

Mathias Kuemmerlen, Sami Domisch, Britta Schmalz, Qinghua Cai, Nicola Fohrer und Sonja C. Jähnig

Integrierte Modellierung von aquatischen Ökosystemen in China: Arealbestimmung von Makrozoobenthos auf Einzugsgebietsebene

Integrated modelling of aquatic ecosystems in China: Distribution of benthic macroinvertebrates at catchment scale

Die Verbreitung benthischer Makroinvertebraten in Fließgewässern kann mithilfe von Arealmodellen quantifiziert werden. Dazu werden das Vorkommen eines Taxons mit Umweltvariablen an dessen Fundpunkten verknüpft und extrapolierte Vorkommenswahrscheinlichkeiten für das Untersuchungsgebiet berechnet. Fließgewässerökosysteme sind ein relativ neues Anwendungsfeld für Arealmodelle, denn bislang liefern diese Modelle auf einer Einzugsgebietsskala nur unzureichende Informationen über die potenzielle Verbreitung von Arten. Zudem ist die Verwendung von umfangreichen Umweltvariablen wie hydrologischen und hydraulischen Daten wünschenswert, um wichtige terrestrische und limnische Prozesse und ihre Interaktion berücksichtigen zu können. Solche Daten sind selten verfügbar. In einem Teil-Einzugsgebiet des Changjiang (ca. 1.717 km²) im Südosten Chinas wurde exemplarisch für zwei Taxa (*Corbicula* sp. und *Hydropsyche* sp.) erstmals eine Integration des ökohydrologischen SWAT-Modells und des biologischen Arealmodells BIOMOD durchgeführt. Mittels hydrologischer, klimatischer und topographischer Variablen in einer hohen räumlichen Auflösung von 90 m wurden Vorkommenswahrscheinlichkeiten der beiden Taxa berechnet. Variablen, die mit der Hydrologie verbunden sind (z.B. mittlere Lufttemperatur während des abflussreichsten Quartals), beeinflussten dabei das modellierte Vorkommen der Taxa am meisten. Arealmodelle, die auf Modellintegration basieren, können somit räumlich hoch aufgelöste Projektionen über das Vorkommen von Arten berechnen. Ihre Anwendung und Verbesserung versprechen ein besseres Verständnis der Interaktion von terrestrischen und limnischen Prozessen, was unter Berücksichtigung der gegenwärtigen Umweltveränderungen, wie z.B. in der Landnutzung oder durch den Klimawandel, besonders wichtig ist.

Schlagwörter: Aquatische Ökosysteme, Arealmodelle, China, integrierte Modellierung, Verbreitung benthischer Makroinvertebraten

The distribution of freshwater benthic macroinvertebrates can be quantified by means of species distribution models (SDMs). For this purpose, the occurrence of a taxon is linked to environmental variables the occurrence sites to calculate the presence probability in the study area. The application of SDMs in freshwater ecosystems is relatively recent, as such models deliver limited information on potential species distribution at the catchment scale. Furthermore, the use of extensive environmental variables such as hydrological and hydraulic data is desirable in order to take into account relevant terrestrial and limnic processes and their interactions. Such information is rarely available. In the upper Changjiang catchment (approx. 1,717 km²) in China's south-east, an ecohydrological SWAT-model and a biological BIOMOD/R SDM were integrated for the first time, based on the examples of two taxa (*Corbicula* sp. and *Hydropsyche* sp.). The occurrence probability of the two taxa was calculated through hydrologic, climatic and topographic variables at a high resolution of 90 m. The hydrology-related variables (e.g. mean temperature during dry season) had the greatest impact on the modelled occurrence of the taxa. Their application and improvement point to a better understanding of the interactions between terrestrial and limnic processes, which is of great importance considering current environmental changes such as landuse and climate change.

Keywords: Aquatic ecosystems, benthic macroinvertebrates, China, integrated modelling, species distribution modelling

1 Einleitung

Artengemeinschaften in Fließgewässern werden von Umweltfaktoren beeinflusst, die auf verschiedenen räumlichen Ebenen wirken. Flusssysteme sind somit hierarchisch strukturierte Systeme (FRISSELL et al. 1986), die innerhalb eines Einzugsgebietes Flussegmente, Gewässerabschnitte, Pool-Riffle Abfolgen und Mikrohabitate beinhalten. Fließgewässerorganismen reagieren deshalb auf vielfältige Veränderungen, wie z.B. veränderten Stoffeintrag durch Landnutzung, Steuerung des hydrologischen Regimes durch Dämme oder kleinräumige Habitatveränderungen, durch Flussabschnittsbegradigungen (CARONE et al. 2009, DEATH et al. 2009, GRANTHAM et al. 2010). Insbesondere die Organismengruppe der benthischen Makroinvertebraten, die eine wichtige Rolle in Fließgewässern spielt (VANNOTE et al. 1980), reagiert empfindlich auf Habitatveränderungen oder den Eintrag von Nähr- und Schadstoffen. Diese Organismengruppe gilt

deshalb als zuverlässiger Anzeiger der Güte von Fließgewässern und wird zum Biomonitoring der Fließgewässerqualität herangezogen (METCALFE 1989).

Die Berücksichtigung der o.g. hierarchischen Einflussfaktoren sowie der lateralen und longitudinalen Vernetzung von Fließgewässern stellt eine besondere Herausforderung für die Modellierung von Fließgewässerorganismen – speziell benthische Makroinvertebraten – dar. Zur Arealbestimmung von Makrozoobenthos auf Einzugsgebietsebene müssen sowohl terrestrische als auch limnische ökologische Faktoren berücksichtigt werden (TETZLAFF et al. 2007). Einer der Wichtigsten ist das hydrologische Regime, welches in Amplitude, Frequenz, Dauer und Saisonalität des Abflusses unterteilt werden kann (MONK et al. 2008). Weitere wichtige Faktoren sind physikalisch-chemische Parameter des Fließgewässers, Substratverfügbarkeit, die Struktur des Flussbettes oder die Landnutzung im Einzugsgebiet (ALLAN 2004, ALLEN & VAUGHN 2010,

DUDGEON 2006, VINSON & HAWKINS 1998). Die Berücksichtigung von hydrologischen und hydraulischen Faktoren kann helfen, die Effekte anthropogener Umweltveränderungen auf die limnische Biozönose zu erklären (KIESEL et al. 2009). Solche Umweltfaktoren, in denen Eigenschaften des gesamten Einzugsgebietes berücksichtigt werden, werden durch hydrologische und hydraulische Modelle generiert. Diese Daten können dann in sog. Arealmodellen (engl. species distribution model, SDM) berücksichtigt werden, die die geographische Verbreitung von Taxa oder einzelnen Arten berechnen und die Abhängigkeit von Umweltfaktoren analysieren.

