

Diss. ETH ex. B

Diss. ETH No. 11765

**Disturbance and invertebrate patch dynamics
in a prealpine river**

Dissertation submitted to the
SWISS FEDERAL INSTITUTE OF TECHNOLOGY ZURICH
for the degree of
Doctor of Natural Sciences

presented by
Christoph D. Matthäi
Diplom-Biologe (University of Freiburg, Germany)
born on 5 November 1964 in Mosbach (Germany)

accepted on the recommendation of
Prof. Dr. J.V. Ward, examiner
Prof. Dr. A.J.B. Zehnder, co-examiner



CatE

Zurich, 1996

Summary

In a field experiment conducted in the winter of 1993, the structure of the benthic invertebrate community in the floodprone River Necker in northeastern Switzerland was compared with predictions of the patch dynamics concept about the faunal composition of frequently disturbed streams. The degree to which the invertebrates were reduced by an experimental disturbance (i.e. their resistance) and the rate of recovery (i.e. the resilience) were studied at two sites. A similar substratum composition at both sites, but higher shear stress values both at baseflow and bankfull discharge at site 2, implied a higher natural disturbance frequency at the latter site. Five patches of stream bed of $\approx 9 \text{ m}^2$ were disturbed by kicking and raking, while five similar areas served as controls. From each plot, Surber samples were taken 0, 1, 3, 6, 10, and 30 days after disturbance treatment. Resilience of the total benthic invertebrate fauna was high. In accordance with theory, taxa with high recolonization rates made up a major percentage of the total number of individuals. The mayfly *Rhithrogena* spp., the stonefly *Leuctra* spp. and the black flies (Simuliidae) recovered faster from the experimental disturbance at site 2, the site where bed movement caused by natural spates occurs more frequently.

The crucial point of disturbance experiments in streams is the extent to which they can simulate a natural spate. Ideally, such field experiments should proceed side by side with a phenomenological study to allow a direct comparison. In the summer of 1994, fortuitous events made such a comparison possible in the River Necker. Surber samples were taken one day before and on several sampling dates after a major flood that was followed by a long period of uniform discharge. Nineteen days after this flood, patches of the stream bed ($\approx 9 \text{ m}^2$) were experimentally disturbed as described above. The degrees of reduction of the total number of individuals and the dominant taxa were similar after both types of disturbance, as were the recolonization patterns of *Rhithrogena* spp., *Leuctra* spp. and the water mites (Hydracarina). Midges (Chironomidae), the mayfly *Baetis* spp., black flies and the chironomids Pentaneurini and *Corynoneura/Thienemanniella* spp. showed a distinct lag-phase after the flood before recolonization began, whereas there was no such lag-phase after the experimental disturbance. Nevertheless, post-flood recolonization rates and patterns after the lag-phase were similar to those after disturbance treatment. Invertebrate drift was probably the most important pathway of recolonization after both types of disturbance.

The contagious distribution of lotic invertebrates in the river bed has been known for many years. However, few studies have attempted to quantify the structure of invertebrate patches. Their size has been estimated at 1 - 4 m^2 in an Austrian stream. Although the temporal persistence of such patches is unknown, it has been assumed that

they are highly ephemeral. The data from the 205 Surber samples taken during the two studies on invertebrate recovery described above were analysed for invertebrate patches defined as distinctive aggregations of individuals in a surrounding area of lower density. Fifty-six patches were found that had been formed by 11 of the 12 common taxa. Patch frequencies varied considerably between taxa. Simuliidae formed patches on 51 % of all sampling occasions when they were common. The stonefly *Brachyptera risi* (50 %) and the microcrustacean group Copepoda (47 %) developed patches at similar frequencies. The corresponding value for *Leuctra* spp. was only 5 %, and *Corynoneura/Thienemanniella* spp. did not form patches at all. Patches existed for several days rather than just for a few hours. Their occurrence, especially the more persistent ones, could often be explained by the influence of habitat parameters or interactions between taxa. Competition or predation between taxa seemed to play only a minor role. On the contrary, the abundances of several taxa were positively correlated with each other. Twenty-one of the 56 patches bore no relationship to the studied habitat parameters and the abundances of the other common taxa. Therefore, they may have been randomly formed.

