



# **Ausbreitung terrestrischer Wirbelloser durch Fließgewässer**

Dissertation  
zur  
Erlangung des Doktorgrades  
der Naturwissenschaften  
(Dr. rer. nat.)

dem  
Fachbereich Biologie  
der Philipps-Universität Marburg  
vorgelegt von

**Christiane Tenzer**

aus Hagen

Marburg/Lahn 2003

vom Fachbereich Biologie der Philipps-Universität Marburg am 03. Februar 2004  
angenommen.

Erstgutachter: Prof. Dr. H. Plachter

Zweitgutachter: Prof. Dr. L. Beck

Tag der mündlichen Prüfung: 04. Februar 2004





*„Was bisher ärmlicher Schneckengang gewesen,  
wird mit einmal Sturmloch und Löwensprung.*

*Während man es gestern als grandiose Leistung verzeichnete, wenn innerhalb von zwölf Jahren die wenigen Meilen bis Kap Bojador ersegelt wurden und man nach abermals zwölf Jahren langsamen Vordringens glücklich Kap Verde erreichte, bedeutet nun ein Vorstoß von hundert, fünfhundert Meilen nichts Ungewöhnliches mehr.“*

Stefan Zweig: *„Magellan: Der Mann und seine Tat“*, 1938

*“ In 1922, the American ornithologist Joseph Grinnel noted that ,accidentals’ defined as individuals sighted outside the normal range of a species, are not accidental at all. Instead, they are a ‘regular thing, to be expected...the process is part of the ordinary evolutionary programm’ ”*

Peter Waser: *„Dispersal“*, 2001



**Inhaltsverzeichnis**

<b>1</b>	<b>Einleitung.....</b>	<b>1</b>
1.1	FRAGESTELLUNGEN UND ZIELE .....	4
1.2	DER UNTERSUCHUNGSANSATZ .....	6
1.3	BEGRIFFSBESTIMMUNGEN.....	8
1.4	DIE UNTERSUCHTEN ARTENGRUPPEN.....	11
1.5	BIOLOGIE DER UNTERSUCHTEN ARTEN (GASTROPODA: HELICIDAE) .....	12
<b>2</b>	<b>Untersuchungsgebiete und Fließgewässer .....</b>	<b>14</b>
2.1	UNTERSUCHUNGSGEBIET AM OBERRHEIN .....	15
2.1.1	<i>Driftfrequenzen: Untersuchungsabschnitt</i> .....	18
2.2	UNTERSUCHUNGSGEBIETE AN DER LAHN .....	18
2.2.1	<i>Driftfrequenzen: Untersuchungsabschnitt</i> .....	20
2.2.2	<i>Aktive Ausbreitung: Untersuchungsflächen</i> .....	22
2.2.3	<i>Driftdistanzen: Untersuchungsabschnitt</i> .....	26
2.3	UNTERSUCHUNGSGEBIET AN DER ELBE .....	27
2.3.1	<i>Driftdistanzen: Untersuchungsabschnitt</i> .....	28
2.4	ABFLUSSREGIME DER FLIEßGEWÄSSER .....	30
<b>3</b>	<b>Driftfrequenzen terrestrischer Wirbelloser .....</b>	<b>33</b>
3.1	MATERIAL UND METHODEN .....	33
3.1.1	<i>Erfassung und Auslese der Genistfauna</i> .....	33
3.1.2	<i>Bestimmung der Driftfauna</i> .....	34
3.1.3	<i>Auswertung</i> .....	35
3.2	ERGEBNISSE .....	38
3.2.1	<i>Probenumfang</i> .....	38
3.2.2	<i>Zusammensetzung der verfrachteten terrestrischen Wirbellorenfauna</i> .....	40
3.2.3	<i>Zusammensetzung der verfrachteten Käferfauna</i> .....	42
3.2.4	<i>Individuendichten terrestrischer Wirbelloser in schwimmenden Genist</i> .....	43
3.2.5	<i>Driftraten und Driftdichten terrestrischer Wirbelloser</i> .....	47
3.2.6	<i>Ökologische Typen der Driftfauna</i> .....	48
3.3	SCHLUßFOLGERUNGEN .....	55
<b>4</b>	<b>Driftdistanzen terrestrischer Gehäuseschnecken.....</b>	<b>57</b>
4.1	MATERIAL UND METHODEN .....	57
4.1.1	<i>Driftdistanzen mit Treibgut</i> .....	57
4.1.2	<i>Driftdistanzen bei freier Drift</i> .....	60
4.1.3	<i>Schwimmfähigkeit terrestrischer Gehäuseschnecken</i> .....	61
4.1.4	<i>Auswertung</i> .....	62
4.2	ERGEBNISSE .....	63
4.2.1	<i>Driftdistanzen mit Treibgut an der Lahn</i> .....	63
4.2.2	<i>Driftdistanzen mit Treibgut an der Elbe</i> .....	65
4.2.3	<i>Driftdistanzen bei freier Drift an der Lahn</i> .....	67
4.2.4	<i>Driftdistanzen bei freier Drift an der Elbe</i> .....	70
4.2.5	<i>Schwimmfähigkeit terrestrischer Gehäuseschnecken</i> .....	71
4.3	SCHLUSSFOLGERUNGEN.....	73



<b>5</b>	<b>Aktive Ausbreitung auf Überschwemmungsflächen.....</b>	<b>75</b>
5.1	MATERIAL UND METHODEN .....	75
5.1.1	<i>Fang- und Wiederfangexperimente.....</i>	75
5.1.2	<i>Auswertung.....</i>	78
5.2	ERGEBNISSE .....	80
5.2.1	<i>Wiederfundrate .....</i>	80
5.2.2	<i>Ausbreitungsdistanzen von <i>Arianta arbustorum</i>.....</i>	81
5.2.3	<i>Ausbreitungsdistanzen in Abhängigkeit von der Bewegungsrichtung.....</i>	83
5.2.4	<i>Bewegungsrichtungen .....</i>	88
5.3	SCHLUSSFOLGERUNGEN .....	92
<b>6</b>	<b>Diskussion.....</b>	<b>93</b>
6.1	DRIFTFREQUENZEN TERRESTRISCHER WIRBELLOSER.....	93
6.1.1	<i>Zusammensetzung der terrestrischen Wirbellosenfauna.....</i>	95
6.1.2	<i>Individuendichten terrestrischer Wirbelloser in Treibgut .....</i>	96
6.1.3	<i>Driftdichten und Driftraten terrestrischer Wirbelloser bei Hochwasser.....</i>	100
6.1.4	<i>Die ökologischen Typen der Driftfauna .....</i>	103
6.2	DRIFTDISTANZEN TERRESTRISCHER GEHÄUSESCHNECKEN .....	109
6.2.1	<i>Driftdistanzen bei Verfrachtung mit Treibgut.....</i>	111
6.2.2	<i>Driftdistanzen bei freier Drift.....</i>	113
6.2.3	<i>Driftdistanzen - limitierende Faktoren.....</i>	115
6.2.4	<i>Zusammenwirken der Ausbreitung durch freie Drift und „rafting“ .....</i>	119
6.2.5	<i>Schwimmfähigkeit terrestrischer Wirbelloser und potentielle Ausbreitungsdistanzen ...</i>	119
6.2.6	<i>Orientierungsmechanismen auf der Wasseroberfläche .....</i>	123
6.2.7	<i>Überlebensraten auf der Wasseroberfläche.....</i>	124
6.3	AKTIVE AUSBREITUNG TERRESTRISCHER GEHÄUSESCHNECKEN .....	126
6.3.1	<i>Ausbreitungsdistanzen von <i>A. arbustorum</i>.....</i>	128
6.3.2	<i>Ausbreitungsrichtungen.....</i>	131
6.3.3	<i>Orientierungsmechanismen bei Landgastropoden.....</i>	133
6.3.4	<i>Ausbreitung in bevorzugten und weniger geeigneten Habitaten.....</i>	135
6.3.5	<i>Vergleich aktiver und passiver Ausbreitungsdistanzen.....</i>	137
6.4	ZUSAMMENWIRKEN DER AUSBREITUNGS- UND MIGRATIONSWEGE IN DER AUE.....	140
6.4.1	<i>Migrationen.....</i>	141
6.4.2	<i>Passive und aktive Ausbreitung in der Aue.....</i>	143
6.4.3	<i>Kompensationsbewegungen für den flussabwärts gerichteten Transport .....</i>	146
<b>7</b>	<b>Naturschutzfachliche Schlussfolgerungen.....</b>	<b>147</b>
7.1	FLIEßGEWÄSSER ALS VERBUNDSTRUKTUREN .....	148
7.2	EINSCHRÄNKUNGEN DER VERBUNDFUNKTION VON FLIEßGEWÄSSERN .....	151
7.2.1	<i>Zusammensetzung der Driftfauna .....</i>	151
7.2.2	<i>Fließgewässerausbau und Lebensraumverlust in der Aue .....</i>	153
7.2.3	<i>Menge, Qualität und Transport eingetragenen Treibguts .....</i>	156
7.2.4	<i>Isolation und Fragmentation naturnaher Auenbiotope .....</i>	157
7.3	SCHUTZKONZEPTE.....	160
<b>8</b>	<b>Zusammenfassung .....</b>	<b>162</b>
<b>9</b>	<b>Dank .....</b>	<b>166</b>
<b>10</b>	<b>Literatur.....</b>	<b>168</b>





# 1 Einleitung

Die Ausbreitung von Tier- und Pflanzenindividuen ist Grundlage für Neu- und Wiederbesiedlungsvorgänge und hat daher unmittelbare Bedeutung für das Vorkommen und die Persistenz von Arten (Primack 1995, Gilpin & Soule 1996). Für den Artenschutz ist die Kenntnis über die Ausbreitungswege eine entscheidende Voraussetzung für die Beurteilung der Überlebensfähigkeit einer Art (Shafer 1987, Hovestadt et al. 1991, Gilpin & Soule 1996).

Die vielfältige Landnutzung in Mitteleuropa hat einen stetigen Verlust und steigenden Grad der Isolation der verbleibenden Habitate zur Folge (Jedicke 1990, Henle & Mühlenberg 1996, Poethke et al. 1996). Dieser Prozess ist einer der wichtigsten Gründe für den Rückgang der Biodiversität (Jetschke & Fröbe 1994, Henle & Mühlenberg 1996). Eine große Unsicherheit in der Beurteilung der Überlebensfähigkeit einer Art resultiert aus der mangelhaften Kenntnis ihrer Ausbreitungsfähigkeit (Henle & Kaule 1991, Henle & Mühlenberg 1996).

Vor diesem Hintergrund kommt der Analyse der Ausbreitungsmöglichkeiten von Tierarten besondere Bedeutung zu. Dies gilt insbesondere für Arten, die ihren Verbreitungsschwerpunkt in naturnahen Auen haben, da diese zu den gefährdetsten Lebensräumen Mitteleuropas zählen (Vetter 1992, Tockner et al. 2002a).

Über erodierende Uferbänke, durch abgetragenes Treibgut und Abschwemmen von überfluteter Vegetation gelangen besonders bei Hochwasser terrestrische Tiere in Fließgewässer und werden verfrachtet. Die Bedeutung von Fließgewässern als Ausbreitungsvektoren wird vor allem durch die mitunter zahlreichen Vorkommen terrestrischer Arthropoden oder Gehäuseschnecken im Treibgut (speziell Genist) wahrscheinlich, das sich nach Hochwasser an den Ufern von Fließgewässern ablagert (Franz 1907, Boettger 1929, Peetz 1937, Czogler & Rotarides 1938, Boness 1975, Martin 1987, Böwingloh et al. 1995, Gerken et al. 1998, Tockner et al. 2002a u.a).

Boettger (1929) bezeichnet das fließende Wasser aufgrund des Vorkommens lebender Schnecken im Genist als das wichtigste und wirksamste Ausbreitungsmedium für Gehäuseschnecken.

Auch bei Untersuchungen zur Driftfrequenz aquatischer Invertebraten wird vielfach eine terrestrische Driftkomponente erfasst (Bailey 1964, Tockner & Waringer 1997), vor allem weil sie eine wesentliche Bedeutung als Nahrungsquelle für prädatorische Fische hat (Allen 1951, Hynes 1970, Wipfli 1997, Bridcut 2000).

Allerdings liegen aufgrund der schwierigen Untersuchungsbedingungen bei Hochwasser wenige quantitative Untersuchungen zur Driftfrequenz Wirbelloser bei erhöhten Wasserständen vor (Tockner & Waringer 1997).

Die Verfrachtung terrestrischer und aquatischer Organismen mit jeglicher Art von Treibgut wird als „rafting“ (flößen) bezeichnet (Carlquist 1970). Während diese Form der Ausbreitung in marinen Ökosystemen große Beachtung findet (u.a. Thornton 1996, Rundgren & Ingolfson 1999, Hobday 2000 a,b,c, Coulsson et al. 2002, Smith 2002), wurde Treibgut als Ausbreitungsvektor an Fließgewässern erstaunlicherweise bislang selten systematisch untersucht (Robinson et al. 2002).

Neben quantitativen Untersuchungen zur Driftfrequenz terrestrischer Wirbelloser bei Hochwasser fehlen Daten zu möglichen Ausbreitungsdistanzen mit Treibgut an Fließgewässern fast völlig. Wenige Untersuchungen zur Verfrachtung Wirbelloser beschränken sich auf sessile, aquatische Organismen (Horvarth & Lamberti 1997, Haden et al. 1999). Fundierte Kenntnisse über die zurückgelegten Driftdistanzen ohne Treibgut bestehen wiederum nur zur Drift aquatischer Invertebraten (McLay 1970, Brittain & Eikland 1988, Fonseca 1999, Elliot 1971, 2002). Nur selten wurden Ausbreitungsdistanzen terrestrischer Wirbelloser an Fließgewässern belegt (Baur 1993, Framenau et al. 1996, Tenzer et al. 2000). Eine Ursache dafür ist, dass die mit Genist angeschwemmte Fauna überwiegend weit verbreitete Taxa der Fließgewässerufer repräsentiert. Somit können über deren Ursprung und über die zurückgelegten Distanzen keine Aussagen gemacht werden (Boness 1975, Danvind & Nilsson 1997).

Neuere Erkenntnisse zeigen, dass durch passive Ausbreitungsmechanismen mit Vektoren wie Wasser, Wind und Tieren wesentlich höhere Ausbreitungsdistanzen überwunden werden als bei aktiver Ausbreitung (Fischer et al. 1995, 1996, Warkus et al. 1997, Dörge et al. 1999, Tenzer 2000, 2001).

Berücksichtigt man allein aktive Ausbreitungsfähigkeiten, werden Ausbreitungsdistanzen vieler Taxa wahrscheinlich unterschätzt. Die eventuelle Bedeutung passiver Ausbreitung für die räumliche und zeitliche Dynamik von Arten und Populationen wird dabei übersehen. Demzufolge können auch Beeinträchtigungen des Ausbreitungsprozesses und deren mögliche Auswirkungen für den populären Verbund nicht vollständig erkannt werden. Dies gilt besonders für wenig mobile Tiergruppen, wie terrestrische Gehäuseschnecken. Die vorliegenden Untersuchungen wurden daher in wesentlichen Teilen exemplarisch an dieser Artengruppe durchgeführt.

Passive Ausbreitung ist nach dem Anschwemmen der verfrachteten Tiere jedoch nur erfolgreich, wenn geeignete Habitate erreicht werden. Ist dies nicht der Fall, entscheidet die aktive Ausbreitungsfähigkeit über die mögliche Etablierung der Art oder Integration verfrachteter Individuen in bestehende Populationen. Aktive und passive Ausbreitungsleistungen wirken daher zusammen.

Aktive Ausbreitungsleistungen in natürlichen, optimalen Habitaten von Gehäuseschnecken wurden vielfach untersucht. Wenige Erkenntnisse bestehen jedoch zum Bewegungsverhalten der Tiere, wenn sie durch passive Verfrachtung in ein neues, eventuell wenig geeignetes Habitat gelangen. Untersuchungen an Laufkäfern belegen ein gerichtetes Bewegungsverhalten in suboptimalen Habitaten, das als Ausweichen vor ungünstigen Lebensbedingungen interpretiert wird (Wallin & Ekbom 1988, Charrier et al. 1997, Riecken & Raths 2000). Aufgrund vielfältiger Orientierungsmöglichkeiten von Landgastropoden (Cook 1979, Rollo & Wellington 1981, Croll 1983) ist ein ähnliches Ausbreitungsverhalten bei terrestrischen Gehäuseschnecken nicht auszuschließen.

## **1.1 Fragestellungen und Ziele**

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, die Bedeutung der passiven Ausbreitung terrestrischer Wirbelloser durch Fließgewässer für Neu- und Wiederbesiedlungsprozesse in der Aue einzuschätzen.

Die wahrscheinlich hohe Effizienz der Ausbreitung entlang von Fließgewässern für Neu- und Wiederbesiedlungsprozesse wird wesentlich durch die Driftfrequenzen terrestrischer Wirbelloser und die Driftdistanzen bestimmt. Die aktiven Ausbreitungsleistungen verfrachteter Individuen auf Überschwemmungsflächen sind Grundlage für das Erreichen geeigneter Habitate nach dem Anschwemmen. Es wurden folgende Hypothesen aufgestellt:

### **A. Driftfrequenzen**

Mit der fließenden Welle werden bei Hochwasser hohe Individuenzahlen terrestrischer Wirbelloser verfrachtet. Die Zusammensetzung der Laufkäfer- und Gehäuseschneckenfauna spiegelt die Biotopausstattung des Überschwemmungsgebietes wieder.

### **B. Driftdistanzen**

Die Ausbreitungsdistanzen terrestrischer Wirbelloser durch Fließgewässer sind wesentlich höher als aktive Ausbreitungsdistanzen. Dies gilt insbesondere für wenig mobile Tiergruppen, wie terrestrische Gehäuseschnecken, sowie an großen Fließgewässern.

### **C. Aktive Ausbreitung auf Überschwemmungsflächen**

Terrestrische Gehäuseschnecken können aufgrund gerichteten Bewegungsverhaltens geeignete Habitate der Überschwemmungsflächen aufsuchen. Dies erhöht die Wahrscheinlichkeit der Etablierung der Art in neuen, geeigneten Habitaten oder die Integration in bestehende Populationen.

Zur Überprüfung der vorgestellten Hypothesen wurden verschiedenen Fragestellungen bearbeitet:

### **A. Driftfrequenzen**

- Wie setzt sich die terrestrische Driftfauna zusammen?
- In welchen Individuendichten werden terrestrische Wirbellose bei Hochwasser mit Treibgut transportiert und wie viele werden in einem bestimmten Zeitraum verfrachtet?
- Welche ökologischen Typen finden sich in der Drift in Abhängigkeit von der Biotopausstattung des Überschwemmungsgebietes?

### **B. Driftdistanzen**

- Wie groß sind die Verfrachtungsdistanzen bei freier Drift und der Drift mit Treibgut?
- Wie lange schwimmen terrestrische Gehäuseschnecken auf der Wasseroberfläche?
- Welche Überlebensraten zeigen Tiere bei einer Drift auf der Wasseroberfläche?

### **C. Aktive Ausbreitung auf Überschwemmungsflächen**

- Welche Distanzen legen terrestrische Gehäuseschnecken auf Überschwemmungsflächen aktiv zurück?
- Streuen die Bewegungsrichtungen zufällig oder werden geeignete Habitate gezielt aufgesucht? Wie kann das Bewegungsverhalten charakterisiert werden?
- Wie unterscheiden sich passive und aktive Ausbreitungsdistanzen?

Die mögliche Bedeutung des passiven Ausbreitungsprozesses für den populären Verbund, sowie Neu- und Wiederbesiedlungsprozesse in naturnahen Auen und anthropogen geprägten Überschwemmungsgebieten wird aufgrund der in der vorliegenden Arbeit ermittelten Driftfrequenzen, Driftdistanzen und aktiven Ausbreitungsleistungen terrestrischer Wirbelloser diskutiert. Dabei stehen folgende Fragen im Vordergrund:



## **D. Naturschutzfachliche Schlussfolgerungen**

- Welche populationsbiologische Bedeutung kann die Ausbreitung terrestrischer Wirbelloser durch Fließgewässer haben?
- Welchen Einschränkungen unterliegt der Ausbreitungsprozess durch anthropogene Eingriffe an Fließgewässern und Auen?
- Welche Schutzstrategien können den Ausbreitungsprozess fördern und damit den Erhalt auentypischer Arten und Lebensgemeinschaften terrestrischer Wirbelloser?

## **1.2 Der Untersuchungsansatz**

Die passive Ausbreitung terrestrischer Wirbelloser ist ein Prozess, der modellhaft in einzelne Schritte untergliedert werden kann. Lebende Individuen werden zunächst durch den steigenden Wasserstand bei Hochwasser vom Ufer abgeschwemmt (1), mit der fließenden Welle transportiert und an Hindernissen oder bei fallendem Wasserstand wieder am Ufer abgelagert (2). Danach müssen geeignete Habitate vorgefunden oder aktiv aufgesucht werden (3), um sie zu besiedeln (4). Da die passive Ausbreitung ausschliesslich flussabwärts verläuft, stellt sich zudem die Frage, ob Kompensationsbewegungen auftreten (5). Es ist methodisch schwierig den gesamten Prozess zu untersuchen. Die vorliegende Untersuchung beschränkt sich daher auf ausgewählte Teilschritte (Abb. 1).

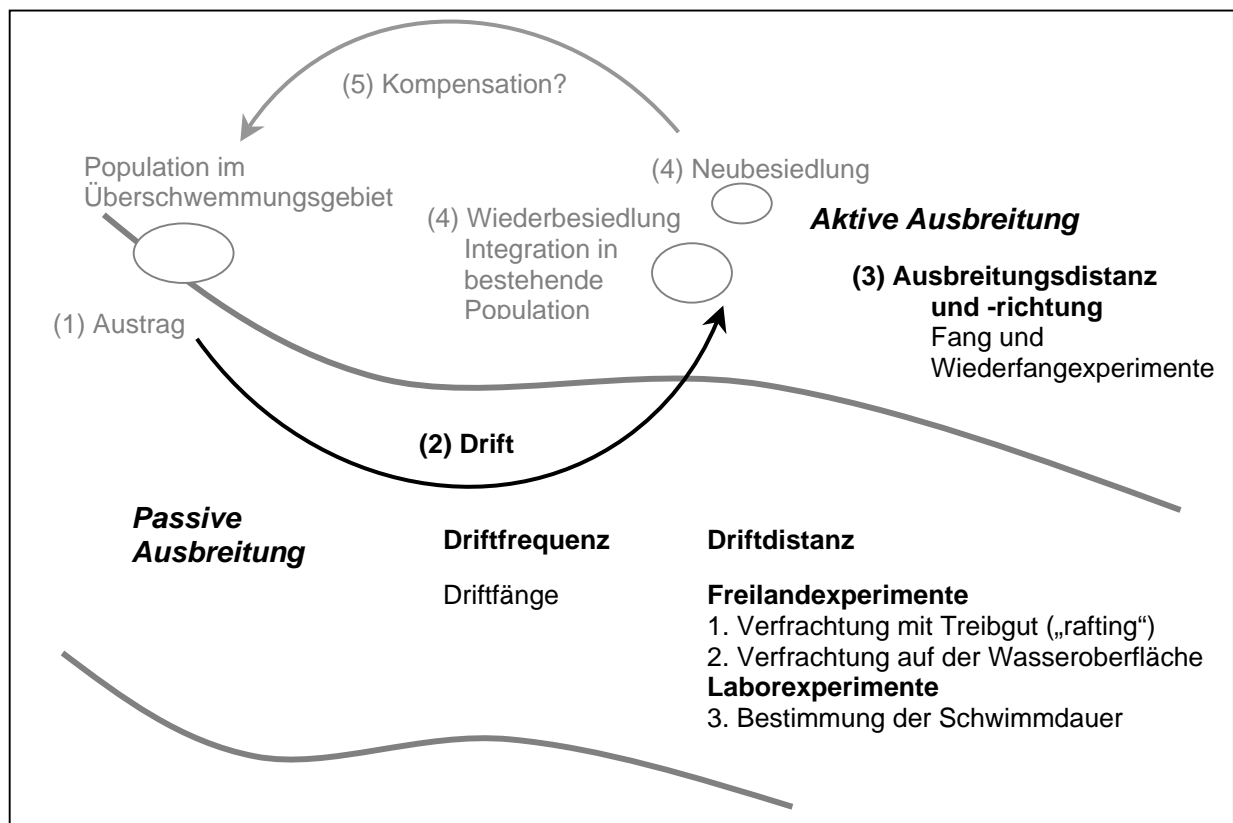


Abb. 1: Schematische Gliederung des Ausbreitungsprozesses entlang von Fließgewässern bei Hochwasser. Die in der vorliegenden Untersuchung bearbeiteten Teilschritte des gesamten Ausbreitungsprozesses und die jeweiligen Untersuchungsansätze sind schwarz hervorgehoben. Weitere Teilschritte sind grau unterlegt.

Die Ausbreitung terrestrischer Wirbelloser durch Fließgewässer bei Hochwasser erfolgt sowohl durch die Verfrachtung der Tiere auf der Wasseroberfläche (in dieser Arbeit als „freie Drift“ bezeichnet) als auch mit Treibgut („rafting“). Um Driftdistanzen im Gewässer ermitteln zu können, wurden beide Verfrachtungswege getrennt untersucht. Das bei Hochwasser verfrachtete Treibgut unterliegt jedoch einer hohen strukturellen Dynamik aus Zerfall und erneuter Akkumulation. Zur Standardisierung der Versuche wurde „künstliches“ Treibgut eingesetzt, das aus Treibholz sowie Bündeln aus Holz und Heu bestand, das während des Transports nicht zerfallen konnte. Laborexperimente zur Schwimmfähigkeit terrestrischer Gehäuseschneckenarten auf der Wasseroberfläche grenzen potentielle Ausbreitungsdistanzen der Tiere bei Hochwasser weiter ein.

### 1.3 Begriffsbestimmungen

#### **Ausbreitung (aktiv und passiv)**

Bei **passiver Ausbreitung** werden die *Distanz* und die *Richtung* der Ausbreitung von Organismen und Ausbreitungseinheiten durch fremde Kräfte (Vektoren) bestimmt. Vektoren passiver Ausbreitung sind Tiere, Wind, Wasserströmungen sowie der Mensch und die mit ihm verbundenen Vektoren (wie Fahrzeuge). **Aktive Ausbreitung** erfolgt durch Laufen, Springen, Kriechen, Fliegen oder Schwimmen (Stein 1986, Begon et al. 1995).

Ausbreitung umfasst Bewegungen, die zu einer Streuung und dem Anwachsen der mittleren Distanz zwischen Individuen führen. Dabei handelt es sich sowohl um Bewegungen innerhalb des Territoriums einer Art, als um auch solche, die von diesem weg führen (vgl. Southwood 1962, Hansson et al. 1992). Dies gilt gleichermaßen für passive Ausbreitung (Wolfenbarger 1946). Bewegungen, die über das Habitat einer Population hinausgehen werden als Fernausbreitung bezeichnet, solche innerhalb der räumlichen Verteilung der Population als Ausbreitung. Es handelt sich zudem um Bewegungen, die einen *dauerhaften* Wechsel des Habitats oder des Aktionsradius eines Organismus bedingen (Hansson et al. 1992).

In Erweiterung dieser Begriffe bezeichnen andere Autoren Ausbreitung als Bewegung eines Organismus von einem Ort zu einem anderen, an dem er sich fortpflanzt (Shields 1987, Clobert et al. 2001). Ausbreitung kann somit auch als Bewegung zwischen aufeinanderfolgenden Generationen bezeichnet werden (Bullock et al. 2002).

Diese Einschränkung wird vielfach bei der Ausbreitung von Wirbeltieren, seltener jedoch für die Ausbreitung Wirbelloser getroffen (MacDonald & Smith 1990). In der ökologischen Literatur wurde Ausbreitung daher (meist) als ein Synonym für Bewegung verwendet (Roshier 2003).

Dies wird auch bei der gebräuchlichen Definition des Begriffs der (aktiven) Ausbreitung von terrestrischen Gehäuseschnecken deutlich. Die Ausbreitung von Schnecken wird als die kleinräumige Bewegung definiert, die Tiere während eines Zeitraums von mehr als einem Tag ausführen (Endler 1977, Baur 1991, Baur 1993). Diese Definition bezieht

damit nicht notwendigerweise Bewegungen ein, die zu einem Wechsel des Habitats führen (vgl. Hansson et al. 1992). Ebenso handelt es sich nach dieser Definition nicht notwendigerweise um Bewegungen, die mit der Fortpflanzung der Individuen an einem anderen Ort verknüpft sind (vgl. Shields 1987, Clobert et al. 2001, Bullock et al. 2002).

In der vorliegenden Untersuchung wird der Begriff Ausbreitung nach Southwood (1962) und Hansson et al. (1992) verwendet. Unter aktiver Ausbreitung terrestrischer Gehäuseschnecken werden Bewegungen im Sinne von Ender (1977), Baur (1991) und Baur (1993) verstanden, da diese Definition den bereits vorliegenden Daten zum Ausbreitungsverhalten terrestrischer Gehäuseschnecken zugrunde liegt und die Einheitlichkeit der Begriffe den Vergleich der Untersuchungsergebnisse erleichtert. Zum anderen fokussiert der Untersuchungsansatz der vorliegenden Arbeit auf Teilschritte des Ausbreitungsprozesses, die sich auf die passiven und aktiven Bewegungen der Tiere beziehen, so dass diese Definition der Ausbreitung hinreichend ist. Die Ausbreitung terrestrischer Wirbelloser durch Fließgewässer wird jedoch auch im Hinblick auf die Möglichkeit der Etablierung terrestrischer Wirbelloser in neuen Habitaten im Anschluss an die Ausbreitung diskutiert.

### **Migration (Wanderung)**

Unter Migrationen werden gerichtete **Hin- und Zurückbewegungen** einer großen Zahl von Individuen zwischen zwei Lokalitäten zusammengefasst, die periodisch auftreten (Hansson et al. 1992, Begon et al. 1995, Roshier 2003). Die Zeitperiode zwischen diesen Wanderungen kann Stunden, Tage, Monate und Jahre betragen.

### **Genist**

Für das im Uferbereich angeschwemmte, schwimmende oder abgelagerte Material aus kleineren Stämmen, Ästen, Gräsern, Blättern, Früchten, Samen und Blüten existieren verschiedene Bezeichnungen. So fasst Siepe (1989) das im Wasser aufgeschwommene organische Material als Flutgenist auf, während Gerken (1988) es als Getreibsel bezeichnet. Das unmittelbar nach Hochwasser abgelagerte Material wird als Auswurf (Czogler & Rotarides 1938), Flussanspülung (Geyer 1908), Anspülich (Barner 1954) oder Treibguthaufen (Gerken 1988) bezeichnet.

Nach Gerken et al. (1998) handelt es sich bei **Genist** um von Wasser transportiertes und wieder abgelagertes organisches und anorganisches Material, das nestartig verflochten ist. In der vorliegenden Arbeit wird der Begriff Genist nach Gerken et al. (1998) verwendet. Damit wird auch das schwimmende Genist („Hochwassergenist“ nach Gerken et al. 1998) und nicht nur das abgelagerte Material einbezogen.

Als **Treibholz** werden vielfach größere Holzstücke bezeichnet, in der Regel ganze Bäume oder dickere Äste (Gerken et al. 1998). Unter Treibholz werden in dieser Arbeit auch kleinere Äste (ab einem Durchmesser von zwei bis drei Zentimetern und einer Länge von 25 cm) verstanden.

**Getreibsel** bezeichnet sehr feines schwimmendes Material (Gerken et al. 1998). In der vorliegenden Arbeit wird darunter das vereinzelt schwimmende, nicht verflochtene Genistmaterial verstanden.

### **Drift und Rafting**

Der Begriff **Drift** bezeichnet zum einen die Verfrachtung von Organismen und organischen Materials im Fließgewässer, zum anderen die Gesamtheit verfrachteter (aquatischer und terrestrischer) Organismen selbst (Brittain & Eikeland 1988).

Untersuchungsgegenstand der vorliegenden Arbeit ist die Drift terrestrischer Wirbelloser auf der Wasseroberfläche. Die passive Verfrachtung terrestrischer Wirbelloser mit Genist, Getreibsel und Treibholz wird als ein Bestandteil der Drift verstanden. Diese Verfrachtung wird in Anlehnung an Carlquist (1970) auch als „**rafting**“ (flößen) bezeichnet.

### **Biotoptypische Arten**

Arten werden als **biotoptypisch** bezeichnet, wenn deren Verbreitungsschwerpunkt in einem bestimmten Biotop liegt, ohne jedoch ausschließlich auf die dort vorhandenen Biotopstrukturen und -qualitäten beschränkt zu sein (Riecken & Blab 1989). Arten sind **auetypisch**, wenn sie ihren Verbreitungsschwerpunkt in naturnahen Auen haben (Spang 1996).

## 1.4 Die untersuchten Artengruppen

Viele Gehäuseschneckenarten sind stark spezialisiert und reagieren aufgrund ihrer geringen ökologischen Valenz und Mobilität besonders empfindlich auf Veränderungen und Verlust des Lebensraums (Colling 1995, Schröder 1997). Gerade für solche Taxa ist die Kenntnis der Ausbreitungswege Voraussetzung, um die Fähigkeit zur Wieder- und Neubesiedlung geeigneter Habitate nach anthropogenen Eingriffen oder natürlichen Katastrophenereignissen (z.B. Hochwasser) einschätzen zu können. Driftdistanzen wurden daher exemplarisch an dieser Artengruppe bestimmt.