Arealmodelle beruhen auf statistischen Korrelationen zwischen Fundpunkten von Organismen und den dort herrschenden Umweltbedingungen. Das Modell führt eine Extrapolation der Verbreitung der Arten von den Fundpunkten in die Fläche durch und ermittelt somit potenziell geeignete Habitate der Art (ELITH & LEATHWICK 2009). Es ist anschließend auch möglich, über Änderungen der Umweltbedingungen die Veränderung des Areals einer Art räumlich und/oder zeitlich zu projizieren. Arealmodellierungen benötigen flächendeckende Umweltvariablen wie z.B. interpolierte Temperatur- und Niederschlagsdaten aus Wetterstationen. Aufgrund der besseren Verfügbarkeit von Daten für den terrestrischen Bereich wurden diese Modelle vor allem bei terrestrischen Arten eingesetzt, wie u.a. Vegetation oder Vögel (MANEL et al. 1999, THUILLER et al. 2008). Für einige aquatische Organismen wie Fische, Schildkröten, Otter, Schnecken und vereinzelt auch benthische Makroinvertebraten wurden ebenfalls Modelle erstellt, um z.B. den Einfluss von Klima auf die kontinentale oder regionale Ebene abzubilden (5 x 5 km bis zu 1 x 1 km Auflösung) (BUISSON et al. 2008, DOMINGUEZ-DOMINGUEZ et al. 2006, DOMISCH et al. 2011, MC NYSET 2005, OTTAVIANI et al. 2009, RODDER & LOTTERS 2009). Die hier betrachteten Einzugsgebietsmodelle sind im Vergleich dazu relativ kleinräumig und benötigen feiner aufgelöste Daten (< 1 x 1 km Auflösung).

Der vorliegende Artikel beschreibt den Ansatz für die Integration von hydrologischen Modellen mit biologischen Arealmodellen, um den Einfluss von Umweltveränderungen auf die Biozönose

der benthischen Makroinvertebraten zu untersuchen. Dieser Ansatz wird im Rahmen des Poyang-Projektes in einem Teileinzugsgebiet des Changjiang Flusses in China entwickelt (SCHMALZ et al. 2012).

2 Konzept im Gesamtprojekt

Für das Poyang-Projekt werden die Hydrologie und die Hydraulik eines Fließgewässers für lange Zeitabschnitte modelliert und als langfristige Datenreihen bereitgestellt (SCHMALZ et al. 2012). Diese Daten dienen als Grundlage für Arealmodelle mit einer hohen räumlichen Auflösung, um die potenzielle Verbreitung von benthischen Makroinvertebraten innerhalb des Einzugsgebietes zu berechnen. Die Integration von verschiedenen Modellen folgt dabei der Struktur eines DPSI-Konzepts (Driver, Pressure, State, Impact; SMEETS & WETERINGS 1999). Wichtige Umweltfaktoren wie z.B. Klima- und Landnutzungsvariablen werden als Eingangsdaten in hydrologische und hydraulische Modelle benutzt (Driver/Treiber). Die Modelle bilden mögliche Umweltveränderungen und die Belastung der Fließgewässer ab (Pressure) und beschreiben damit den Zustand der aquatischen Habitate (State). Die Eigenschaften der Habitate werden dann zur Erstellung von Arealmodellen (Impact) genutzt. Die folgenden Modelle werden dabei verwendet: (1) Das SWAT-Modell (Soil and Water Assessment Tool; ARNOLD et al. 1998) untersucht Abfluss und diffuse Kontamination in Einzugsgebieten und wird angewendet, um die Verbindung zwischen Hydrologie und Landnutzung zu erforschen (FOHRER et al. 2001, FOHRER et al. 2005). Dieses Modell liefert tägliche Abflussdaten über ausgewählte Zeitreihen, die als hydrologische Grundlage weiterverarbeitet werden können. (2) Das HEC-RAS-Modell (USACE 2010) erstellt eindimensionale hydrologische Modelle für Querschnitte in ausgewählten Flussabschnitten, von denen hochaufgelöste Daten wie z.B. die Wassertiefe, die Fließgeschwindigkeit und die Sedimentfracht im Flussbett abgeleitet werden können (USACE 2010). Für die Arealmodelle (3) wird das BIOMOD/R Paket verwendet, welches verschiedene Algorithmen zu einem Modellensemble vereint (THUILLER et al. 2009).

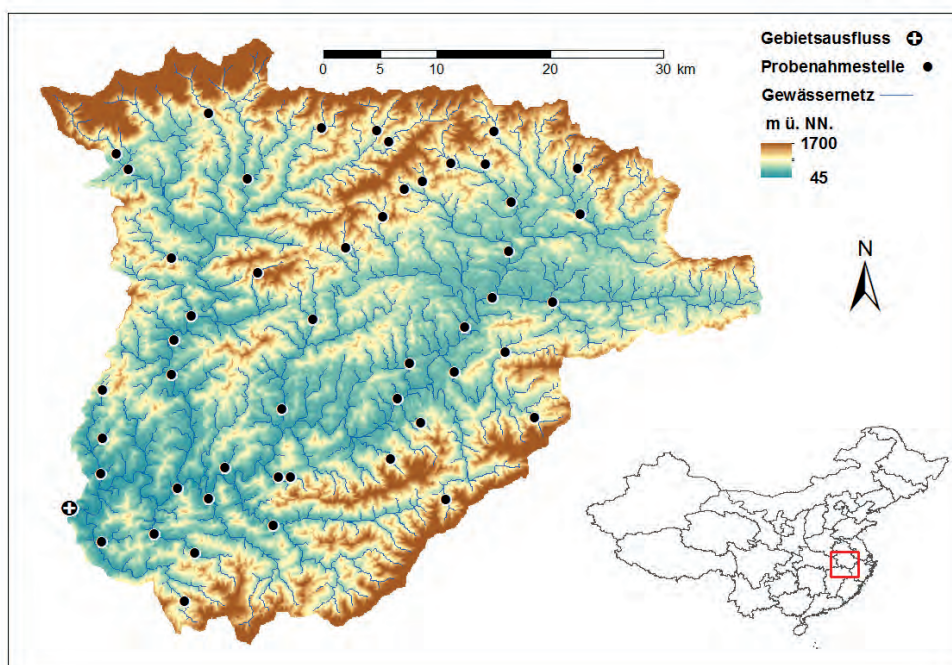


Abbildung 1

Untersuchungsgebiet im Einzugsgebiet des Changjiang Flusses im Südosten Chinas mit den 50 Probenahmestellen (90 m SRTM, JARVIS et al. 2008).
Study area in the Changjiang catchment of southeastern China, with 50 sampling sites (90 m SRTM, JARVIS et al. 2008).

Eine ausführliche Beschreibung des Konzeptes sowie des hydrologischen und des hydraulischen Modells befindet sich in SCHMALZ et al. (2012).

3 Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet befindet sich im Südosten Chinas, in den Provinzen Anhui und Jiangxi und ist ein 1.717 km² großes Teil-Einzugsgebiet des Changjiang (Abb. 1). Das Gebiet gehört zum Einzugsgebiet des Raohe, einem von fünf Flüssen, die in Chinas größten See, den Poyang See (ca. 4.000 km²), münden, der wiederum zum großskaligen Einzugsgebiet des Chang Jiang (Jangtse) gehört (SHANKMAN et al. 2006).

