig editor. Pike biology and exploitation. Chapman & Hall, London.
- Diana, J. S. 1980. Diel activity pattern and swimming speeds of northern pike (*Esox lucius*) in Lac Ste. Anne, Alberta. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **37**:1454-1458.
- Diana, J. S., W. C. Mackay, and M. Ehrman. 1977. Movements and habitat preference of northern pike (*Esox lucius*) in Lac Ste. Anne, Alberta. Transactions of the American Fisheries Society **106**:561-565.
- Dobler, E. 1977. Correlation between the feeding time of the pike (*Esox lucius*) and the dispersion of a school of *Leucaspius delineatus*. Oecologia **27**:93-96.
- Eckmann, R. 1995. Fish species richness in lakes of the northeastern lowlands in Germany. Ecology of Freshwater Fish **4**:62-69.

- Eklöv, P. 1997. Effects of habitat complexity and prey abundance on the spatial and temporal distributions of perch (*Perca fluviatilis*) and pike (*Esox lucius*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**:1520-1531.
- Eklöv, P., and S. Diehl. 1994. Piscivore efficiency and refuging prey: the importance of predator search mode. *Oecologia* **98**:344-353.
- Francis, R. I. C. C. 1990. Back calculation of fish length: a critical review. *Journal of Fish Biology* **36**:883-902.
- Fredrich, F., S. Ohmann, B. Curio, and F. Kirschbaum. 2003. Spawning migrations of the chub in the river Spree, Germany. *Journal of Fish Biology* **63**:710-723.
- Fretwell, S. D., and H. L. Lucas jr. 1969. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* **19**:16-36.
- Frith, H. R., and R. W. Blake. 1995. The mechanical power output and hydromechanical efficiency of northern pike (*Esox lucius*) fast-starts. *The Journal of Experimental Biology* **198**:1863-1873.
- Frost, W. E. 1954. The food of pike, *Esox lucius* L., in Windermere. *Journal of Animal Ecology* **23**:339-360.
- Garcia-Berthou, E. 1999. Spatial heterogeneity in roach (*Rutilus rutilus*) diet among contrasting basins within a lake. *Archiv für Hydrobiologie* **146**:239-256.
- Gotceitas, V., and P. Colgan. 1989. Predator foraging success and habitat complexity: quantitative test of the threshold hypothesis. *Oecologia* **80**:158-166.
- Grimm, M. P. 1981a. Intraspecific predation as a principal factor controlling the biomass of northern pike (*Esox lucius* L.). *Fisheries Management* **12**:77-79.
- Grimm, M. P. 1981b. The composition of northern pike (*Esox lucius* L.) populations in four shallow waters in the Netherlands, with special reference to factors influencing 0+ pike biomass. *Fisheries Management* **12**:61-76.
- Grimm, M. P., and M. Klinge. 1996. Pike and some aspects of its dependence on vegetation. Pages 125-156 in J. F. Craig editor. *Pike biology and exploitation*. Chapman & Hall, London.

- Guy, C. S., R. M. Neumann, and D. W. Willis. 1992. Movement patterns of adult black crappie, *Pomoxis nigromaculatus*, in Brant Lake, South Dakota. *Journal of Freshwater Ecology* **7**:137-147.
- Haertel, S. S., U. Baade, and R. Eckmann. 2002. No general percid dominance at mesotrophic lake conditions: insights from the quantification of predator-prey interactions. *Limnologica* **32**:1-13.
- Harper, D. G., and R. W. Blake. 1991. Prey capture and the fast-start performance of northern pike *Esox lucius*. *Journal of Experimental Biology* **155**:175-192.
- Haugen, T. O., I. J. Winfield, L. A. Vollestad, J. M. Fletcher, J. B. James, and N. C. Stenseth. 2006. The ideal free pike: 50 years of fitness-maximizing dispersal in Windermere. *Proceedings of the Royal Society B e-publishing* doi:10.1098/rspb.2006.3659.
- Headrick, M. R., and R. F. Carline. 1993. Restricted summer habitat and growth of northern pike in two southern Ohio impoundments. *Transactions of the American Fisheries Society* **122**:228-236.
- Helfman, G. S. 1981. The advantage to fishes of hovering in shade. *Copeia* **2**:392-400.
- Helfman, G. S. 1993. Fish behaviour by day, night and twilight. Pages 479-512 in T. J. Pitcher editor. *Behaviour of Teleost Fishes*. Chapman & Hall, London.
- Helfman, G. S., B. B. Collette, and D. E. Facey. 1997. Cycles of activity and behavior. Pages 384-405 in G. S. Helfman, B. B. Collette, and D. E. Facey editors. *The diversity of fishes*. Blackwell Science, Abingdon.
- Hulbert, I. A. R., and J. French. 2001. The accuracy of GPS for wildlife telemetry and habitat mapping. *Journal of Applied Ecology* **38**:869-878.
- Jackson, D. C., and W. D. Davies. 1988. Environmental factors influencing summer angler effort on the Jordan Dam Tailwater, Alabama. *North American Journal of Fisheries Management* **8**:305-309.
- Jacobsen, L., S. Berg, N. Jepsen, and C. Skov. 2004. Does roach behavior differ between shallow lakes of different environmental state? *Journal of Fish Biology* **65**:135-147.

- Jacobsen, L., and M. R. Perrow. 1998. Predation risk from piscivorous fish influencing the diel use of macrophytes by planktivorous fish in experimental ponds. *Ecology of Freshwater Fish* **7**:78-86.
- Jepsen, N., and K. Aarestrup. 1999. A comparison of the growth of radio-tagged and dye-marked pike. *Journal of Fish Biology* **55**:880-883.
- Jepsen, N., S. Beck, C. Skov, and A. Koed. 2001. Behavior of pike (*Esox lucius* L.) >50 cm in a turbid reservoir and in a clearwater lake. *Ecology of Freshwater Fish* **10**:26-34.
- Jepsen, N., and S. Berg. 2002. The use of winter refuges by roach tagged with miniature radio transmitters. *Hydrobiologia* **483**:167-173.
- Jepsen, N., A. Koed, E. B. Thorstad, and E. Baras. 2002. Surgical implantation of telemetry transmitters in fish: how much have we learned? *Hydrobiologia* **483**:239-248.
- Jones, M. S., and K. B. Rogers. 1998. Palmetto Bass movements and habitat use in a fluctuating Colorado irrigation reservoir. *North American Journal of Fisheries Management* **18**:640-648.
- Kincaid, H. L., and G. T. Calkins. 1992. Retention of visible implant tags in lake trout and atlantic salmon. *The Progressive Fish-Culturist* **54**:163-170.
- Klefoth, T. 2007. Behaviour of pike (*Esox lucius* L.) in response to angler-induced disturbance in a catch-and-release fishery in Lake Kleiner Döllnsee. Master Thesis. Humboldt-Universität zu Berlin, Faculty of Agriculture and Horticulture. Unveröffentlicht.
- Klefoth T., Kobler A., and R. Arlinghaus. The impact of catch-and-release on short term behaviour and habitat choice of northern pike (*Esox lucius* L.). Unveröffentlicht.
- Koed, A., K. Balleby, P. Mejhede, and K. Aarestrup. 2006. Annual movement of adult pike (*Esox lucius* L.) in a lowland river. *Ecology of Freshwater Fish* **15**:191-199.
- Koed, A., and E. B. Thorstad. 2001. Long-term effect of radio-tagging on the swimming performance of pikeperch. *Journal of Fish Biology* **58**:1753-1756.
- Lampert W., and U. Sommer. 1993. *Limnoökologie.*, 1 edition. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.