Die Ökologie der einzelnen Gehäuseschneckenarten ist relativ gut bekannt. Sie eignen sich daher besonders gut, um zu belegen, welche ökologischen Typen von einer Ausbreitung über Fließgewässer profitieren und welches Besiedlungspotential sie für auetypische Standorte flussabwärts darstellen. Dies gilt gleichermaßen für Carabiden. Die teilweise hohen Individuenzahlen beider Artengruppen in Genist und die gute Bestimmbarkeit erleichtern die Bearbeitung dieser Fragestellung zusätzlich. Unter Berücksichtigung regionaler Vorkommensschwerpunkte (vgl. Riecken 2000, vgl. Plachter et al. 2002) sind für Gehäuseschnecken und Laufkäfer nicht nur Aussagen über die präferierten Biotoptypen möglich. Es können zudem Daten zur Überflutungstoleranz und der Feuchteansprüche (bei Laufkäfern auch zur Schwimm- und Flugfähigkeit) der einzelnen Arten herangezogen werden. Die Kombination der genannten ökologischen Ansprüche und die Anpassungen der Arten an dynamische Lebensräume geben Hinweise darauf, welches Besiedlungspotential die Driftfauna für naturnahe auetypische Standorte flussabwärts stellt.

Da terrestrische Gehäuseschnecken auf der Wasseroberfläche passiv schwimmfähig sind, kann neben der Driftdistanz bei einer Verfrachtung mit Treibgut auch die Driftdistanz bei freier Drift bestimmt werden. Es ist allerdings, im Gegensatz zu vielen anderen Gruppen terrestrischer Wirbelloser, relativ wenig über die Schwimmdauer und Überlebensrate der Tiere bekannt, so dass hier Forschungsbedarf besteht. Für den experimentellen Ansatz zur Ermittlung der Driftdistanzen und der aktiven Ausbreitungsfähigkeit bietet diese Gruppe zudem entscheidende Vorteile. Unter terrestrischen Gehäuseschnecken finden sich für Wirbellose vergleichsweise große Vertreter, wie die ausgewählten Arten *Arianta arbustorum* und *Helix pomatia*. Die Größe der Tiere ermöglicht das Wiederfinden der

Tiere im Gewässer, insbesondere da eine wasserresistente, großflächige und auffällige Markierung der Gehäuse möglich ist. Für die Untersuchungen ist es zudem von Vorteil, dass die weit verbreiteten Arten, insbesondere *A. arbustorum*, in den hohen Individuenzahlen verfügbar sind, wie sie für experimentellen Freilandversuche benötigt werden. In der vorliegenden Arbeit wird zudem für beide Arten eine natürliche Verfrachtung bei Hochwasser belegt.

## 1.5 Biologie der untersuchten Arten (Gastropoda: Helicidae)

### *Arianta arbustorum* (Helicidae)

*Arianta arbustorum* (L. 1758), die Gefleckte Schnirkelschnecke, erreicht Gehäusegrößen von 10 bis 22 mm Höhe und 14 bis 28 mm Breite (Bogon 1990, Kerney et al. 1993; Abb. 2).



Abb. 2: Ausgewachsenes Tier von *Arianta arbustorum*. Die Tiere besitzen ein kugelförmiges Gehäuse mit fünf bis sechs leicht gewölbten Umgängen und einen schwarzen bis hellgrauen Körper. Die Mündung ist bei ausgewachsenen Tieren (in einem Alter von einem Jahr, manchmal bis zu zwei Jahren (Frömming 1954)) mit einer kräftigen Lippe versehen. Das Gehäuse hat eine braune, braun-gelbe Grundfärbung, trägt über das gesamte Gehäuse verteilten hellere Flecken sowie gewöhnlich ein dunkleres Band (Kerney et al. 1983).

Die Tiere werden drei bis vier Jahre alt (Frömming 1954, Baur & Raboud 1988), einzelne Tiere erreichen ein Alter von bis zu 14 Jahren (Baur & Raboud 1988). Die Art kommt in Rainen, Wiesen, an Wassergräben, in Röhrichtern, Hochstaudenfluren und Feldgehölzen vor (Bogon 1990, Kerney et al. 1983, Falkner et al. 2001b). Nach Spang (1996) ist sie am Oberrhein auetypisch und hat ihren Vorkommensschwerpunkt in regelmäßig überfluteten Habitaten. Adulte Tiere finden sich überwiegend am Boden, verborgen zwischen Blättern und Gräsern. Jungtiere steigen häufiger an der Vegetation empor und bleiben bei Trockenheit an Blättern angeheftet sitzen (Frömming 1954, Bogon 1990). Die Paarung der zwittrigen Tiere erfolgt im Mai/Juni. Im Juli und August werden die Eier abgelegt, aus denen nach 20 bis 25 Tagen die Jungtiere schlüpfen (Frömming 1954, Baur 1991). *A. arbustorum* ernährt sich überwiegend von verschiedenen frischen Kräutern, aber auch von abgestorbenen Brennnesseln (Schmidt 1955) und gelegentlich von Aas (Regenwürmer, Schnecken) oder Kot (Bogon 1990). Den Winter verbringt sie entweder

eingegraben in der Erde (Bogon 1990) oder zwischen abgestorbenem Pflanzenmaterial der Streuschicht (Falkner et al. 2001b). *A. arbustorum* ist mit Ausnahme von Finnland in Nord- und Mitteleuropa durchgehend weit verbreitet. Im Süden und Südwesten Frankreichs fehlt sie (Kerney et al. 1983, Bogon 1990).

### ***Helix pomatia* (Helicidae)**

*Helix pomatia* (L. 1758) ist mit 30 bis 50 mm Breite und einer Höhe von 32 bis 50 mm die größte europäische Landgehäuseschnecke (Abb. 3).



Abb. 3: Ausgewachsenes Tier von *Helix pomatia*. Das Gehäuse trägt fünf bis sechs gewölbte Umgänge. Die Mündung ist durch eine umgeschlagene Lippe, die häufig schwach gefärbt ist, gekennzeichnet. Das dickwandige Gehäuse ist cremig weiß, grob gestreift und mit feinen Spirallinien versehen, es trägt oft ein undeutliches braunes Band (Kerney et al. 1983).

*H. pomatia* bevorzugt lichte Wälder, Hecken und Gebüsche. Die thermophile und kalkstete Art kommt auch auf gebüschreichen Kalkmagerrasen und in Weingärten vor (Frömming 1954, Kerney et al. 1983, Bogon 1990, Falkner et al. 2001b). Die Art ist damit nicht auetypisch, bewohnt am Oberrhein jedoch auch verbuschte Hochwasserdämme (Spang 1996). An der Lahn kommt sie ebenfalls im Überschwemmungsgebiet vor und findet sich dort in gebüschreichen, hochwüchsigen Säumen.

Den Winter verbringen die Tiere in Erdhöhlen, wobei die Schalenöffnung von einem verkalkten Deckel (Epiphragma) bis auf eine kleine Öffnung zum Gasaustausch verschlossen wird (Frömming 1954, Bogon 1990). Im Frühjahr verlässt *H. pomatia* bei einer Mindesttemperatur von 8°C und feuchter Witterung das Winterquartier (Bogon 1990). Im Mai bis Juli erfolgt die Paarung der Tiere, die Eiablage vier bis sechs Wochen später in selbstgegrabene Erdhöhlen. Die Jungtiere schlüpfen nach etwa 25 Tagen und verbleiben noch acht bis zehn Tage in der Erde. Die Tiere werden sechs bis acht Jahre alt. Die Nahrung besteht überwiegend aus frischem Pflanzenmaterial (Frömming 1954, Bogon 1990, Falkner et al. 2001b). Die Art ist in Mitteleuropa bis Mittel-Frankreich und Südost-England fast überall weit verbreitet. Ihr Verbreitungsgebiet reicht nach Norden bis zur Ostseeküste (Kerney 1983).



## 2 Untersuchungsgebiete und Fließgewässer

Die Untersuchungen wurden am nördlichen Oberrhein zwischen Worms und Oppenheim, an der „Kühkopf-Knoblochsau“ (Hessen), an der mittleren Lahn bei Marburg (Hessen) und an der mittleren Elbe bei Dessau (Sachsen-Anhalt) im Bereich des Biosphärenreservates „Flusslandschaft Mittlere Elbe“ durchgeführt (Abb. 4).

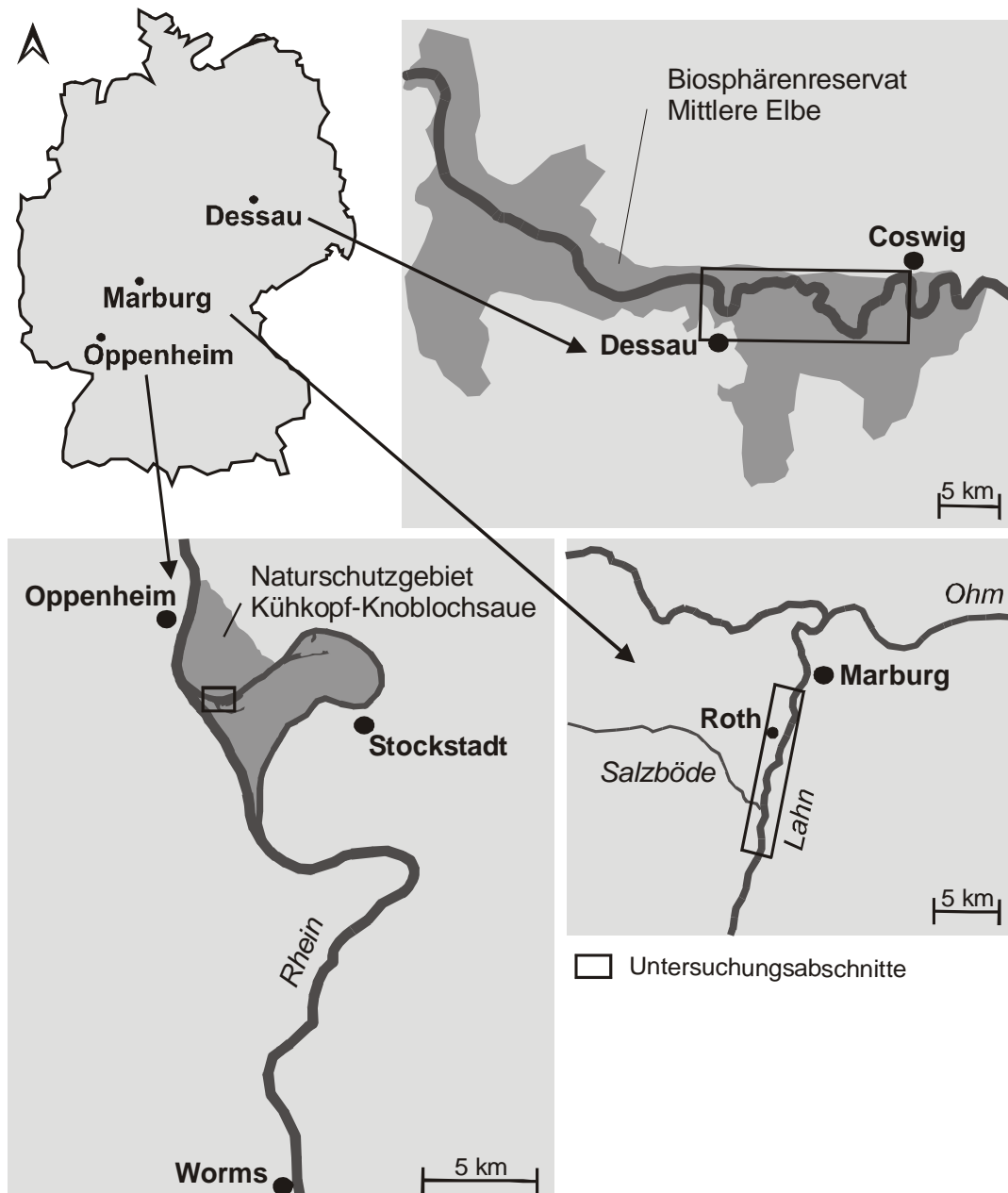


Abb. 4: Lage der Untersuchungsgebiete an der mittleren Lahn bei Marburg, der mittleren Elbe bei Dessau und am nördlichen Oberrhein bei Stockstadt.

Die Untersuchungen fanden in den Jahren 2000 bis 2002 statt. An den drei Gewässern wurden verschiedene Fragenkomplexe bearbeitet (Tab. 1).

Tab. 1: Übersicht zu den an den Untersuchungsgewässern bearbeiteten Fragenkomplexen und den Zeiträumen der Freilandversuche.

Fragenkomplex	Fließgewässer			Zeitraum
	Rhein	Lahn	Elbe	
A. Driftfrequenzen und Qualität der Driftfauna	X	X		01. - 03.2001
B. Driftdistanzen		X	X	07. - 08.2000 07. - 10.2001 06.2002
C. Aktive Ausbreitung im Uferbereich		X		05. - 06.2000 05. - 08.2001

Laborversuche zur Ermittlung potentieller Driftdistanzen, die auf der Schwimmfähigkeit von *A. arbustorum* und *H. pomatia* beruhen, wurden in Klimakammern durchgeführt.

## 2.1 Untersuchungsgebiet am Oberrhein

Der Rhein ist mit einer Länge von 1236 km und einem Einzugsgebiet von 185510 km<sup>2</sup> der größte mitteleuropäische Strom. Er entspringt in den Schweizer Alpen, als Vorderrhein in der Gotthardtgruppe und als Hinterrhein in der Adula (Titizer & Krebs 1996).

Das Untersuchungsgebiet „Kühkopf-Knoblochsaue“ liegt in der nördlichen Oberrheinebene zwischen Worms und Oppenheim. Dieser Oberrheinabschnitt ist Teil einer ursprünglichen Mäanderzone, die sich von der Murgmündung südlich von Karlsruhe bis zur Nackenheimer Schwelle südlich von Mainz erstreckt. Da das Gefälle dieses Gewässerabschnittes gering ist (durchschnittliches Gefälle 0,25 Promille), bildete der Rhein bis zu seiner Regulierung im 19. Jahrhundert durch Seitenerosion weite Schlingen aus (Schäfer 1978, Bundesamt für Gewässerkunde 1985, Titizer & Krebs 1996). Beidseitig bis zu 7 km ausschwingende Mäander sind für diesen Flussabschnitt charakteristisch gewesen. Durch die Tullasche Rheinkorrektur (1817 bis 1887) ist dieser Rheinabschnitt begradigt worden (Dister 1991a, Titizer & Krebs 1996, Bernhardt 2000). Die ehemaligen Schlingen existieren heute nur noch als verlandende Altarme.

Das Naturschutzgebiet Kühkopf-Knoblochsau umfasst einen dieser Altarme. Es besteht aus einer ehemaligen Rheinschlinge, die im Jahr 1828/1829 durchstoßen wurde, der so entstandenen Insel Kühkopf und dem angrenzenden Auwaldgebiet der Knoblochsau (Rheinkilometer 468-478). Es ist mit 2370 Hektar Fläche das größte NSG in Hessen (Dister et al. 1992, Stiftung Hessischer Naturschutz 1997).

Das Naturschutzgebiet gehört zu den wenigen Gebieten des Rheins in Hessen, an denen naturnahe Ufer zu finden sind. Für den Hauptstrom sind nur die Rheininseln zu nennen (Dister 1991a, HGON 1999).

Die Wasserstandsschwankungen am Kühkopf können bis zu 8 m betragen (Stiftung Hessischer Naturschutz 1997). Durch den Wechsel von Überschwemmung und Trockenfallen haben sich hier Annuellenfluren im zeitweilig trockenfallenden, ehemaligen Flussbett des Rheins, sowie ausgedehnte Röhricht- und Großseggenbestände, Weichholzauwälder und -gebüsche, aber auch großflächige Hartholzauwälder ausgeprägt (Dister 1980, Stiftung Hessischer Naturschutz 1997). Von insgesamt etwa 1700 ha Fläche des Kühkopfes sind:

- 100 bis 300 ha Flachwasserbereiche
- 150 ha Röhrichtbestände
- 620 ha Auwald (davon sind 150 ha nicht einheimische Hybridpappelbestände)

Im Zentralbereich des Kühkopfes und der Knoblochsau werden zudem 700 ha extensiv als Grünland genutzt (Stiftung Hessischer Naturschutz 1997, HGON 1999).

Im März 2001 wurden vor dem Sommerdeich liegende Teilflächen dieser Biotope überschwemmt.

### *Auswahl des Untersuchungsabschnittes*

Das Gebiet wurde für die Untersuchungen zur Frequenz und Qualität der mit Treibgut verfrachteten terrestrischen Wirbellosenfauna ausgewählt, da es durch eine Vielfalt auentypischer Biotope gekennzeichnet ist. Es war daher anzunehmen, dass die eventuell mit Treibgut verfrachtete terrestrische Wirbellosenfauna ein auentypisches Besiedlungspotential für flussabwärts gelegene Standorte bietet. Um diese Hypothese zu prüfen, wurde auf dem Altrhein verfrachtetes Treibgut bei Hochwasser entnommen (Abb. 5).

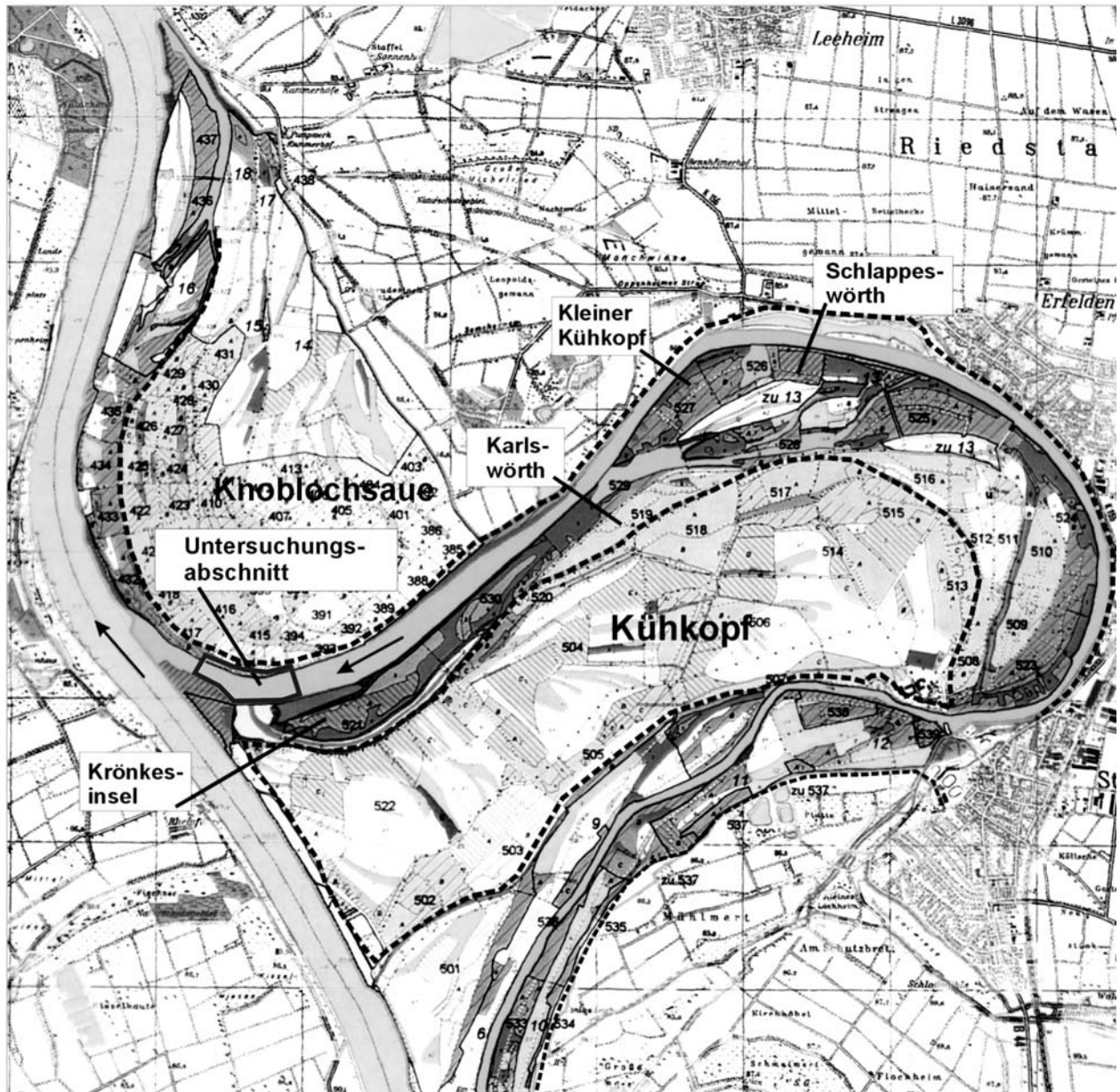


Abb. 5: Das Untersuchungsgebiet am Oberrhein im Gebiet des Naturschutzgebiet „Kühkopf-Knoblochsau“ und der Untersuchungsabschnitt ((- - - Sommerdeiche) Kartengrundlage: Zustandskarte des Naturschutzgebietes „Kühkopf-Knoblochsau“, Regierungspräsidium Darmstadt, Maßstab 1: 30 000).

Die bei Hochwasser geringe Strömungsgeschwindigkeit auf dem Altarm, im Vergleich zum Neurhein, ermöglichte die Entnahme von verfrachtetem Treibgut mit Hilfe eines Bootes.

### **2.1.1 Driftfrequenzen: Untersuchungsabschnitt**

Verfrachtetes Treibgut wurde im nördlichen Teil des Naturschutzgebietes, 500 m bis 750 m oberhalb der Mündung in den Neurhein abgefangen. Im gleichen Gewässerabschnitt wurden am rechtsrheinischen Ufer bei ablaufendem Wasser Proben schwimmenden Genistmaterials erfasst, das nicht - oder nicht mehr - verfrachtet wurde (s. Abb. 5). Da das auf dem Altrhein entnommene Genistmaterial stark verflochten und großflächig war, sowie an der Mündung des Altrheins in den Neurhein entnommen wurde, ist davon auszugehen, dass es sich um Genist handelte, das während dieses Hochwassers aus dem Altarmgebiet flussaufwärts abgeschwemmt wurde.

Die Überschwemmung im März 2001 reichte am Altrhein bis an den Deichfuß der Sommerdeiche. Die oberhalb der Entnahmestellen liegenden Ufer werden überwiegend von großflächigen Röhrichtbeständen (*Phalaris arundinacea* und *Typha latifolia*) und Großseggenrieden auf der „Krönkesinsel“ und den flussnahen Bereichen des „Karlswörth“ eingenommen. Auf der rechten Uferseite des Altarmes haben sich ebenfalls Röhrichte aus *P. arundinacea* ausgebildet, die sich im Deichvorland auf einen schmalen Bereich vor den Sommerdeichen beschränken. Weiter flussaufwärts des Altrheins („Kleiner Kühkopf“ und „Schlappeswörth“) finden sich, neben weiteren Röhrichtbeständen, forstlich geprägte Laubholzwälder und extensiv genutztes Grünland.

## **2.2 Untersuchungsgebiete an der Lahn**

Die Lahn gehört als Mittelgebirgsfluss zum Einzugsgebiet des Rheins und entspringt im südlichen Teil des Rothaargebirges bei Heiligenborn (Pletsch 1989, DVWK 1996). Nach 245 Flusskilometern mündet die Lahn bei Lahnstein in den Rhein. Sie hat ein Einzugsgebiet von 4900 km<sup>2</sup> (DVWK 1996). Das Untersuchungsgebiet liegt südlich von Marburg im Naturraum Marburg-Gießener Lahntal. Es umfasst einen Gewässerabschnitt der Lahn, der vom Naturschutzgebiet „Unterm Wolfsberg“ bei der Ortschaft Marburg-Ronhausen bis etwa 8 km flussabwärts zur Lahnbrücke bei Sichertshausen reicht. An der Lahn wurden neben

den Untersuchungen zur Driftfrequenz terrestrischer Wirbelloser, auch Untersuchungen zur Driftdistanz und zur aktiven Mobilität von *A. arbustorum* durchgeführt (Abb. 6).

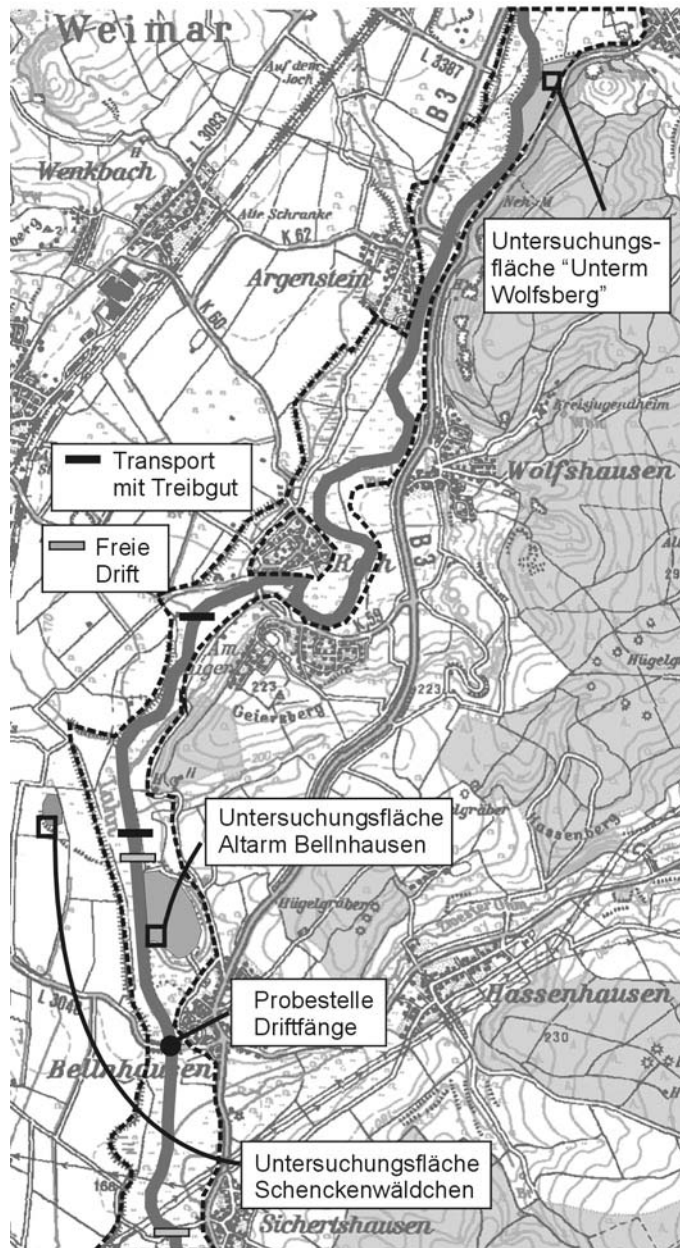


Abb. 6: Das Untersuchungsgebiet an der Lahn mit den einzelnen Untersuchungsabschnitten: Erfassung der Driftfrequenz (Probestelle an der Lahnbrücke Bellnhausen); Erfassung der Driftdistanz (Transport mit Treibgut, Freie Drift); Erfassung der aktiven Ausbreitung von *A. arbustorum* auf rezenten oder ehemaligen Überschwemmungsflächen der Lahn. Grenzen des rezenten Überschwemmungsgebietes (---) der Lahn. (Datenquelle: Regierungspräsidium Gießen: Staatliches Umweltamt Marburg; Kartengrundlage: Topographische Karte L 5318, Maßstab 1 : 50 000)

In dieser Talniederung dominiert auf den fruchtbaren Schwemmlandböden landwirtschaftliche Nutzung. Die Nutzflächen befinden sich vor allem in unmittelbarer Nähe zum Flusslauf und reichen in der Regel bis zur Uferböschung. Die Ufer- und Auenvegetation weist eine ausgeprägte Artenverarmung auf. Dies wird wesentlich auf die mangelnde Lebensraumdifferenzierung durch Gewässerausbau, das Fehlen einer naturnahen Aue und damit natürlicher, störungsfreier Rückzugsräume zurückgeführt (DVWK 1996).

Im Untersuchungsgebiet finden sich nur kleinflächig naturnahe, auetypische Standorte wie Röhrichte und Großseggenriede sowie Reste der Weichholzaue. Dazu zählen

Überschwemmungsflächen im nördlichen Teil des Untersuchungsgebietes mit dem Naturschutzgebiet „Unterm Wolfsberg“ und dem südlich gelegenen Naturschutzgebiet „Altarm-Bellnhausen“. Dieser Altarm war vor der Lahnregulierung in den 20er Jahren des 20. Jahrhunderts zusammen mit einem flussaufwärts liegendem Gehölz, dem „Schenckenwäldchen“, Bestandteil einer s-förmigen Lahnkurve, deren ursprünglicher Verlauf noch am Geländere relief der Aue zu erkennen ist.

### ***2.2.1 Driftfrequenzen: Untersuchungsabschnitt***

Driftfänge verfrachteten Genistmaterials wurden an der Lahnbrücke bei Frohnhausen-Bellnhausen im Januar und Februar 2001 durchgeführt. Das entnommene Driftmaterial stammt aus dem flussaufwärts liegenden Gewässerabschnitt, der durch ein Wehr bei Roth wahrscheinlich begrenzt wird, da Genist bei Hochwasser unterhalb des Wehres im Gewässer umgewälzt wird.

#### ***Auswahl des Untersuchungsabschnittes***

Der Gewässerabschnitt wurde ausgewählt, um zu untersuchen, ob und zu welchem Anteil auetypische Arten in einem überwiegend durch landwirtschaftliche Nutzung gekennzeichnetem Überschwemmungsgebiet durch Fließgewässer verfrachtet werden. Durch die geringe Brückenhöhe und die vergleichsweise geringere Fließgeschwindigkeit bei Hochwasser konnte eine Driftfalle eingesetzt werden, um Driftfrequenzen terrestrischer Wirbelloser zu erfassen. An den großen Fließgewässern ist der Einsatz der Driftfalle aufgrund der wesentlich höheren Fließgeschwindigkeit, der damit verbundenen hohen mechanischen Belastung, der hohen Zugkräfte und der Brückenhöhe nicht ohne größeren technischen Aufwand möglich (Abb. 7).



Abb. 7: Die Lahn bei Hochwasser im Januar 2001 an der Brücke bei Frohnhausen-Bellnhausen (Probestelle zur Entnahme von Genist).

Etwa 500 m oberhalb der Probestelle zur Erfassung der Driftfrequenz findet sich der Altarm Bellnhausen, der im Jahr 2000 wieder an die Lahn angeschlossen wurde und somit während der Probennahme 2001 durchströmt wurde. Kleinflächig haben sich am Altarm Röhrichte aus *Phragmites arundinacea* erhalten, durchgängig ist er von Gehölzen der Weichholzaue (Bruch-Weiden (*Salix fragilis*) und Silberweiden (*S. alba*)) gesäumt. Innerhalb der Altarmschleife liegen großflächige Wiesen, Weiden und Ackerflächen.

Das Lahnufer im Untersuchungsabschnitt weist flussaufwärts des Entnahmeortes des Genists einen schmalen, lückigen Gehölzsaum auf, der überwiegend aus einer oder zwei Baumreihen und Weidengebüsch besteht. Die Bewirtschaftung reicht vielfach bis an den Gewässerrand. Die Überschwemmungsflächen im Untersuchungsabschnitt werden überwiegend durch landwirtschaftliche Nutzflächen wie Wiesen, Standweiden und Äcker geprägt. Das Wirtschaftsgrünland besteht aus Fettwiesen oder –weiden.



### **2.2.2 Aktive Ausbreitung: Untersuchungsflächen**

Die drei Untersuchungsflächen „Unterm Wolfsberg“, „Altarm Bellnhausen“ und „Schenckenwäldchen“ wurden zur Untersuchung der aktiven Ausbreitungsleistungen von *A. arbustorum* genutzt.

#### ***Auswahl der Untersuchungsflächen***

Am „Altarm Bellnhausen“ und auf der Untersuchungsfläche „Unterm Wolfsberg“ wurden auf Teilen der Untersuchungsflächen hohe Individuendichten natürlich vorkommender *A. arbustorum* beobachtet, in anderen Bereichen nicht. Versuchstiere wurden auf unbesiedelten Flächen in der Nähe der durch die Art besiedelten Habitats (geeignete Habitats) ausgesetzt, um Distanz und -richtung der Ausbreitung zu erfassen. *Arianta arbustorum* besiedelte auf den Untersuchungsflächen Ruderalfluren, die durch Brennessel (*Urtica dioica*) dominiert waren oder die Krautschicht unter Weiden und Weidengebüsch bildeten. Alle drei Untersuchungsflächen befanden sich im rezenten oder ehemaligen Überschwemmungsgebiet der Lahn.

### ***Untersuchungsfläche „Altarm Bellnhausen“***

Die Untersuchungsfläche umfasst eine Wiese am „Altarm Bellnhausen“ unmittelbar am Lahnufer. Westlich grenzt die Fläche an ein Getreidefeld, in südöstlicher Richtung an den mit Gehölzen bestandenen Altarm.

Hohe Individuendichten von *A. arbustorum* fanden sich in der durch *Urtica dioica* dominierten Ruderalflur, die dem Gehölz vorgelagert ist. Westlich grenzt die Untersuchungsfläche an die Lahn (Abb. 8).