Die Region befindet sich in der subtropischen Klimazone und wird stark von Regenfällen während des Monsuns beeinflusst (April bis Oktober). Der mittlere monatliche Niederschlag der Region schwankt zwischen 75 mm im Dezember bis 350 mm im Juni und die mittlere monatliche Temperatur zwischen -3 °C im Januar und 37 °C im Juli (GUO et al. 2008). Die Höhe des Untersuchungsgebietes reicht von ca. 50 bis 1.700 m ü. NN. Das Gelände hat, bis auf die Flussauen, wenige flache Gebiete. Intensive Landwirtschaft wird deshalb bis dicht an die Flussläufe hin betrieben. An den Hängen befinden sich meist Teeplantagen, während in den höheren Lagen und steilen Hängen häufig aufgeforsteter Wald und natürlicher Mischwald alternieren (Abb. 2A). Bei dem Anbau und der Ernte von Teeplantagen und der Abholzung von Forstwäldern werden selten erosionshemmende Maßnahmen ergriffen, sodass es nach Regenfällen, insbesondere während des Monsuns, zu hohen Einträgen an Sediment und Nährstoffen in die Fließgewässer kommt.

Die Region weist gegenwärtig deutliche Veränderungen in der Landnutzung auf, die auf die allgemeine wirtschaftliche Entwicklung Chinas zurückzuführen sind (LI et al. 2010). Der Wechsel von bestehenden Naturwäldern zu Forstwäldern, die Zunahme an Agrarflächen und weitere anthropogene Beeinträchtigungen beeinflussen erheblich die Hydrologie im Einzugsgebiet und in Kombination mit dem prognostizierten Klimawandel interagieren sie und erhöhen z.B. das Überschwemmungspotenzial der Fließgewässer der Region (GUO et al. 2008).

Im Untersuchungsgebiet ist Qimen (ca. 200.000 Einwohner) die größte Stadt, in der sich auch kleine Industriegebiete befinden. Trotz einer städtischen Kläranlage wird unweit davon ungeklärtes Abwasser aus der Stadt in den Fluss abgeleitet. An den meis-

ten Flussabschnitten sind im Wasser Abfälle wie Plastiktüten und PET Flaschen zu beobachten (Abb. 2B).

4 Methodik

4.1 Probenahme

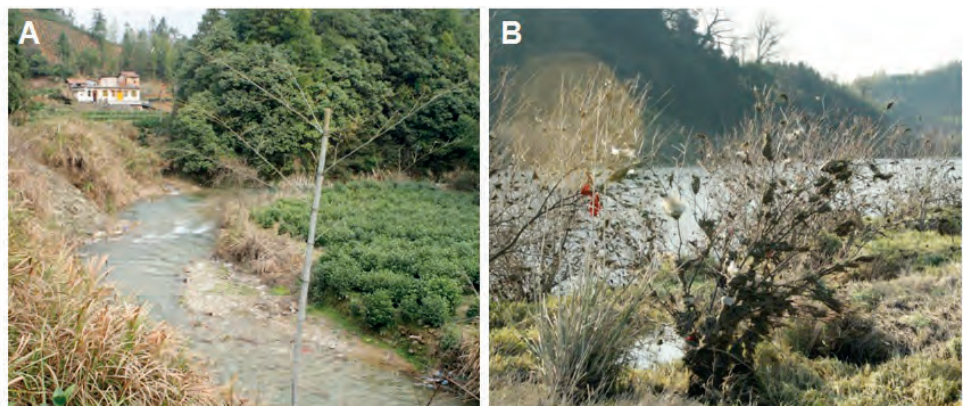
Für die Arealmodellierung sind Umweltvariablen und Fundpunkte der benthischen Makroinvertebraten erforderlich. Dabei ist es wichtig, eine genügende Anzahl ($n > 10$) von Fundpunktdaten für jede Art zu haben, um eine ausreichende Aussagekraft der Modelle zu gewährleisten (STOCKWELL & PETERSON 2002). Zwei Feldkampagnen im Changjiang-Einzugsgebiet dienten dazu, an insgesamt 50 Probenahmestellen Makroinvertebraten zu sammeln (Abb. 1): die erste im Oktober 2010, unmittelbar nach dem Monsun und die zweite im März 2011, kurz vor Beginn des Monsuns. Diese Zeitpunkte haben sich in monsungeprägten Regionen bewährt, um die Artengemeinschaft möglichst vollständig zu erfassen. Beide Kampagnen beinhalteten jeweils neben den Probenahmen von Makroinvertebraten auch hydrologische Messungen sowie Messungen von physikochemischen und chemischen Parametern in den Fließgewässern (SCHMALZ et al. 2012).

Bei der Wahl der Probenahmestellen wurden drei Kriterien berücksichtigt: (1) die Höhe über dem Meeresspiegel, (2) die anthropogene Belastung an der Probenahmestelle sowie (3) die Größe des Fließgewässers. Etwa 40 % der Probenahmestellen befinden sich an montan geprägten Bächen und Flüssen, während die restlichen an Tieflandflüssen liegen. Drei Klassen anthropogener Belastung wurden definiert und anhand von Satellitenbildern (Google Earth, v. 6.0.3.2197, Google Inc., Mountain View, CA) sowie Vor-Ort-Begehungen festgelegt: (1) geringe Belastung bei keiner bis mäßiger Landwirtschaft und wenigen kleinen Dörfern; (2) mittlere Belastung bei mäßiger bis extensiver Landwirtschaft und vielen kleinen Dörfern; (3) hohe Belastung bei intensiver Landwirtschaft und kleinen bis großen Städten.

Während der Probenahme wurde an jeder Stelle ein Feldprotokoll geführt, um die strukturellen Eigenschaften der Landschaft am Flussabschnitt und der unmittelbaren Umgebung zu beschreiben. Physikochemische Parameter wie die Temperatur, der Sauerstoffgehalt, die elektrische Leitfähigkeit und der pH-Wert des Fließgewässers wurden vor Ort mit einer Multisonde (340i, WTW, Weilheim) aufgenommen. Wasserproben wurden für spätere chemische Analysen im Labor in Flaschen abgefüllt. Benthische Makroinvertebraten wurden nach der Multihabitat Sampling-Methode gesammelt (HAASE et al. 2004), wobei

Abbildung 2

A Teeplantage am Flussufer;
B Verfangener Abfall an Sträuchern und Bäumen nach einem Hochwasser
A tea plantation on the stream bank;
B garbage caught in trees and shrubs after a flood



jede Probe aus 20 Teilproben besteht, die proportional über die vorkommenden Mikrohabitate verteilt werden. Mikrohabitate wurden je nach Substrat (Substratgröße, organisch oder mineralisch), Fließgeschwindigkeit (lotisch oder lentisch) und der Tiefe bestimmt (BARBOUR et al. 1999). Die Länge des beprobten Abschnittes entsprach der dreifachen Breite des Flusses an der Probenahmestelle. Alle Teilproben wurden noch im Freiland gemischt und in Alkohol (70 %) für die spätere Bestimmung der Taxa im Labor aufbewahrt. Dort wurden die Taxa zunächst nach der RIVPACS-Methode vorsortiert (WRIGHT 1995). Die anschließende Bestimmung erfolgte in der Regel bis auf Gattungsniveau, mit Ausnahme von Crustacea, Hirudinea, Megaloptera, Odonata, Oligochaeta, die auf Familien-Niveau bestimmt wurden; Plecoptera wurden bis zur Unterfamilie und Chironomidae zumeist bis auf Tribus-Level bestimmt.