- Lima, S. L., and L. M. Dill. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* **68**:619-640.
- Lucas, M. C. 1992. Spawning activity of male and female pike, *Esox lucius* L., determined by acoustic tracking. *Canadian Journal of Zoology* **70**:191-196.
- Lucas, M. C., and E. Baras. 2000. Methods for studying spatial behaviour of freshwater fishes in the natural environment. *Fish and Fisheries* **1**:283-316.
- Lucas, M. C., I. G. Priede, J. D. Armstrong, A. N. Z. Gindy, and L. de Vera. 1991. Direct measurements of metabolism, activity and feeding behaviour of pike, *Esox lucius* L., in the wild, by the use of heart rate telemetry. *Journal of Fish Biology* **39**:325-345.
- Manly B. F. J., L. McDonald, and D. Thomas. 1993. Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies. Chapman & Hall, London.
- Margurran, A. E. 1993. Individual differences and alternative behaviours. Pages 441-477 in T. J. Pitcher editor. *Behaviour of Teleost Fishes*. Chapman & Hall, London.
- Markham, J. L., D. L. Johnson, and R. W. Petering. 1991. White crappie summer movements and habitat use in Delaware Reservoir, Ohio. *North American Journal of Fisheries Management* **11**:504-512.
- Masters, J. E. G., K. H. Hodder, W. R. C. Beaumont, R. E. Gozlan, A. C. Pinder, R. E. Kenward, and J. S. Welton. 2005. Spatial behaviour of pike *Esox lucius* L. in the River Frome, UK. Pages 179-190 in M. T. Spedicato, G. Lembo, and G. Marmulla editors. *Aquatic telemetry: Advances and applications. Proceedings of the fifth conference on fish telemetry held in Europe. Ustica, Italy, 9 - 13 June 2003*. FAO/COISPA, Rome.
- Masters, J. E. G., J. S. Welton, W. R. C. Beaumont, K. H. Hodder, A. C. Pinder, R. E. Gozlan, and M. Ladle. 2002. Habitat utilisation by pike *Esox lucius* L. during winter floods in a southern English chalk river. *Hydrobiologia* **483**:185-191.
- McMahon, T. E., and S. H. Holanov. 1995. Foraging success of largemouth bass at different light intensities: implications for time and depth of feeding. *Journal of Fish Biology* **46**:759-767.

- Miller, M. L., and B. W. Menzel. 1986. Movement, activity, and habitat use patterns of muskellunge in West Okoboji Lake, Iowa. *American Fisheries Society Special Publications* **15**:51-61.
- Minns, C. K. 1995. Allometry of home range size in lake and river fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **52**:1499-1508.
- Mittelbach, G. G., and L. Persson. 1998. The ontogeny of piscivory and its ecological consequences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**:1454-1465.
- Morris, D. W. 2006. Moving to the ideal free home. *Nature* **443**:645-646.
- Nilsson, P. A. 2006. Avoid your neighbours: size-determined spatial distribution patterns among northern pike individuals. *Oikos* **113**:251-258.
- Nilsson P.A., Brodersen J., Skov C., Lindegren M., and Brönmark C. Size-specific movement behaviour in pike: the importance of predation risk, energy costs and foraging. Unveröffentlicht.
- Nilsson, P. A., and C. Brönmark. 2000. Prey vulnerability to a gape-size limited predator: behavioural and morphological impacts on northern pike piscivory. *Oikos* **88**:539-546.
- Nilsson, P. A., H. Turesson, and C. Brönmark. 2006. Friends and foes in foraging: intraspecific interactions act on foraging-cycle stages. *Behaviour* **143**:733-745.
- Noda, M., K. Gushima, and S. Kakadu. 1994. Local prey search based on spatial memory and expectation in the planktivorous reef fish, *Chromis chysurus* (Pomacentridae). *Animal Behaviour* **47**:1413-1422.
- Ovidio, M., and J. C. Philippart. 2005. Longe range seasonal movements of northern pike (*Esox lucius* L.) in the barbel zone of the River Ourthe (River Meuse basin, Belgium). Pages 191-202 in M. T. Spedicato, G. Lembo, and G. Marmulla editors. *Aquatic telemetry: Advances and applications. Proceedings of the fifth conference on fish telemetry held in Europe. Ustica, Italy, 9 - 13 June 2003. FAO/COISPA, Rome.*
- Persson, L., A. Bertolo, and A. M. de Roos. 2006. Temporal stability in size distributions and growth rates of three *Esox lucius* L. populations. A result of cannibalism? *Journal of Fish Biology* **69**:461-472.

- Piepho, H. P., A. Büchse, and C. Richter. 2004. A mixed modelling approach for randomized experiments with repeated measures. *Journal of Agronomy & Crop Science* **190**:230-247.
- Pierce, R. B., C. M. Tomcko, and D. H. Schupp. 1995. Exploitation of northern pike in seven small North-Central Minnesota lakes. *North American Journal of Fisheries Management* **15**:601-609.
- Pitcher, T. J., and J. R. Turner. 1986. Danger at dawn: experimental support for the twilight hypothesis in shoaling minnows. *Journal of Fish Biology* **29 (Supplement A)**:59-70.
- Preijs, A., A. Martyniak, S. Boron, P. Hliwa, and P. Koperski. 1994. Food web manipulation in a small, eutrophic Lake Wirbel, Poland. *Hydrobiologia* **275/276**:65-70.
- Raat A. J. P. 1988. Synopsis of biological data on the northern pike *Esox lucius* Linnaeus, 1758. FAO Fisheries Synopsis No. 30 Rev. 2. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Ricker, W. E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada* **191**:1-382.
- Ringler, N. H. 1983. Variation in foraging tactics of fishes. Pages 159-171 in D. L. G. Noakes, D. G. Lindquist, G. S. Helfman, and J. A. Ward editors. *Predators and prey in fishes*. Dr W. Junk Publishers, The Hague.
- Rodgers A. R., and A. P. Carr. 1998. HRE: the home range extension for ArcView. User's manual. Ontario Ministry of Natural Resources, Thunder Bay, ON, Canada.
- Rogers, K. B. 1998. Habitat use by largemouth bass and northern pike on the Rocky Mountain Arsenal, Colorado. Dissertation. Colorado State University, Fort Collins.
- Rogers, K. B., and E. P. Bergersen. 1996. Application of geographic information systems in fisheries: habitat use by northern pike and largemouth bass. *American Fisheries Society Symposium* **16**:315-323.
- Rogers, K. B., and G. C. White. 2007. Analysis of movement and habitat use from telemetry data. in Brown, M., editor. *Analysis and interpretation of freshwater fisheries data*. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.

- Rosell, R. S., and K. C. MacOscar. 2002. Movements of pike, *Esox lucius*, in Lower Lough Erne, determined by mark-recapture between 1994 and 2000. *Fisheries Management and Ecology* **9**:189-196.
- Savino, J. F., and R. A. Stein. 1989a. Behavior of fish predators and their prey: habitat choice between open water and dense vegetation. *Environmental Biology of Fishes* **24**:287-293.
- Savino, J. F., and R. A. Stein. 1989b. Behavioural interactions between fish predators and their prey: effects of plant density. *Animal Behaviour* **37**:311-321.
- Schulz, U., and R. Berg. 1992. Movements of ultrasonically tagged brown trout (*Salmo trutta* L.) in Lake Constance. *Journal of Fish Biology* **40**:909-917.
- Schulze, T., H. Dörner, F. Hölker, and T. Mehner. 2006. Determinants of habitat use in large roach. *Journal of Fish Biology* **69**:1136-1150.
- Seaman, D. E., and R. A. Powell. 1996. An evaluation of the accuracy of kernel density estimators for home range analysis. *Ecology* **77**:2075-2085.
- Skov, C., S. Berg, L. Jacobsen, and N. Jepsen. 2002. Habitat use and foraging success of 0+ pike (*Esox lucius* L.) in experimental ponds related to prey fish, water transparency and light intensity. *Ecology of Freshwater Fish* **11**:65-73.
- Skov, C., P. A. Nilsson, L. Jacobsen, and C. Brönmark. 2007. Habitat-choice interactions between pike predators and perch prey depend on water transparency. *Journal of Fish Biology* **70**:298-302.
- Stoner, A. W. 2004. Effects of environmental variables on fish feeding ecology: implications for the performance of baited fishing gear and stock assessment. *Journal of Fish Biology* **65**:1445-1471.
- Taylor J. R. 1984. *Predation.*, 1 edition. Chapman & Hall, London.
- Thorstad, E. B., F. Okland, and B. Finstad. 2000. Effects of telemetry transmitters on swimming performance of adult atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* **57**:531-535.