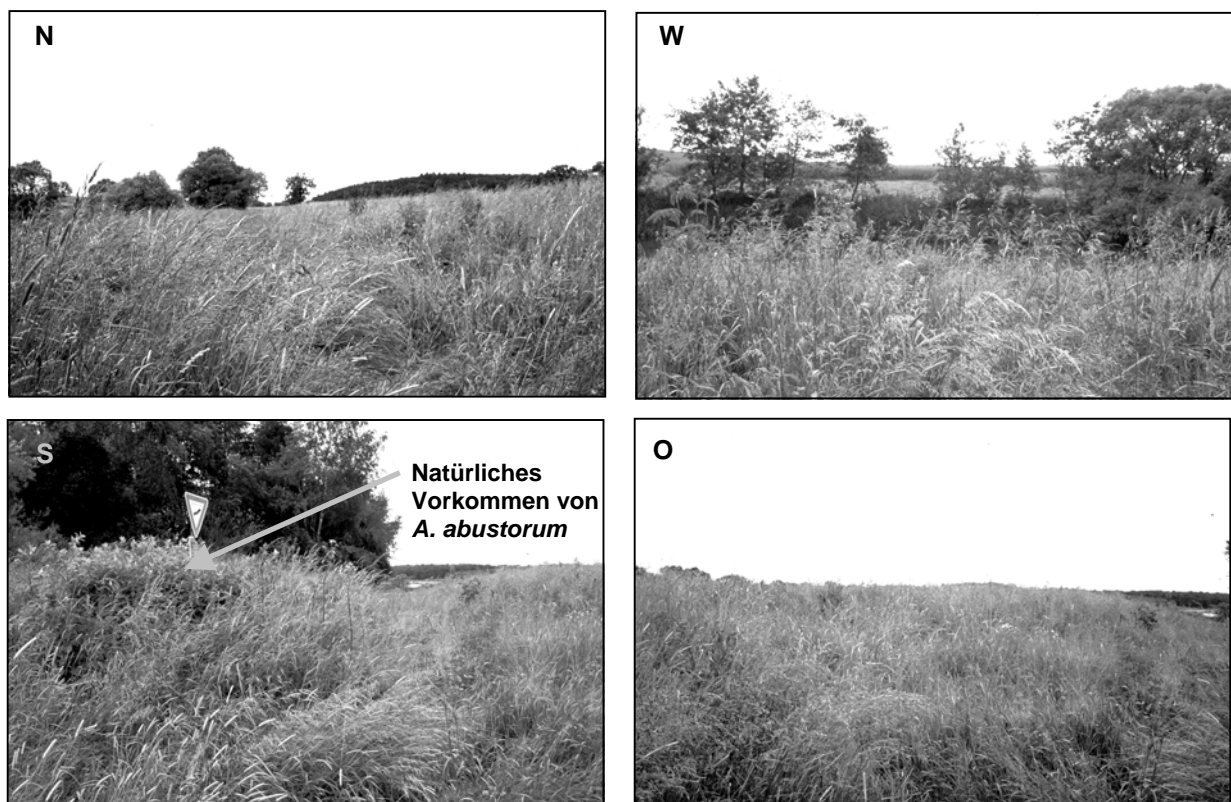


Abb. 8: Die Untersuchungsfläche am Altarm bei Bellnhausen, fotografiert vom Aussetzungspunkt "ortsfremder" Individuen von *A. arbustorum*. Ein natürliches Vorkommen von *A. arbustorum* findet sich in der Ruderalvegetation, die dem Gehölzsaum des Altarms vorgelagert ist. Die Fläche steigt unmittelbar vor der Ruderalflur entlang einer Anschüttung an. Die minimale Entfernung vom Aussetzungspunkt zum Lahnufer und zum Gehölz betrug jeweils 12 m. Die Vegetationshöhe der Ruderalflur und Wiese lagen zum Untersuchungszeitpunkt zwischen 80 cm bis 120 cm.

### *Untersuchungsfläche „Unterm Wolfsberg“*

Für die Versuche auf der Untersuchungsfläche „Unterm Wolfsberg“ wurde eine extensiv genutzte, wechselfeuchte Wiese an der Lahn ausgewählt. Östlich an die Wiese angrenzend findet sich ein Gehölzsaum aus Weiden und Weidengebüsch sowie Schwarz-Erlen entlang eines feuchten Grabens. An den gehölzfreien Standorten findet sich entlang des Grabens ein Saum aus Hochstauden, dominiert von Mädesüß (*Fillipendula ulmaria*) und Sumpfschwertlilie (*Iris pseudacorus*). Durch eine Straße vom Untersuchungsgebiet getrennt, schließt sich hangaufwärts ein Laubwald an (Abb. 9).

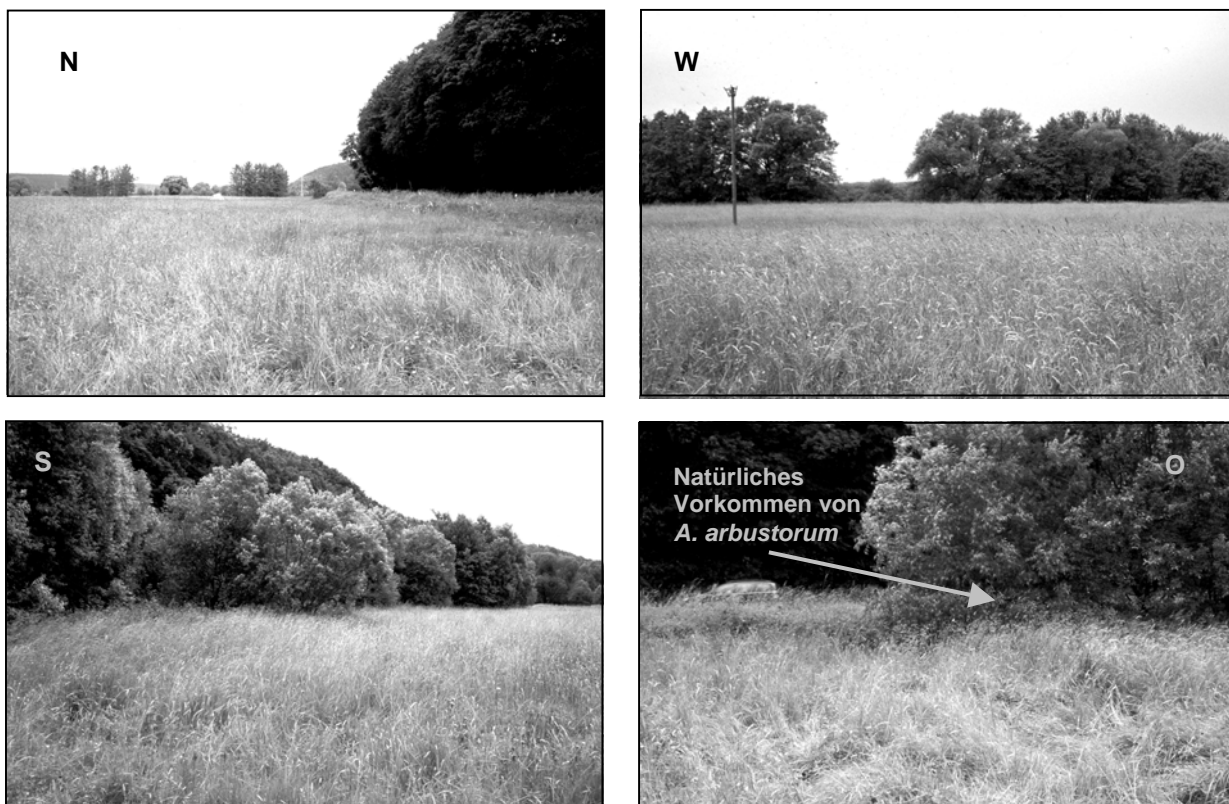


Abb. 9: Die Untersuchungsfläche „Unterm Wolfsberg“ in verschiedenen Himmelsrichtungen. Die Fläche fiel in östlicher Richtung zu einem Graben hin leicht ab. Die Vegetationshöhe auf der Wiese betrug zum Untersuchungszeitpunkt 60 cm bis 90 cm. Die kürzeste Entfernung zum Gehölz betrug 12 m.

### ***Untersuchungsfläche „Schenckewäldchen“***

Im Unterschied zu den beiden ersten Untersuchungsflächen befindet sich das „Schenckewäldchen“ etwa 200 m vom Lahnufer entfernt. Es wird bei Hochwasser nicht mehr von der Lahn überschwemmt, da die Fläche im Zuge der Lahnregulierung 1927/28 durch einen Hochwasserdamm vom Überschwemmungsgebiet abgeschnitten wurde. Bei Hochwasser wird dieser Bereich jedoch regelmäßig durch aufsteigendes Grundwasser geflutet. Das Gehölz kann als fossiler Auwaldrest beschrieben werden (Reich 1996), der durch feuchte Senken, dichten Unterwuchs und einen hohen Totholzanteil gekennzeichnet ist. Die Untersuchungsfläche umfasst eine südlich des Schenckewäldchens gelegene Wiese, die von einem wasserführenden Graben durchzogen wird. Am Schenckewäldchen konnte *A. arbustorum* nicht in den unmittelbar an die Untersuchungsflächen angrenzenden Ruderalbereichen beobachtet werden, jedoch vereinzelt im angrenzenden Gehölz (Abb. 10).



Abb. 10: Die Untersuchungsfläche am „Schenckewäldchen“ in verschiedenen Himmelsrichtungen. Die Fläche fiel in südlicher Richtung zu einem feuchten Graben leicht ab. Die Entfernung vom Aussetzungspunkt zum Graben und zum Gehölz lag bei jeweils 10 m. Die Vegetationshöhe auf der Wiese betrug im Untersuchungszeitraum 30 cm bis 50 cm.

### 2.2.3 Driftdistanzen: Untersuchungsabschnitt

Freilanduntersuchungen zur Ermittlung der Driftdistanzen wurden an der Lahn und an der Elbe durchgeführt, um Verfrachtungsdistancen terrestrischer Wirbelloser exemplarisch an unterschiedlich großen Fließgewässern zu vergleichen. An der Lahn begann der Untersuchungsabschnitt südlich der Ortslage von Roth und erstreckte sich flussabwärts bis zu einer Lahnbrücke bei Sicherheitshausen.

#### Auswahl des Untersuchungsabschnittes

Im Bereich der mittleren Lahn zählt dieser Gewässerabschnitt zu den längsten Fließgewässerstrecken ohne Querverbau, so dass er sich für die Freilandexperimente besonders eignete.

Driftdistanzen terrestrischer Wirbelloser an Fließgewässern sind neben den Abflusswerten und der Schwimmfähigkeit der Taxa (bei freier Drift) auch wesentlich von der Gewässerstruktur abhängig. Die Abschnitte der beiden Fließgewässern an denen Driftdistanzen untersucht wurden, unterschieden sich vor allem durch die Gewässerbreite, aber auch durch den Windungsgrad, die Ausprägung von Sohlenstrukturen und in das Gewässer ragender Vegetation (vgl. Briem 2002; Tab. 2).

Tab. 2: Gewässerabschnitte der Verfrachtungsexperimente mit *A. arbustorum* an der Lahn. Das Gefälle liegt in diesem Gewässerabschnitt bei 0,72 Promille (DVWK 1996). Sohlenstrukturen (ST) sind Schnellen („riffles“), Stillen („pools“), Uferbänke und Mittenbänke (nicht baumbewachsene, zeitweise trockenfallende Bänke in der Gewässermittte). Der Windungs- oder Krümmungsgrad (Sinuosität, SI) ergibt sich aus dem Quotienten aus der Länge des Gewässerabschnittes und Länge der Luftlinie/ des Tals zwischen Beginn und Ende des Gewässerabschnittes. Der Windungs- oder Krümmungsgrad kann folgende Werte annehmen (nach Briem 2002):

SI = 1: gerades Gewässer (künstliches Gewässer); SI = 1.01 – 1.05: gestrecktes Gewässer; SI = 1.06 – 1.25: schwach gewundenes Gewässer; SI = 1.26-1.5: gewundenes Gewässer; SI = 1.5: mäandrierendes Gewässer.

Versuchsansatz	Art	Länge	Breite (min./max.)	Sinuosität	Sohlen- strukturen
<b>Verfrachtung mit Pflanzenbündeln (19.07.00- 17.08.00)</b>	<i>A. arbustorum</i>	1,52 km	15-20 m	schwach gewunden	Schnellen, Stillen
<b>Freie Drift (01.06.02)</b>	<i>A. arbustorum</i>	2,05 km	15-25 m	gestreckt	Schnellen, Stillen Mittenbänke

## 2.3 Untersuchungsgebiet an der Elbe

Die Elbe ist mit 1144 km Länge von der Quelle im Riesengebirge bis zur Mündung in die Nordsee und einem Einzugsgebiet von 131950 km<sup>2</sup> einer der größten Flüsse Mitteleuropas (IKSE 1999).

Im Gegensatz zu anderen z.T. stark kanalisierten großen Fließgewässern in der Bundesrepublik Deutschland ist die mittlere Elbe in einem geringeren Maß ausgebaut (SABID 1995). Trotz dessen ist die Elbe auch in diesem Gewässerabschnitt auf ganzer Länge durch Buhnen gekennzeichnet (Abb. 11), mit deren Bau bereits 1866 durch die preußische Strombauverwaltung in Magdeburg begonnen wurde (Gumpert 1964).



Abb. 11: Der Untersuchungsabschnitt an der mittleren Elbe bei Vockerode.

### *Auswahl des Untersuchungsabschnittes*

Die Elbe erwies sich für den experimentellen Ansatz, bei dem große Mengen an Treibgut in das Gewässer eingebracht wurden, als besonders geeignet. Zum einen wurde die Durchführung von Mitarbeitern des Wasser- und Schifffahrtsamtes Dresden und des Biosphärenreservates Flusslandschaft Elbe unterstützt. Zum anderen ist das Schiffsaufkommen an der Elbe wesentlich geringer als an anderen großen Gewässern wie dem Rhein. Beeinträchtigungen der Versuche durch Wellenschlag großer Transportschiffe, der Treibgut an die Ufer drückt und das Abschwemmen von Tieren verursachen kann, waren erwartungsgemäß an der Elbe gering.

### 2.3.1 Driftdistanzen: Untersuchungsabschnitt

Der Untersuchungsabschnitt begann an der Pendelfähre bei Coswig, endete bei Dessau und umfasste somit insgesamt 21 km Länge (Abb.12).

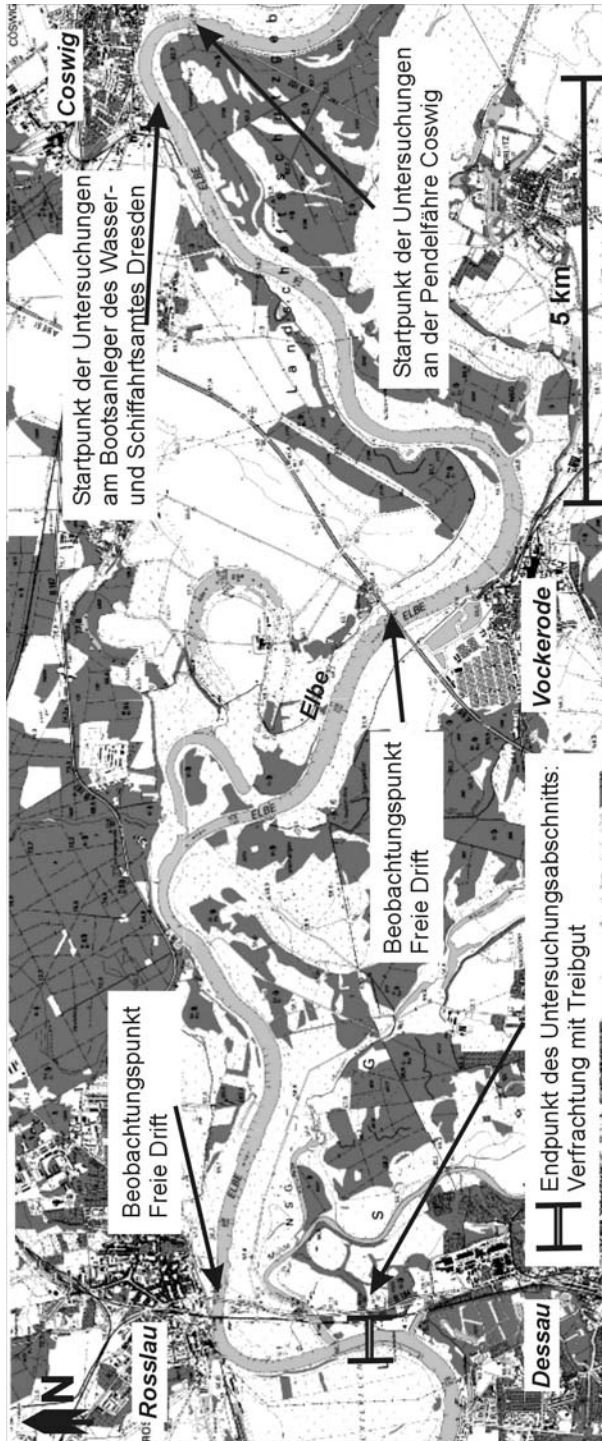


Abb. 12: Untersuchungsabschnitt an der Elbe zur Ermittlung der Driftdistanzen von *Arianta arbustorum* und *Helix pomatia*. Der Untersuchungsabschnitt an der Elbe reichte von der Pendelfähre bei Coswig flussabwärts bis Dessau und umfasste eine Gesamtlänge von 21 Flusskilometern. Die Tiere wurden an den beiden Startpunkten eingesetzt. Bei den Untersuchungen zur freien Drift wurde die Anzahl noch schwimmender Tiere von *H. pomatia* an den Beobachtungspunkten bestimmt. Untersuchungen zur Verfrachtung von *A. arbustorum* mit Treibgut umfassten den Gewässerabschnitt von den beiden Startpunkten bis zum Endpunkt des Untersuchungsabschnittes.

Der Untersuchungsabschnitt ist aufgrund des geringen Gefälles (0,15 Promille, SABID (1995)) durch große Flussschlingen gekennzeichnet (Tab. 3).

Tab. 3: Struktur des Gewässerabschnitts zur Untersuchung der Driftdistanz von *A. arbustorum* und *H. pomatia* an der Elbe. Abkürzungen: SI: Windungsgrad, ST: Sohlenstrukturen, (Weitere Erläuterungen s. Tab.2).

Versuchsansatz	Art	Länge	Breite (min./max.)	SI	ST
Verfrachtung mit Treibholz und Pflanzenbündeln (Vorversuch 26.07.01)	<i>A. arbustorum</i>	10 km	ca. 80 -120 m	gewunden	Stillen
Verfrachtung mit Pflanzenbündeln II (26.09.01)	<i>A. arbustorum</i>	20,8 km	ca. 80 -120 m	mäandrierend	Stillen
Freie Drift (I: 08.08.01 II: 10.08.01)	<i>H. pomatia</i>	19,8 km 8,8 km	ca. 80 -120 m	gewunden gewunden	Stillen

Die Flussschlingen erreichen zwischen Rosslau und Coswig bis zu 3 km und beidseitig bis zu 4 km Ausdehnung. Erst seit der Flussregulierung in den 30er Jahren dieses Jahrhunderts beschränken sich hier die Hochwasserfolgen auf Uferabbrüche und das Durchspülen der Altwässer. Vor der Gewässerregulierung verlagerten sich die Mäander durch Erosion und Sedimentation des Flusses. Vor allem in Folge extremer Hochwasser bildeten sich Flusslaufverlagerungen und Altwässer ständig neu (SABID 1995).



## 2.4 Abflussregime der Fließgewässer

Das Abflussregime des Rheins zwischen Basel und Mainz ist durch hohe Wasserstände im April bis August gekennzeichnet. Die Schneeschmelze in den Alpen ist Ursache für die hohen Wasserstände in diesem vergleichsweise langen Zeitraum. Hochwasserereignisse treten häufig Ende Dezember und im Februar/März auf, wenn hohe Niederschlagsmengen und Tauwetter zeitlich zusammenfallen und Niederschläge nicht im gefrorenen Boden versickern (Dister 1991 a, Titizer & Krebs 1996).

Die Lahn lässt in ihrer Wasserführung einen charakteristischen Jahresgang eines Mittelgebirgsflusses erkennen, mit maximalen Wasserständen in den Monaten Januar bis März und minimalen Wasserständen im September. Von November bis März treten 75% der Hochwässer auf. Die über mehrere Tage anhaltenden West- und Südwestlagen verursachen relativ hohe Temperaturen und starke Niederschläge, die vor allem in Winter- und Frühlingsmonaten ein schnelles Abschmelzen des Schnees und ein Abfließen des Wassers über den gefrorenen Boden bedingen. Sommerhochwasser bilden sich aufgrund in schneller Folge durchziehender Zyklonen aus (Ericksen 1967).

Die Elbe weist hohe Abflüsse im hydrologischen Winterhalbjahr (November – April) auf. Hochwasser treten überwiegend in den Monaten März und April auf, wenn im Riesengebirge die Schneeschmelze einsetzt. Im Vergleich zum Rhein, der durch sein alpines Einzugsgebiet auch durch regelmäßige Sommerhochwasser charakterisiert ist, sind Sommerhochwasser an der Elbe selten. Die geringsten Abflüsse werden in den Monaten Mai bis September erreicht (IKSE 1994).

Die Wasserstände werden gemäß der gewässerkundlichen Hauptwerte der Untersuchungsgewässer als Niedrigwasser, Mittelwasser und Hochwasser bezeichnet (Tab. 4).

Tab. 4: Gewässerkundliche Hauptwerte der Untersuchungsgewässer. Die Angaben der mittleren Wasserstände (W) und Abflusswerte (Q) am Rhein beziehen sich auf einen Zeitraum von 1931-2001 (Quelle: Bundesamt für Gewässerkunde (Koblenz)), an der Lahn auf einen Zeitraum von 1956-1997 (Quelle: Regierungspräsidium Gießen, Staatliches Umweltamt (Marburg), Gewässerkundliches Jahrbuch Rheingebiet, Teil III) und an der Elbe von 1991-2000 (Quelle: Wasser- und Schifffahrtsamt Dresden (Dresden)). Ein Hochwasser, dass statistisch einmal im Jahr auftritt, hat den Abflusswert HQ1.

Hauptwerte			Rhein		Lahn		Elbe	
			(Pegel Worms)		(Pegel Marburg)		(Pegel Coswig)	
	Q (m³/s)	W (cm)	W	Q	W	Q	W	Q
<b>Mittleres Niedrigwasser</b>	<b>(MNQ)</b>	<b>(MNW)</b>	65	672	160	3,44	145	*
<b>Mittelwasser</b>	<b>(MQ)</b>	<b>(MW)</b>	215	1420	205	16,6	263	*
<b>Mittleres Hochwasser</b>	<b>(MHQ)</b>	<b>(MHW)</b>	540	3410	458	162	540	*
<b>Jährliches Hochwasser</b>	<b>(HQ<sub>1</sub>)</b>		493	3170	410	144	*	*

\* Diese Abflussdaten und Wasserstände sind für diesen Pegel nicht verfügbar

### *Das Abflussregime der Gewässer im Untersuchungszeitraum*

An Rhein und Lahn wurden bei Hochwasser im Januar und März 2001 Driftfänge zur Bestimmung der Driftfrequenzen terrestrischer Wirbelloser durchgeführt. An der Lahn wurden zudem im Februar 2001 Proben während eines erhöhten Wasserstandes entnommen, der den Pegel eines mittleren Hochwassers leicht unterschritt.

Die Untersuchung von Driftdistanzen terrestrischer Gehäuseschnecken an der Elbe und Lahn konnten nicht unter Hochwasserbedingungen durchgeführt werden. Die Ursache dafür war die unzureichende Verfügbarkeit von Versuchstieren zu Hochwasserzeitpunkten im Winter. Die Versuche wurden daher überwiegend zwischen Niedrig- und Mittelwasserständen durchgeführt (Abb.13).

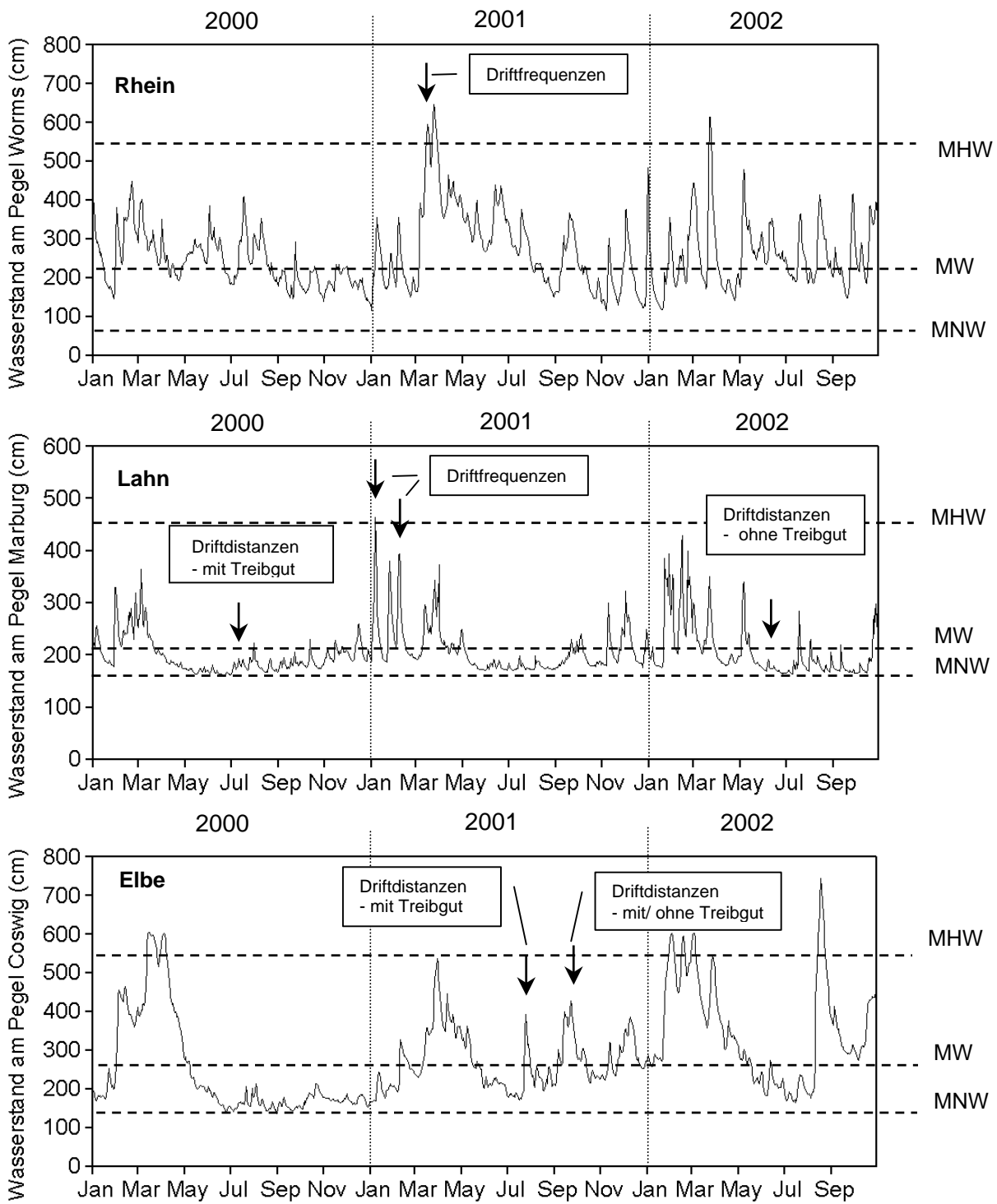


Abb. 13: Abflussregime der Fließgewässer im Untersuchungszeitraum und zeitliche Lage der Experimente zur Driftfrequenz und Driftdistanz. Bedeutung der Abkürzungen s. Tabelle 4.

### 3 Driftfrequenzen terrestrischer Wirbelloser

#### 3.1 Material und Methoden

Während dreier Probenentnahmen wurden insgesamt 57 Proben schwimmenden Treibgutes an Lahn und Rhein gesammelt. Die Untersuchungen erfolgten an der Lahn am 07.01.2001 und 06.02.2001. Am Rhein wurden während des Frühjahrshochwassers am 15.03.2001 und 17.03.2001 Treibgutproben erfasst. Im Uferbereich schwimmendes Genistmaterial wurde am Rhein bei sinkendem Wasserspiegel (19.03.2001) beprobt.

##### *3.1.1 Erfassung und Auslese der Genistfauna*

Driftendes Genistmaterial wurde an der Lahn unter Verwendung einer Driftfalle, verändert nach Elliot (1967, 1970) und Tümping & Friedrich (1999), von der Wasseroberfläche abgefangen. Die Driftfalle bestand aus zwei Schwimmkörpern in Form geschlossener PVC-Rohre, die über Edelstahlleisten verbunden waren. An den Leisten wurde ein Metallrahmen (60 cm x 16 cm x 10 cm) befestigt, der die Halterung eines Fangnetzes bildete (Maschenweite 1 mm, Netzlänge 2 m). Metallrahmen und Fangnetz konnten an 3 Positionen, am vorderen und hinteren Ende, sowie der Mitte der Falle befestigt werden. Die unterschiedliche Positionierung ermöglichte es, dass die Falle bei unterschiedlichen Strömungsbedingungen der Wasseroberfläche auflag und nicht unter Wasser gedrückt wurde (Abb. 14).

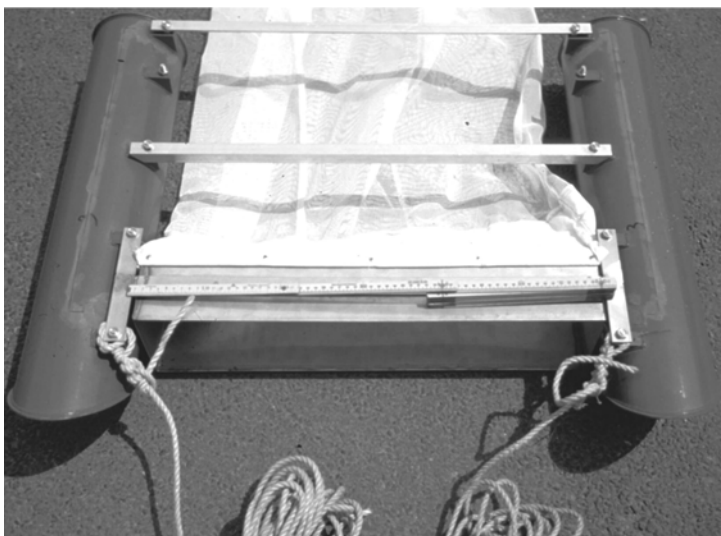


Abb. 14: Driftfalle (Öffnung des Netzes: 60 cm x 16 cm x 10 cm, Länge des Netzes 2 m, Maschenweite 1mm)

Die Driftfalle wurde von einer Brücke an Seilen in das Gewässer gelassen und im Bereich des höchsten Treibgutaufkommens zwei bis fünf Minuten exponiert. Während des Februarhochwassers wurden mit Hilfe der Driftfalle zusätzlich Proben unmittelbar am überfluteten Ufer entnommen.

Das gesammelte Driftmaterial wurde in Kunststoffbeuteln verpackt. Im Labor wurde das gesamte Genistmaterial in Teilproben von je 10 Litern, jeweils für 20 Minuten in einer Weißschale nach terrestrischen Wirbellosen durchsucht. Es wurden nur lebende Tiere erfasst. Die Suchzeit und die durchsuchte Menge wurden standardisiert, um die Anzahl ausgelesener Tiere aus den Proben vergleichen zu können, sowie eine Lagerung des Materials in den Kunststoffbeuteln über mehrere Tage und damit das Absterben der Tiere zu vermeiden.

Ein Teil der Proben wurde zur weiteren Extraktion der Fauna in eine Kempsonapparatur (Mühlenberg 1993) gegeben. Aufgrund der beschränkten Volumenkapazität der Kempsonapparatur wurde so nur ein kleiner Teil des gesamte Treibgutes behandelt. Die Temperatur wurde dabei in 2°C Schritten nach jeweils 24 Stunden von 30°C auf 60°C innerhalb von zwei Wochen erhöht. Die Fangflüssigkeit bestand aus einer 60% Ethylglykollösung mit etwas Spülmittel. Die ausgelesenen Tiere wurden in 70% Alkohol konserviert.

### ***3.1.2 Bestimmung der Driftfauna***

Gehäuseschnecken und Laufkäfer wurden bis zur Art, die restliche Fauna bis zur Ordnung oder Familie bestimmt und ausgezählt. Die Bestimmung der ausgelesenen Fauna erfolgte für die Ordnungen und Familien terrestrischer Wirbelloser nach Brohmer (1988). Die Familien der Käfer wurden ergänzend nach Zahradnik (1985), die der Wanzen nach Wachmann (1989) bestimmt. Die Bestimmung der Gehäuseschneckenarten wurde nach Kerney et al. (1983) und Bogon (1996) durchgeführt, die Nomenklatur richtet sich nach Falkner et al. (2001a).

Die Bestimmung der Laufkäferarten erfolgte nach Freude et al. (1976), Trautner & Geigenmüller (1987), Sciaky (1991) und Schmidt (1994). Die Nomenklatur richtet sich nach Trautner et al. (1997). Kritische Arten wurden von Herrn Andreas Malten (Laufkäfer) und Herrn Klaus Groh (Gehäuseschnecken) überprüft.

### ***3.1.3 Auswertung***

#### ***Frequenzen der terrestrischen Wirbellosen in der Drift***

Die in Treibgut erfassten Individuenzahlen terrestrischer Wirbelloser wurden aufgrund der unterschiedlichen Probennahme an Lahn und Rhein und der Vergleichbarkeit mit Ergebnissen anderer Untersuchungen anhand mehrerer Kennwerte dargestellt.

Zum einen wurde die Anzahl erfasster Individuen auf das Volumen ausgelesenen Genists bezogen (**Individuendichte**: Individuenzahl/Genistvolumen (L)) (Siepe 1989, Braccia & Batzer 2001). Dafür wurde das Volumen des ausgelesenen Treibgutes mit einem Messbecher bestimmt.

Bei Probennahme mit der Driftfalle (nur Lahn) wurden zusätzlich Driftrate und Driftdichte terrestrischer Wirbelloser ermittelt.

Die **Driftrate** (Individuenzahl/Stunde) ist die Individuenzahl, die in einem Zeitabschnitt mit der fließenden Welle transportiert wird.