Different pathways of invertebrate recovery were studied after a natural spate in the River Necker in May 1995. Pairs of substratum-filled trays were exposed shortly after the spate. One set of trays was suspended above the stream bed and thus able to be colonized by drift only. The other was buried flush with the stream bed and thus open to colonization from all directions. All studied taxa colonized the trays almost exclusively by drift and not by movements inside or over the surface of the substratum. For these taxa, the total number of individuals drifting over each tray during the experiment was 19 - 3'180 times higher than their benthic densities in the buried trays on the last sampling occasion. These high numbers supported the conclusion that drift was the main pathway of recovery.

The reliable quantification of stream drift is of vital importance for most drift studies. Some 6 - 7 replicates have been considered necessary to obtain a precision of 95 %-confidence limits within 50 % of the mean. However, less replicates may be needed if replicate samples are taken simultaneously at each site. Analysis of data from 24 drift samples taken on six different occasions in the River Necker showed that 95 %-confidence limits obtained with just four replicates were within the 50 %-boundary on all sampling occasions for the total number of invertebrates and for the common taxon Simuliidae. The 95 %-confidence limits were within 25 % of the mean in 4 out of 6 cases for the total number of invertebrates, Chironomidae and Simuliidae. Different combinations of the data from the six sampling occasions show that the earlier conclusion that 6 - 7 replicates are necessary may have been the result of artificially increased variation between drift samples.

Zusammenfassung

In einem Freilandexperiment im Winter 1993 wurde die Struktur der benthischen Invertebraten-Gesellschaft im Necker, einem Fluss in der Nordostschweiz mit häufigen Hochwassern, mit Voraussagen des "Patch Dynamics Concept" über die Zusammensetzung von Biozönosen in häufig gestörten Flüssen verglichen. Der Grad der Reduktion durch eine experimentelle Störung (Resistenz) und die Erholungsgeschwindigkeit der Invertebraten (Resilienz) wurden an zwei Probestellen untersucht. Beide Stellen wiesen eine ähnliche Substratzusammensetzung auf. Die sohlennahe Schubspannung war jedoch sowohl bei Niedrigwasserabfluss als auch bei "bankfull discharge" an Stelle 2 höher. Dies lässt darauf schliessen, dass Geschiebetrieb an Stelle 2 häufiger auftritt. Fünf Versuchsflächen von je $\approx 9 \text{ m}^2$ wurden durch Aufwühlen experimentell gestört. Fünf weitere, ungestörte Flächen wurden als Kontrollen verwendet. Aus jeder Fläche wurden sechsmal Proben mit einem Surber-Sampler entnommen (0, 1, 3, 6, 10 und 30 Tage nach Versuchsbeginn). Die Invertebraten erholten sich rasch. Wie vorhergesagt, machten schnellbesiedelnde Taxa einen grossen Teil der Gesamtbesiedlung aus. Die Eintagsfliegenlarve *Rhithrogena* spp., die Steinfliegenlarve *Leuctra* spp. und die Kriebelmückenlarven (Simuliidae) erreichten die Besiedlungsdichten der Kontrollflächen schneller an Stelle 2, an der Bachbett-Umlagerungen durch natürliche Hochwasser häufiger sind.

Der entscheidende Punkt aller Störungsexperimente ist das Ausmass, in dem sie ein natürliches Hochwasser simulieren können. Deshalb sollten diese Experimente idealerweise gleichzeitig mit einer beobachtenden Studie durchgeführt werden, um einen direkten Vergleich zu ermöglichen. Im Sommer 1994 liessen geeignete Niederschlagsverhältnisse einen solchen Vergleich im Necker zu. Surber-Proben wurden einen Tag vor und mehrmals nach einem grossen Hochwasser genommen, auf das eine lange Periode stabilen Abflusses folgte. Neunzehn Tage nach diesem Hochwasser wurden 5 Versuchsflächen von $\approx 9 \text{ m}^2$ experimentell gestört wie oben beschrieben. Gesamtbesiedlungsdichte und dominante Taxa wurden durch beide Störungen gleichstark reduziert. Ausserdem war das Wiederbesiedlungsverhalten von *Rhithrogena* spp., *Leuctra* spp. und den Wassermilben (Hydracarina) gleich. Zuckmückenlarven (Chironomidae), die Eintagsfliegenlarve *Baetis* spp., Simuliidae und die Zuckmückenlarven Pentaneurini und *Corynoneura/Thienemanniella* spp. zeigten nach dem Hochwasser eine deutliche Lag-Phase, bevor die Wiederbesiedlung begann. Diese Lag-Phase fehlte nach der experimentellen Störung. Bis auf die Lag-Phase war das Wiederbesiedlungsverhalten dieser Taxa nach beiden Störungen jedoch ebenfalls gleich.