- Vehanen, T., P. Hyvärinen, K. Johansson, and T. Laaksonen. 2006. Patterns of movement of adult northern pike (*Esox lucius* L.) in a regulated river. *Ecology of Freshwater Fish* **15**:154-160.
- Vollestad, L. A., J. Skurdal, and T. Qvenild. 1986. Habitat use, growth, and feeding of pike (*Esox lucius* L.) in four Norwegian lakes. *Archives of Hydrobiology* **108**:107-117.
- Warden, R. L., and W. J. Lorio. 1975. Movements of largemouth bass (*Micropterus salmoides*) in impounded waters as determined by underwater telemetry. *Transactions of the American Fisheries Society* **4**:696-702.
- Webb, P. W., and J. M. Skadsen. 1980. Strike tactics of *Esox*. *Canadian Journal of Zoology* **58**:1462-1469.
- Werner, E. E., and J. F. Gilliam. 1984. The ontogenic niche and species interactions in size structured populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* **15**:393-425.
- White G. C., and R. A. Garrott. 1990. *Analysis of wildlife radio-tracking data.*, 1 edition. Academic Press, London.
- Wootton, R. J. 1994. Energy allocation in the threespine stickleback. Pages 116-143 in M. A. Bell, and S. A. Foster editors. *The evolutionary biology of the threespine stickleback.* Science Publications, Oxford.
- Wysujack, K., and T. Mehner. 2005. Can feeding of European catfish prevent cyprinids from reaching a size refuge? *Ecology of Freshwater Fish* **14**:87-95.

9 Anhang

9.1 Saisonale Habitatwahl der Sommer-Habitatwahltypen

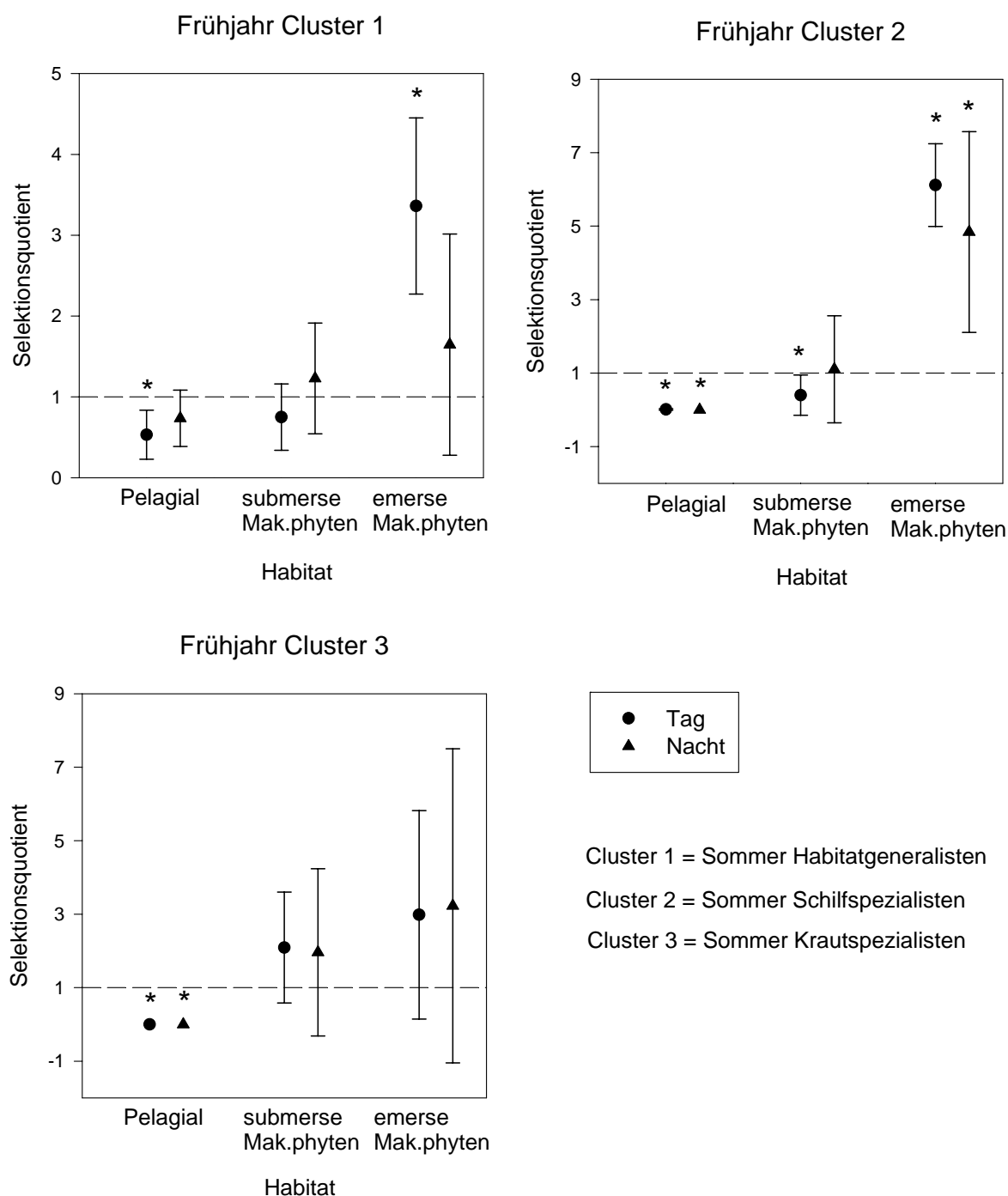


Abb. 27: Habitatwahl der verschiedenen Sommer-Habitatwahltypen (Cluster) im Kleinen Döllensee im Frühjahr (Cluster 1: N = 8, Cluster 2: N = 5 und Cluster 3: N = 3). * bezeichnet signifikante positive oder negative Selektion, Mak.phyten = Makrophyten.