Die **Driftdichte** gibt die in einem bestimmten Wasservolumen erfasste Individuenzahl wieder (Individuenzahl/m<sup>3</sup>). Die Driftdichte ermöglicht den Vergleich von Proben, indem von dem jeweils beprobten Volumen auf die gleiche Volumeneinheit umgerechnet wird. Ist für die Berechnung der Driftdichte kein Durchflussmengenzähler einsetzbar, wie in der vorliegenden Untersuchung, wird das beprobte Wasservolumen über Probedauer, Fließgeschwindigkeit, und Netzöffnungsfläche errechnet (Tümpling & Friedrich 1999).

Die Strömungsgeschwindigkeit wurde durch die Driftkörpermethode (je 10 Messwiederholungen pro Probennahme) bestimmt (Schwoerbel 1994).

#### ***Ökologische Typen der Laufkäfer- und Gehäuseschneckenfauna***

Alle erfassten Arten wurden bestimmten ökologischen Typen zugeordnet, um die Qualität der Driftfauna als Besiedlungsquelle zu bewerten. Die relativen Anteile der ökologischen Typen an der Arten- und Individuenzahl beider Untersuchungsgewässer werden verglichen (vgl. Riecken 1992, Plachter et al. 2002).

Angaben zu den autökologischen Ansprüchen der Laufkäfer- und Gehäuseschneckenarten erfolgten weit möglichst unter Berücksichtigung regionaler Vorkommensschwerpunkte der einzelnen Arten (vgl. Hugenschütt 1997, Riecken 2000).

## ***Gehäuseschnecken***

Eine umfangreiche, aktuelle Datengrundlage zu den ökologischen Ansprüchen terrestrischer Gehäuseschnecken in Überschwemmungsgebieten großer Fließgewässer bieten Falkner et al. (2001b). Grundlage dieser Daten sind Erhebungen an Loire, Seine, Maas, Weser, Elbe und Teilen des Rheineinzugsgebietes zwischen Binger Loch und der Mündung in die Nordsee. Die Daten nach Falkner et al. (2001b) werden durch Angaben zu Vorkommensschwerpunkten terrestrischer Gehäuseschnecken in Überschwemmungsgebieten am Oberrhein von Schmid (1978), Hemmen (1973) und Spang (1996) ergänzt (Tab.5).

Tab. 5: Ökologische Typisierung der Gehäuseschneckenfauna (\*nach Hemmen (1973), Schmid (1974, 1978) Falkner et al. (2001b), Spang (1996))

### **Biotoppräferenz\***

Waldränder	Waldränder trockener, warmer Standorte
Wald- und Offenland	Biotoptypen sowohl des Offenlandes, speziell Hochstaudenfluren, als auch der Feucht- und Nasswälder.
Feucht- und Nasswiesen	Feuchtes, ungedüngtes Grünland; Röhrichte; Hochstaudenfluren; Großseggenriede
Feucht - und Nasswälder	Erlenbruchwald, Auwälder (Weichholz-, Hartholzauwälder)
Wälder	Laubwald mesophiler Standorte, Laub- und Nadelholzmischwald feuchter Standorte

### **Überflutungstoleranz**

(Spang 1996, Falkner et al. 2001b):

Gering	Vorkommen der Art bei regelmäßiger Überflutung, Grad der Toleranz gegenüber hydraulischem Stress, Dauer und Häufigkeit von Überflutung
Mäßig	Geringe Toleranz gegenüber Überflutung, (nicht stetig und in hoher Individuenzahl an regelmäßig überfluteten Standorten vorkommend)
Hoch	Mittlere Toleranz gegenüber zeitweiliger Überflutung
	Vorkommen an regelmäßig von Überflutung betroffenen oder ständig gefluteten Standorten (teilweise in hoher Individuenzahl)

### **Feuchtepräferenz (nach Kerney et al. 1983, Bogon 1996, Falkner et al. 2001b)**

Nass	hygrophile Arten (hohe Feuchtepräferenz)
Feucht	mesophile Arten (mittlere Feuchtepräferenz)
Trocken	xerophile Arten (Bevorzug trockene Standorte)

## ***Laufkäfer***

Liegen keine näheren Daten zur regionalen Biotoppräferenz der Laufkäfer vor, richten sich die Angaben nach Koch (1989), Barndt et al. (1991) und Marggi (1992). Angaben zur regionalen Biotoppräferenz von Laufkäferarten auf Überschwemmungsflächen und Altarmbereichen des Oberrheins wurden nach Gladitsch (1978), Gerken (1981), Siepe

(1989), Spang (1996), Handke (1996) und Ludewig (1996) gemacht. Angaben zur Biotoppräferenz von Laufkäferarten im Querprofil der Überschwemmungsflächen der Lahn von Bohle & Engel-Methfessel (1993) wurden verwendet.

Die Klassifikation der Biotope als Lebensräume der Laufkäferarten erfolgte in Anlehnung an Trautner et al. 1997 (Tab.6).

Tab. 6: Ökologische Typisierung der Laufkäferfauna

<b>Biotoppräferenz</b>	<b>Klassifikation</b>
Ufer (u):	Vegetationsarme Ufer, darunter sandige, schlammige Ufer; Schotterbänke und -inseln; beschattet und unbeschattet
Sümpfe (s):	Vegetationsreiche Ufer, Sümpfe, feuchte und nasse Hochstaudenfluren, Feucht- und Nassgrünland
Feucht- und Nasswälder (fw):	Sumpf- und Bruchwald, Weidengebüsche nasser Standorte, Auwald
Wald/ Wald und Offenland: (w) / (wo)	Wald: Trockenwarme und mesophile Wälder Wald und Offenland: Vorkommen sowohl in Wäldern als auch in Biotopen der offenen Kulturlandschaft (s. Felder)
Felder (o):	offene Kulturlandschaft, wie Äcker, Wiesen, Weiden, ausdauernde und kurzlebige Ruderalfluren

**Feuchtepräferenz** (Koch 1989, für Offenlandarten nach Barndt et al. 1991)

xerophil x:	Präferenz trockener Standorte
hygrophil h:	hohe Feuchteansprüche
eingeschränkt xerophil (x)	Offenlandarten, überwiegend xerophil, auch in feuchteren Lebensräumen
eingeschränkt hygrophil (h)	Offenlandarten, überwiegend hygrophil, auch in trockeneren Lebensräumen

**Flugdynamische Typen und Fortpflanzungstypen** (nach Barndt et al. 1991, Marggi 1992)

FBH	Frühjahrsbrüter mit Herbstbestand
FB	Frühjahrsbrüter
HB	Herbstbrüter
m (macropter)	potentiell flugfähige Arten, da die Hinterflügel voll ausgebildet sind, allerdings kann die Flugmuskulatur u.U. rückgebildet sein
dim (dimorph)	bei einer Art können sowohl Individuen mit rückgebildeten als auch voll ausgebildeten Hinterflügeln auftreten
b (brachypter)	rückgebildete Hinterflügel, nicht flugfähige Arten

**Flutverhalten** nach Siepe (1989,1995)

SV	Aktives, gerichtetes, koordiniertes Schwimmen auf der Wasseroberfläche
TV	Aktives Eintauchen unter die Wasseroberfläche beim Laufen auf Substrat und koordinierte Bewegungen unter der Wasseroberfläche.



## 3.2 Ergebnisse

### 3.2.1 Probenumfang

An der Lahn und am Altrhein der Kühkopf-Knoblochsaue wurden in 57 Proben mit einem Gesamtvolumen von 593 Liter insgesamt 14745 terrestrische Wirbellose erfasst (Tab.7).

Tab. 7: Ergebnisse der Probenentnahme von schwimmenden Genist an Rhein und Lahn. N<sub>IND</sub>: absolute Anzahl terrestrischer Wirbelloser, die aus Genistmaterial ausgelesen wurde; N<sub>PRO</sub>: Anzahl der entnommenen Proben an Genistmaterial; Exp (min.): Expositionszeit der Driftfalle in Minuten im Gewässer; \* Probenentnahme ohne Driftfalle per Hand.

Gewässer	Entnahmeort	Datum	N <sub>IND</sub> (abs.)	N <sub>PRO</sub>	Exp (min.)	Genist (Liter)
Lahn	Strom	(07.01.01)	6 453	22	133	279
		(06.02.01)	1 706	15	50	137
	überschwemmte Ufer	(06.02.01)	30	4	223	2
Rhein (Kühkopf)	Strom	(15.,17.03.02)	4 841	10	*	105
	überschwemmte Ufer	(19.03.02)	1 715	6	*	70
<b>Summe</b>			14 745	57	406	593

Am überfluteten Ufer wurden während einer Expositionszeit von insgesamt 223 min. und eines Untersuchungszeitraums von acht Stunden nur 30 Individuen (8 Individuen/Stunde) verdrifteter terrestrischer Wirbelloser erfasst. Während des zu diesem Zeitpunkt noch ansteigenden Wasserspiegels drifteten die Tiere somit überwiegend im Bereich des höchsten Treibgutaufkommens. Verfrachtetes Treibgut und Tiere konzentrierten sich an der Probestelle in der Gewässermitte, wo die Schleppekraft des Wassers am höchsten war. Treibgut wurde dort in einem Bereich von zwei bis drei Metern variabler Breite verfrachtet, die Driftraten wurden daher auf eine Mindestbreite von 1,8 Metern bezogen. Da die Individuen aufgrund der Strömungsverhältnisse offensichtlich mit dem Treibgut in der Gewässermitte konzentriert werden, ist die so abgeschätzte Driftrate etwas geringer als die Driftrate über die gesamte Gewässerbreite. Die anhand der Driftfänge in der Gewässermitte ermittelten Driftraten sind somit realistischer Schätzwerte für eine auf die gesamte Gewässerbreite bezogene Driftrate zum Entnahmezeitraum.

### *Zusammensetzung des Genistmaterials*

Der überwiegende Anteil des Genistes bestand aus kleinem Pflanzenmaterial bis 10 cm Länge und Breite, vor allem in Form von Laub und Gräsern. Größeres Pflanzenmaterial setzte sich aus Ast-, Holz- und Rindenstücken zusammen (Abb. 15).

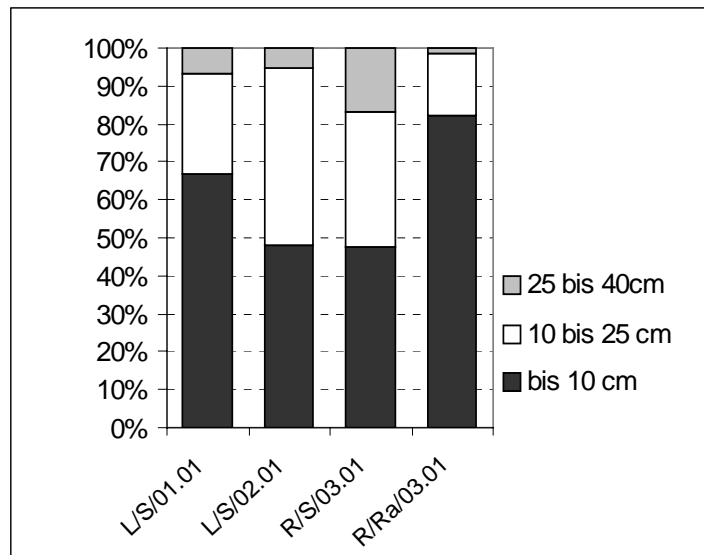


Abb. 15: Größe des Genistmaterials an Lahn und Rhein. Das Genist bestand aus Ästen, Rinde, Laub, Moosstückchen, Gräsern, Heu und kleineren Holzstücken. L/S/01.01: Lahn, Strommitte, Januar 2001; L/S/02.01 Lahn, Strommitte, Februar 2001; R/S/03.01: Rhein am Kühkopf, Strommitte, März 2001; R/Ra/03.01: Rhein am Kühkopf, überschwemmter Uferbereich, März 2001.

Die Genistproben der Lahn bestanden zum überwiegenden Teil aus locker aggregiertem Genist oder Getreibsel. Am Altrhein der Kühkopf-Knoblochsau wurden Proben per Hand aus größerem, stärker verflochtenem Genist entnommen. Das verfrachtete Pflanzenmaterial bildete dabei z.T. sehr große Akkumulationen von bis zu 5-6 m Durchmesser. Äste, größere Holzstücke und Rinde, aber auch mit abgestorbenen Gras verflochtenes Laub ragte dabei an einigen Stellen deutlich über die Wasseroberfläche. Sehr große Treibgutakkumulationen erstreckten sich bis zu etwa 50 cm tief unter die Wasseroberfläche. Das Material driftete bei sehr geringer Strömungsgeschwindigkeit über die gesamte Breite der freien Wasserfläche des Altrheins.

Die Verfrachtung terrestrischer Tiere mit dem Genist konnte dort unmittelbar beobachtet werden. Anhäufungen von Käfern, Gehäuseschnecken und Ameisen wurden vielfach an den höchsten Punkten der über die Wasseroberfläche ragenden Äste oder Rindenstücke beobachtet. Einige Individuen bewegten sich an dem aus dem Wasser ragendem Treibgut teilweise bis an die höchste Erhebung. Andere Tiere, insbesondere Käfer versteckten sich jedoch auch in kleinen Anhäufungen von Genistmaterial. Bei der späteren Auslese des Genistmaterials wurden Kurzflügelkäfer und kleinere Laufkäfer in hohlen Pflanzenstengeln gefunden.

### 3.2.2 Zusammensetzung der verfrachteten terrestrischen Wirbellosenfauna

Coleopteren zählten zu den häufigsten verfrachteten Taxa an Lahn und Rhein (Abb. 16).

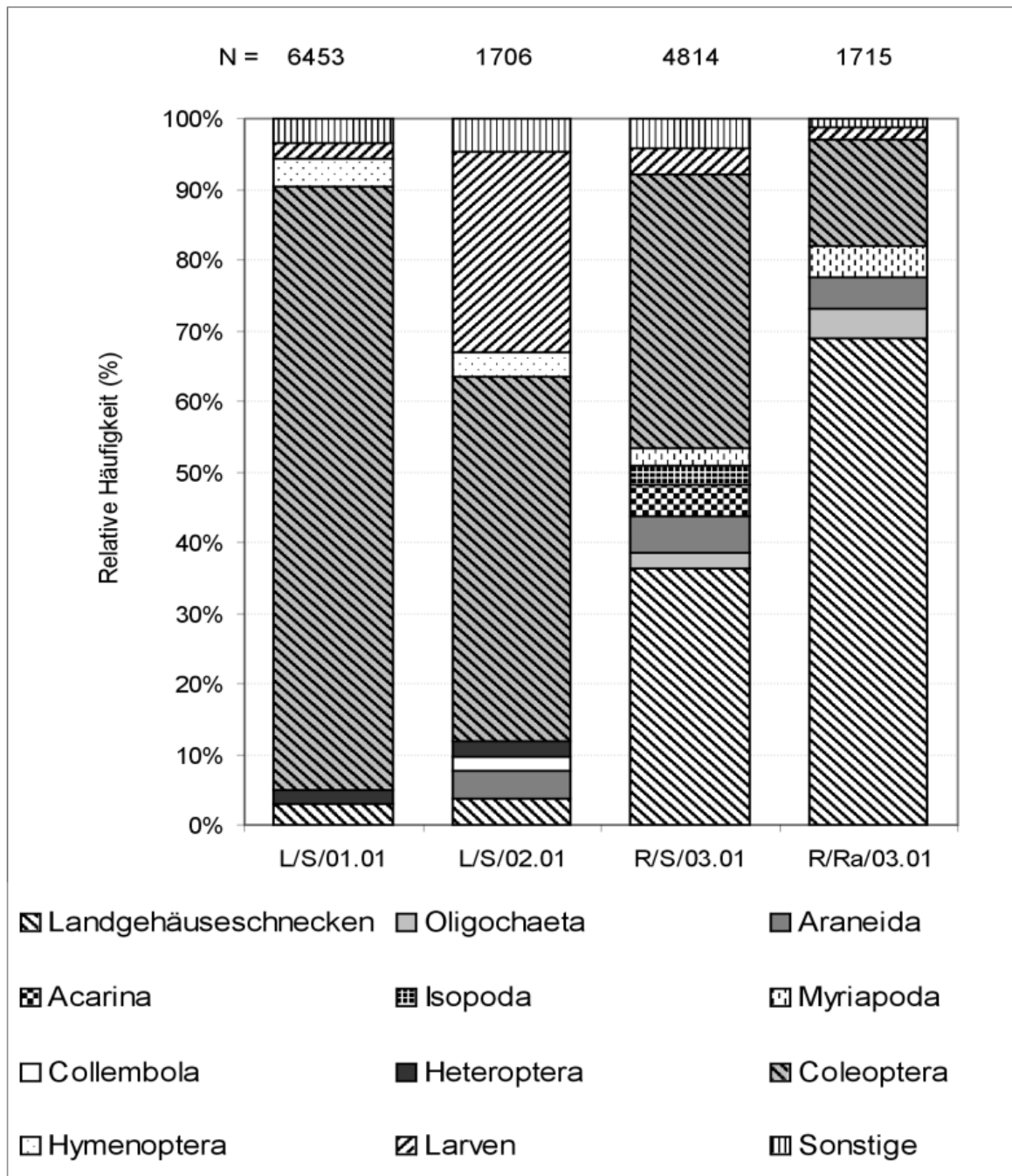


Abb. 16: Zusammensetzung der terrestrischen Wirbellosenfauna schwimmenden Genists von Lahn und Rhein (Kühkopf). Es werden alle Taxa mit einer relativen Häufigkeit > 1% an der Gesamtzahl erfasster Individuen der jeweiligen Probenentnahme dargestellt;

N = Gesamtzahl erfasster Individuen. Probenentnahmen: L/S/01.01: Lahn, Strommitte, Januar 2001; L/S/02.01 Lahn, Strommitte, Februar 2001; R/S/03.01: Rhein am Kühkopf, Strommitte, März 2001; R/Ra 03.01: Rhein am Kühkopf, überschwemmter Uferbereich, März 2001.

Taxa mit einer relativen Häufigkeit < 1% werden unter Sonstige zusammengefasst, dies sind: Hirudinea, Pseudoscorpionida, Oppilionida, Nacktschnecken, Dermaptera, Homoptera, Diptera, sowie Gruppen, die in der Legende aufgeführt sind, aber bei der jeweiligen Probennahme relative Häufigkeiten < 1% erreichten.

An der Lahn nahmen sie bis zu 85% der gefangenen Individuen ein. (5474 Individuen im Januar; 52%, 879 Individuen im Februar). Am Altrhein hatten Coleopteren einen geringeren Anteil (38%, 1844 Individuen in verfrachtetem Genist des Altrheins; 15%, 259 Individuen in aufgeschwommenem Genist am Ufer).

Am Altrhein traten terrestrische Gehäuseschnecken deutlich hervor (37%, 1810 Individuen auf dem Altrhein schwimmendes Genist), und hatten in aufgeschwommenem Genist des überfluteten Ufers den höchsten Anteil (69%, 1180 Individuen). An der Lahn hatten terrestrische Gehäuseschnecken dagegen im Januar nur einen Anteil von 3% am Gesamtfang (193 Individuen) und von 4% im Februar (65 Individuen).

Eine weitere häufige Gruppe des Genists waren im Februar an der Lahn Larven (28%, 483 Individuen), darunter vor allem Heteropteren- und Coleopterenlarven aber auch Lepidopteren-, Hymenopteren- und Dipterenlarven. Larven hatten in allen anderen Proben nur einen geringen Anteil.

Hymenopteren nahmen im Januar und Februar jeweils 4% der Driftfauna der Lahn ein. Am Altrhein umfassten sie sowohl im aufgeschwommenen Genist des Ufers, als auch im verfrachteten Genist weniger als 1% der Genistfauna. Formicidae bildeten dabei jeweils die häufigste Gruppe (an der Lahn 60% und 96% der Hymenopteren, am Altrhein 46% und 100%). Es traten aber auch parasitische Formen auf wie Ichneumonidae, Braconidae, Proctotrupidae und Cynipidae. Araneida waren im Genist der Lahn im Januar mit vergleichsweise wenig Individuen vertreten (2%, 95 Ind., im Februar waren es 4%, 66 Ind.). Im verfrachteten Genist des Altrheins waren sie mit 5% der Genistfauna ähnlich häufig. In den Driftfängen fanden sich viele Taxa der detritivoren Bodenfauna der Überschwemmungsflächen. Neben Isopoden im verfrachteten Genist des Altrheins (4%) erreichten Collembolen im Genist der Lahn im Februar relative Häufigkeiten über 2%. Weitere Gruppen mit einer relativen Häufigkeit unter 1% waren Opiliona, Diplopoda, Acari, Pseudoscorpionida, Enchytraida und Lumbricidae. Heteroptera waren im Genist der Lahn stärker vertreten als im Genist des Kühkopfs (jeweils 2% im Januar und Februar). Im Genist wurden sowohl typische uferbewohnende, räuberische (Saldidae), als auch im Boden und auf der Bodenoberfläche aktive, phytophage Taxa (Cydidae, Lygaeidae) erfasst. Auch in der Baum- und Krautschicht verbreitete, überwiegend phytophage (Pentatomidae, Tingidae, Miridae) und weitere rein räuberische Gruppen (Nabidae) waren vertreten.

### 3.2.3 Zusammensetzung der verfrachteten Käferfauna

Staphyliniden und Carabiden waren die bei weitem häufigsten Familien der verfrachteten Käferfauna. Sie stellten zusammen zwischen 82% bis 93% der Individuen (Abb.17).

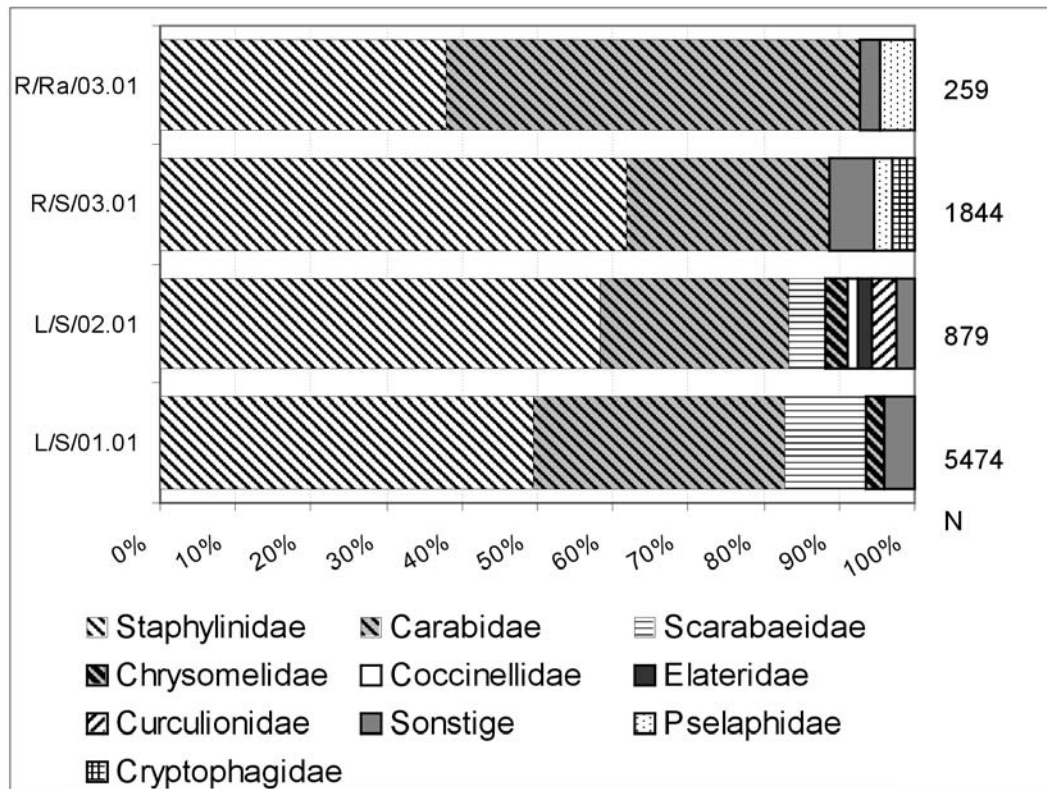


Abb 17: Relative Häufigkeit (%) der Käferfamilien an der Gesamtzahl erfasster Individuen (N). Unter Sonstige sind Käferfamilien zusammengefasst, die eine relative Häufigkeit unter 1% erreichten. Dies sind neben den in der Legende aufgeführten Familien: Scaphididae, Scydmaenidae, Catopidae, Heteroceridae, Byrrhidae, Trogidae, Histeridae, Nitidulidae, Silphidae. Abkürzungen:

L/S/01.01: Probennahme in der Strommitte, Lahn, Januar 2001

L/S/02.01: Probennahme in der Strommitte, Lahn, Februar 2001

R/S/ 03.01: Probennahme auf dem Altrhein am Kühkopf, Rhein, März 2001

R/Ra/ 03.01: Probennahme auf dem Altrhein am überschwemmten Ufer, März 2001

In Genist der Lahn waren weiterhin Scarabaeidae häufig (im Januar 11% (587 Ind.); im Februar 5% (43 Ind.)) darunter überwiegend Dungkäfer. Am Altrhein entnommenes Genist enthielt relativ häufig Cryptophagidae (Schimmelkäfer: 3%, 64 Ind. auf dem Altrhein verfrachtetes Genist) und Pselaphidae (Palpenkäfer: 38 Ind., 2%; am überschwemmten Ufer 5%, 12 Ind.). Die typischen Bewohner feuchten, zersetzenden Pflanzenmaterials wurden wahrscheinlich bereits mit diesem bei Überflutung aufgeschwemmt. Dies gilt wahrscheinlich auch für weitere detritivore, mikrobivore und räuberische Familien, die in faulem Pflanzenmaterial zu finden sind, wie Histeridae (Stutzkäfer) und Scydmaenidae (Ameisenkäfer), deren relative Häufigkeit in Genistproben jeweils unter 1% lag.

### 3.2.4 Individuendichten terrestrischer Wirbelloser in schwimmenden Genist

Die Individuenzahlen terrestrischer Wirbelloser in Genist, bezogen auf ein Volumen von 100 Liter Genistmaterial (Individuendichten), waren bei den 4 Probenentnahmen signifikant verschieden (Kruskall-Wallis-H Test\*:  $p < 0,001$ ).

An der Lahn wurden während des Januarhochwassers im Mittel 2191 Ind./100 L (Standardfehler (SE) 279 Ind./100 L) verfrachtet, im Februar waren es 1011 Ind./100 L (SE 157 Ind./100 L). Die Individuendichten waren im Februar signifikant geringer (Mann-Whitney-U-Test,  $p < 0,001$ ) (Abb.18).

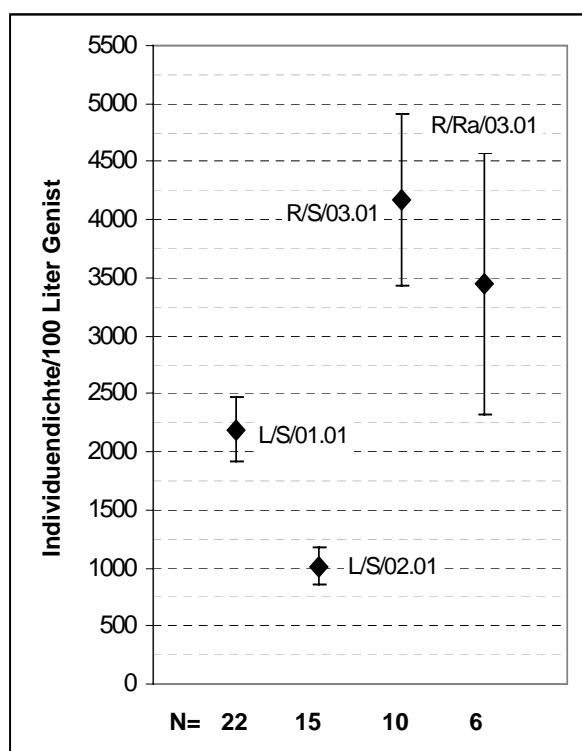


Abb. 18: Individuendichten terrestrischer Wirbelloser in 100 Liter Genist an Rhein (Kühkopf) und Lahn (Winter 2001). Angegeben werden Mittelwert und Standardfehler der Individuendichte. Anzahl der Proben = N.  
 L/S/01.01: Probenentnahme in der Strommitte, Lahn, Januar 2001  
 L/S/02.01: Probenentnahme in der Strommitte, Lahn, Februar 2001  
 R/S/ 03.01: Probenentnahme auf dem Altrhein am Kühkopf, Rhein, März 2001  
 R/Ra/ 03.01: Probenentnahme auf dem Altrhein am überschwemmten Ufer, März 2001

Am Kühkopf wurden wesentlich höhere Individuenzahlen in Genist erfasst. Auf dem Altrhein verfrachtetes Genist wies dabei Individuendichten von 4170 Ind./100 L auf (SE 738 Ind./100 L), am Ufer aufgeschwommenes Genist 3441 Ind./100 L (SE 1126 Ind./100 L).

Die Individuendichten terrestrischer Wirbelloser des auf dem Altrhein verfrachteten Genist waren jedoch nicht signifikant von denen des im Uferbereich aufgeschwommenen Genist verschieden (Mann-Whitney-U-Test,  $p = 0,562$ ).

\*Dieser Test wurde gewählt, da keine Varianzhomogenität der Probenentnahmen gegeben war und somit keine ANOVA durchgeführt werden konnte

An den beiden Gewässern unterschieden sich die Individuendichten terrestrischer Wirbelloser in verfrachtetem Genist signifikant (Mittelwertvergleich zwischen den Proben, die im Januar an der Lahn entnommen wurden und den auf dem Altrhein erfassten Proben:  $p = 0,009$ . Mittelwertvergleich zwischen den Proben, die an der Lahn im Februar entnommen wurden und den auf dem Altrhein erfassten Proben:  $p < 0,001$ ).

### ***Individuendichten einzelner Taxa in Genist***

Die niedrigeren Individuendichten im Genistmaterial der Lahn gegenüber denen in Genist des Altrhein an der Kühkopf-Knoblochsau waren vor allem durch die wesentlich niedrigeren Individuendichten terrestrischer Gehäuseschnecken im Genist bedingt. Die mittleren Individuendichten terrestrischer Gehäuseschnecken waren mit 73 Ind. Ind./100 L an der Lahn (Januar) signifikant geringer als die des Genists des Altrheins (1567 Ind./100 L, U-Test,  $p < 0,001$ ).

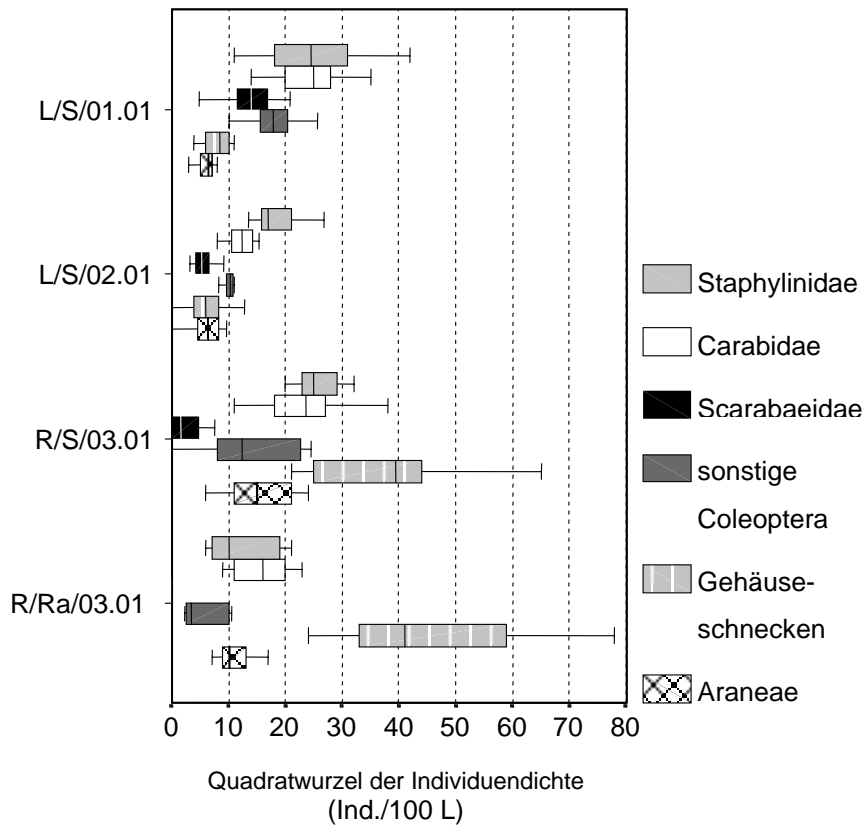
Ein ähnliches Bild zeigte sich bei anderen Taxa der Bodenfauna, wie Aranaeida, Collembola, Acari, Myriapoda und Isopoda, die im Genist der Lahn ebenfalls signifikant geringere Individuendichten aufwiesen als im verfrachteten Genist des Altrheins.

Andere Gruppen der Bodenfauna wiesen hingegen vergleichbar hohe Individuendichten auf. Staphyliniden erreichten in Genist der Lahn mittlere Individuendichten (Median) von 618 Ind./100 L (Januar), im verfrachteten Genist des Altrheins waren die Individuendichten nahezu identisch (608 Ind./100 L).