4.2 Arealmodellierung

Es wurden exemplarisch zwei Taxa gewählt, die sich in ihren Habitatsprüchen deutlich voneinander unterscheiden. *Corbicula* sp., die Körbchenmuschel, lebt eingegraben im Sediment und gewinnt ihre Nahrung über Wasserfiltrierung (VAUGHN & SPOONER 2006). *Hydropsyche* sp. (*Ceratopsyche* sp.) gehört zur Gattung der Köcherfliegen, die in eher schnell fließenden Flussabschnitten lebt, wo Steine als Substrat dominieren, zwischen denen sie mithilfe eines selbst gefertigten Netzes das Wasser für ihre Ernährung filtert (FAIRCHILD & HOLOMUZKI 2002).

Der Changjiang wurde für die Arealmodellierung mit einer räumlichen Auflösung von 90 m in insgesamt 14.286 Rasterzellen unterteilt, die dem Verlauf des Fließgewässernetzes entsprechen. Die ausgewählten Umweltvariablen sind für die modellierten Taxa ökologisch relevant und erweisen niedrige Interkorrelationswerte ($-0,7 < r < 0,7$, GREEN 1979). Die folgenden sechs klimatischen und topographischen Variablen wurden aus einem Pool von 25 Variablen ausgewählt und in die Modelle eingespeist: die mittlere Lufttemperatur während des abflussreichsten Quartals [°C], die mittlere Lufttemperatur während der Trockenzeit [°C], der mittlere Abfluss während des abflussreichsten Quartals [m^3s^{-1}], die Saisonalität des Abflusses (monatlicher Variationskoeffizient), die Hangneigung [%] und die Exposition (Himmelsrichtungen). Da die abflussreichsten Monate mit den niederschlagreichsten übereinstimmen, bezeichnen wir ab hier das abflussreichste Quartal als Monsun. Man beachte, dass es bereits in den Übergangsphasen vor und nach dem Monsun zu starken Niederschlägen kommen kann. Während die klimatischen und hydrologischen Variablen die Bedingungen während des Monsuns und der Trockenzeit repräsentieren, ist die Hangneigung ein einfacher indirekter Anzeiger für Fließgeschwindigkeit und Exposition für Sonneneinstrahlung. Da flächendeckende Daten zur Wassertemperatur nicht existieren, wurden dafür Lufttemperaturen als indirekte Anzeiger herangezogen, unter der Annahme, dass Luft- und Wassertemperaturen in Fließgewässern eine hohe Kolinearität aufweisen (CAISSIE 2006).

Die Variablen für die Arealmodellierung wurden aus den von SWAT ausgegebenen Abflussdaten wie auch aus Klima- und Topographiedaten abgeleitet (SCHMALZ et al. 2012). Mittlere monatliche minimale und maximale Lufttemperaturen (WorldClim Datenbank, HIJMANS et al. 2005) wurden durch bilineare Interpolation von 1 km auf 90 m räumlicher Auflösung herunterskaliert. Als topographische Variablen wurden die Hangneigung und die Exposition aus einem Geländemodell mit einer Auflösung von 90 m (SRTM, JARVIS et al. 2008) berechnet. Die aus dem ökohydro-

rologischen SWAT-Modell berechneten mittleren monatlichen Abflusswerte an den Probenahmestellen wiesen eine starke Korrelation mit der Einzugsgebietsgröße auf ($R^2 = 0,99$). Daher wurde die Einzugsgebietsgröße einer jeden Rasterzelle genutzt, um mithilfe einer linearen Regression die Abflusswerte auf jede Rasterzelle im Untersuchungsgebiet zu extrapolieren. Die extrapolierten Abflussdaten wurden anschließend mit den Lufttemperaturen in DIVA-GIS verrechnet (HIJMANS et al. 2004), um Variablen zu generieren, die bestimmte ökologisch relevante Zeitabschnitte darstellen (z.B. mittlerer Abfluss im abflussreichsten Quartal oder Saisonalität des Abflusses). Variablen dieser Art, die über längere Zeiträume gemittelt wurden, sind von großer Bedeutung für die Vorhersage der potenziellen Verbreitungen von Arten (BEAUMONT et al. 2005).

Die Arealmodellierung erfolgte mit dem BIOMOD-Paket v.1.1.6-9 in R (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2011, THUILLER et al. 2009). Dabei wurde ein Ensemblemodell, bestehend aus sechs Algorithmen aus drei verschiedenen Methodenklassen (1. Klassifikationsbaum-Methoden: classification tree analysis, CTA; flexible discriminant analysis, FDA; 2. Regressions-Methoden: generalized linear model, GLM; generalized additive model, GAM; 3. Machine Learning-Methoden: artificial neural networks, ANN; boosting regression trees, BRT) verwendet. Die Algorithmen benötigen zusätzlich zu den Fundpunkten (*Corbicula* sp. $n = 24$; *Hydropsyche* sp. $n = 28$) auch Informationen über das Nichtvorhandensein der Art im Untersuchungsgebiet. Diese Information ist generell schwierig abzuschätzen, weswegen sog. pseudo-absences verwendet wurden (LOBO & TOGNELLI 2011). Jeder Algorithmus verwendete 4.000 zufällig ausgewählte pseudo-absences, wobei diese so gewichtet wurden, dass das Verhältnis der Summe der Fundpunkte zur Summe der pseudo-absences bei 0,5 lag (weighted prevalence). Die Fundpunkte wurden für das Kalibrieren und das Testen der Modelle mit einem Verhältnis von 70 % zu 30 % geteilt (ARAÚJO et al. 2005a). Insgesamt wurden 10 Wiederholungen durchgeführt, wobei für jede Wiederholung die Auswahl der Fundpunkte für das Kalibrieren und das Testen der Modelle zufällig erfolgte.