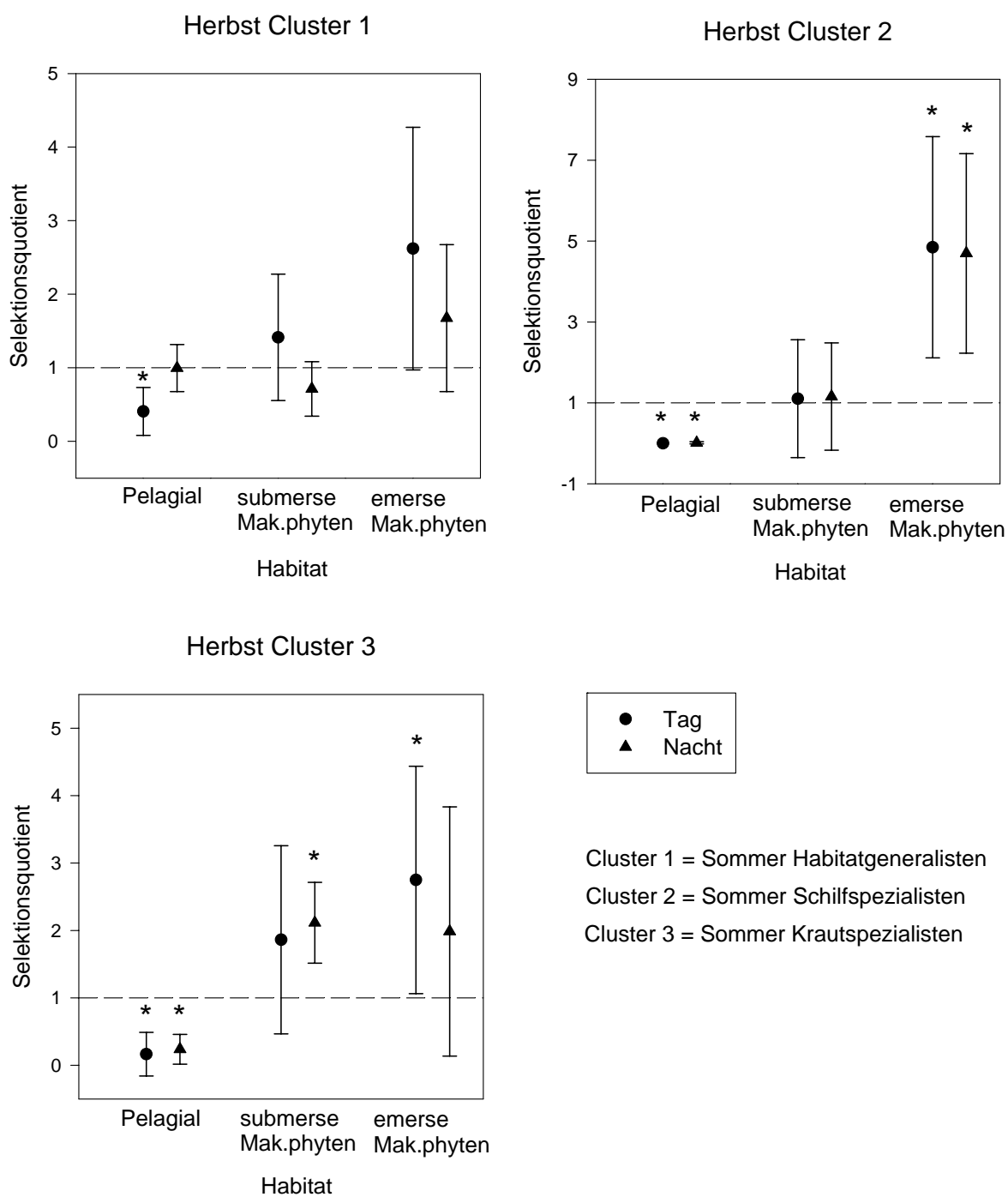


Abb. 28: Habitatwahl der verschiedenen Sommer-Habitatwahltypen (Cluster) im Kleinen Döllnsee im Herbst (Cluster 1: N = 7, Cluster 2: N = 4 und Cluster 3: N = 3). * bezeichnet signifikante positive oder negative Selektion, Mak.phyten = Makrophyten.

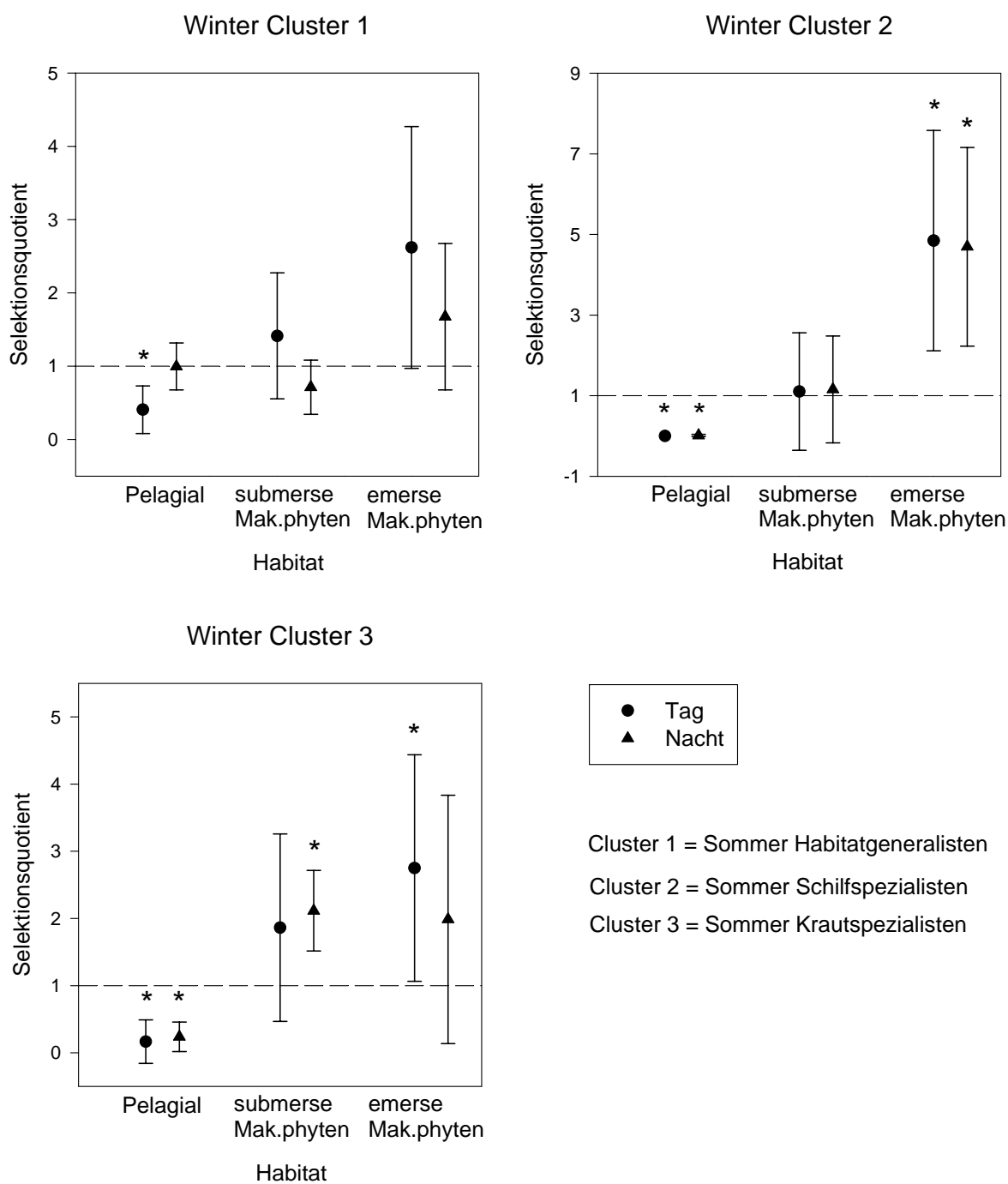


Abb. 29: Habitatwahl der verschiedenen Sommer-Habitatwahltypen (Cluster) im Kleinen Döllnsee im Winter (Cluster 1: N = 7, Cluster 2: N = 4 und Cluster 3: N = 3). * bezeichnet signifikante positive oder negative Selektion, Mak.phyten = Makrophyten.