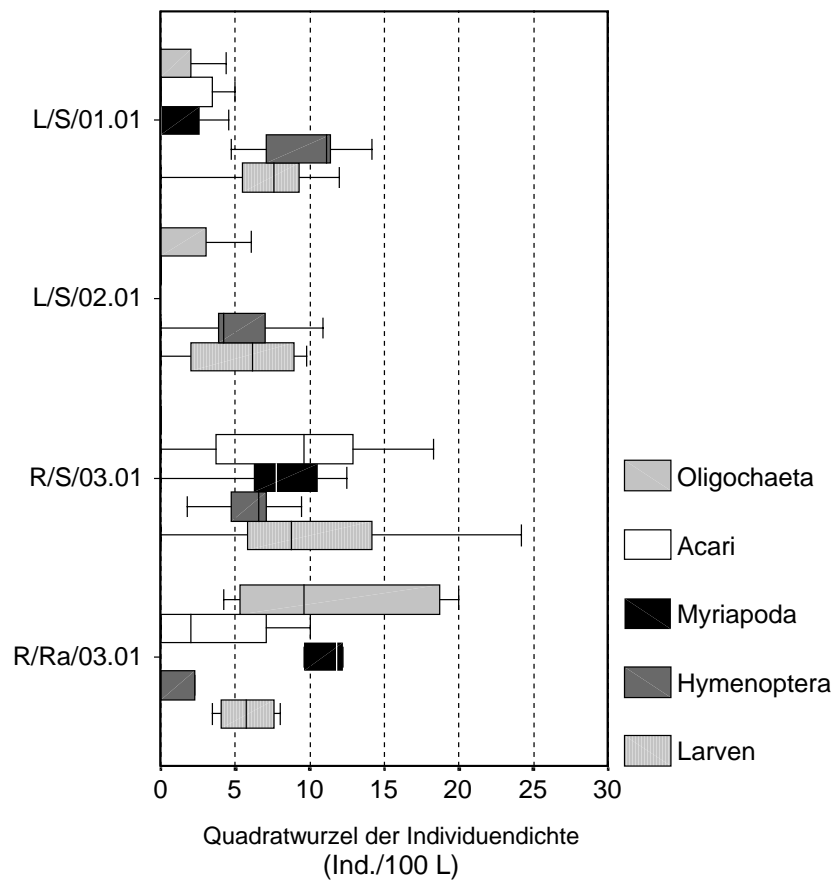
Die mittleren Individuendichten der Carabiden in Genist der Lahn und des Rhein waren sich ebenfalls sehr ähnlich (U-Test,  $p = 0,509$ , Altrhein: 567 Ind./100 L in verfrachteten Genist, Lahn (Januar): 638 Ind./100 L).

Im Februar erreichten an der Lahn viele Taxa terrestrischer Wirbelloser wesentlich geringere Individuendichten als während des Januarhochwassers. So waren Staphyliniden nur mit 291 Ind./100 L vertreten und Carabiden mit 155 Ind./100 L. Leicht geringere Individuendichten fanden sich bei Gehäuseschnecken (35 Ind./100 L) (Abb. 19 a-b).

a.) Taxa mit relativer Häufigkeit > 5%



b.) Taxa mit relativer Häufigkeit > 3% - 5%





## c.) Taxa mit relativer Häufigkeit &gt; 1% - 3%

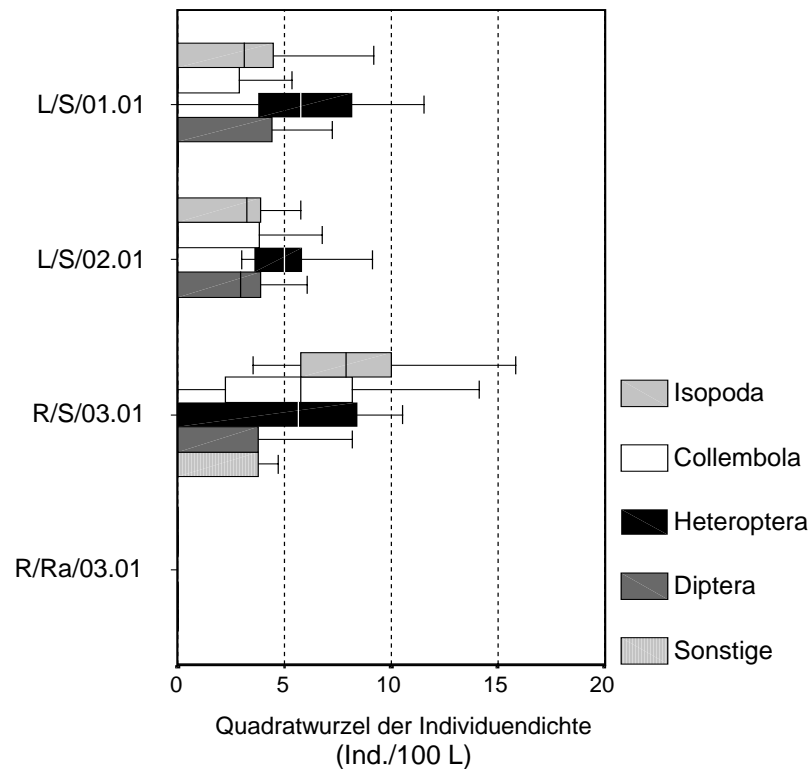


Abb. 19 a-c: Mittlere Individuendichten terrestrischer Wirbelloser in 100 Liter schwimmendem Genist. Die Taxa wurden nach relativer Häufigkeit am Gesamtfang klassifiziert. Die Driftdichten der Taxa wurden aufgrund der großen Spannweite der Individuendichten durch die Berechnung der Quadratwurzel der Individuendichten transformiert (Da einige Taxa in einzelnen Proben nicht vertreten waren, minimale Werte an den Probestellen jedoch auch dargestellt wurden, wurde nicht der Logarithmus der Individuendichte angegeben). Die Individuendichte werden als Boxplot dargestellt. Angegeben ist der Median (Querbalken in der Box), Minimum und Maximum (Querbalken außerhalb der Box), sowie 1. und 2. Quartil (untere und obere Umrandung der Box). Findet sich kein Querbalken innerhalb der Box ist der Median = 0. Einzelne Gruppen treten bei einigen Probestellen nicht auf.

Probestnahmen:

L/S/01.01: Lahn, Strommitte, Januar 2001

L/S/02.01: Strommitte, Februar 2001

R/S/03.01: Rhein am Kühkopf, Strommitte, März 2001

R/Ra/03.01: Rhein am Kühkopf, überschwemmter Uferbereich, März 2001

### 3.2.5 Driftraten und Driftdichten terrestrischer Wirbelloser

Die mittleren Individuenzahlen verfrachteter terrestrischer Wirbelloser pro Zeiteinheit (Driftraten) erreichten während des Januarhochwassers 2394 Ind. h<sup>-1</sup>, im Februar dagegen nur 1721 Ind. h<sup>-1</sup> (bezogen auf den Fallenquerschnitt). Die Driftrate über die Gewässerbreite (vgl. Kap. 3.1.2) betrug 7182 Ind. h<sup>-1</sup> +/- 633 Ind. h<sup>-1</sup> (Standardfehler (SE)) im Januar und 5163 +/- 888 Ind. h<sup>-1</sup> im Februar. Während des Entnahmezeitraums von jeweils acht Stunden wurden damit während des Januarhochwassers 57 456 Individuen flussabwärts verfrachtet, während des erhöhten Wasserstandes im Februar waren es 41 304 Individuen.

Driftdichten terrestrischer Wirbelloser nahmen Werte von 4,1 Individuen pro m<sup>3</sup> beprobtem Wasservolumen im Januar und 3,0 Individuen/m<sup>3</sup> im Februar an (Tab. 8).

Tab. 8: Mittlere Driftraten (Individuen/Stunde) und Driftdichten terrestrischer Wirbelloser (Individuen/m<sup>3</sup>) an der Lahn (Mittelwert MW und Standardfehler SE). Die Driftraten beziehen sich auf einen Querschnitt der Gewässeroberfläche von 0,60 m x 0,16 m (Öffnungsquerschnitt der Driffalle FQ) im Bereich hohen Treibgutauftommens von zwei bis drei Metern Breite. Zum Vergleich der mittleren Driftdichten in Januar- und Februar wurde ein T-Test durchgeführt, p gibt die Irrtumswahrscheinlichkeit an. Die Anzahl an Stichproben betrug während des Januarhochwassers 22, im Februar 15. Die Fließgeschwindigkeiten nahmen während des Januarhochwassers Werte von 1,68 m/s (+/- 0,10 m/s, Standardabweichung (10 Messungen)), im Februar 1,56 m/s (+/- 0,14 m/s) an.

Taxa	Driftrate (Ind./Stunde)				Driftdichte (Ind./m <sup>3</sup> )				p (T-Test)
	L/S/01.01		L/S/02.01		L/S/01.01		L/S/02.01		
	MW	SE	MW	SE	MW	SE	MW	SE	
Carabidae	2334	186	843	132	1,3	0,1	0,5	0,1	0,001
sonst. Coleoptera	3519	423	2439	318	2,0	0,2	1,4	0,2	0,084
Gehäuseschnecken	246	54	246	60	0,1	0,0	0,1	0,0	0,956
Araneae	156	27	228	39	0,1	0,0	0,1	0,0	0,098
Hymenoptera	390	60	186	54	0,2	0,0	0,1	0,0	0,026
Heteroptera	165	33	138	27	0,1	0,0	0,1	0,0	0,538
Sonstige	372	54	1083	519	0,2	0,0	0,6	0,3	
<b>Gesamt</b>	<b>7182</b>	<b>633</b>	<b>5163</b>	<b>888</b>	<b>4,1</b>	<b>0,4</b>	<b>3,0</b>	<b>0,5</b>	<b>0,082</b>

Die Driftrate der Gehäuseschnecken betrug sowohl im Januar als auch im Februar 246 Ind. h<sup>-1</sup>. Während des Januarhochwassers zeigten Carabiden eine Driftrate von 2334 Ind. h<sup>-1</sup>, im Februar erreichte die Driftrate der Carabiden Werte von 843 Ind. h<sup>-1</sup>.

Da die Driftraten von der Strömungsgeschwindigkeit abhängig sind, belegen erst die Driftdichten, dass unterschiedliche Individuenzahlen während der Probenahme verfrachtet wurden. Driftdichten terrestrischer Wirbelloser waren, ebenso wie die

Individuendichten im Genist, im Februar signifikant geringer (T-Test:  $p = 0,001$ , s. Tab. 8). Die Driftdichte aller erfassten terrestrischen Wirbellosen während beider Probennahmen waren nicht signifikant verschiedenen, das Signifikanzniveau wurde mit  $p = 0,082$  jedoch nur knapp verfehlt.

### ***3.2.6 Ökologische Typen der Driftfauna***

Mit den Driftfängen an Lahn und Rhein wurden insgesamt 96 Laufkäferarten mit 2604 Individuen erfasst. Terrestrische Gehäuseschnecken waren mit 30 Arten und insgesamt 3248 Individuen vertreten.

Detaillierte Übersichten zur ökologischen Typisierung der Gehäuseschnecken und Laufkäfer der Driftfänge finden sich in Anhang A.

### ***Ökologische Typen der Gehäuseschneckenfauna***

Die Gehäuseschneckenfauna des schwimmenden Genists an Lahn und Rhein war durch Arten mit hoher Überflutungstoleranz, hohen Feuchteansprüchen und Habitatpräferenzen zu feuchten Wiesen, Röhrichten, Hochstaudenfluren sowie Feucht- und Nasswäldern bestimmt (Tab. 9).

Tab. 9:: Individuenzahlen und Dominanzen der Gehäuseschneckenfauna des driftenden Genists. Die Arten sind nach Habitatpräferenz, Überflutungstoleranz und Feuchteanspruch klassifiziert. Angaben zur Überflutungstoleranz und Feuchtepräferenz nach Falkner et al. (2001b). Habitatpräferenz nach Schmid (1974, 1978), Hemmen (1973), Spang (1996) und Falkner et al. (2001b). Hervorgehoben sind eudominante (> **10%**), dominante (**5-10%**) und subdominante Artvorkommen (2-5%). **L/S/01.01**: Lahn, Strommitte, Januar 2001; **L/S/02.01** Strommitte, Februar 2001; **R/S/03.01**: Rhein am Kühkopf, Strommitte, März 2001; **R/Ra/03.01**: Rhein am Kühkopf, überschwemmter Uferbereich, März 2001.

	L/S/01.01		L/S/02.01		R/S/03.01		R/Ra/03.01		Überflutungstoleranz:			Feuchtepräferenz:		
	N	D (%)	N	D (%)	N	D (%)	N	D (%)	gering	mäßig	hoch	nass	feucht	trocken
<b>Art der Waldränder, Hochwasserdämme; thermophil</b>														
<i>Helix pomatia</i>	3	1,6			4	0,3								
<b>Arten aus Wald und Offenland, mäßige Überflutungstoleranz</b>														
<i>Fruticicola fruticum</i>	1	0,5			5	0,3	3	0,3						
<i>Cepaea nemoralis</i>					6	0,3								
<i>Trichia sericea</i>	4	2,1	1	1,5	23	1,3	15	1,3						
<b>Arten der Wälder feuchter u. mesophiler Standorte, geringe o. mäßige Überflutungstoleranz</b>														
<i>Euconulus fulvus</i>					7	0,4	1	0,1						
<i>Oxychilus alliarius</i>							1	0,1						
<i>Oxychilus cellarius</i>					25	1,4	14	1,2						
<i>Aegopinella nitidula</i>	1	0,5					3	0,3						
<i>Perpolita hammonis</i>							5	0,4						
<i>Cochlodina laminata</i>					7	0,4	14	1,2						
<i>Discus rotundatus</i>	3	1,6	1	1,5			6	0,5						
<i>Helicodonta obvolvata</i>	2	1,0												
<i>Aegopinella pura</i>					1	0,1	3	0,3						
<i>Lacinaria plicata</i>					1	0,1								
<b>Arten feuchten Extensivgrünlands, Röhrichte, Hochstaudenfluren, hohe Überflutungstoleranz</b>														
<i>Vallonia pulchella</i>					3	0,2	9	0,8						
<i>Succinea putris</i>	43	<b>22,3</b>	29	<b>44,6</b>	132	<b>7,3</b>	7	0,6						
<i>Carychium minimum</i>					12	0,7	3	0,3						
<i>Trichia hispida</i>	6	3,1	4	<b>6,2</b>	141	<b>7,8</b>	165	<b>14,0</b>						
<i>Cochlicopa lubrica</i>	19	<b>9,8</b>	1	1,5	26	1,4	16	1,4						
<i>Succinella oblonga</i>							1	0,1						
<i>Vertigo antivertigo</i>					2	0,1								
<i>Euconulus praticola</i>					19	1	35	3,0						
<i>Zonitoides nitidus</i>	6	3,1	5	<b>7,7</b>	140	<b>7,7</b>	60	<b>5,1</b>						
<i>Oxyloma elegans</i>					5	0,3								
<b>Arten der Weichholz-, Hartholz- und Erlenbruchwälder, hohe bis mäßige Überflutungstoleranz</b>														
<i>Arianta arbustorum</i>	37	<b>19,2</b>	6	<b>9,2</b>	594	<b>32,8</b>	285	<b>24,2</b>						
<i>Vitrea crystallina</i>							16	1,4						
<i>Monachoides incarnatus</i>	30	<b>15,5</b>	10	<b>15,4</b>	194	<b>10,7</b>	161	<b>13,6</b>						
<i>Balea biplicata</i>	4	2,1			26	1,4	6	0,5						
<i>Cepaea hortensis</i>	3	1,6			7	0,4	4	0,3						
<i>Trichia striolata</i>					48	2,7	33	2,8						
<b>Nicht gruppiert</b>														
<i>Trichia spec. juv.</i>	3	1,6	1	1,5	151	<b>8,3</b>	238	<b>20,2</b>						
<i>Cepaea spec. juv.</i>	9	4,7	5	<b>7,7</b>	178	<b>9,8</b>	67	<b>5,7</b>						
<i>Clausiliidae spec.</i>	19	<b>9,8</b>	2	3,1	4	0,2	9	0,8						
<i>Succineidae spec. juv.</i>					45	2,5								
<i>Cochlicopa spec. juv.</i>					4	0,2								
<b>Individuenzahl</b>	193	100	65	100	1810	100	1180	100						
<b>Artenzahl</b>	14		8		23		24							

Arten mit Verbreitungsschwerpunkt in Hochstaudenfluren, Röhrichten und extensiv genutztem, feuchtem Grünland waren sowohl in Genist der Lahn als auch des Rheins eudominant, dominant und subdominant. Dazu zählten *Succinea putris*, *Trichia hispida*, *Zonitoides nitidus* und an der Lahn auch *Cochlicopa lubrica*. Diese Arten zeigen eine hohe Überflutungstoleranz und präferieren nasse Standorte.

Ebenfalls eudominant und dominant waren an beiden Fließgewässern Arten mit Verbreitungsschwerpunkt in Feucht- und Nasswäldern, wie *Arianta arbustorum* (Lahn: 19,2 % und 9,2%; Rhein: 32,8% und 24,2%) und *Monachoides incarnatus* (Lahn: 15,5% und 15,4%; Rhein: 10,7% und 13,6%). Am Rhein fand sich in schwimmenden Genist und am überschwemmten Ufer subdominant *Trichia striolata* (2,7% und 2,8%). Alle Arten dieser Gruppe zeigen eine hohe oder mäßige Überflutungstoleranz und präferieren feuchte Standorte (s. Tab.9).

Demgegenüber erreichen Arten mit geringer oder mäßiger Überflutungstoleranz und mittlerem Feuchteanspruch in schwimmendem Genist beider Fließgewässer deutlich geringere Dominanzen. Dazu zählen vor allem rezedente Arten mesophiler Laubmisch- und Buchenwälder (wie *Oxychillus cellarius*, *Discus rotundatus* und *Cochlodina laminata*) sowie Arten, die ihren Verbreitungsschwerpunkt in Hochstaudenfluren des Offenlandes und auch der Hartholzauwe haben (*Fruticicola fruticum*, *Cepaea nemoralis*).

Die terrestrische Gehäuseschneckenfauna des Genists an Lahn und Rhein war hinsichtlich der Dominanzstruktur ökologischer Typen ähnlich, indem Arten mit hoher Überflutungstoleranz und Habitatpräferenz von nassen und regelmäßig überfluteten Standorten dominierten.

Alle an der Lahn gefangenen Arten, mit Ausnahme von *Aegopinella pura*, fanden sich auch im verdrifteten Genist des Altrhein. Demgegenüber fehlten an der Lahn 18 Arten, die am Kühkopf vertreten waren.

### Ökologische Typen der Laufkäferfauna

Die Zusammensetzung der Laufkäferfauna schwimmenden Genists an Lahn und Rhein unterschied sich in den relativen Arten- und Individuenzahlen von Laufkäfern mit bestimmter Biotoppräferenz (Abb. 20).

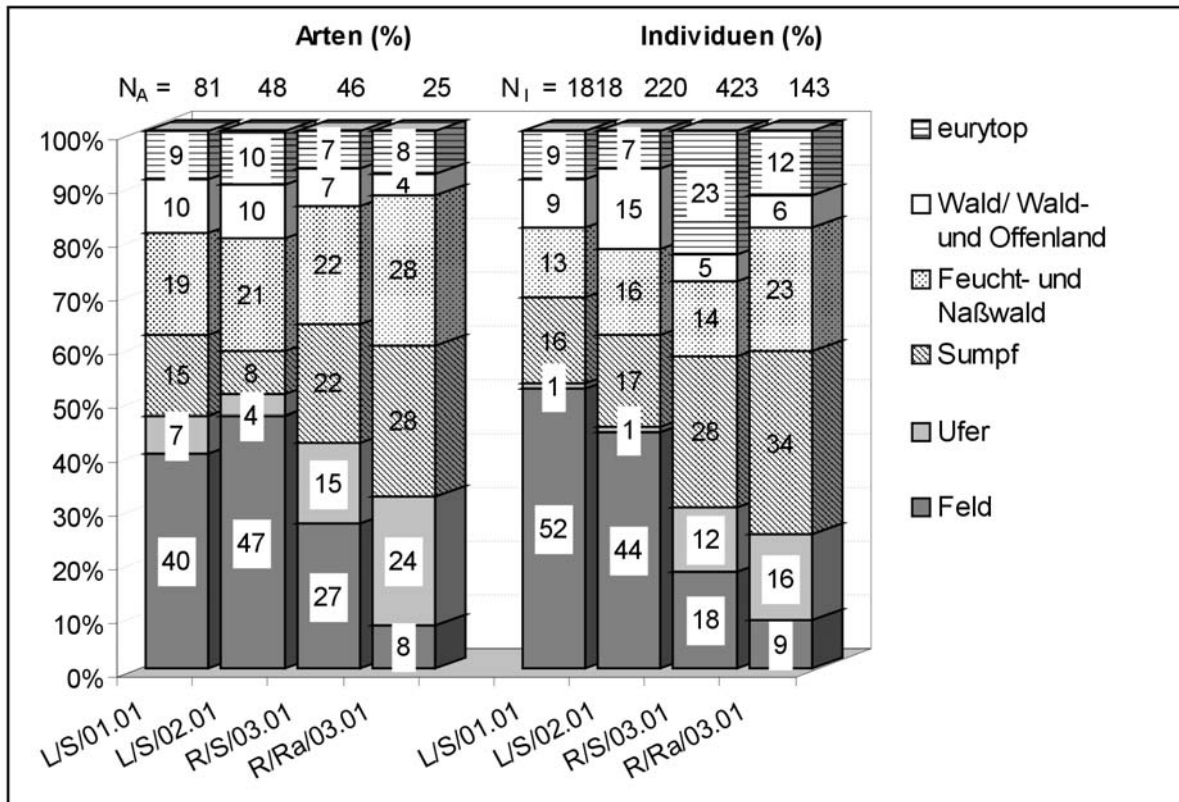


Abb. 20: Biotoppräferenz der in schwimmenden Genist erfassten Laufkäferfauna. Angegeben wird der Anteil (%) der jeweiligen Arten an der Gesamtzahl der Arten (N<sub>A</sub>) mit jeweiliger Biotoppräferenz, sowie der Anteil der Individuen an der Gesamtzahl erfasster Individuen (N<sub>I</sub>) bei den Entnahmen von Genist: L/S/01.01: Strommitte, Lahn, Januar 2001; L/S/02.01: Strommitte, Lahn, Februar 2001; R/S/ 03.01: Altrhein am Kühkopf, März 2001; R/Ra/ 03.01: Schwimmendes Genists am überschwemmten Ufer, Kühkopf März 2001.

Die Laufkäferfauna des Genists der Lahn zeichnete sich durch eine wesentlich höhere relative Arten- und Individuenzahl an Laufkäfern der offenen Kulturlandschaft wie Äckern, Wiesen, Feldern und Ruderalfluren (Felder) aus, als die Laufkäferfauna des Rheins. Im Hochwassergenist der Lahn vom Januar 2001 umfasste diese Gruppe 40% der Arten und 52% der Individuen. Im Februar waren es 47% der Arten und 44% der Individuen. Demgegenüber hatten im verdrifteten Genist des Rheins nur 27% der Laufkäferarten (18% der Individuen) ihren Verbreitungsschwerpunkt in diesen Biototypen, im aufgeschwommen Genist des Uferbereichs waren es 8% der Arten (9% der Individuen).

An den beiden Gewässern unterschieden sich auch die Arten- und Individuenzahlen von Laufkäfern mit Vorkommensschwerpunkt an vegetationsarmen Ufern verschiedener Substrattypen, wie sandig-schlammigen Ufern oder Schotterufern.

An der Lahn nahm diese Gruppe 7% der Arten im Januar und 4% im Februar 2001 ein. Die Anzahl der Arten mit dieser Biotoppräferenz war im Rheingensist mit 15% (driftend) und 24% (Ufer) deutlich höher als an der Lahn. Auch die Individuenzahlen lagen mit 12% und 16% deutlich über den an der Lahn beobachteten Individuenzahlen von 1% bei beiden Hochwasserereignissen.

Ein ähnliches Verhältnis zeigt sich auch in den relativen Arten- und Individuenzahlen von Laufkäfern mit Präferenz vegetationsreicher Ufer, feuchter und nasser Hochstaudenfluren und von Feucht- und Nassgrünland (Sümpfe). Im Rheingensist umfasste diese Gruppe 22% und 28% der Arten, an der Lahn waren es 15% und 8%. Die Individuenzahlen der Arten mit Verbreitungsschwerpunkt in diesen Biotoptypen unterschieden sich jedoch nicht deutlich.

Die Arten- und Individuenzahlen von Laufkäfern typischer Auestandorte (Ufer, Sümpfe, Feucht- und Nasswald) sind im Rheingensist damit wesentlich höher und nehmen zusammen 59% (R/S) und 80% (R/Ra) der Arten, sowie 54% (R/S) und 73% (R/Ra) der Individuen ein. Dem stehen an der Lahn 41% (Januar) und 33% (Februar) der Arten, sowie 30% (01.01) und 34% (02.01) der Individuen gegenüber, die an auetypischen Standorten ihren Verbreitungsschwerpunkt haben. An der Lahn waren dagegen Arten der offenen Kulturlandschaft sehr viel stärker vertreten.

## ***Dominanzstruktur und Feuchtepräferenz der Laufkäferfauna***

### ***Lahn***

Arten von Wiesen, Weiden und Äckern sind im Genist der Lahn vom Januar 2001 eudominant, dominant und subdominant. Von diesen Arten sind die meisten eingeschränkt xerophil, d.h sie finden sich auch in feuchteren Lebensräumen, sind dort aber nicht in hoher Individuenzahl anzutreffen (Barndt et al. 1991).

Die Gattung *Amara* mit den Arten *A. lunicollis*, *A. aenea*, *A. familiaris* und *A. ovata* war im Genist der Lahn im Januar 2001 (L/S/01.01) eudominant, dominant und subdominant. Der Vorkommensschwerpunkt dieser Arten findet sich auf Wiesen und Weiden mesophiler Standorte. Eine im Genist subdominante, hygrophile Art der Äcker, aber auch der Verlandungsvegetation von Fließgewässern, ist *Bembidion tetracolum*.

Arten typischer Auestandorte sind unter den dominanten und subdominanten Arten *Pterostichus vernalis* und *B. guttula* (verbreitet auf Feucht- und Nasswiesen) sowie *Oxypselaphus obscurus* (Vorkommensschwerpunkt in Feucht- und Nasswäldern, feuchten Hochstaudenfluren) und *Paranchus albipes* (Art vegetationsarmer Ufer). Zu dieser Gruppe zählen auch *B. gilvipes*, *Platynus assimilis* und *Ocys harpaloides*, die jedoch nur rezedent vertreten waren.

Im Genist der Lahn traten im Februar 2001 (L/S/02.01) hygrophile Arten auetypischer Standorte stärker hervor. Zu den häufigsten dominanten Arten gehörten *P. vernalis* und *B. guttula* und zu den subdominanten *P. albipes*, *O. obscurus*, *B. gilvipes* und *B. biguttatum*. Jedoch hatten auch Arten der offenen Kulturlandschaft wie *A. lunicollis*, *A. aenea* und *A. familiaris* unter den dominanten Arten einen großen Anteil. Eudominant fand sich *Stomis pumicatus*, eine hygrophile Art, die sowohl in feuchten Wäldern, als auch in Feucht- und Nassgrünland häufig ist (Abb. 21).



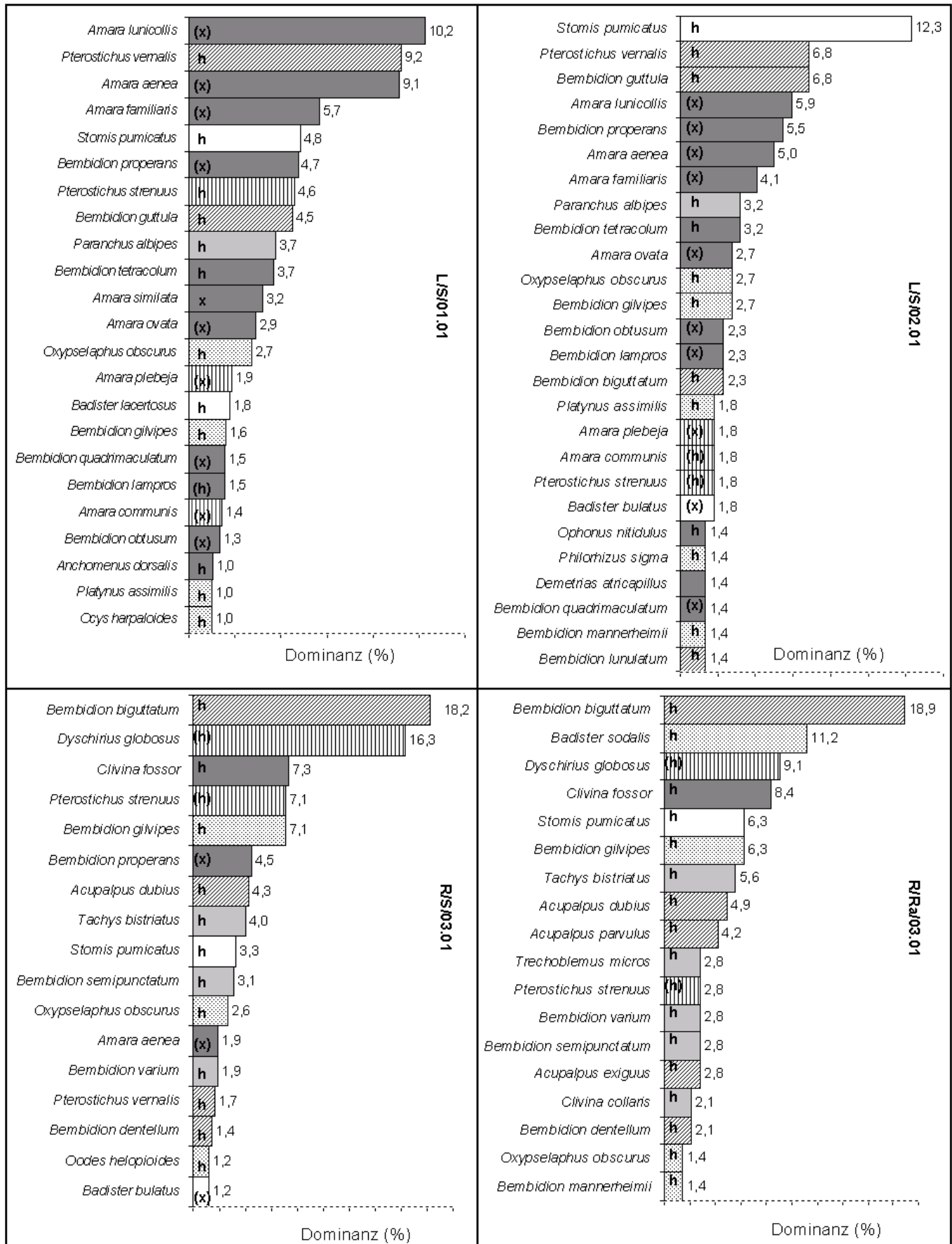
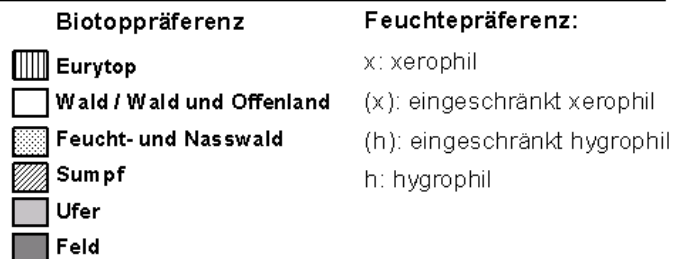


Abb. 21: Dominanz (%), Habitat- und Feuchtepräferenz der Laufkäferarten in Genist. Dargestellt sind Arten, die einen Anteil von > 1% an der Gesamtindividuenzahl erreichten (Gesamtindividuenzahl: L/S/01.01 = 1812, L/S/02.01 = 220, R/S/03.01 = 423, R/Ra/03.01 = 143).



### ***Rhein***

Im Genist des Altrheins an der Kühkopf-Knoblochsaue (R/S/03.01 und R/Ra/03.01) traten hygrophile Arten auetypischer Standorte deutlich hervor. Eudominant und dominant waren *B. biguttatum*, *Acupalpus dubius*, *B. gilvipes* (Vorkommensschwerpunkt an vegetationsreichen Ufern, Röhrichten, feuchten Hochstaudenfluren), *O. obscurus* (in Feucht- und Nasswäldern sowie feuchten Hochstaudenfluren häufig), *Tachys bistratus* und *B. semipunctatum* (an vegetationsarmen Ufern verbreitet). Unter den dominanten und subdominanten Laufkäfern traten wenige Arten mit Verbreitungsschwerpunkt auf Äckern, Wiesen und Weiden auf. Häufigste Arten dieser Gruppe waren die hygrophile Art *Clivina fossor* (dominant) sowie *B. properans* (subdominant) und *A. aenea* (rezedent). Im aufgeschwommenen Genist des Uferbereichs trat unter den dominanten und subdominanten Arten zusätzlich die hygrophile Art *Clivina collaris* auf, die an vegetationsarmen Ufern vorkommt.

Sowohl im Genist des Rheins als auch der Lahn fanden sich Arten auetypischer Standorte. Die Ausbreitung durch Fließgewässer fördert an der Lahn jedoch in höherem Maße Arten der offenen Kulturlandschaft, die sich durch eine Präferenz mesophiler Feuchteverhältnisse auszeichnen. Hygrophile Arten auetypischer Standorte werden im Vergleich zum Altrhein in einem geringeren Maß verfrachtet.