Die Ergebnisse der einzelnen Algorithmen wurden anschließend auf sämtliche Fließgewässer im Untersuchungsgebiet extrapoliert und anhand gewichteter Mittelwerte zu einer gemeinsamen Projektion (sog. Ensemblemodell) vereint (MARMION et al. 2009). Der zur Bewertung der Modellgüte herangezogene AUC-Wert (engl. area under curve) wurde mit einem Faktor von 1,6 verrechnet, woraus sich der Gewichtungsfaktor der einzelnen Algorithmen im Ensemblemodell ergab. Somit bekamen Modelle mit einer hohen Güte ein größeres Gewicht als Modelle mit einer geringeren Güte, wodurch die Unsicherheiten im Ensemblemodell eingeschränkt werden (ARAÚJO et al. 2005b). Durch Anwendung eines Schwellenwertes wurde dieses Ensemblemodell anschließend in eine binäre Vorkommen-Nichtvorkommen-Karte umgewandelt. Der Einfluss der jeweiligen Umweltvariablen im Ensemblemodell wurde anschließend unter Berücksichtigung der Gewichtungsfaktoren für die einzelnen Algorithmen berechnet.

Für jede Variable wurden die Werte des modellierten Vorkommens gegen die Werte der Fundpunkte mittels t-Test getestet geprüft.

4.3 Ergebnisse der Arealmodellierung

Die gewichteten mittleren AUC-Werte der einzelnen Algorithmen betrugen für *Corbicula* sp. und *Hydropsyche* sp. 0,84 bzw. 0,91, welche eine gute bzw. sehr gute Modellgüte darstellen (SWETS 1988). Von den 14.286 modellierten Rasterzellen wurde *Corbicula* sp. auf

27,4 % und *Hydropsyche* sp. auf 26,4 % davon projiziert; beide Taxa wurden auf 10,7 % der Rasterzellen vorhergesagt, während die Projektion 56,9 % der Zellen keiner der beiden zuweist. Das modellierte Vorkommen von *Corbicula* sp. wurde in die großen Ströme in den tieferen Lagen projiziert, während *Hydropsyche* sp. in montane Bäche und Flüsse projiziert wurde (Abb. 3A, B). Die Variablen mittlere Temperatur während des Monsuns und mittlere Temperatur während der Trockenzeit hatten für das modellierte Vorkommen beider Taxa einen hohen Erklärungsgrad (Abb. 4, *Corbicula* sp. 44 % und 36 %; *Hydropsyche* sp. 48 % und 16 %). Für *Hydropsyche* sp. ist auch der mittlere Abfluss während des Monsuns von großer Bedeutung (17 %).

Die Werte der Variablen des modellierten Vorkommens beider Taxa sind in einem ähnlichen Bereich wie dieselben Werte an den Fundpunkten und weisen für etwa die Hälfte der Variablen einen signifikanten Unterschied auf (Tab. 1; t-Test, $p = 0,05$).

5 Zusammenfassung und Ausblick

Anhand der Integration des ökohydrologischen SWAT-Modells und des BIOMOD-Arealmodells war es möglich, für das Changjiang-Einzugsgebiet Abflussvariablen für eine Arealmodellierung von zwei benthischen Makroinvertebraten anzuwenden. Die Kopplung der Modelle hat gezeigt, dass das modellierte Vorkommen der beiden modellierten Taxa hauptsächlich von zwei direkten (rein hydrologischen) und zwei indirekten Abflussvariablen (Temperaturen zu verschiedenen abflussbedingten Perioden) abhängt. Die Arealmodelle zeigten neben einer hohen statistischen Güte auch eine gute Übereinstimmung mit der erwarteten Autökologie der Taxa (VANNOTE et al. 1980). Das Vorkommen der Körbchenmuschel *Corbicula* sp. wurde in den Modellen in große Ströme der tieferen Lagen projiziert, was der Einstufung als Potamalart entspricht: Hier ist die Fließgeschwindigkeit gering, das Flussbett wird von feinen Sedimenten geprägt und das Wasser weist hohe Schwebstoffgehalte auf. Unter diesen Bedingungen kann die Muschel sich in das Substrat eingraben und Nahrungspartikel aus der Wassersäule filtrieren. Im Gegensatz dazu wird die Köcherfliegenlarve *Hydropsyche* sp. lückenhaft in höhere Lagen projiziert, wo sich kleinere montan geprägte Bäche und Flüsse befinden. Dies entspricht der Habitatpräferenz dieser Gattung, denn bei hohen Fließgeschwindigkeiten dominiert steinigtes Substrat. Das integrierte Modellierungsverfahren zeigt in diesem ersten Ansatz eine zufriedenstellende Projektion der Taxa in ihren Habitaten und erlaubt anhand der Ergebnisse, die geeigneten Areale für das Vorkommen jeder einzelnen zu bestimmen.

Die Unterschiede in den Werten einiger der Variablen zwischen dem modellierten Vorkommen und den Fundpunkten der Taxa (s. Tab. 1) können darauf zurückzuführen sein, dass das Modell auf einer Kombination von Variablen beruht und nicht auf einzelnen Variablen. Die Werte dieser unterschiedlichen Variablen

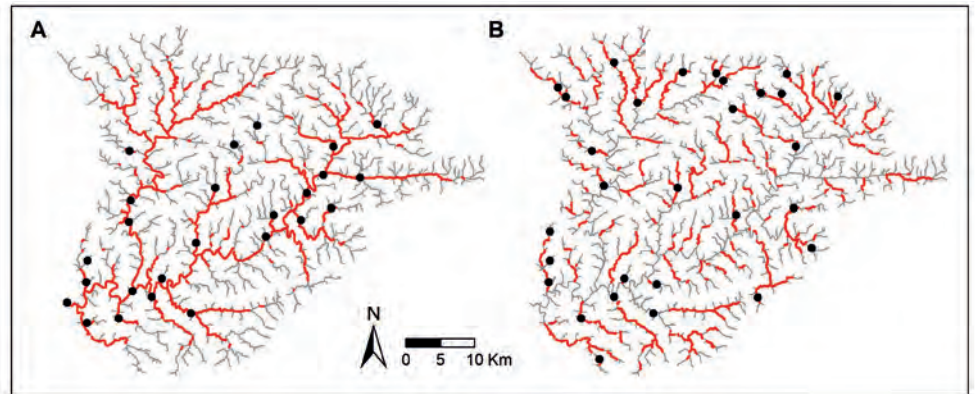


Abbildung 3
Modelliertes Vorkommen (rote Linien) im gesamten Fließgewässernetz (graue Linien) von *Corbicula* sp. (A) und *Hydropsyche* sp. (B). Schwarze Punkte markieren die Fundpunkte der jeweiligen Arten.
Modelled presence (red line sections) in the river network (grey lines) for *Corbicula* sp. (A) and *Hydropsyche* sp. (B). Black dots indicate actual occurrences for each taxon.