9.2 Individuelle Ortungspunkte der Hechte

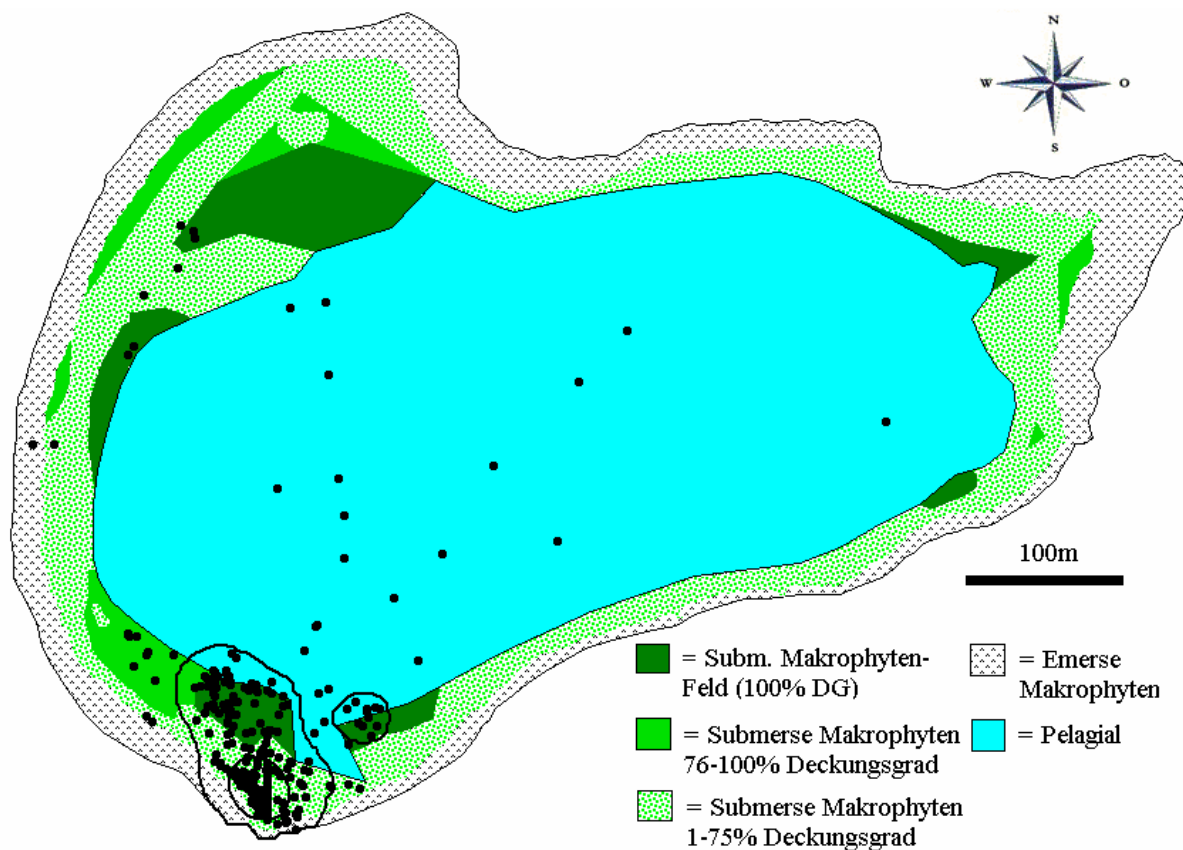


Abb. 30: Ortungspunkte von 150.023 (Cluster 1) aus dem gesamten Ortungszeitraum. Äußere Kreise entsprechen der 95 % KUDP Home Range, innere Kreise der 50 % KUDP Home Range.

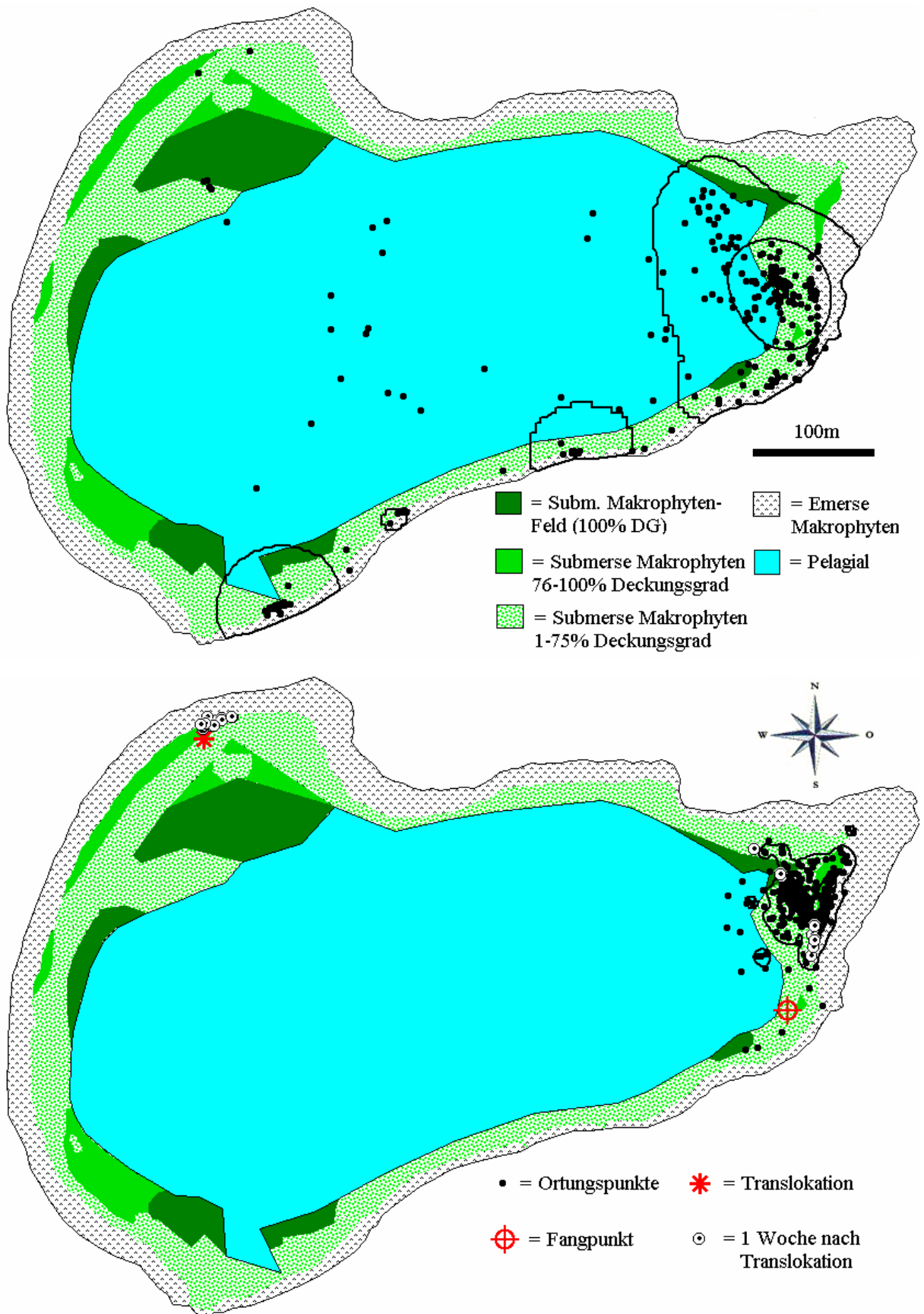


Abb. 31: Ortungspunkte von 150.052 (Cluster 1, oben) und 150.073 (Cluster 2, unten) aus dem gesamten Ortungszeitraum. Äußere Kreise entsprechen der 95 % KUDP Home Range, innere Kreise der 50 % KUDP Home Range. Zusätzlich integriert: Translokationsexperiment.