### **3.3 Schlußfolgerungen**

Die Untersuchungen an Lahn und Rhein belegen, das Fließgewässer bei Hochwasser Ausbreitungskorridore für eine Vielzahl terrestrischer Wirbelloser der Überschwemmungsflächen sind. Die Zusammensetzung der terrestrischen Wirbellosenfauna ist zum Einen durch typische Bewohner der Streu und des Bodens gekennzeichnet, die den Pflanzendetritus als Nahrungsquelle oder Mikrohabitat nutzen. Zum Anderen wird jedoch auch ein Anteil der räuberischen Bodenfauna verfrachtet. Hinzu treten Bewohner höherer Vegetationsschichten. Neben phytophagen, pflanzensaugenden Gruppen sind einzelne Taxa mit parasitischer Entwicklungsweise vertreten. Insbesondere die Zusammensetzung der Käferfauna läßt ebenfalls darauf schließen, das sowohl Bewohner abgelagerten Genistmaterials von der Ausbreitung

entlang von Fließgewässern profitieren, als auch solche, die von Boden und Vegetation der Überschwemmungsflächen abgeschwemmt werden. Die verfrachtete terrestrische Wirbellosenfauna stellt einen Ausschnitt der Zooönose der Überschwemmungsflächen dar und somit ein „Artenset“ zur Besiedlung flussabwärts gelegener Standorte. Damit haben Fließgewässer als Ausbreitungskorridore eine hohe Bedeutung für den Verbund von Überschwemmungsflächen.

Hohe Individuenzahlen terrestrischer Wirbelloser werden bei Hochwasser verfrachtet. Insbesondere Coleopteren werden durch die Ausbreitung durch Fließgewässer gefördert, da sie an Lahn und Rhein einen Großteil der verfrachteten Genistfauna einnehmen. Am Altrhein der Kühkopf-Knoblochsaue trifft dies auch für terrestrische Gehäuseschnecken zu, an der Lahn werden dagegen wesentlich geringere Individuenzahlen verfrachteter terrestrischer Gehäuseschnecken beobachtet. Mögliche Ursachen für die unterschiedlich hohen Individuendichten terrestrischer Gehäuseschnecken im Genist der beiden Fließgewässern und der verschiedenen Driftichten im Januar und Februar an der Lahn werden im Vergleich mit Ergebnissen anderer Untersuchungen diskutiert.

Die Ergebnisse belegen eine Ähnlichkeit der ökologischen Typen der Gehäuseschneckenfauna zwischen Lahn und Rhein. Die Gehäuseschneckenfauna des Genists des Rheins umfasst allerdings wesentlich mehr Individuen- und Artenauetypischer Habitate als die der Lahn und damit auch ein höheres Besiedlungspotential solcher Habitate flussabwärts. Das Besiedlungspotential für flussabwärts gelegene, auetypische Standorte an der Lahn durch die Laufkäferfauna des Genists ist aufgrund der relativen Arten- und Individuenzahlen mit entsprechender Biotoppräferenz wesentlich geringer als am Rhein. In der Laufkäferfauna des Genists von Lahn und Rhein spiegelt sich die Biotopausstattung der Überschwemmungsgebietes stärker wieder als in der Gehäuseschneckenfauna.

## 4 Driftdistanzen terrestrischer Gehäusesschnecken

### 4.1 Material und Methoden

Mit bisherigen freilandökologischen Untersuchungsmethoden sind Ausbreitungsdistanzen terrestrischer Wirbelloser entlang von Fließgewässern kaum fassbar, da sich das Vorkommen von Arten, die in der Drift nachgewiesen werden meist nicht auf diskrete Gewässerabschnitte beschränkt (vgl. Boness 1975). Zur Ermittlung der Driftdistanzen terrestrischer Gehäusesschnecken wurden daher Tiere experimentell in die Gewässer eingebracht um Driftdistanzen zu bestimmen.

#### 4.1.1 Driftdistanzen mit Treibgut

Bei Freilandexperimenten zur Ermittlung von Driftdistanzen terrestrischer Gehäusesschnecken mit Treibgut wurden Bündel aus Holz und Heu mit Individuen von *A. arbustorum* besetzt und auf die Wasseroberfläche der Untersuchungsabschnitte an Lahn und Elbe gebracht. Bei Versuchen an der Elbe wurden größere Bündel (60 cm x 25 x 5 cm) verwendet als an der Lahn (25cm x 25cm x 3cm), da die kleinen Bündel in dem wesentlich größeren Gewässer schlecht wiedergefunden werden konnten (Abb.22, Abb.23).



Abb. 22: An der Lahn verwendete Bündel. Das Pflanzenmaterial wurde durch Draht auf der Unterseite des Bündels fixiert. Befestigte Hölzer gewährleisteten die Schwimmfähigkeit. Die Bündel wurden mit Lackstift auf den Hölzern nummeriert, um Driftzeiten der einzelnen Bündel zu bestimmen (Größe: 25cm x 25cm x 3cm).



Abb 23: An der Elbe verwendete Bündel aus Pflanzenmaterial. Bestandteil waren jeweils 4 größere Hölzer (etwa 5 cm Durchmesser, 60 cm Länge) und Heu. Das Material wurde durch eine Schnur fixiert und durch beschriftete Folien nummeriert (Größe: 60 cm x 25 cm x 5 cm).

Ein Bündel wurde jeweils mit 10 *A. arbustorum* besetzt. An der Lahn wurden adulte Individuen von *A. arbustorum* aufgebracht (15 mm bis 18 mm Gehäusehöhe, 14 bis 21 mm Gehäusebreite). An der Elbe wurden juvenile Tiere verwendet (12 mm bis 16 mm Gehäusehöhe, 12 mm bis 18 mm Gehäusebreite), da nur juvenile Tiere in den benötigten Individuenzahlen verfügbar waren. Etwa drei Minuten nach dem Aufbringen der Tiere wurden die Bündel im Gewässer ausgesetzt, so dass der Weichkörper ausgestreckt, und der Fuß der Tiere Kontakt zum Pflanzenmaterial hatte.

An der Lahn wurden die Bündel etwa drei Meter vom Ufer entfernt eingesetzt. An der Elbe wurde das Pflanzenmaterial mit einem Boot oder von der Pendelfähre bei Coswig 30 m vom Ufer entfernt bis gewässermittig eingesetzt. Die schwimmenden Pflanzenbündel wurden nach verschiedenen Distanzen wieder erfasst.

An der Elbe wurde zunächst ein Versuch durchgeführt, um Distanzen abzuschätzen, bis zu denen die Verfrachtung der Tiere mit Treibgut untersucht werden konnte. Dies war abhängig von der Anzahl verbleibender Tiere auf dem Treibgut. Bei diesem Versuch wurden neben 30 Bündeln auch 30 berindete Treibhölzer (60 cm Länge, 10 cm Durchmesser) mit Tieren besetzt, um abzuschätzen welches Material sich für den Transport der Schnecken besser eignete. Das eingebrachte Pflanzenmaterial wurde nach 10 km Driftdistanz im Gewässer abgefangen (Elbe I, s. Tab.10).

Tab. 10: Driftexperimente mit *A. arbustorum* zur Verfrachtung mit Treibgut: Individuenzahlen und Anzahl eingesetzter Bündel aus Heu und Holz. Während des ersten Versuchs an der Elbe wurde zunächst getestet, welches Treibgut sich zum Transport von Gehäuseschnecken besser eignet. Es wurden daher sowohl Hölzer (TB), als auch Bündel mit Tieren besetzt. Aufgrund der Ergebnisse dieses Versuchs wurden im folgenden Versuch Bündel aus Pflanzenmaterial verwendet.

Gewässer	Datum	Art	Individuenzahl	Bündel	TB	Distanzen
Lahn	19.07.2000	<i>A. arbustorum</i>	250	25		520 m
	28.07.2000		250	25		820 m
	03.08.2000		250	25		1200 m
	10.08.2000		250	25		1400 m
	17.08.2000		250	25		1520 m
Elbe (I)	26.07.2001	<i>A. arbustorum</i> *	600	30	30	10 km
Elbe (II)	26.09.2001	<i>A. arbustorum</i> *	1500	150		6 bis 20,8 km
<b>Summe</b>			<b>3350</b>	<b>305</b>	<b>30</b>	

\* juvenile *A. arbustorum*

An der Elbe wurden Bündel unmittelbar nach dem Anlanden am Ufer abgesammelt. Dies war durch die Verfolgung einzelner Bündel mit Hilfe eines Motorbootes möglich. Zudem wurde die Anzahl aktiver Tiere auf der Bündeloberfläche während der Drift durch das Begleiten mit dem Boot erfasst.

An der Lahn konnte kein Motorboot eingesetzt werden. Schwimmende Bündel wurden dort nach einer festgelegten Distanz mit Hilfe eines Schlauchboot abgefangen. Flussaufwärts angeschwemmte Bündel konnten nicht zur Auswertung genutzt werden, da die Tiere die Bündel nach dem Anschwemmen verließen und die Bündel bis zum Versuchsende teilweise bereits mehrere Stunden im Uferbereich lagerten.

Nach dem Abfangen oder Absammeln der Bündel wurde das Pflanzenmaterial in Kunststoffbeutel verpackt und im Labor nach verbliebenen Tieren durchsucht.

Zur Distanzbestimmung wurde an der Lahn GPS (Global Positioning System (Garmin Genauigkeit: +/- 10 m), an der Elbe die Angaben der Flusskilometer genutzt (Genauigkeit: +/-100 m). Der Zeitpunkt des Einsetzens und des Abfangens der einzelnen Bündel, sowie die Distanzen zum Startpunkt wurden erfasst. Die Nummerierung der Bündel erlaubte eine Erfassung der genauen Driftzeit jedes Bündels.

### 4.1.2 Driftdistanzen bei freier Drift

Driftdistanzen von *A. arbustorum* und *H. pomatia* bei freier Drift wurden bestimmt, indem die Tiere farbig markiert, auf die Wasseroberfläche gebracht und nach bestimmten Distanzen im Gewässer wiederbeobachtet und gezählt wurden. Es wurden zwei Versuche zur Drift von *H. pomatia* an der Elbe (Elbe I und Elbe II) und ein Versuch mit 5 Versuchsp parallelen zur Drift von *A. arbustorum* an der Lahn durchgeführt (Tab. 11).

Tab. 11: Driftexperimente mit *A. arbustorum* und *H. pomatia* zur freien Drift. Zählungen der driftenden Tiere wurden von Brücken (B) und Hochwasserdämmen (U) durchgeführt.

Gewässer	Zeitraum	Art	Individuenzahl	Distanzen	Beobachtungspunkte
Lahn	01.06.2002	<i>A. arbustorum</i>	425 (5 x 85)	450 m, 960 m, 1600 m, 1790 m, 2050 m	U, B
Elbe (I)	08.08.2001	<i>H. pomatia</i>	84	8,8 km	U
Elbe (II)	10.08.2001	<i>H. pomatia</i>	117	9,2 km, 19,8 km	B

### Markierung

*Helix pomatia* wurde mit Leucht-Effekt Sprühfarben (Belton: Signalorange J400478E), *A. arbustorum* mit Lack zum Auftragen (Revell, Nr. 25, matt) markiert. Die Gehäuse beider Arten wurden zunächst weiß grundiert. Bei der Markierung wurde die Färbung des Weichkörpers der Tiere vermieden, indem die Gehäusemündung mit Zellstoff abgedeckt wurde. Der Bereich um die Mündung wurde nicht markiert. Nach der Markierung wurden die Tiere auf feuchtem Zellstoff bis zur Versuchsdurchführung aufbewahrt.

Zur Beobachtung wurden Brücken und erhöhte Ufer genutzt. An der Elbe wurde die Anzahl driftender Tiere jeweils durch zwei Personen auf einer Brücke erfasst. Zur Zählung wurden Ferngläser eingesetzt, die Tiere waren jedoch überwiegend durch die verwendeten Markierungsfarben auch ohne optische Hilfsmittel gut sichtbar.

An der Lahn wurden die Ufer nach angeschwemmten Tieren abgesucht, indem das Gewässer mit einem Schlauchboot abgefahren wurde. Wurden angeschwemmte Tiere beobachtet, wurde die Distanz zum Punkt des Einsetzens (GPS), die Anlandungsstruktur, die Distanz zur Wasseroberfläche und vom Ufer bestimmt. Wasser- und Lufttemperatur wurden bei allen Versuchen zur Ermittlung der Driftdistanzen gemessen. Da driftende

Tiere nicht abgefangen wurden, konnte nicht beobachtet werden, ob sie lebend verfrachtet wurden. Überlebensrate und maximale Schwimmdauer frei schwimmender *A. arbustorum* auf der Wasseroberfläche wurden in Laborversuchen bestimmt.

#### 4.1.3 Schwimmfähigkeit terrestrischer Gehäuseschnecken

Die Schwimmfähigkeit von Gehäuseschnecken ist durch einen Luftvorrat in der Atemhöhle und im Gehäuse der Tiere bedingt und wahrscheinlich vom Wassergehalt und somit vom Gewicht des Weichkörpers abhängig. Die meisten der in den Freilanduntersuchungen beobachteten Tiere waren schwimmfähig, wenn ihr Weichkörper ausgestreckt war, einzelne Tiere schwammen auch mit eingezogenem Weichkörper. Bei Kontakt mit Wasser strecken fast alle Tiere ihren Weichkörper nach kurzer Zeit aus dem Gehäuse.

Zur Abschätzung der maximalen Driftdistanzen frei driftender, lebender Tiere, wurde die Schwimmdauer und Überlebensrate der Tiere bei freier Drift auf der Wasseroberfläche gemessen. Die Untersuchungen wurden an *A. arbustorum* und *H. pomatia* in Klimakammern durchgeführt (Tab.12).

Tab. 12: Laborversuche zur Schwimmdauer und Überlebensrate von *A. arbustorum* und *H. pomatia* auf der Wasseroberfläche.

Temperatur (Wasser/Luft)	Art	Individuenzahl
17,5°C/ 16°C	<i>A. arbustorum</i>	95 (5 x 19)
10°C/ 8,5°C	<i>A. arbustorum</i>	95 (5 x 19)
17,5°C/ 16°C	<i>H. pomatia</i>	35

#### Versuchsaufbau

Individuen von *Helix pomatia* und *Arianta arbustorum* wurden auf die Oberfläche eines im Kreis bewegten Wasserkörpers in einem Rundstrombecken gebracht. Das Rundstrombecken bestand aus zwei ineinander gestellten Edelstahlzylindern (Höhe: 25 cm; Durchmesser des Innenzylinders 20 cm, des Außenzylinders 60 cm) in einem wassergefüllten Becken. Durch Öffnungen in der Zylinderwand wurde mit Hilfe zweier Pumpen Wasser aus einem umgebenden Becken in den äußeren Zylinder gepumpt und so eine Kreisströmung erzeugt (Abb.24).





Abb. 24: Rundstrombecken zur Bestimmung der Schwimmdauer von Gehäuseschnecken auf der Wasseroberfläche. In zwei ineinander gestellten Edelstahlzylindern wurde ein Wasserstrom erzeugt, indem mit Hilfe zweier Pumpen Wasser in den äußeren Zylinder gepumpt wurde. Da die genutzten Pumpen das Wasser gegenüber der Umgebung erwärmten, war die Wassertemperatur etwas höher als die Lufttemperatur (s. Tab. 12). Es erfolgte eine kontinuierliche Luftzufuhr.

Der Versuch wurde durch eine Videokamera aufgezeichnet und so lange fortgeführt bis alle Tiere im Becken abgesunken waren. Abgesunkene Tiere wurden aus dem Becken entnommen und mindestens 24 Stunden nach dem Versuch auf durchfeuchtetem Zellstoff aufbewahrt, um zu überprüfen, ob die Tiere auf der Wasseroberfläche überlebten.

#### 4.1.4 Auswertung

**Driftdistanzen von Gehäuseschnecken im Freiland:** Der funktionale Zusammenhang zwischen der mittleren Anzahl verfrachteter *A. arbustorum* in Abhängigkeit von der Driftdistanz wurde durch eine Regressionsanalyse bestimmt. An der Elbe wurden die Verfrachtungsdistancen und Anzahlen verbleibender Individuen in der freien Drift oder auf den einzelnen Bündeln dargestellt.

**Laborexperimente zur Schwimmfähigkeit:** Nach jeweils einer Stunde Versuchsdauer wurde die Anzahl schwimmender Tiere auf der Wasseroberfläche durch die Analyse der Videobänder bestimmt. Die Anzahlen schwimmender Individuen wurde gegen die Versuchsdauer aufgetragen und die mittlere Schwimmdauer der Tiere bei unterschiedlicher Wassertemperatur verglichen. Aufgrund der ermittelten Schwimmdauer und Überlebensrate konnte auf potentielle Ausbreitungsdistancen der Tiere im Freiland geschlossen werden.

## 4.2 Ergebnisse

### 4.2.1 Driftdistanzen mit Treibgut an der Lahn

An der Lahn wurden insgesamt 125 Bündel aus Holz und Heu mit 1250 *A. arbustorum* in fünf Versuchen eingesetzt. Bei jedem Versuch wurden alle bis zu einer bestimmten Distanz verfrachteten Bündel und Individuen wieder abgefangen.

Nach Driftdistanzen von 520 m, 820 m, 1200 m, 1400 m und 1520 m wurden insgesamt 67 Bündel (54%) mit insgesamt 376 Individuen (31%) erfasst. Die Anzahl wiederbeobachteter *A. arbustorum* lag bei 82% der eingesetzten Individuen (204 von 250 Tieren) bei der geringsten Distanz von 520 m.

Die mittlere Individuenzahl auf den Treibgutbündeln nahm mit zunehmender Driftdistanz zunächst langsam ab. Die Tiere verblieben bis zu einer Distanz von 820 m überwiegend auf dem driftenden Material. Über diese Distanz hinaus zeigte sich dagegen eine stärkere Abnahme der Individuenzahlen auf den Pflanzenbündeln (Abb.25).

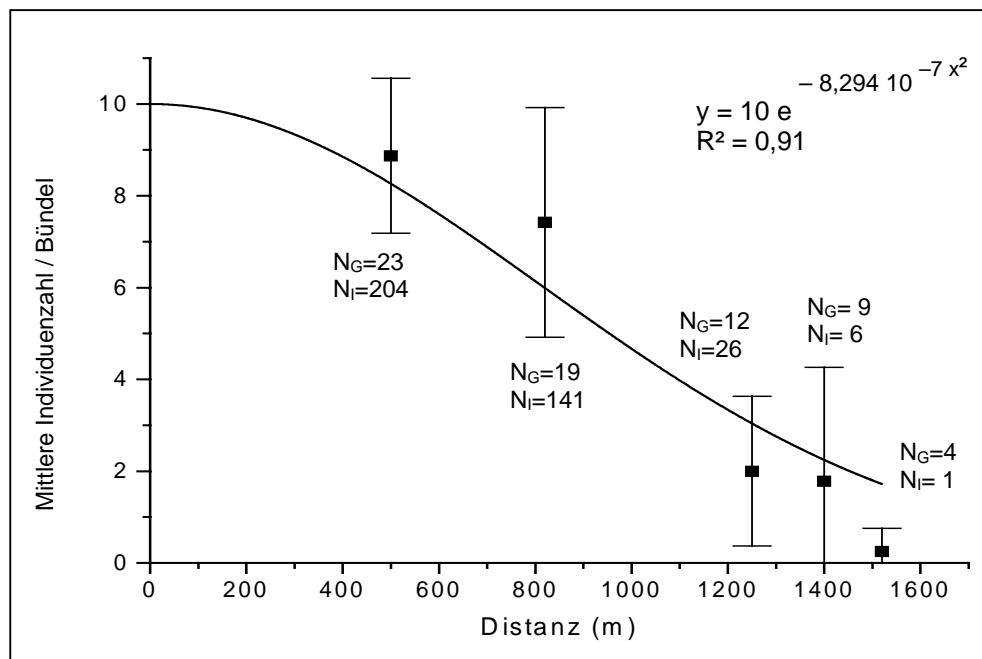


Abb. 25: Mittlere Individuenzahl von *A. arbustorum* auf Pflanzenbündeln nach verschiedenen Driftdistanzen an der Lahn.  $N_G$ : Anzahl abgefangener Bündel;  $N_I$ : Gesamtzahl der Individuen auf den Bündeln. Angegeben werden der Mittelwert, sowie die Standardabweichung. Die Abnahme der mittleren Individuenzahl auf driftendem Treibgut bei steigender Driftdistanz wird durch eine Gaußfunktion beschrieben.

Nur ein sehr geringer Teil der Tiere erreichte hohe Driftdistanzen: 6,4% der Individuen wurden bis zu 1400 m und 0,4% (1 von 250 Tieren) bis zu der größten gemessenen Distanz von 1520 m verfrachtet.

### ***Qualitative Beobachtungen zum Verhalten der Tiere auf den Bündeln***

Durch das Begleiten einiger Bündel mit dem Schlauchboot unmittelbar vor dem Abfangen wurde beobachtet, dass viele der Gehäuseschnecken bis an die Spitze im Wasser treibender Halme der Bündel krochen. Einige Tiere bewegten sich wieder auf das driftende Bündel zurück, einige wurden abgespült. Abgespülte Tiere drifteten auf der Wasseroberfläche weiter. Ein Absinken der Tiere wurde nicht beobachtet. Der beschriebene Verlauf der Individuenabnahme auf dem Genist kann durch das Verhalten der Tiere auf dem Pflanzenbündel beeinflusst worden sein. Die Tiere erreichten nach einer gewissen Zeit den Rand der Pflanzenbündel und wurden dort leicht abgespült. Die Driftzeit/100 m Driftdistanz der Bündel war bei Driftdistanzen die größer als 820 m waren zudem höher als bei den kleineren Driftdistanzen (s. Tab 13). Die stärkere Abnahme der Individuenzahl bei einer Drift über eine Distanz von 820 m hinaus, kann somit durch die längere Driftzeit der Tiere bedingt sein.

### ***Zeiträume der Verfrachtung***

Die beobachteten Driftdistanzen wurden in sehr kurzen Zeiträumen zurückgelegt, so überwunden die Tiere zum Beispiel eine Verfrachtungsdistanz über 820 m in nur 23 Minuten (Tab.13).

Tab. 13: Driftzeiten der Bündel an der Lahn bis zu den beobachteten Distanzen.

<b>Distanz (m)</b>	<b>Mittlere Driftzeit (min.)</b>	<b>STD (min)</b>	<b>Mittlere Driftzeit (min)/ 100m Driftdistanz</b>	<b>N</b>
<b>500</b>	10,9	2,5	2,2	23
<b>820</b>	23,1	5,3	2,8	19
<b>1250</b>	50,7	11,1	4,1	13
<b>1400</b>	72,4	12,3	5,2	9
<b>1520</b>	73,8	9,1	4,9	4

### 4.2.2 Driftdistanzen mit Treibgut an der Elbe

#### *Elbe (I)*

Nach 10 km Driftdistanz an der Elbe fanden sich von 30 eingesetzten Treibhölzern noch 16 Hölzer wieder (53%). Von 30 eingesetzten Bündeln wurden noch 28 (93%) abgefangen. Auf den eingesetzten Treibhölzern ließen sich noch insgesamt 9 juvenile *A. arbustorum* (3% von 300 eingesetzten Individuen) nachweisen. Wesentlich mehr Tiere befanden sich nach 10 km Driftdistanz auf Bündeln von Heu und Holz. Von 300 juvenilen *A. arbustorum* wurden 124 (44%) wiedergefangen. Bis zu einer Distanz von 10 km wurden weniger Tiere mit Treibholz verfrachtet, als auf flächiger ausgebreitetem Treibgut in Form von Holz und Heu. Verflochtenes Genistmaterial ist damit ein geeigneteres Transportmittel für die Tiere als einzelnes Treibholz. Die mittleren Individuenzahlen von *A. arbustorum* auf Treibhölzern und Bündeln unterschieden sich signifikant (T-Test;  $p < 0,001$ , Tab. 14).

Tab. 14: Mittlere Individuenzahlen juveniler *A. arbustorum* auf Treibgut nach 10 km Driftdistanz an der Elbe auf Treibholz (N=16) und auf Bündeln aus Holz und Heu (N=28). Die Driftgeschwindigkeit der Treibhölzer betrug 4878 m/h (+/- 36 m/h, Standardabweichung), die der Bündel 4959 m/h (+/- 30 m/h Standardabweichung).

Treibgut	Mittlere Individuenzahl/ Treibgut (Standardabweichung)	Mittlere Driftzeit (min)
Treibholz (60cm x 10 cm Durchmesser)	0,6 (+/- 0,7)	123 (+/- 6)
Bündel aus Heu und Holz (60 cm x 30 cm x 5 cm)	4,4 (+/- 2,4)	121 (+/- 5)

Die weiteren Untersuchungen zur Driftdistanz wurden mit Bündeln aus Treibgut durchgeführt, um zu bestimmen, welche maximalen Distanzen die Tiere mit Treibgut (unter den gegebenen Strömungsbedingungen) überwinden.

#### *Elbe (II)*

Im anschließenden Versuch erreichten wesentlich weniger Tiere eine Driftdistanz von 10 km als aufgrund des ersten Versuchs zu erwarten war. Von 1500 Tieren auf 150 Bündeln fanden sich 32 Individuen (2%) auf 7 Treibgutbündeln (5%) bei Driftdistanzen über 10 km. Die Abflusswerte waren jedoch vergleichbar hoch (vgl. Kap. 2.4).

Die höchste gemessene Driftdistanz von *A. arbustorum* betrug **20,8 km**. Nach dieser Distanz (Driftzeit 5,5 Stunden) fanden sich noch vier von zehn Tieren auf dem angeschwemmten Bündel. Von allen zu Versuchsbeginn eingesetzten Tieren (1500) erreichten 0,3% diese Driftdistanz.

Uferabsammlungen wurden ab 6 km Driftdistanz durchgeführt. Es konnten insgesamt 33 Bündel und 184 *A. arbustorum* ab 6 km Driftdistanz beobachtet werden (Abb. 26).

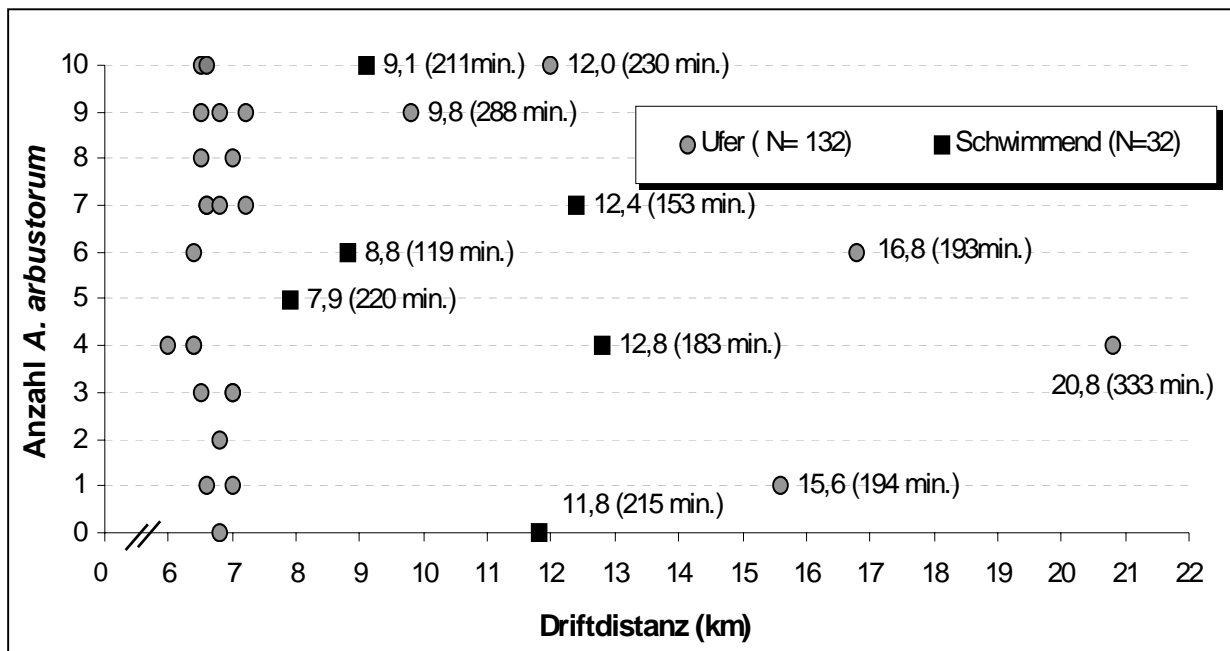


Abb. 26: Verbleibende Individuenzahlen von *A. arbustorum* auf Bündeln aus Heu und Holz an der Elbe nach verschiedenen Driftdistanzen. Die Bündel wurden während der Drift beobachtet oder erst nach dem Anschwemmen am Ufer. Alle über eine Driftdistanz von 10 km hinaus schwimmenden Bündel wurden bis zum Anschwemmen verfolgt. Auf schwimmenden Bündeln sichtbare Tiere wurden gezählt. Die Zeitdauer (min.) sowie die zurückgelegte Driftdistanz (km) zwischen Einsetzen und Abfang oder Beobachtung der Bündel werden angegeben.

Bis zu den höchsten gemessenen Driftdistanzen wurden Tiere mit dem Treibgut am Ufer angeschwemmt. Auf Bündeln, die zwischen 10 km und 20,8 km Driftdistanz am Ufer angeschwemmt wurden, fanden sich noch 21 Individuen (1,4% der eingesetzten).

Zwischen einer Driftdistanz von 6 km und 10 km wurden insgesamt 130 Individuen von *A. arbustorum* (8,7%) mit den Pflanzenbündeln angeschwemmt.

### 4.2.3 Driftdistanzen bei freier Drift an der Lahn

An der Lahn wurden 425 markierte, adulte Individuen von *A. arbustorum* in fünf Versuchswiederholungen zu je 85 Tieren auf die Wasseroberfläche gebracht und nach jeweils 5 Distanzen wiederbeobachtet.

Bei der niedrigsten Distanz zum Aussetzungspunkt von 450 m wurden durchschnittlich 62% der Tiere (52 Ind.) wiederbeobachtet. Bei der höchsten Distanz von 2050 m wurden durchschnittlich noch 4% der eingesetzten Tiere (3 Ind.), maximal fünf Individuen beobachtet. Die Anzahl schwimmender Tiere nahm mit steigender Distanz exponentiell ab (Abb.27).

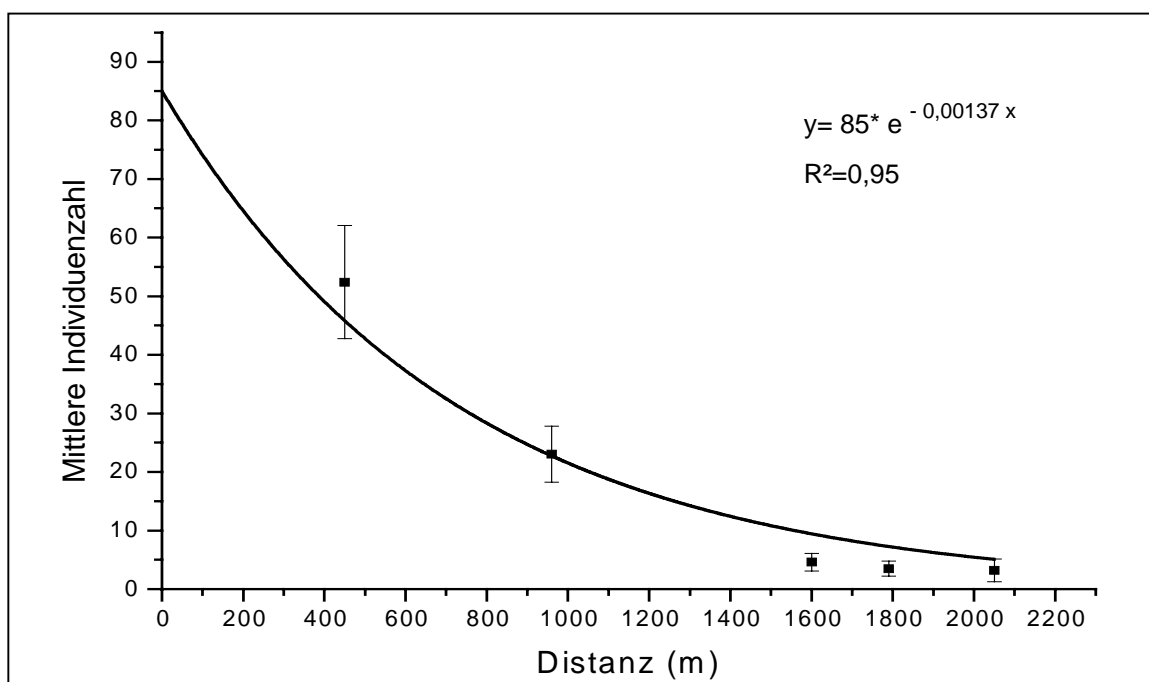


Abb. 27: Abnahme der mittleren Individuenzahl verfrachteter *A. arbustorum* bei steigender Driftdistanz an der Lahn. In 5 Versuchswiederholungen wurden jeweils 85 Tiere auf die Wasseroberfläche gebracht. Nach den Distanzen von 450 m, 960 m, 1600 m, 1790 m und 2050 m wurde die Anzahl verfrachteter Individuen erfasst. Die mittleren Individuenzahlen nehmen mit steigender Distanz exponentiell ab. Die Regressionskurve, die zugehörige Funktion, sowie der Regressionskoeffizient ( $R^2$ ) werden angegeben.

Die beobachteten mittleren Individuenzahlen bei Distanzen von 1600 m und 1790 m sind etwas niedriger als nach dem Modell der exponentiellen Abnahme berechnet. Die Güte der Anpassung der Regression an die gemessenen Werte ist jedoch sehr hoch ( $R^2 = 0,953$ ).

Die Anzahl schwimmender Tiere nimmt damit schon nach geringen Driftdistanzen sehr schnell ab. Die Versuchswiederholungen belegen jedoch, dass wenige Tiere *regelmäßig* deutlich höhere Driftdistanzen überwinden.