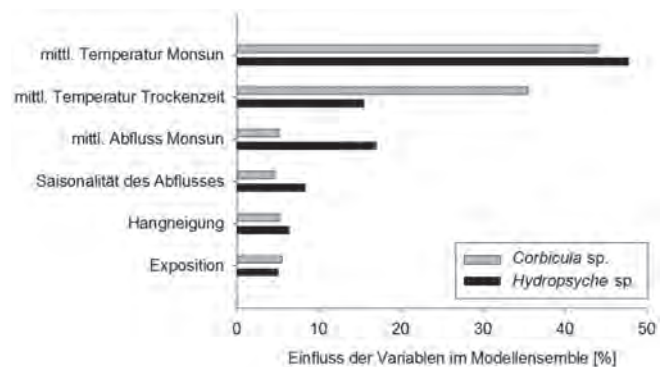


Abbildung 4
Einfluss der Variablen im Modellensemble von *Corbicula* sp. und *Hydropsyche* sp.
Importance of variables in model ensemble for *Corbicula* sp. and *Hydropsyche* sp.

weisen an den Fundpunkten höhere Standardabweichungen auf als die Werte des modellierten Vorkommens, weshalb man davon ausgehen kann, dass die hier vorgestellten Modelle die berechneten Areale eher unterschätzen und dadurch als konservativ zu betrachten sind.

Die Abflussvariablen bilden dabei einen wichtigen Bestandteil für das modellierte Vorkommen der beiden Taxa. Die Berücksichtigung von Abflussvariablen trägt dazu bei, Arealmodelle von benthischen Makroinvertebraten auf der Einzugsgebietsebene zu optimieren.

Um weitere Fließgewässer-spezifische Prozesse in die Arealmodellierung zu implementieren, soll in einem zweiten Schritt die Modellintegration mit dem hydraulischen HEC-RAS-Modell erfolgen. Dadurch können auch Habitat-spezifische Variablen (z.B. Fließgeschwindigkeit, Sedimentfracht) in den Arealmodellen genutzt werden.

Weitere Schritte der Modelloptimierung umfassen z.B. die Einbeziehung der Landnutzung in dem Einzugsgebiet (SCHMALZ et al. 2012) oder die Berücksichtigung von anthropogenen Umweltveränderungen. Der erhobene Datensatz ist hierfür geeignet, da durch die Probenahme ein Belastungsgradient von weitgehend

unbelastet bis anthropogen belastet abgedeckt wurde. Auch Taxa-Abundanzen, die bisher in der Berechnung von SDMs nicht berücksichtigt wurden, könnten zukünftig verwendet werden, um die modellierten Vorkommenswahrscheinlichkeiten zu prüfen.

Die Modelle können auch genutzt werden, um Vulnerabilitätsanalysen von Arten bezogen auf den prognostizierten Klimawandel durchzuführen. Die Auswirkungen des Klimawandels in dem Einzugsgebiet können mithilfe zukünftiger Klimaprojektionen entweder direkt quantifiziert werden (IPCC 2007) oder indem die hydrologischen Modelle auf den Klimaprojektionen basieren. Mithilfe der Modellkopplung können so die Auswirkungen projizierter Abflussmengen auf benthische Makroinvertebraten ermittelt werden.

Der beschriebene Ansatz zur Modellintegration ermöglicht ein besseres Verständnis der ökologischen Prozesse in Einzugsgebieten, da terrestrische Prozesse im Einzugsgebiet mit Fließgewässer-spezifischen Prozessen verbunden werden. Die Modelle geben daher einen Einblick in die möglichen Auswirkungen der Umweltveränderungen und in die damit verbundenen Bedrohungen für einzelne Arten.

Conclusions and outlook

The integration of the ecohydrological SWAT-model and the BIOMOD/R SDMs made it possible to model the distribution of two benthic macroinvertebrates (*Corbicula* sp. and *Hydropsyche* sp.) in the Changjiang catchment, by considering river discharge variables. The integrated model showed that the distribution of two example taxa was predicted successfully by two direct (purely hydrological) and two indirect river discharge variables (temperatures at specific periods of discharge). The resulting models performed well while matching the expected ecological demands of the taxa (VANNOTE et al. 1980). The occurrence of the basket clam *Corbicula* sp. was projected by the model in the large rivers at low elevations, corresponding with its classification as a potamal species: here the flow velocity is low, the riverbed is covered by fine sediments and the transport of suspended solids is high. Under these conditions the bivalve can burrow in the substrate and filtrate nutrient particles from the water column. In contrast, the caddis fly *Hydropsyche* sp. was fragmentarily projected onto higher elevations, where montane streams and rivers predominate. The preferred habitats

of the genus can be readily found there, as the high flow velocity does not allow for sedimentation of fine particles and thus stones dominate the substrate. In this first approach, the integrated model reveals a satisfactory projection of the taxa in their known habitats, allowing identification of the distribution of each taxa, based on the results.

The differences among the values of the predicted presence and the actual occurrences of the taxa in some of the variables (see Fig. 1) may be attributable to the fact that the model relies not on one, but on a combination of variables. The values of the diverging variables show larger standard deviations at the actual occurrences than the values of the modelled presence, suggesting that the models presented here tend to underestimate the distribution area and may be considered as conservative.

River flow variables were an important component in predicting the distribution of both taxa. We assume that considering river flow variables improves the predictions of benthic freshwater macroinvertebrates at the catchment scale.

In order to incorporate additional stream-specific processes in SDMs, the hydraulic HEC-RAS model can be coupled with an extended integrated model. This would further improve the predictions as it would supply the SDMs with habitat-specific flow variables (i.e. flow velocity, sediment transport) to the SDMs.

A further step in the model improvement is the inclusion of variables such as land use in the catchment (SCHMALZ et al. 2012) as well as anthropogenic impairment of the environment. The collected data are suitable for this purpose, as the sampled region covers a disturbance gradient ranging from largely undisturbed to disturbed. Additionally, taxa abundance, which has not been considered in the SDMs so far, could be used to test predicted occurrence probabilities in future models.

It is possible to use the integrated models to assess the vulnerability of species towards predicted climate change. The effects of climatic change in the catchment can be quantified by either using the climate scenarios directly (IPCC 2007) or introducing them in the hydrological models. The integrated model could then show the consequences of the modelled river flow variables for the benthic freshwater macroinvertebrates.

Tabelle 1

Werte der Umweltvariablen (Mittelwert $\pm$ Standardabweichung) an dem modellierten Vorkommen und an den Fundpunkten der Taxa sowie die Wertebereiche in der gesamten modellierten Fläche.
Values of environmental variables (mean $\pm$ standard deviation) within modelled distribution and at occurrence sites of both taxa, as well as range of values in modelled area.