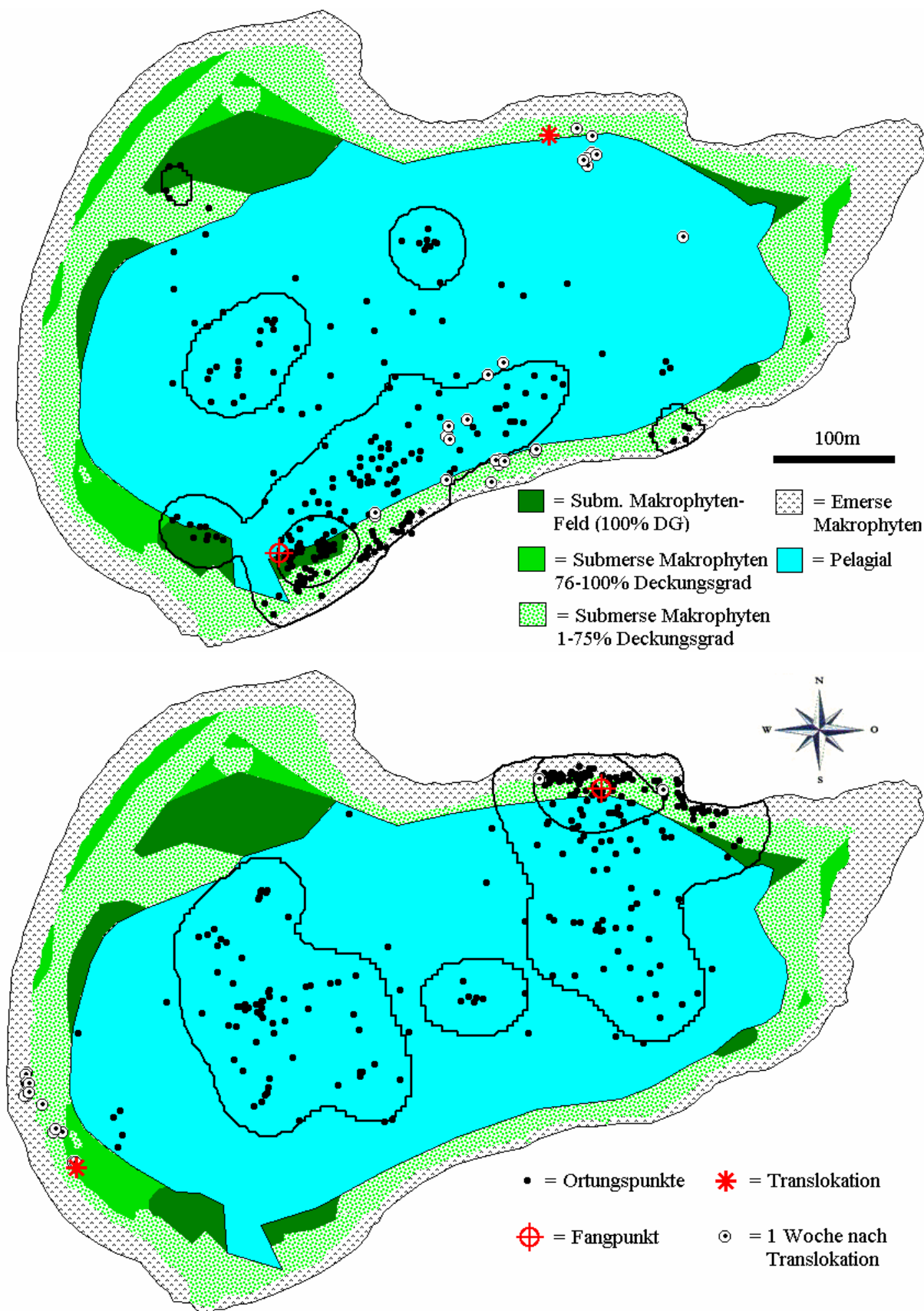


Abb. 32: Ortungspunkte von 150.092 (Cluster 1, oben) und 150.110 (Cluster 1, unten) aus dem gesamten Ortungszeitraum. Äußere Kreise entsprechen der 95 % KUDP Home Range, innere Kreise der 50 % KUDP Home Range. Zusätzlich integriert: Translokationsexperiment.

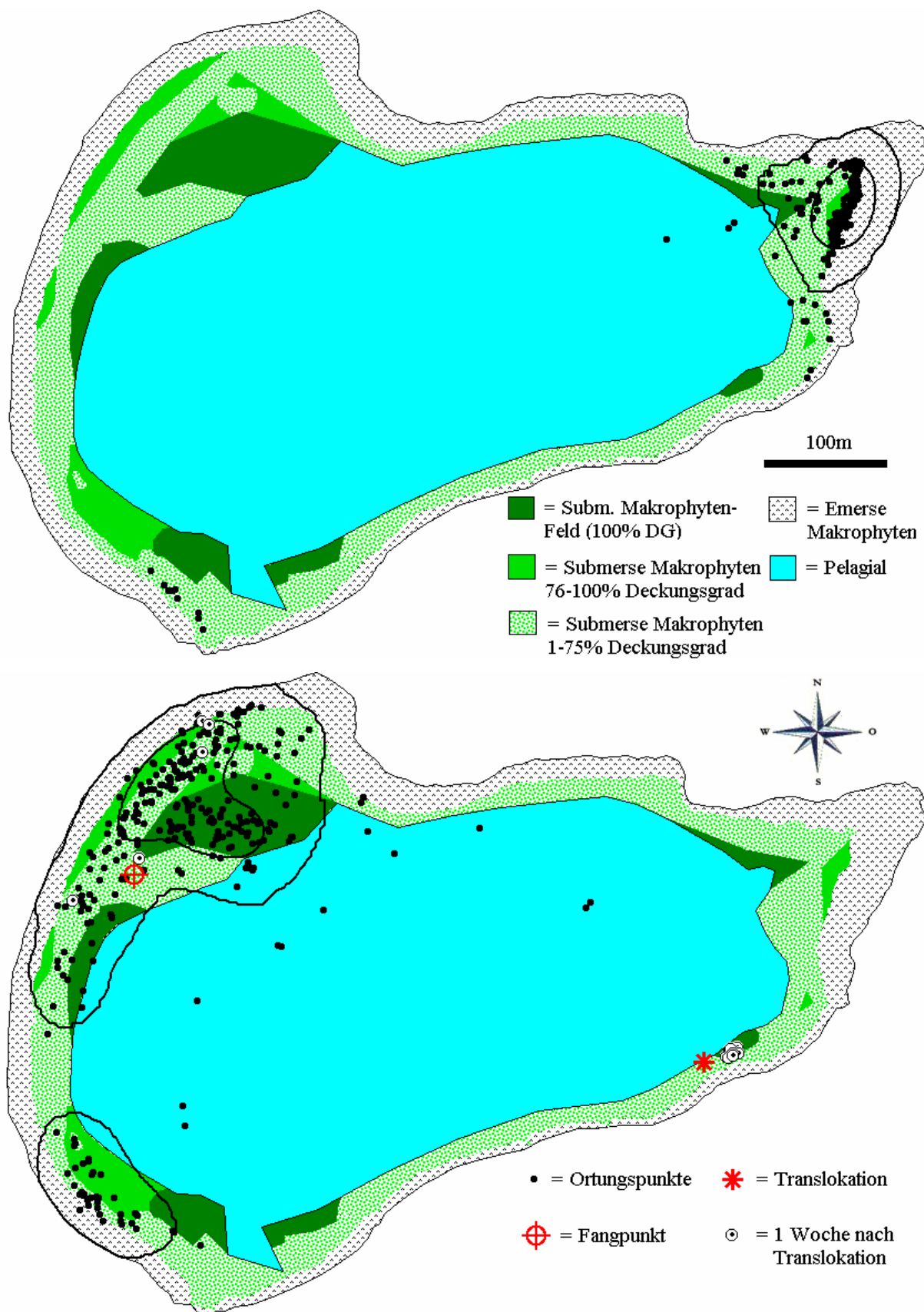


Abb. 33: Ortungspunkte von 150.130 (Cluster 2, oben) und 150.181 (Cluster 3, unten) aus dem gesamten Ortungszeitraum. Äußere Kreise entsprechen der 95 % KUDP Home Range, innere Kreise der 50 % KUDP Home Range. Zusätzlich integriert: Translokationsexperiment.