### ***Driftzeit und Driftgeschwindigkeit der Tiere***

Die Tiere wurden mit einer durchschnittlichen Driftgeschwindigkeit von 0,66 m/s (Standardabweichung +/- 0,07 m/s) oder 2358 m/h (Standardabweichung +/- 234m) flussabwärts transportiert. Die höchste beobachtete Distanz wurde in einem Zeitraum von 58 Minuten (Median) überwunden (Tab.15)

Tab. 15: Mittlere Driftzeiten (Median, Minimum, Maximum) von *A. arbustorum* bis zu den beobachteten Distanzen an der Lahn

Distanz (m)	Driftzeit (min)		
	Median	Minimum	Maximum
<b>450</b>	12	9	65
<b>960</b>	24	16	60
<b>1600</b>	35	33	46
<b>1790</b>	47	35	56
<b>2050</b>	58	46	71

Die Wassertemperatur betrug während des Versuchs 15,5°C, die Lufttemperatur erreichte Höchstwerte von 35,5°C.

### ***Beobachtungen während des Versuchs***

Es wurden insgesamt sechs markierte *A. arbustorum* beobachtet, die auf Treibgut aufgebrochen waren und mit diesem verfrachtet wurden. Davon drifteten zwei Tiere mit je einem Blatt. Auf drei kleineren Holzstücken wurden drei *A. arbustorum* wiederbeobachtet. Ein weiteres Tier driftete mit einem etwa 5 cm großen Blütenstand (bei 2050 m).

### ***Angeschwemmte A. arbustorum***

Nach den fünf Versuchswiederholungen wurden insgesamt 50 Tiere, die am Ufer angeschwemmt wurden beobachtet (12% von 425 Tieren). Alle Tiere waren lebend und aktiv. Die Tiere wurden überwiegend (74%) an Weidenästen angeschwemmt, an denen sich vielfach auch Treibgut (56%, 13 von 22 Beobachtungen) abgelagert hatte. Von den angeschwemmten Individuen hatten nur 2 Tiere nicht die Möglichkeit an Land zu gelangen, da sie an Wasserpflanzen im Gewässer ohne Uferkontakt angelandet waren (Abb. 28).

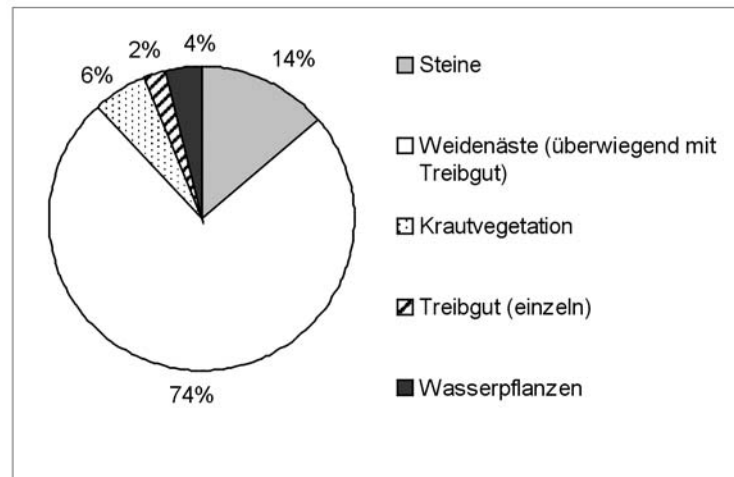


Abb. 28: Strukturen, an denen *A. arbustorum* bei Driftversuchen an der Lahn angeschwemmt wurde.

An Weidenästen angeschwemmte Individuen fanden sich im Mittel 1,9 m (Mittelwert, +/- 1 m (STD)) vom Ufer entfernt und 0,2 m (+/- 0,1m) über der Wasseroberfläche. An Land wurden 24% der Tiere beobachtet. Sie fanden sich überwiegend in der krautigen Ufervegetation oder an Steinen und dann im Mittel 0,3 m (+/- 0,1 m) von der Wasserlinie entfernt. Der überwiegende Anteil der Tiere (72%) wurde vor Erreichen einer Distanz von 450 m Driftdistanz am Ufer angeschwemmt (Tab.16).

Distanz (m)	Individuen	
	(abs.)	(%)
410	16	32
820	22	44
1230	6	12
1640	3	6
2050	3	6
<b>Summe</b>	50	100

Tab.16: Individuenzahlen angeschwemmter *A. arbustorum* bis zu den angegebenen Distanzen.

Das Absuchen der Ufer ermöglichte keine genaue Quantifizierung der Anzahl angeschwemmter Individuen, da die Tiere leicht übersehen werden konnten, wenn sie in die Ufervegetation oder hinter Äste, Stämme und Steine krochen. Es ermöglichte aber den Nachweis, dass die Tiere lebend an Land gelangen und die Angabe von Mindestzahlen angeschwemmter Individuen. Wesentliches Ergebnis der Uferabsammlung darüber hinaus war, dass auch bis zu den höchsten gemessenen Distanzen Individuen von *A. arbustorum* das Ufer erreichten. Ein Tier wurde bei 2030 m Driftdistanz an einem Stein angeschwemmt.



#### ***4.2.4 Driftdistanzen bei freier Drift an der Elbe***

##### 1. Versuch (8. August 2001)

Bei einer Driftdistanz von **8,8 km** wurden 34 (41%) von 84 Individuen von *H. pomatia* wiederbeobachtet. Die Driftzeit betrug minimal 110 Minuten und maximal 134 Minuten (Driftgeschwindigkeit 3,94 km/h bis 4,90 m/h). Die Wassertemperatur lag bei 20,9°C, die Lufttemperatur betrug 17,4°C.

##### 2. Versuch (10. August 2001)

Nach **9,2 km** Driftdistanz wurden von 117 eingesetzten Tieren noch 46 (39%) schwimmende Tiere gezählt

Bei **19,8 km** Driftdistanz wurden 33 Tiere (28%) wiederbeobachtet.

Die Driftzeit der Tiere bis zu 9,2 km Driftdistanz betrug 121, maximal 145 Minuten (Driftgeschwindigkeit 3,81 km/h bis 4,56 km/h). Die Strecke von 19,8 km wurde nach 4 Stunden 23 Minuten überwunden (Maximal 296 Minuten, Driftgeschwindigkeit 4,01-4,52 km/h). Die Wassertemperatur lag bei 21°C, die Lufttemperatur bei 16,8°C.

Einen Monat später (09. September 2001) wurden 2 markierte Weinbergschnecken an Land beobachtet. Ein Tier befand sich bei Flusskilometer 251,4 (**14,6 km** vom Einsatzort entfernt) an einer Böschung, etwa 8 m von der Wasserlinie entfernt. Das zweite Tier wurde bei Flusskilometer 251,7 (**14,9 km** vom Einsatzort entfernt) in 3 m Entfernung zur Wasserlinie auf einer Buhne beobachtet (Beobachtung und mündliche Mitteilung von Frau Dr. Gerda Breuer, Biosphärenreservat Flusslandschaft Mittlere Elbe).

#### 4.2.5 Schwimmfähigkeit terrestrischer Gehäuseschnecken

##### Schwimmdauer von *Arianta arbustorum*

In Laborversuchen wurden jeweils 95 adulte *A. arbustorum* bei 17,5°C (+/- 0,6°C) und 10°C (+/- 0,4°C) Wassertemperatur in jeweils fünf Versuchswiederholungen zu je 19 Tieren in einem Rundstrombecken auf die Wasseroberfläche gebracht. Die Anzahl schwimmender Tiere nahm mit zunehmender Versuchsdauer exponentiell ab (Abb. 29).

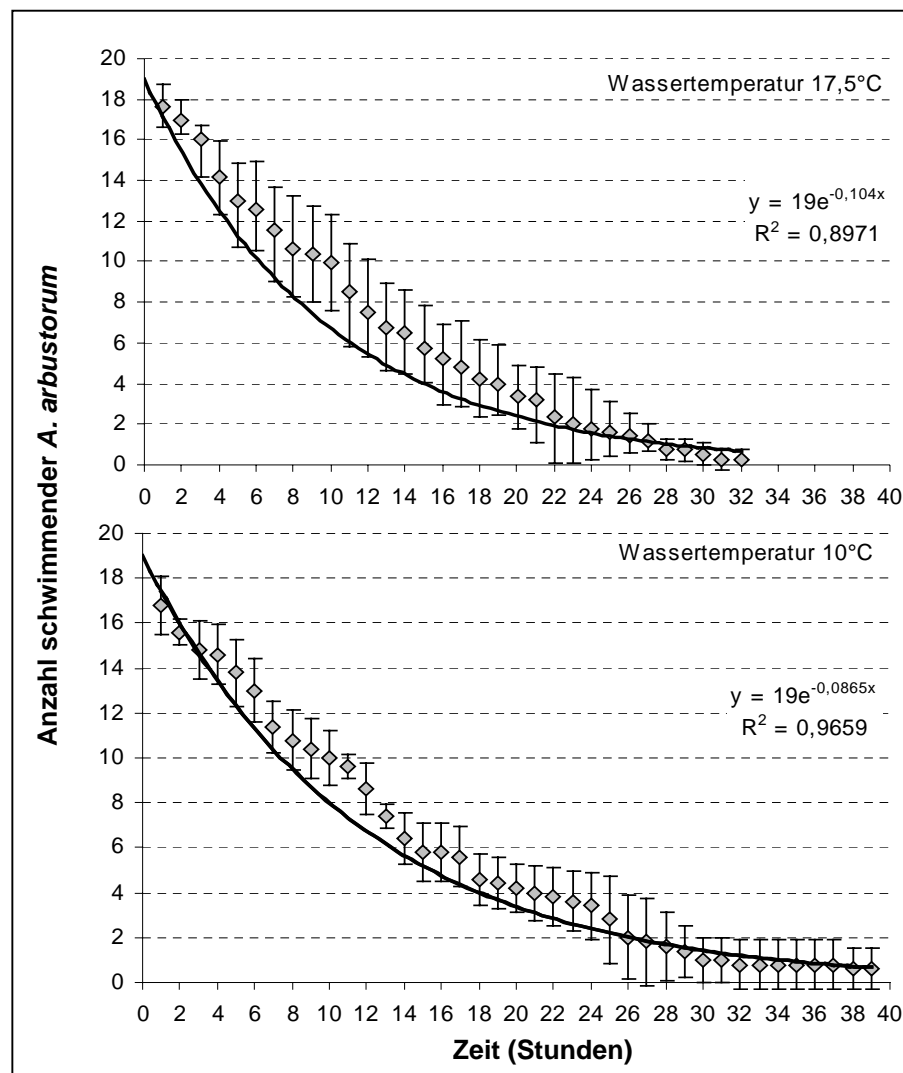


Abb. 29: Anzahl auf der Wasseroberfläche schwimmender *A. arbustorum* in Abhängigkeit von der Zeit bei 17,5°C und 10°C Wassertemperatur. Die Anzahl schwimmender Individuen wurde stündlich mit Hilfe einer Videokamera bestimmt. Angegeben sind der Mittelwert und die Standardabweichung. Es wurden jeweils fünf Versuchswiederholungen durchgeführt, bei denen zu Versuchsbeginn 19 Tiere in einem Rundstrombecken auf die Wasseroberfläche aufgebracht wurden.

Die Anzahl schwimmender *A. arbustorum* betrug zum Beispiel nach 12 Stunden bei 17,5°C Wassertemperatur 7,5 +/- 2,6 (STD) Individuen. Damit schwammen im Mittel

noch 39% der eingesetzten Tiere nach 12 Stunden. Bei 10°C Wassertemperatur befanden sich noch 8,6 +/-1,14 Individuen auf der Wasseroberfläche, dies entsprach 45% der zu Versuchsbeginn schwimmenden *A. arbustorum*.

Obwohl nach gleicher Versuchszeit die mittleren Individuenzahlen schwimmender *A. arbustorum* bei niedriger Wassertemperatur teilweise etwas höher waren, unterschied sich die mittlere Schwimmdauer eines Individuums zwischen den beiden Wassertemperaturen nicht signifikant (T-Test,  $p = 0,428$ ). Die Tiere schwammen damit bei 10°C Wassertemperatur im Mittel (Mittelwert 12,3 +/-9,5 Stunden) nicht länger auf der Wasseroberfläche als bei 17,5°C (Mittelwert 11,3 +/-7,7 Stunden).

### ***Schwimmdauer von Helix pomatia***

Die Schwimmdauer von *Helix pomatia* wurde an insgesamt 35 Tieren untersucht. Die mittlere Schwimmdauer von *Helix pomatia* betrug bei 17,5°C Wassertemperatur 13,5 +/-9,5 Stunden. Die maximale Driftzeit betrug 33 Stunden, zu dieser Zeit schwammen von 35 eingesetzten Tieren noch zwei (5,7%) auf der Wasseroberfläche. Die Anzahl schwimmender Tiere nahm exponentiell mit der Zeit ab (Abb.30).

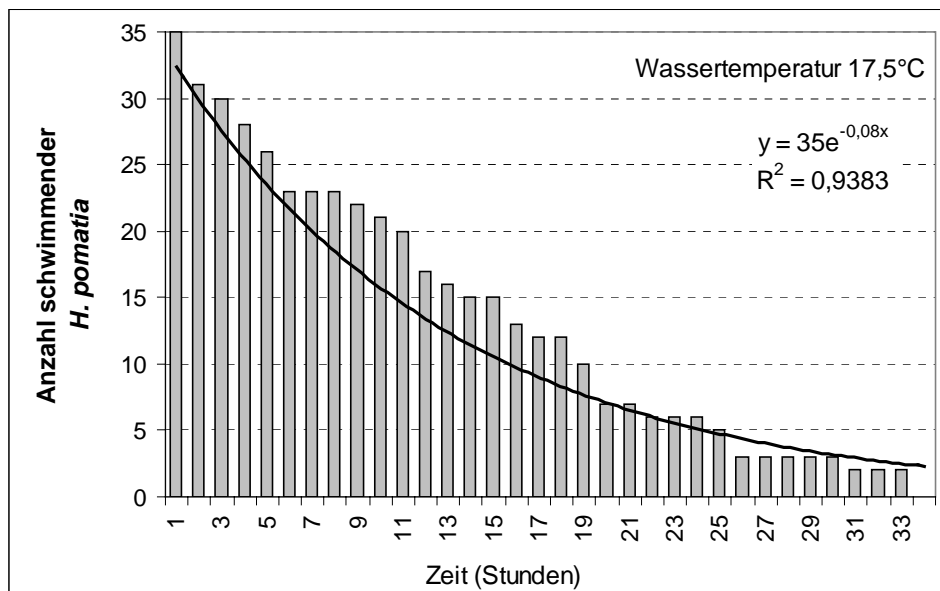


Abb. 30: Individuenzahlen schwimmender *Helix pomatia* auf der Wasseroberfläche in Abhängigkeit von der Zeit. Eingesetzt wurden 35 Tiere. Die maximale Schwimmdauer betrug 33 Stunden.

### ***Überlebensraten***

*Arianta arbustorum*: Von den insgesamt 190 Tieren aller fünf Versuchswiederholungen bei den verschiedenen Wassertemperaturen überlebten drei Tiere (2%) nicht. Davon schwammen zwei Tiere tot auf der Wasseroberfläche, eines sank ab. Alle anderen Tiere, auch solche die bis zu 8 Stunden unter der Wasseroberfläche schwammen, überlebten. In Versuchen bei 10°C Wassertemperatur überlebte ein Tier nicht, bei 17,5°C Wassertemperatur überlebten zwei Tiere nicht.

Die in den Freilandexperimenten auf der Wasseroberfläche bei einer maximalen Driftdistanz von 2050 m und bei einer mittleren Driftzeit von nur 58 Minuten (Median) beobachteten *A. arbustorum* (vgl. Kap. 4.3.2) haben zu diesem Zeitpunkt daher mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit (mehr als 98%) gelebt.

*Helix pomatia*: Alle 35 Tieren überlebten bis zum Absinken nach maximal 33 Stunden (17,5°C Wassertemperatur). Die im Freiland nach maximal 4 Stunden Driftzeit bei 20 km Driftdistanz an der Elbe beobachteten Tiere drifteten damit höchst wahrscheinlich lebend flussabwärts.

## **4.3 Schlussfolgerungen**

Bereits bei Wasserständen zwischen Niedrig- und Mittelwasser werden von den untersuchten Gehäuseschneckenarten sowohl über freie Drift, als auch über die Verfrachtung mit Treibgut sehr hohe Distanzen überwunden. Die maximalen Driftdistanzen bei freier Drift, und auch bei der Drift mit Treibgut, waren an der Elbe etwa zehn mal höher als an der Lahn. Große Fließgewässer haben daher für die Ausbreitung terrestrischer Gehäuseschnecken über große Landschaftsausschnitte eine höhere Bedeutung als kleinere Fließgewässer wie die Lahn.

Die passiven Ausbreitungsdistanzen terrestrischer Gehäuseschnecken an Fließgewässern sind, aufgrund der im Freiland ermittelten Driftdistanzen und der potentiellen Ausbreitungsdistanzen der Tiere durch ihre Schwimmdauer, deutlich höher als die aktiven Ausbreitungsdistanzen (s. Kap. 6.3.5).

Die Tiere sind in der Lage bei zufälligem Kontakt mit Treibgut während der Drift auf dieses aufzukriechen oder sich mit dem Fuß anzuheften. Bei einem höheren Angebot an Treibgut, wie bei Hochwasser, tritt dies wahrscheinlich häufig auf. Der Wechsel zwischen freier Drift und Treibgut kann die Ausbreitungsdistanzen der Tiere über Fließgewässer erhöhen.

Die in Freilandexperimenten beobachteten mittleren Driftzeiten betragen 58 Minuten für *Arianta arbustorum* an der Lahn bis zu einer Distanz von 2050 m (bei 15,5°C Wassertemperatur). In Laborversuchen an *A. arbustorum* schwammen nach einer Stunde Driftzeit (bei 17,5°C) im Mittel noch 93% von 19 Tieren (17,6 Tiere; STD +/- 1,1) auf der Wasseroberfläche. Von 85 Tieren, die in Freilandexperimenten an der Lahn eingesetzt wurden, hätten demnach noch im Mittel 79 Tiere (93% von 85 Tieren) beobachtet werden können, wenn man allein von Schwimmfähigkeit der Tiere auf der Wasseroberfläche ausgeht. Tatsächlich wurden im Freiland aber im Mittel nur noch 3,2 Individuen (STD +/- 1,9) nach dieser Driftdistanz beobachtet.

An der Elbe betrug die Driftzeit für *Helix pomatia* 4 Stunden und 23 Minuten bis zu einer Distanz von 19,8 km (Wassertemperatur: 21°C). Nach 4 Stunden Driftzeit schwammen im Rundstrombecken 80% (28 von 35 Individuen) der Tiere auf der Wasseroberfläche. Nach dieser Driftzeit hätte man im Freiland an der Elbe noch 94 von 117 Tieren beobachten können. Es wurden jedoch nur 33 wiedergefunden. Die im Freiland beobachteten Individuenabnahmen bei steigender Driftdistanz sind daher sehr wahrscheinlich überwiegend durch das Anschwemmen der Tiere zu erklären, wie es an einigen Individuen von *A. arbustorum* und *H. pomatia* im Freiland beobachtet wurde.

Es konnte keine unterschiedliche Schwimmdauer der Tiere auf der Wasseroberfläche bei verschiedenen Wassertemperaturen beobachtet werden. Ausbreitungsdistanzen der Tiere unterscheiden sich aufgrund der Schwimmdauer der Tiere zwischen Winter- und Sommerhochwasser wahrscheinlich nicht wesentlich.

## 5 Aktive Ausbreitung auf Überschwemmungsflächen

### 5.1 Material und Methoden

Schnecken sind aufgrund ihres hohen Feuchteanspruchs und Verhaltens oft in der Vegetation verborgen und dann nur schwer zu finden. In Fang-Wiederfangexperimenten nimmt die Distanz der Tiere zum Aussetzungspunkt und damit die Streuung der Tiere mit der Versuchsdauer zu. Die zu untersuchende Fläche wächst mit zunehmender Distanz zum Aussetzungspunkt quadratisch an. Es ist daher problematisch, in der Vegetation verborgene Tiere und sich weiter vom Aussetzungspunkt entfernt befindende Tiere zu erfassen. Fang-Wiederfangexperimente zur Ermittlung aktiver Ausbreitungsdistanzen von *A. arbustorum* wurden daher durch Radartelemetrie unterstützt (vgl. Wallin & Ekbohm 1988, Riley et al. 1996, Janßen & Plachter 1998).

#### 5.1.1 Fang- und Wiederfangexperimente

Bei Fang-Wiederfangexperimenten zur Erfassung von Ausbreitungsdistanzen und Bewegungsrichtungen von *A. arbustorum* wurden jeweils 152 bis 155 individuell markierte Tiere an einem Aussetzungspunkt auf den Wiesen der drei Untersuchungsflächen freigelassen. Zwischen 50 und 54 Tiere waren zudem besendert (Tab. 17).

Tab. 17: Übersicht zu den durchgeführten Versuchen zur Mobilität von *A. arbustorum* an der Lahn. Untersuchungszeitraum und -dauer, Beobachtungsintervall, Gesamtzahl ausgesetzter Individuen (N), sowie der Anteil besenderter (T) und nicht besenderter Tiere (O.T.) werden angegeben.

Untersuchungsfläche	U.-Zeitraum	N	T.	O.T.
Altarm Bellnhausen	24.05.00 - 13.06.00	152	50	102
Unterm Wolfsberg	29.05.01 - 18.06.01	155	50	105
Schenckenwäldchen	24.06.01 - 14.07.01	155	54	101

Der Untersuchungszeitraum umfasste auf den drei Flächen jeweils 20 Tage, in dem fünf Wiederfänge nach einem Zeitintervall von jeweils vier Tagen durchgeführt wurden. Die Versuche fanden im Mai und Juni 2000, sowie im Juni und Juli 2001 statt.

Die ausgesetzten *A. arbustorum* wurden in 20 km bis 30 km Entfernung zu den Untersuchungsflächen in einer bachbegleitenden Ruderalvegetation (*Urtica dioica*) an aufgelassenen Fischteichen gefangen. Die auf den Wiesen der Untersuchungsflächen ausgesetzten *A. arbustorum* waren damit „ortsfremd“. Auf diese Weise konnte das Bewegungsverhalten der Tiere in einem neuen, unbekanntem Habitat untersucht werden.

### ***Versuchsdurchführung***

Die Markierung der Tiere bestand aus einem Tipp-Ex-Punkt und einer mit Lackstift aufgetragenen Zahl zwischen 1 und 105 (Baur 1984, Baur 1993; Abb.31).



Abb. 31: Markiertes Individuum von *A. arbustorum*.

In Abständen von vier Tagen wurden die Untersuchungsflächen nach markierten *A. arbustorum* abgesucht. Dabei wurden Distanz und Richtung zum Aussetzungspunkt mit Hilfe von Maßband und Kompass erfasst. Das Absuchen der Untersuchungsfläche begann in den frühen Morgenstunden, da die Tiere überwiegend in der noch feuchten, kühlen Vegetation aktiv sind. Die Suche erfolgte entlang von Kreisbahnen, die mit Kunststoffstäben abgesteckt waren. Diese hatten einen Abstand zum Aussetzungspunkt von zwei, vier, sechs, acht und zehn Metern. Zunächst wurden alle auf der Vegetation sichtbaren Tiere erfasst. Danach wurde die Vegetation (verfilzte Grashorste, Klee, Binsen u.a.) und die Bodenoberfläche jeweils bis zu einem Abstand von einem Meter um den Aussetzungspunkt und zu den Kreisbahnen nach weiteren, markierten *A. arbustorum* abgesucht. Die Suche erfolgte somit in allen Richtungen mit gleicher Intensität. Die gesamte Untersuchungsfläche wurde innerhalb von 8 bis 9 Stunden bearbeitet.

### *Radartelemetrie*

Radartelemetrie bietet sich insbesondere für kleinere Wirbellose an, da die Energieversorgung des Telemetriesystems vollständig von einem Sende- und Empfangsgerät übernommen wird. Der Sender am Tier benötigt daher keine Batterie, wodurch Größe und Gewicht des Senders reduziert werden (Wallin & Ekbohm 1988, Riley et al. 1996, Butterweck 1997, Janßen & Plachter 1998).

Ein Sende- und Empfangsgerät (Recco, Schweden) sendet zunächst ein Signal im Mikrowellenfrequenzbereich (hier 917 Mhz). Dieses Signal wird dann von einem passiven Sender (d.h. emittiert kein eigenes Signal) mit doppelter Frequenz (1834 Mhz) reflektiert. Das reflektierte Signal wird wieder vom Sende- und Empfangsgerät erfasst, wenn die Empfangsantennen in Richtung des reflektierten Signals weisen. Durch die Lautstärke eines akustischen Signals kann auf Richtung und Distanz zum passiven Sender geschlossen werden. Der passive Sender (Transponder) besteht aus einer Schottky-Diode und einer Antenne aus lackiertem Kupferdraht. In Anlehnung an Janßen & Plachter (1998) wurde eine Dipolantenne mit einer Länge von 4,1mm ( $\lambda/8$ ) der beiden Antennenarme verwendet. Zugunsten einer höheren Haltbarkeit der Antenne, die bei der Bewegung der Tiere durch dichte Vegetation leicht geknickt wird und abbrechen kann, wurde allerdings statt eines Kupferdrahtes mit 0,01 mm Durchmesser, ein Draht mit 0,08 mm Durchmesser genutzt. Die Transponder wurden zusätzlich im Bereich der Diode mit einer dünnen Silikonschicht überzogen, um die Lötstellen der Antennen an der Diode und die Diode selbst vor Witterungseinflüssen und mechanischer Belastung zu schützen. Die Transponder wurden mit Klebstoff (UHU-Alleskleber) auf den Gehäusen befestigt. Der Kleber bot den Vorteil, dass er schnell trocknete und die Transponder nach dem Versuch und längerem Einweichen in Wasser wieder vom Gehäuse abgelöst und wiederverwendet werden konnten. Während der Fang- Wiederfangexperimente wurde entlang der Kreisbahnen und angrenzenden Flächen zusätzlich zum visuellen Absuchen mit Hilfe des Sende- und Empfangsgerätes nach transponderten Tieren gesucht.



### 5.1.2 Auswertung

#### Ausbreitungsdistanzen

Zur Beschreibung des Bewegungsverhaltens von *A. arbustorum* auf den Untersuchungsflächen wurden aus der gemessenen Distanz und der Wiederfundrichtung zum Aussetzungspunkt weitere Größen berechnet.

Die **Ausbreitungsdistanzen** von Schnecken sind die Strecken, die die Tiere bei ihrer täglichen Aktivität während eines Zeitraumes von mehr als einem Tag überwinden (Endler 1977, Baur & Baur 1993). In der vorliegenden Untersuchung ist die Ausbreitungsdistanz die Luftliniendistanz, die in einem Zeitraum von 4 Tagen zwischen zwei Wiederfundpunkten überwunden wird.

Weitere Charakteristika der Bewegung sind die **Bewegungsrichtung**, die Änderung der Bewegungsrichtung zwischen zwei Wiederfunden (**Drehwinkel**, „turning angle“) und die zurückgelegte Nettodistanz. Die Nettodistanz ist die zurückgelegte Luftliniendistanz zwischen dem Anfangs- und Endpunkt eines Bewegungspfades (vgl. Marsh & Jones 1988, Turchin 1998, Abb.32).

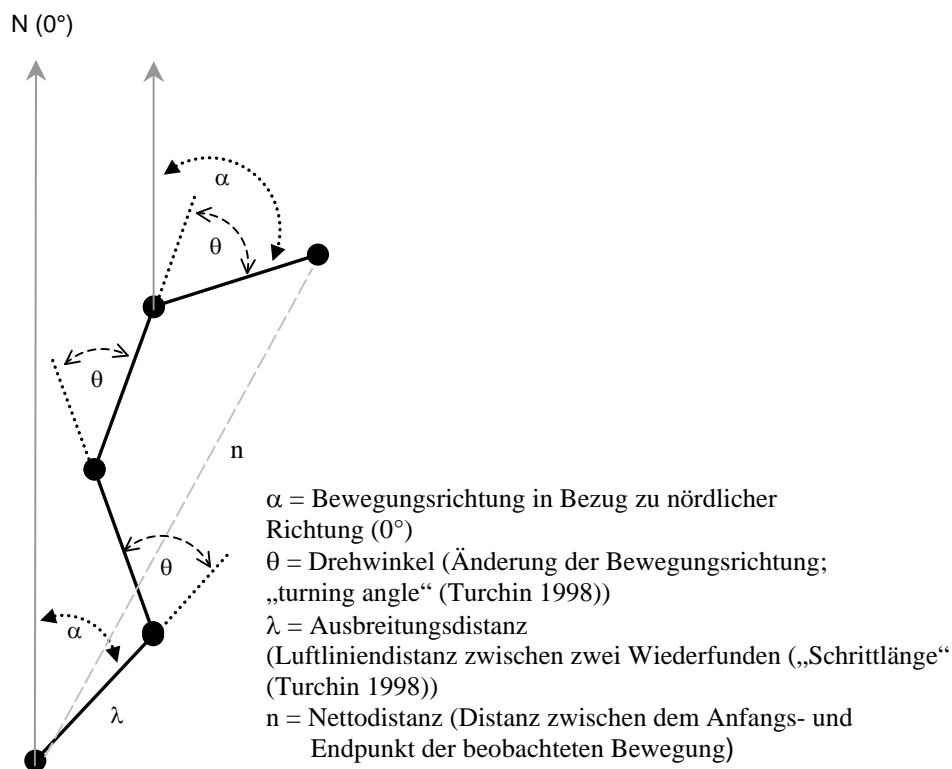


Abb 32: Bewegungsrichtung, Drehwinkel, Ausbreitungsdistanz und Nettodistanz entlang eines Bewegungspfades (verändert nach Marsh & Jones 1988 und Turchin 1998).

### ***Bewegungsrichtungen***

Die mittlere Bewegungsrichtung von *A. arbustorum* auf den Untersuchungsflächen wird durch den mittleren Vektor aller beobachteten Bewegungsrichtungen dargestellt. Ein Maß für die Streuung der beobachteten Bewegungsrichtungen um die mittlere Bewegungsrichtung der Tiere ist die zirkuläre Standardabweichung.

Anhand des Rayleigh-Tests wird geprüft, ob die gewählten Bewegungsrichtungen von *A. arbustorum* gleichverteilt sind und damit zufällig in alle Richtungen streuen. Testgröße dieses Verfahrens ist die Länge des resultierenden mittleren Vektors aller Bewegungsrichtungen. Den Vektoren der einzelnen Bewegungen wird dabei die Einheitslänge 1 zugewiesen. Der mittlere Vektor nimmt bei einer Gleichverteilung der Bewegungsrichtungen Werte um Null an, bei einer Häufung von Bewegungsrichtungen in eine Richtung nähert sich der mittlere Vektor dem Wert 1. Es wird getestet, ob der mittlere Vektor sich signifikant von 0 unterscheidet. Mit der Irrtumswahrscheinlichkeit p wird angegeben, wie groß die Wahrscheinlichkeit ist, eine gerichtete Verteilung der Bewegungsrichtungen anzunehmen, obwohl eine zufällige Verteilung vorliegt (Bartschelet 1981). Liegt keine Gleichverteilung der Bewegungsrichtungen vor, wird durch einen Chi-Quadrat-Einzeltest ermittelt, in welche Himmelsrichtungen signifikant mehr Bewegungen verlaufen (vgl. Köhler et al. 1996, Bühl & Zöfel 1998).

Die mittleren Ausbreitungsdistanzen in verschiedenen Himmelsrichtungen wurden verglichen, um zu prüfen, ob die Tiere in Richtung geeigneter Habitate höhere Ausbreitungsdistanzen überwinden.

### ***Korrelation aufeinanderfolgender Bewegungsrichtungen***

Die Häufigkeitsverteilung der Drehwinkel gibt an, ob Bewegungsrichtungen zwischen zwei Wiederfinden, also aufeinanderfolgender Bewegungen („Schritte“), miteinander korrelieren. Sind die Drehwinkel aufeinanderfolgender Bewegungen überwiegend klein, wird die Bewegungsrichtung beibehalten. Die Bewegungsrichtungen aufeinanderfolgender Bewegungen sind dann miteinander korreliert („correlated random walk“). Als Maß für die Persistenz der Bewegungsrichtung wird auch häufig der mittlere Cosinus der Drehwinkel angegeben (Turchin 1998).

Alle Auswertungen wurden durch die Statistikprogramme SPSS 10.1 und Origin 6.0 unterstützt. Für die Auswertungen zur aktiven Ausbreitung wurde zudem das Programm Oriana (5.0) für zirkuläre Statistik verwendet.

## 5.2 Ergebnisse

### 5.2.1 Wiederfundrate

Von den markierten und ausgesetzten *A. arbustorum* wurden während des gesamten Untersuchungszeitraumes von 20 Tagen auf den drei Untersuchungsflächen insgesamt zwischen 83% und 87% wiedergefunden (Tab.18 ).

Tab.18: Anzahl wiedergefundener *A. arbustorum* im Verhältnis zur Anzahl ausgesetzter Tiere (Wiederfundrate (%)) an den 5 Wiederfundterminen und während des gesamten Untersuchungszeitraums (1. bis 5.). Abkürzungen: T: mit Transponder, O.T: ohne Transponder.