Obwohl die "geklumpte" Verteilung der Fliesswasser-Invertebraten im Bachbett schon seit etlichen Jahren bekannt ist, gibt es kaum Arbeiten, die versucht haben, die

Struktur dieser "Patches" zu quantifizieren. Es ist völlig unbekannt, wie lange derartige Patches existieren. Diese Frage wurde in der vorliegenden Arbeit untersucht, indem die Daten von den 205 Surber-Proben aus den beiden obigen Probenserien auf Patches analysiert wurden. Dabei wurden Invertebraten-Patches als "Ansammlung von Individuen in einer Umgebung geringerer Individuendichte" definiert. Sechsfundfünfzig Patches wurden gefunden, die von 11 Invertebraten-Taxa gebildet worden waren. Sie existierten oft über Tage anstelle der erwarteten wenigen Stunden. Ihr Auftreten konnte häufig durch den Einfluss verschiedener Habitatsparameter oder durch Wechselwirkungen zwischen Taxa erklärt werden. Konkurrenz oder Räuber-Beute-Beziehungen spielten dabei nur eine untergeordnete Rolle. Dagegen waren die Abundanzen mehrerer Taxa miteinander positiv korreliert. 21 der 56 Patches traten unabhängig von den untersuchten Habitats-Parametern und den Abundanzen der anderen häufigen Taxa auf.

Nach einem weiteren Hochwasser im Mai 1995 wurden verschiedene Wiederbesiedlungswege von Invertebraten im Necker untersucht. Paare mit Bachsediment gefüllter Substratkäfige wurden kurz nach dem Hochwasser ausgebracht. Die einen Käfige wurde ohne Kontakt zur Bachsohle in der freien Wassersäule fixiert und waren nur durch Drift zu besiedeln. Die anderen Käfige wurden in die Bachsohle eingesetzt und konnten von allen Richtungen her besiedelt werden. Alle untersuchten Taxa besiedelten die Substratkäfige fast ausschliesslich durch Drift, und nicht über horizontale oder vertikale Wanderungen in oder auf der Flusssohle. Für diese Taxa war die Gesamtzahl der während des Versuches über die Käfige driftenden Tiere 19 - 3'180 mal höher als ihre Besiedlungsdichten in den Käfigen am letzten Tag des Experimentes. Diese hohen Zahlen unterstützen den Schluss, dass Drift der wichtigste Wiederbesiedlungsweg war.

Eine verlässliche Quantifizierung der Invertebraten-Drift im Fliessgewässer ist sehr wichtig für die meisten Drift-Studien. Bisher wurden 6 - 7 Parallelproben als nötig erachtet, um Vorhersagen über Driftdichten mit 95 %-Vertrauensbereichen von ± 50 % des Mittelwertes machen zu können. Jedoch werden wahrscheinlich weniger Parallelproben benötigt, sofern sie gleichzeitig genommen werden. Dies zeigte die Analyse von 24 Drift-Proben, die an sechs verschiedenen Daten im Necker genommen worden waren. Bei nur 4 Parallelproben pro Datum lagen die 95 %-Vertrauensbereiche für Gesamtdrift und Simuliidae an allen sechs Driftfängen innerhalb ± 50 % des Mittelwertes. Die 95 %-Vertrauensbereiche für die Gesamtdrift, Chironomidae und Simuliidae lagen in 4 von 6 Fällen sogar innerhalb von ± 25 % des Mittelwertes. Anhand verschiedener Kombinationen der Daten von den sechs Driftfängen konnte gezeigt werden, dass die höhere Anzahl von 6 - 7 Parallelproben aufgrund künstlicher erhöhter Variation zwischen den dafür analysierten Driftproben festgelegt worden sein könnte.