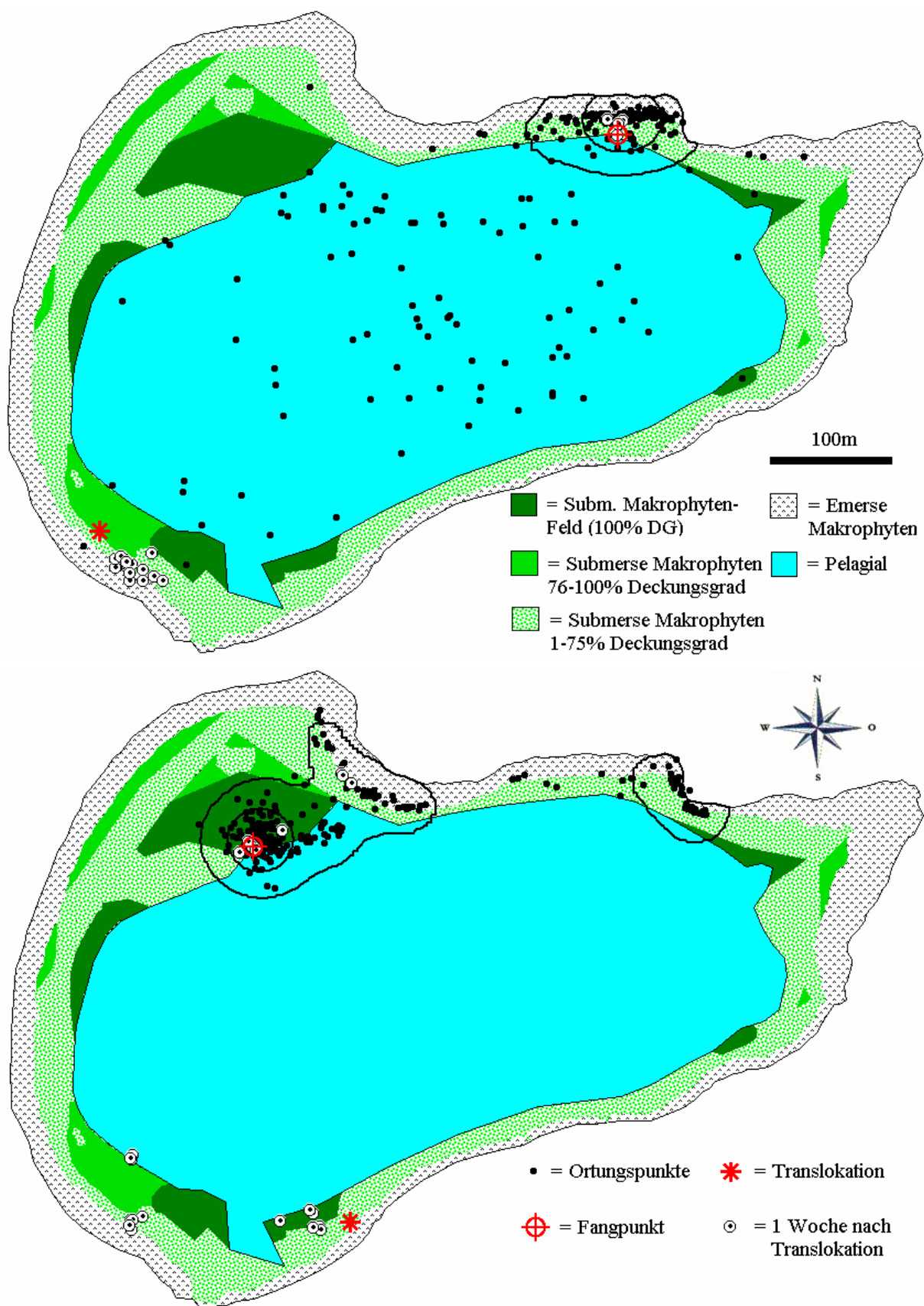


Abb. 34: Ortungspunkte von 150.238 (Cluster 1, oben) und 150.341 (Cluster 3, unten) aus dem gesamten Ortungszeitraum. Äußere Kreise entsprechen der 95 % KUDP Home Range, innere Kreise der 50 % KUDP Home Range. Zusätzlich integriert: Translokationsexperiment.