	<i>Hydropsyche</i> sp.		<i>Corbicula</i> sp.		Wertebereich [min. – max.]
	Modelliert	Fundpunkte	Modelliert	Fundpunkte	
mittl. Temperatur Monsun [°C]	25,6 $\pm$ 1,8	24,2 $\pm$ 3,6*	26,9 $\pm$ 0,7	25,2 $\pm$ 3,5*	6,6–27,7
mittl. Temperatur Trockenzeit [°C]	13,6 $\pm$ 6,7	11,8 $\pm$ 6,7	17,4 $\pm$ 2,4	15,1 $\pm$ 5,3*	2,8–23,9
mittl. Abfluss Monsun [m ³ s ⁻¹]	7,2 $\pm$ 4,4	7,4 $\pm$ 8,3	95,4 $\pm$ 158,4	95,2 $\pm$ 188,2	0–706,0
Saisonalität des Abflusses [VarK]	90,7 $\pm$ 36,7	105,7 $\pm$ 68,8*	65,0 $\pm$ 16,0	89,3 $\pm$ 67,5*	0–346,4
Hangneigung [%]	11,0 $\pm$ 6,4	11,36 $\pm$ 6,4	8,36 $\pm$ 6,2	9,0 $\pm$ 6,9	0–65,2
Exposition [Himmelsrichtung] ^a	S (20,7%)	S (29,1%)	O (24,0%)	S (28,1%)	–

^a Modus und Anteil der Himmelsrichtung in der Gruppe; mode and proportion of the cardinal direction within the group

* Werte der Fundpunkte mit signifikantem Unterschied zu den Werten des modellierten Vorkommens; values of occurrence sites significantly differing from values of modelled distribution.

This approach for an integrated model leads towards a better understanding of ecological processes within a catchment, as terrestrial processes in the catchment are related to the limnic processes in streams. These models have the potential of offering an insight into the possible effects of environmental change and determining the vulnerability of specific species.

Danksagung

Wir bedanken uns bei Dr. Stefan Stoll und 2 anonymen Gutachtern für ihre Kommentare zu dem Manuskript.

Das DFG-Projekt „Integrated modelling of the response of aquatic ecosystems to land use and climate change in the Poyang lake region, China“ wird als Teil des gemeinsamen NSFC/DFG-Förderprogramms „Landnutzung und Wasserwirtschaft unter sich verändernden Umweltbedingungen“ gefördert (JA 1827/2-1).

Die vorliegende Studie wurde durch das Forschungsförderungsprogramm „LOEWE Landes-Offensive zur Entwicklung Wissenschaftlich-ökonomischer Exzellenz“ des Hessischen Ministeriums für Wissenschaft und Kunst finanziell unterstützt.

Anschriften der Verfasser:

M. Kuemmerlen

S. Domisch

Dr. S.C. Jähnig*

Senckenberg, Abteilung für Fließgewässerökologie und Naturschutzforschung

Clamecystr. 12, 63571 Gelnhausen und

LOEWE Biodiversität und Klima Forschungszentrum (BiK-F)

Senckenberganlage 25, 60325 Frankfurt am Main

mathias.kuemmerlen@senckenberg.de

Dr. B. Schmalz

Prof. Dr. N. Fohrer*

Institut für Natur- und Ressourcenschutz

Abteilung Hydrologie und Wasserwirtschaft

Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

Olshausenstraße 75, 24118 Kiel

Qinghua Cai

State Key Laboratory of Freshwater Ecology and Biotechnology

Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences

Wuhan 430072, P.R. China

* gemeinsame Letztautorenschaft

Literaturverzeichnis

ALLAN, J.D. (2004): Landscapes and riverscapes: The influence of land use on stream ecosystems. – *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35, 257–284

ALLEN, D.C. & C.C. VAUGHN (2010): Complex hydraulic and substrate variables limit freshwater mussel species richness and abundance. – *Journal of the North American Benthological Society* 29, 383–394

ARAÚJO, M.B., R.G. PEARSON, W. THUILLER & M. ERHARD (2005a): Validation of species-climate impact models under climate change. – *Global Change Biology* 11, 1504–1513

ARAÚJO, M.B., R.J. WHITTAKER, R.J. LADLE & M. ERHARD (2005b): Reducing uncertainty in projections of extinction risk from climate change. – *Global Ecology and Biogeography* 14, 529–538

ARNOLD, J.G., R. SRINIVASAN, R.S. MUTTIAH & J.R. WILLIAMS (1998): Large area hydrologic modeling and assessment –

Part 1: Model development. – *Journal of the American Water Resources Association* 34, 73–89

BARBOUR, M.T., J. GERRITSEN, B.D. SNYDER & J.B. STRIBLING (1999): Rapid bioassessment protocols for use in streams and Wadeable rivers: Periphyton, Benthic Macroinvertebrates and Fish. – Second Edition; EPA 841-B-99-002. U.S. Environmental Protection Agency; Office of Water; Washington, D.C.

BEAUMONT, L.J., L. HUGHES & M. POULSEN (2005): Predicting species distributions: use of climatic parameters in BIOCLIM and its impact on predictions of species' current and future distributions. – *Ecological Modelling* 186, 250–269

BUISSON, L., L. BLANC & G. GRENOUILLET (2008): Modelling stream fish species distribution in a river network: the relative effects of temperature versus physical factors. – *Ecology of Freshwater Fish* 17, 244–257

CAISSIE, D. (2006): The thermal regime of rivers: a review. – *Freshwater Biology* 51, 1389–1406

CARONE, M.T., T. SIMONIELLO, S. MANFREDI & G. CARICATO (2009): Watershed influence on fluvial ecosystems: an integrated methodology for river water quality management. – *Environmental Monitoring and Assessment* 152, 327–342

DEATH, R.G., Z.S. DEWSON & A.B.W. JAMES (2009): Is structure or function a better measure of the effects of water abstraction on ecosystem integrity? – *Freshwater Biology* 54, 2037–2050

DOMINGUEZ-DOMINGUEZ, O., E. MARTINEZ-MEYER, L. ZAMBRAÑO & G.P.P. DE LEON (2006): Using ecological-niche modeling as a conservation tool for freshwater species: Live-bearing fishes in central Mexico. – *Conservation Biology* 20, 1730–1739

DOMISCH, S., S.C. JÄHNIG & P. HAASE (2011): Climate-change winners and losers: stream macroinvertebrates of a submontane region in Central Europe. – *Freshwater Biology* 56, 2009–2020

DUDGEON, D. (2006): The impacts of human disturbance on stream benthic invertebrates and their drift in North Sulawesi, Indonesia. – *Freshwater Biology* 51, 1710–1729

ELITH, J. & J.R. LEATHWICK (2009): Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. – *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 40, 677–697

FAIRCHILD, M.P. & J.R. HOLOMUZKI (2002): Spatial variability and assemblage structure of stream hydropsychid caddisflies. – *Journal of the North American Benthological Society* 21, 576–588

FOHRER, N., S. HAVERKAMP, K. ECKHARDT & H.G. FREDE (2001): Hydrologic response to land use changes on the catchment scale. – *Physics and Chemistry of the Earth Part B-Hydrology Oceans and Atmosphere* 26, 577–582

FOHRER, N., S. HAVERKAMP & H.G. FREDE (2005): Assessment of the effects of land use patterns on hydrologic landscape functions: development of sustainable land use concepts for low mountain range areas. – *Hydrological Processes* 19, 659–672

FRISSELL, C.A., W.J. LISS, C.E. WARREN & M.D. HURLEY (1986): A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context. – *Environmental Management* 10, 199–214