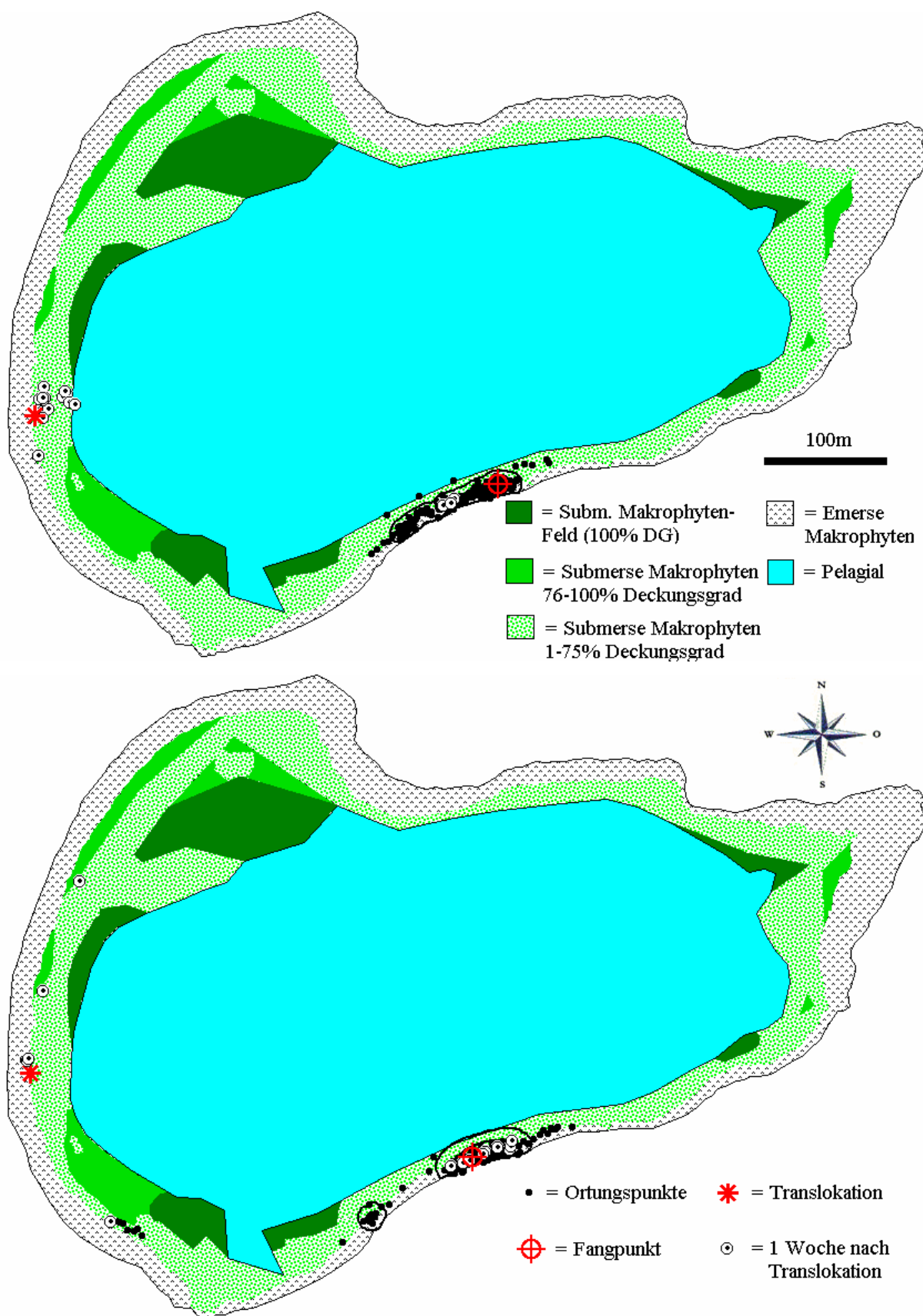


Abb. 35: Ortungspunkte von 150.372 (Cluster 2, oben) und 150.391 (Cluster 2, unten) aus dem gesamten Ortungszeitraum. Äußere Kreise entsprechen der 95 % KUDP Home Range, innere Kreise der 50 % KUDP Home Range. Zusätzlich integriert: Translokationsexperiment.

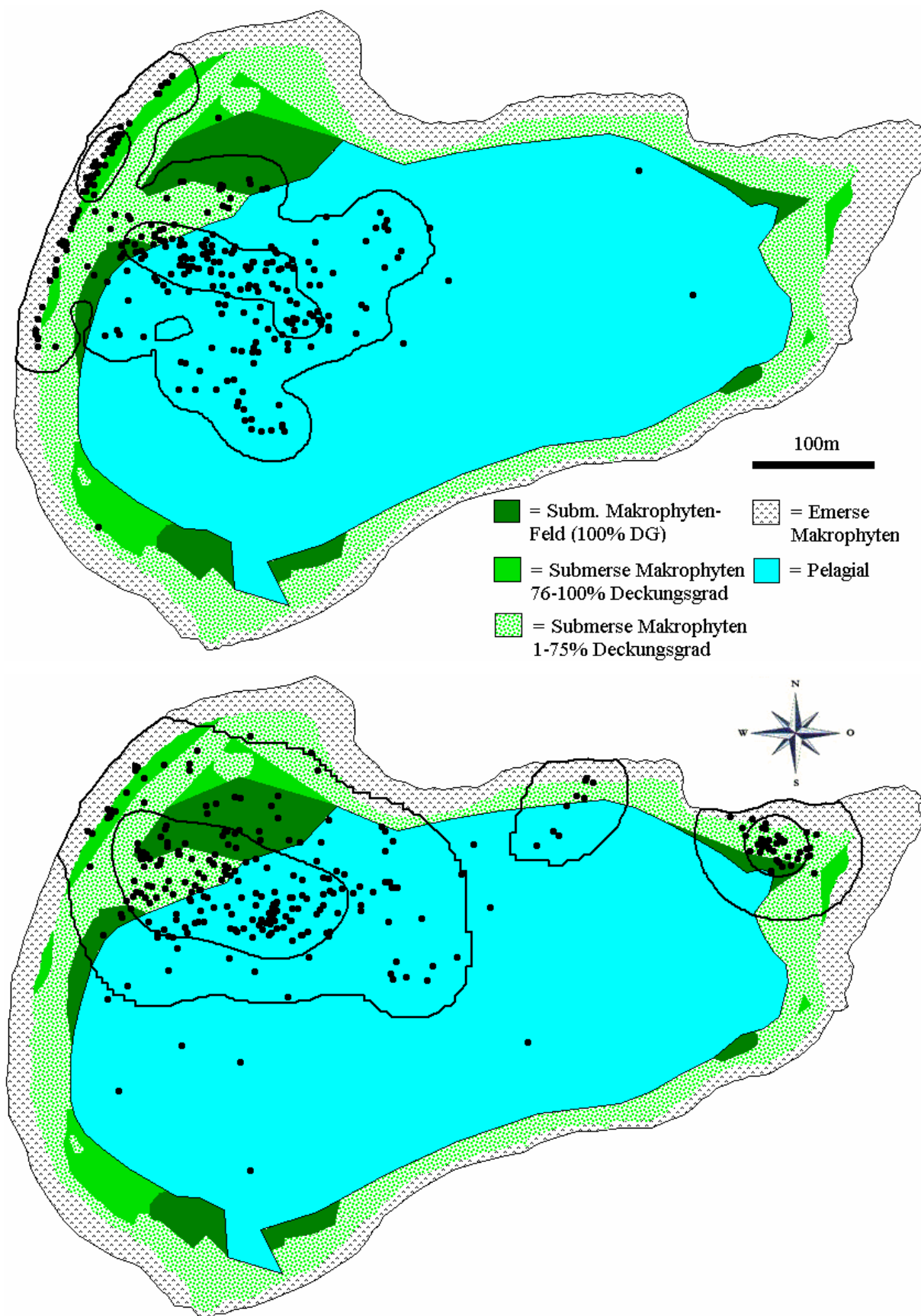


Abb. 36: Ortungspunkte von 150.412 (Cluster 1, oben) und 150.431 (Cluster 1, unten) aus dem gesamten Ortungszeitraum. Äußere Kreise entsprechen der 95 % KUDP Home Range, innere Kreise (mit einer Ausnahme bei 150.412) der 50 % KUDP Home Range.

9.3 Zusammenführung der Cluster und individuelle Verteilung

Tab. 17: Hierarchische Clusteranalyse und die Linkage zwischen den Gruppen der prozentualen Habitataufenthalte (Tag, Nacht; z-transformiert) der Hechte des Kleinen Döllnsees (N = 17). Der entscheidende Koeffizientensprung (zwischen Schritt 13 und 14) ist fett geschrieben.

Schritt	Zusammengeführte		Koeffizienten	Zusammengeführte		Nächster Schritt
	Cluster			Cluster		
	Cluster 1	Cluster 2		Cluster 1	Cluster 2	
1	12	17	0,071	0	0	3
2	11	13	0,172	0	0	6
3	7	12	0,193	0	1	4
4	7	8	0,204	3	0	15
5	2	4	0,453	0	0	9
6	11	14	0,541	2	0	8
7	15	16	1,049	0	0	9
8	6	11	1,072	0	6	13
9	2	15	1,645	5	7	10
10	2	5	2,504	9	0	11
11	1	2	4,351	0	10	12
12	1	10	5,939	11	0	14
13	3	6	6,660	0	8	16
14	1	9	10,346	12	0	15
15	1	7	13,452	14	4	16
16	1	3	17,024	15	13	0

Tab. 18: Verteilung der Hechtindividuen (Sender-Frequenz) auf die Cluster. Die individuellen Aufenthaltsbereiche (MCP = Minimum Convex Polygon, MCP) im Sommer wurden mit einer 95%igen Wahrscheinlichkeit gerechnet.

Transmitter -Frequenz	Cluster	MCP (ha)	Fall: Sender-Frequenz	Cluster	MCP (ha)
150.023	1	4,37	150.300	1	7,26
150.052	1	2,39	150.322	2	0,03
150.073	2	0,69	150.341	3	0,20
150.092	1	2,63	150.372	2	0,05
150.110	1	3,66	150.391	2	0,04
150.130	2	0,69	150.412	1	2,35
150.181	3	2,81	150.431	1	2,84
150.199	3	1,72	150.219/2	3	0,30
150.238	1	5,59			