GRANTHAM, T.E., A.M. MERENLENDER & V.H. RESH (2010): Climatic influences and anthropogenic stressors: an integrated framework for streamflow management in Mediterranean-climate California, USA. – *Freshwater Biology* 55, 188–204

- GREEN, R. (1979): Sampling design and statistical methods for environmental biologists. – Wiley, New York
- GUO, H., Q. HU & T. JIANG (2008): Annual and seasonal streamflow responses to climate and land-cover changes in the Poyang Lake basin, China. – *Journal of Hydrology* 355, 106–122
- HAASE, P., S. LOHSE, S. PAULS, K. SCHINDEHÜTTE, A. SUNDERMANN, P. ROLAUFFS & D. HERING (2004): Assessing streams in Germany with benthic invertebrates: development of a practical standardized protocol for macroinvertebrate sampling and sorting. – *Limnologica* 34, 349–365
- HIJMANS, R.J., S.E. CAMERON, J.L. PARRA, P.G. JONES & A. JARVIS (2005): Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. – *International Journal of Climatology* 25, 1965–1978
- HIJMANS, R.J., L. GUARINO, C. BUSSINK, P. MATHUR, M. CRUZ, I. BARRENTES & E. ROJAS (2004): DIVA-GIS. v. 5.0. A geographic information system for the analysis of species distribution data; Manual available at <http://www.diva-gis.org>
- IPCC (2007): Climate Change 2007: The physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. – (Eds S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor & H.L. Miller). – Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA
- JARVIS, A., H.I. REUTER, A. NELSON & E. GUEVARA (2008): Hole-filled SRTM for the globe Version 4, available from the CGIAR-CSI SRTM 90m Database (<http://srtm.csi.cgiar.org>)
- KIESEL, J., D. HERING, B. SCHMALZ & N. FOHER (2009): A transdisciplinary approach for modelling macroinvertebrate habitats in lowland streams. – *Ecohydrology of Surface and Groundwater Dependent Systems: Concepts, Methods and Recent Developments in Proc. of JS.1 at the Joint IAHS & IAH Convention, Hyderabad, India, September 2009*. – *IAHS Publ.* 328, 24–33
- LI, F., Q. CAI & L. YE (2010): Developing a benthic index of biological integrity and some relationships to environmental factors in the subtropical Xiangxi River, China. – *International Review of Hydrobiology* 95, 171–189
- LOBO, J.M. & M.F. TOGNETTI (2011): Exploring the effects of quantity and location of pseudo-absences and sampling biases on the performance of distribution models with limited point occurrence data. – *Journal for Nature Conservation* 19, 1–7
- MANEL, S., J.M. DIAS, S.T. BUCKTON & S.J. ORMEROD (1999): Alternative methods for predicting species distribution: an illustration with Himalayan river birds. – *Journal of Applied Ecology* 36, 734–747
- MARMION, M., M. LUOTO, R.K. HEIKKINEN & W. THUILLER (2009): The performance of state-of-the-art modelling techniques depends on geographical distribution of species. – *Ecological Modelling* 220, 3512–3520
- MC NYSET, K.M. (2005): Use of ecological niche modelling to predict distributions of freshwater fish species in Kansas. – *Ecology of Freshwater Fish* 14, 243–255
- METCALFE, J. L. (1989): Biological water-quality assessment of running waters based on macroinvertebrate communities – History and Present Status in Europe. – *Environmental Pollution* 60, 101–139
- MONK, W.A., P.J. WOOD, D.M. HANNAH & D.A. WILSON (2008): Macroinvertebrate community response to inter-annual and regional river flow regime dynamics. – *River Research and Applications* 24, 988–1001
- OTTAVIANI, D., M. PANZACCHI, G.J. LASINIO, P. GENOVESI & L. BOITANI (2009): Modelling semi-aquatic vertebrates' distribution at the drainage basin scale: The case of the otter *Lutra lutra* in Italy. – *Ecological Modelling* 220, 111–121
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2011): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0; <http://www.R-project.org/>
- RODDER, D. & S. LOTTERS (2009): Niche shift versus niche conservatism? Climatic characteristics of the native and invasive ranges of the Mediterranean house gecko (*Hemidactylus turcicus*). – *Global Ecology and Biogeography* 18, 674–687
- SCHMALZ, B., M. KUEMMERLEN, A. STREHMEL, S. SONG, Q. CAI, S. JÄHNIG & N. FOHRER (2012): Integrierte Modellierung von aquatischen Ökosystemen in China: Ökohydrologie und Hydraulik. – *Hydrologie und Wasserbewirtschaftung* 56 (4), 169–184
- SHANKMAN, D., B.D. KEIM & J. SONG (2006): Flood frequency in China's Poyang Lake region: Trends and teleconnections. – *International Journal of Climatology* 26, 1255–1266
- SMEETS, E. & R. WETERINGS (1999): Environmental indicators: Typology and overview. – Technical report No 25. European Environment Agency, Copenhagen (available at <http://europa.eu.int>)
- STOCKWELL, D.R., & A.T. PETERSON (2002): Effects of sample size on accuracy of species distribution models. – *Ecological Modelling* 148, 1–13
- SWETS, J.A. (1988): Measuring the accuracy of diagnostic systems. – *Science* 240, 1285–1293
- TETZLAFF, D., C. SOULSBY, P.J. BACON, A.F. YOUNGSON, C. GIBBINS & I.A. MALCOLM (2007): Connectivity between landscapes and riverscapes – a unifying theme in integrating hydrology and ecology in catchment science? – *Hydrological Processes* 21, 1385–1389
- THUILLER, W., C. ALBERT, M.B. ARAÚJO, P.M. BERRY, A. GUIBAN, T. HICKLER, G.F. MIDGLEY, J. PATERSON, F.M. SCHURR, M.T. SYKES & N.E. ZIMMERMANN (2008): Predicting climate change impacts on plant diversity: where to go from here? – *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9, 137–152
- THUILLER, W., B. LAFOURCADE, R. ENGLER & M.B. ARAÚJO (2009): BIOMOD – a platform for ensemble forecasting of species distributions. – *Ecography* 32, 369–373
- USACE (2010): Hydraulic Reference Manual, Version 4.1. – US Army Corps of Engineers, Hydrologic Engineering Center. 1–417
- VANNOTE, R.L., G.W. MINSHALL, K.W. CUMMINS, J.R. SEDELL & C.E. CUSHING (1980): River Continuum Concept. – *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37, 130–137
- VAUGHN, C.C. & D.E. SPOONER (2006): Scale-dependent associations between native freshwater mussels and invasive *Corbicula*. – *Hydrobiologia* 568, 331–339
- VINSON, M.R. & C.P. HAWKINS (1998): Biodiversity of stream insects: variation at local, basin, and regional scales. – *Annual Review of Entomology* 43, 271–293
- WRIGHT, J.F. (1995): Development and use of a system for predicting the macroinvertebrate fauna in flowing waters. – *Australian Journal of Ecology* 20, 181–197