Fläche	Anzahl ausgesetzter Tiere	Wiederfund					
		1. N (%)	2. N (%)	3. N (%)	4. N (%)	5. N (%)	1.-5. N (%)
Bellnhausen	T. (N= 50)	30 (60)	21 (42)	23 (46)	14 (28)	18 (36)	43 (86)
	O.T. (N= 102)	34 (33)	35 (34)	35 (34)	27 (26)	22 (22)	83 (81)
	Gesamt: 152	64 (42)	56 (36)	58 (38)	41 (27)	40 (23)	126 (83)
Unterm Wolfsberg	T. (N= 50)	26 (52)	26 (52)	22 (44)	12 (24)	13 (26)	40 (80)
	O.T. (N= 105)	76 (72)	62 (59)	62 (59)	44 (42)	48 (46)	85 (81)
	Gesamt: 155	102 (66)	88 (57)	84 (54)	56 (36)	61 (39)	125 (81)
Schencken- wäldchen	T. (N= 54)	33 (61)	24 (44)	20 (37)	12 (22)	18 (33)	46 (85)
	O.T. (N= 101)	67 (66)	36 (36)	27 (27)	21 (21)	29 (29)	86 (85)
	Gesamt: 155	100 (65)	60 (39)	47 (30)	33 (21)	47 (30)	132 (85)

An den einzelnen Wiederfundtagen lagen die Wiederfundraten von *A. arbustorum* zwischen 66% und 21%. Mit zunehmender Versuchsdauer nahmen die Wiederfundraten ab. Die Reichweite des vom Transponder reflektierten Signals in verfilzter Grasvegetation war während der Versuchsdurchführung teilweise auf etwa einen Meter reduziert und erschwerte auch das Auffinden eines besenderten Tieres. Besenderte Tiere konnten jedoch vergleichsweise leichter in dichter Grasvegetation wiedergefunden werden als nicht besenderte. Während des 1. Wiederfundes wurden daher auf der Fläche Bellnhausen wesentlich mehr transponderte als nicht transponderte *A. arbustorum* wiedergefunden. Auf der Untersuchungsfläche Unterm Wolfsberg wurden durch den starken Regen vergleichsweise viele Transponder abgelöst (bis zum Ende der Untersuchung abgefallene Transponder: Bellnhausen 24% Unterm Wolfsberg 42%, Schenckenwäldchen 20%). Unter trockeneren Witterungsbedingungen wies der Kleber damit eine vergleichsweise hohe Haltbarkeit auf. Der Kleber wurde zugunsten der Wiederverwendbarkeit der Transponder nicht gewechselt.

Da die Anzahl transponderter Tiere mit der Zeit abnahm und sehr viele unbesenderte Tiere in der Nähe besendeter Tiere gefunden wurden, unterscheiden sich die Gesamtzahlen wiedergefundener besendeter und nicht besendeter Tiere über den gesamten Untersuchungszeitraum auf allen Untersuchungsflächen nicht wesentlich (Tab., rechte Spalte 1. bis 5).

### 5.2.2 Ausbreitungsdistanzen von *Arianta arbustorum*

Während des gesamten Untersuchungszeitraums konnten 160 Ausbreitungsdistanzen zwischen zwei aufeinanderfolgenden Wiederfinden auf der Versuchsfläche Bellnhausen, 209 auf der Fläche Schenckenwäldchen, sowie 275 Distanzen auf der Fläche Unterm Wolfsberg ermittelt werden.

Die mittleren Ausbreitungsdistanzen besendeter und nicht besendeter Tiere unterschieden sich nicht signifikant (Mann-Whitney-U-Test,  $p$  jeweils  $> 0,05$ ). Alle Analysen zum Bewegungsverhalten von *A. arbustorum* trennten daher nicht nach den beiden Gruppen.

In einem Zeitraum von vier Tagen erreichten die mittleren Ausbreitungsdistanzen von *A. arbustorum* Werte von 1,3 m bis 3,14 m (Median, Tab. 19).

Tab.19: Ausbreitungsdistanzen von *A. arbustorum* in einem Zeitraum von 4 Tagen (Median). Abkürzungen: Q 1= 1. Quartil, d.h. 25% der beobachteten Ausbreitungsdistanzen liegen unterhalb dieses Wertes, der Median gibt den Wert an, unter dem 50% der beobachteten Distanzen liegen, Q 3= 3. Quartil, d.h.75% der beobachteten Ausbreitungsdistanzen liegen unterhalb dieses Wertes. Zusätzlich angegeben sind Minimal- und Maximalwerte.

Untersuchungsfläche	Median (m)	Q 1 (m)	Q 3 (m)	Min. (m)	Max. (m)	N
Schenckenwäldchen	1,40	0,52	3,43	0,00	11,09	209
Unterm Wolfsberg	1,30	0,76	2,10	0,00	8,00	275
Bellnhausen	3,14	1,20	4,97	0,00	10,14	160

Die Ausbreitungsdistanzen von *A. arbustorum* liegen in einem Zeitraum von vier Tagen überwiegend unterhalb einer Distanz von einem Meter (Abb.33).

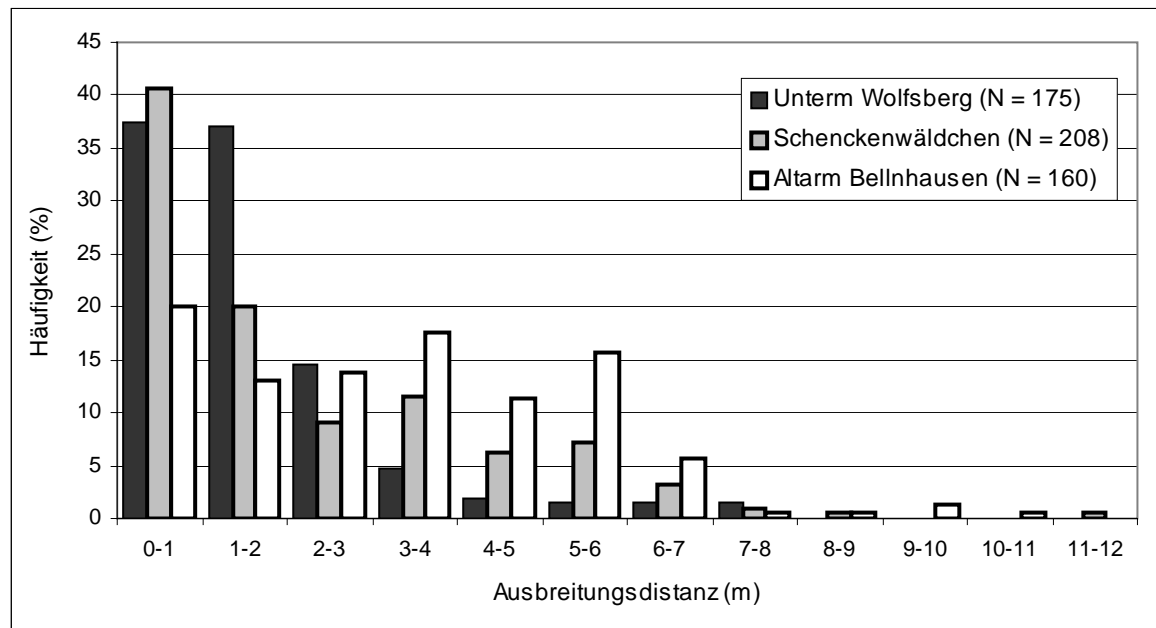


Abb. 33: Häufigkeitsverteilung beobachteter Ausbreitungsdistanzen von *A. arbustorum* in einem Zeitraum von 4 Tagen auf den drei Untersuchungsflächen. Die Häufigkeitsverteilung der Ausbreitungsdistanzen (in Klassen) auf den Flächen Unterm Wolfsberg und Schenckenwäldchen zeigt einen exponentiellen, auf der Fläche Bellnhausen einen linearen Verlauf:

Unterm Wolfsberg:  $y = 62,8 e^{-0,56 x}$ , d.f. = 6;  $p = 0,001$ ;  $R^2 = 0,88$

Schenckenwäldchen:  $y = 50,8 e^{-0,43 x}$ , d.f. = 8;  $p < 0,001$ ;  $R^2 = 0,91$

Bellnhausen:  $y = -2,0 x + 21,3$ ; d.f. = 9;  $p < 0,001$ ;  $R^2 = 0,80$

Nur bei einem vergleichsweise kleinen Teil der Bewegungen wurden wesentlich höhere Ausbreitungsdistanzen überwunden. Auf den Flächen Unterm Wolfsberg und Altarm Bellnhausen nahm die Häufigkeit beobachteter Bewegungen mit zunehmender Ausbreitungsdistanz exponentiell, auf der Fläche Altarm Bellnhausen linear ab.

Der Anteil an Tieren, der auf der Fläche Bellnhausen größere Distanzen zurücklegte, war höher als auf den anderen beiden Flächen. Die im Mittel größeren Ausbreitungsdistanzen von *A. arbustorum* auf der Fläche Bellnhausen waren dadurch bedingt, dass in der dichten Grasvegetation in einem Umkreis von etwa 4 m um den Aussetzungspunkt relativ wenige Tiere wiedergefunden wurden, wie die vergleichsweise geringen Wiederfundraten unbesonderter *A. arbustorum* beim ersten Wiederfund belegen (Tab. 18). Es handelte sich daher wahrscheinlich nicht um im Mittel höhere Ausbreitungsdistanzen der Tiere auf der Fläche Bellnhausen, sondern prozentual wurden mehr Tiere mit höheren Ausbreitungsdistanzen (größere Entfernung zum Aussetzungspunkt) erfasst.

### **5.2.3 Ausbreitungsdistanzen in Abhängigkeit von der Bewegungsrichtung**

Auf der Untersuchungsfläche Bellnhausen wurden während des gesamten Untersuchungszeitraums von 20 Tagen 160 Ausbreitungsdistanzen zwischen zwei Wiederfunden ermittelt. Bei 6 Beobachtungen (4 %) waren die Tiere zwischen zwei Wiederfunden nicht aktiv (Ausbreitungsdistanz < 0,05 cm). Auf der Untersuchungsfläche „Schenckenwäldchen“ waren 4% (von 208) und auf der Fläche Unterm Wolfsberg 1% der Tiere (von 275 Individuen) zwischen zwei Wiederfunden nicht aktiv. Zur Analyse der Bewegungsrichtungen der Tiere wurden alle zwischen zwei Wiederfunden aktiven Tiere einbezogen.

Die mittleren Ausbreitungsdistanzen in 8 Richtungsklassen der Bewegungsrichtungen (jeweils einen Bereich von 45° umfassend) unterscheiden sich auf allen Untersuchungsflächen signifikant (Kruskall-Wallis-H-Test; Bellnhausen:  $p < 0,001$ ; Unterm Wolfsberg:  $p < 0,001$ , Schenckenwäldchen:  $p < 0,001$ ). Die mittleren Ausbreitungsdistanzen (Median) in den 8 Richtungsklassen wurden daher paarweise auf signifikante Unterschiede getestet (Mann-Whitney-U-Test).

#### **Untersuchungsfläche Altarm Bellnhausen**

Die mittleren Ausbreitungsdistanzen von *A. arbustorum* waren in südlicher und südöstlicher Richtung signifikant von den mittleren Ausbreitungsdistanzen in nördlicher, nordwestlicher und westlicher Richtung verschieden (Mann-Whitney-U-Test,  $p < 0,05$ ).

Die Tiere legten in südlicher Richtung signifikant größere mittlere Ausbreitungsdistanzen zurück als in andere Richtungen (4,7 m) - eine Ausnahme waren Bewegungen in südöstlicher Richtung, die ähnlich große mittlere Ausbreitungsdistanz umfassten (4,5 m). Ausbreitungsdistanzen die nach Südosten zurückgelegt wurden, waren im Vergleich zu Ausbreitungsdistanzen in allen weiteren Richtungen signifikant größer, mit Ausnahme der Bewegungen nach Osten und Südwesten, die ähnliche Werte annahmen (O: 2,90 m; SW: 3,10 m). (Tab. 20).

Tab. 20: Vergleich der mittleren Ausbreitungsdistanzen von *A. arbustorum* in Abhängigkeit von der Bewegungsrichtung auf der Untersuchungsfläche Bellnhausen. Dargestellt sind die mittlere Ausbreitungsdistanz in m (Median) in einem Zeitraum von 4 Tagen, sowie die kleinste (Min) und größte (Max) zurückgelegte Ausbreitungsdistanz in den 8 Richtungsklassen. (N) gibt die Anzahl beobachteter Ausbreitungsdistanzen in der jeweiligen Richtungsklasse an, die Gesamtzahl der ausgewerteten Ausbreitungsdistanzen betrug 154. Die mittleren Distanzen wurden paarweise verglichen (Mann-Whitney-U-Test). Die Werte p geben die Irrtumswahrscheinlichkeit an. Werte von p, die signifikante Unterschiede zwischen den mittleren Ausbreitungsdistanzen verschiedener Richtungen anzeigen ( $p < 0,05$ ) sind grau unterlegt, solche bei denen das Signifikanzniveau knapp überschritten wurde, wurden mit \* gekennzeichnet. Die 8 Richtungsklassen wurden wie folgt festgelegt: **N** = 337,5°-22,5°; **NO** = 22,5°-67,5°; **O** = 67,5°-112,5°; **SO** = 112,5-157,5; **S** = 157,5°-202,5°; **SW** = 202,5-247,5°; **W** = 247,5°-292,5°; **NW** = 292,5°-337,5°.

Bewegungsrichtungen					N	NO	O	SO	S	SW	W	NW	
	Ausbreitungsdistanz			(N)	p								
	Median	Min	Max										
<b>N</b>		2,26	0,10	4,80	<b>14</b>	x							
<b>NO</b>		1,90	0,30	6,22	<b>15</b>	0,847	x						
<b>O</b>		2,90	0,30	9,15	<b>23</b>	0,219	0,003	x					
<b>SO</b>		4,50	0,12	9,70	<b>30</b>	0,017	0,051*	0,129	x				
<b>S</b>		4,70	0,50	10,14	<b>51</b>	0,000	0,000	0,003	0,868	x			
<b>SW</b>		3,10	0,76	3,73	<b>8</b>	0,441	0,238	0,912	0,150	0,006	x		
<b>W</b>		2,30	0,09	3,60	<b>9</b>	0,734	0,770	0,157	0,025	0,000	0,200	x	
<b>NW</b>		0,56	0,13	1,20	<b>6</b>	0,076	0,003	0,001	0,002	0,000	0,003	0,145	x









Bei nach Nordwesten verlaufenden Bewegungen wurde die geringste mittlere Ausbreitungsdistanz zurückgelegt (0,56 m), die signifikant geringer war als die Ausbreitungsdistanzen in die meisten anderen Richtungen. Nur die zurückgelegten Distanzen nach Norden (2,26 m) und Westen (2,3 m) waren ähnlich gering und nicht signifikant verschieden.

Die auf der Untersuchungsfläche Bellnhausen ausgesetzten *A. arbustorum* legen damit in Richtung des südlich und südöstlich an die Untersuchungsfläche angrenzenden Gehölzes mit vorgelagerter Ruderalvegetation höhere mittlere Ausbreitungsdistanzen zurück als in andere Richtungen. In der Ruderalflur wurden natürlich vorkommende *A. arbustorum* in hohen Individuenzahlen beobachtet, während die Art auf der restlichen Untersuchungsfläche nicht gefunden wurde.

**Untersuchungsfläche „Unterm Wolfsberg“**

Auf der Untersuchungsfläche „Unterm Wolfsberg“ legten die Tiere in südöstlicher Richtung höhere mittlere Ausbreitungsdistanzen zurück, in nordwestlicher Richtung dagegen überwiegend geringere als in die meisten anderen Bewegungsrichtungen (Tab. 21).

Tab 21: Vergleich der mittleren Ausbreitungsdistanzen von *A. arbustorum* in Abhängigkeit von der Bewegungsrichtung auf der Untersuchungsfläche „Unterm Wolfsberg“. Dargestellt sind die mittlere Ausbreitungsdistanz in m (Median) in einem Zeitraum von 4 Tagen, sowie die kleinste (Min) und größte (Max) zurückgelegte Ausbreitungsdistanz in den 8 Richtungsklassen. (N) gibt die Anzahl beobachteter Ausbreitungsdistanzen in der jeweiligen Richtungsklasse an, die Gesamtzahl der ausgewerteten Ausbreitungsdistanzen betrug 273. Weitere Angaben s. Tab. 20

Bewegungsrichtungen		Ausbreitungsdistanz			(N)	p										
		Median	Min	Max		N	NO	O	SO	S	SW	W	NW			
N		1,05	0,38	1,94	13	x										
NO		1,09	0,20	5,05	35	0,570	x									
O		1,35	0,26	5,20	63	0,083	0,177	x								
SO		1,68	0,22	8,00	41	0,003	0,002	0,030	x							
S		1,12	0,07	6,60	57	0,645	0,831	0,133	0,003	x						
SW		1,40	0,25	6,96	25	0,329	0,549	0,778	0,058*	0,403	x					
W		1,75	0,45	4,21	15	0,098	0,204	0,690	0,336	0,215	0,543	x				
NW		0,89	0,20	4,00	24	0,321	0,055*	0,002	0,000	0,152	0,031	0,120	x			

Die in südöstlicher Richtung zurückgelegten mittleren Ausbreitungsdistanzen (1,68 m in vier Tagen) waren signifikant höher als die mittleren Ausbreitungsdistanzen in andere Richtungen ( $p$  jeweils  $< 0,05$ ), mit Ausnahme der in westlicher und südwestlicher Richtung überwundenen Distanzen. Dabei bestand eine deutliche Tendenz zu signifikant höheren Ausbreitungsdistanzen nach Südosten als nach Südwesten, da hier das Signifikanzniveau (mit  $p = 0,058$ ) nur knapp verfehlt wurde.

Nach Westen wurde zwar die höchste mittlere Ausbreitungsdistanz zurückgelegt, jedoch zeigten sich keine signifikanten Unterschiede zu den mittleren Ausbreitungsdistanzen anderer Richtungen. Dies ist damit zu erklären, dass die maximal gemessenen Ausbreitungsdistanzen in westlicher Bewegungsrichtung vergleichsweise klein waren (Maximale Ausbreitungsdistanzen: W 4,21 m; SO 8m).



















Die geringste mittlere Ausbreitungsdistanz (0,89 m) wurde in nordwestlicher Richtung erreicht, sie war signifikant geringer als die in andere Bewegungsrichtungen. Ausnahmen waren Bewegungen nach Norden, Nordosten und Süden, die ebenfalls relativ kleine mittlere Ausbreitungsdistanzen aufwiesen (1,05 bis 1,12 m).

Die mittleren Ausbreitungsdistanzen waren somit in Richtung des südöstlich an die Wiese angrenzenden Gehölzsaums aus Weiden signifikant höher als in alle anderen Richtungen. In diesem Gehölzsaum und der angrenzenden Hochstaudenflur wurde das einzige natürliche Vorkommen von *A. arbustorum* auf der Untersuchungsfläche festgestellt.

### *Untersuchungsfläche „Schenckewäldchen“*

Am Schenckewäldchen wurden deutlich höhere mittlere Ausbreitungsdistanzen zwischen zwei Wiederfinden in nördlicher und nordöstlicher Richtung zurückgelegt als in alle anderen Bewegungsrichtungen (Tab. 22).

Tab. 22: Vergleich der mittleren Ausbreitungsdistanzen von *A. arbustorum* in Abhängigkeit von der Bewegungsrichtung auf der Untersuchungsfläche Schenckewäldchen. Dargestellt sind die mittlere Ausbreitungsdistanz in m (Median) in einem Zeitraum von 4 Tagen, sowie die kleinste (Min) und größte (Max) zurückgelegte Ausbreitungsdistanz in den 8 Richtungsklassen. (N) gibt die Anzahl beobachteter Ausbreitungsdistanzen in der jeweiligen Richtungsklasse an, die Gesamtzahl der ausgewerteten Ausbreitungsdistanzen betrug 202. Weitere Angaben s. Tab. 20.

Bewegungsrichtungen					N	NO	O	SO	S	SW	W	NW	
													
	Ausbreitungsdistanz			(N)	p								
	Median	Min	Max										
<b>N</b>		3,30	0,12	11,09	<b>54</b>	x							
<b>NO</b>		3,49	0,30	6,91	<b>30</b>	0,989	x						
<b>O</b>		0,11	0,10	5,15	<b>17</b>	0,000	0,000	x					
<b>SO</b>		0,51	0,08	2,25	<b>14</b>	0,000	0,000	0,739	x				
<b>S</b>		0,99	0,15	8,39	<b>19</b>	0,002	0,002	0,071	0,110	x			
<b>SW</b>		0,80	0,24	5,57	<b>17</b>	0,000	0,000	0,170	0,200	0,175	x		
<b>W</b>		0,70	0,16	2,90	<b>13</b>	0,000	0,000	0,229	0,458	0,254	0,563	x	
<b>NW</b>		1,43	0,17	6,58	<b>38</b>	0,002	0,003	0,007	0,002	0,267	0,043	0,300	x

Die höchsten mittleren Ausbreitungsdistanzen fanden sich in nordöstlicher (3,49 m in 4 Tagen, Median), nördlicher (3,3 m) und nordwestlicher Richtung (1,43). Die in nördlicher Richtung zurückgelegte mittlere Ausbreitungsdistanz war signifikant höher als die in alle anderen Richtungen, mit Ausnahme der benachbarten nordöstlichen Richtung. Auch die mittlere Ausbreitungsdistanz in nordöstlicher Richtung war signifikant höher als Ausbreitungsdistanzen in die übrigen Richtungen.

Die in nordwestlicher Richtung zurückgelegte mittlere Distanz war signifikant verschieden von denen in andere Richtungen. Sie war zum einen geringer als die nach Norden und Nordosten, aber höher als die in alle anderen Richtungen.

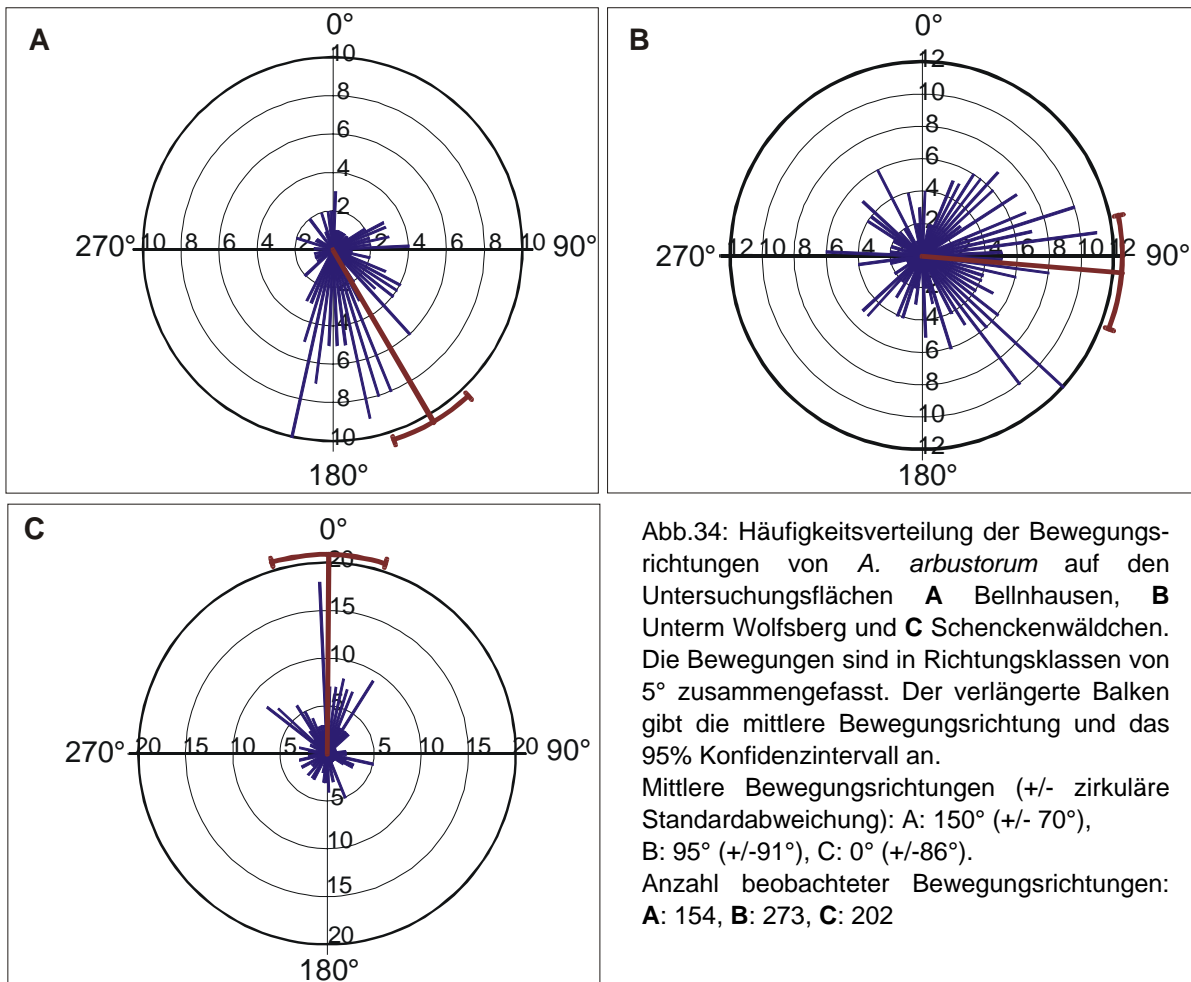
Nach Süden, Südosten, Südwesten und Westen gerichtete Bewegungen unterschieden sich nicht in den überwundenen Distanzen, da sie in diesen Richtungen jeweils ähnlich gering waren (0,51 bis 0,99 m).

Die mittleren Ausbreitungsdistanzen waren damit auch auf der Fläche Schenckenwäldchen in Richtung eines feuchten Gehölzes mit einem natürlichen Vorkommen von *A. arbustorum* höher als in andere Bewegungsrichtungen. Es fanden sich vielfach auch Bewegungen in andere Richtungen, bei denen jedoch wesentlich geringere Distanzen überwunden werden.

Die drei Versuchswiederholungen belegten, dass die Tiere in Richtung geeigneter Habitate größere Ausbreitungsdistanzen überwandten als in andere Bewegungsrichtungen.

### 5.2.4 Bewegungsrichtungen

Obwohl die Bewegungsrichtungen in alle Himmelsrichtungen streuten, bewegten sich die wiedergefundenen Individuen von *A. arbustorum* in bestimmte Richtungen häufiger. Die Tiere zeigten somit bevorzugte Ausbreitungsrichtungen (Abb.34).



Auf der Untersuchungsfläche Bellnhausen (Abb. 34 A.) verliefen die meisten Bewegungen in südlicher und südöstlicher Richtung, in der sich die Ruderalflur und der Altarm mit Gehölzsaum befand. Die mittlere Bewegungsrichtung liegt in südöstlicher Richtung (Mittlere Bewegungsrichtung:  $\mu = 150^\circ$ ; zirkuläre Standardabweichung +/- 70°).









Auf der Untersuchungsfläche Unterm Wolfsberg streuten die meisten Bewegungsrichtungen in einem größeren Bereich zwischen südöstlicher bis nordöstlicher Richtung. Zwei eindeutige Schwerpunkte der Bewegungsrichtung fanden sich in südöstlicher und nordöstlicher Richtung, in der sich eine Hochstaudenflur sowie ein

Gehölzsaum an die Untersuchungsfläche anschloss. Die mittlere Bewegungsrichtung verlief in östlicher Richtung ( $\mu = 95^\circ \pm 91^\circ$  (Abb. 34 B))

Am Schenckenwäldchen (Abb. 34 C) wiesen die meisten Bewegungen in nördliche Richtung, in die auch die mittlere Bewegungsrichtung fiel ( $\mu = 0^\circ \pm 86^\circ$ ). In nördlicher Richtung schloss sich das Schenckenwäldchen an die Untersuchungsfläche an.

Die Häufigkeitsverteilung der Bewegungsrichtungen von *A. arbustorum* wich auf allen drei Untersuchungsflächen signifikant von einer gleichmäßigen und damit von einer zufälligen Verteilung der Bewegungsrichtungen ab (Rayleigh-Test:  $p$  jeweils  $< 0,001$  für alle Untersuchungsflächen). Der Rayleigh-Test gibt keine Auskunft darüber, welche Bewegungsrichtungen signifikant häufiger gewählt wurden. Dies kann jedoch anhand der Häufigkeitsverteilungen der Bewegungsrichtungen gezeigt werden (Tab. 23).

Tab. 23: Bevorzugte Bewegungsrichtungen von *A. arbustorum* auf den drei Untersuchungsflächen. Die beobachteten Häufigkeiten von Bewegungsrichtungen wurden mit den bei einer Gleichverteilung zu erwartenden Häufigkeiten verglichen. Die beobachteten Bewegungsrichtungen wurden einer von 8 Richtungsklassen zugewiesen. Die standardisierten Residuen geben an, in welchen Richtungsklassen signifikant höhere (hellgrau unterlegt) oder niedrigere (dunkelgrau unterlegt) Häufigkeiten beobachtet wurden. Standardisierte Residuen :  $\geq 2$  geben signifikante,  $\geq 2,6$  sehr signifikante,  $\geq 3,3$  höchst signifikante Abweichungen von einer Gleichverteilung an (vgl. Köhler et al. 1996, Bühl & Zöfel 1998). Die Häufigkeitsverteilung in den 8 Richtungsklassen unterscheidet sich signifikant von einer Gleichverteilung: Bellnhausen  $p < 0,001$ ; d.f = 7; chi-quadrat = 81,5 , Unterm Wolfsberg  $p < 0,001$ ; d.f = 7; chi-quadrat = 70,4; Schenckenwäldchen  $p < 0,000$ , d.f = 7 chi-quadrat = 58).

Bewegungsrichtung	N	NO	O	SO	S	SW	W	NW
								
Untersuchungsgebiet	Häufigkeiten Standardisierte Residuen							
Bellnhausen	14	15	23	30	51	8	9	6
	-1,25	-1,02	0,80	2,38	7,14	-2,61	-2,38	-3,06
Ronhausen	13	35	63	41	57	25	15	24
	-3,61	0,15	4,95	1,18	3,92	-1,56	-3,27	-1,73
Schenckenwäldchen	54	30	17	14	19	17	13	38
	5,76	0,96	-1,66	-2,24	-1,26	-1,66	-2,46	2,56

Auf der Untersuchungsfläche Bellnhausen verlief eine signifikant höhere Anzahl an Bewegungen in südöstlicher und südlicher Richtung. Die Anzahl an Bewegungen nach Süden, Südwesten und Nordwesten war signifikant geringer.

Bei den Untersuchungen auf der Fläche Unterm Wolfsberg verliefen signifikant mehr Bewegungen in östlicher und südlicher Richtung, signifikant weniger in nördlicher und westlicher Richtung.

Am Schenckenwäldchen war Anzahl der Bewegungen in nördlicher und nordwestlicher Richtung signifikant höher, während Bewegungsrichtungen nach Südosten und Südwesten signifikant seltener gewählt wurden.

Bewegungen verliefen damit auf allen drei Untersuchungsflächen signifikant häufiger in Richtung geeigneter Habitate.

### ***Geradlinigkeit der Bewegungen***

Ursache für gerichtetes Bewegungsverhalten kann das Fortsetzen einer Bewegungsrichtung bei aufeinanderfolgenden Bewegungen sein. Bewegt sich eine Gruppe von Tieren überwiegend geradlinig dann liegen die Winkel der Richtungsänderungen aufeinanderfolgender Bewegungen („turning angle“, Drehwinkel) überwiegend bei  $0^\circ$  (der Cosinus der Richtungsänderung nimmt dann Werte um +1 an). Zeigen Tiere häufig Richtungsumkehr, nehmen die Winkel der Richtungsänderung Werte um  $180^\circ$  an (Cosinus nahe  $-1$ ). Finden Richtungswechsel in alle Richtungen statt, ergeben sich mittlere Richtungsänderungen um  $90^\circ$ , man spricht dann von einer ungerichteten Bewegung (der Cosinus der Richtungsänderung nimmt dann im Mittel Werte um 0 an).

Bei allen drei Untersuchungen fand sich keine deutliche Häufung bestimmter Richtungsänderungen (Abb.35).

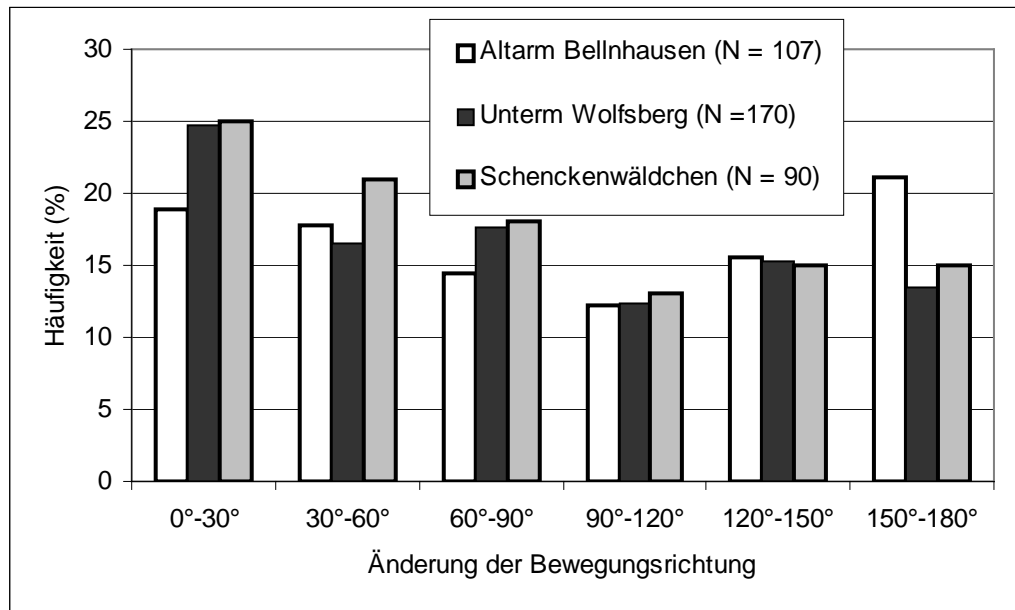


Abb. 35: Relative Häufigkeiten der Änderung der Bewegungsrichtungen („turning angle“, Drehwinkel in Klassen von 30°) zwischen aufeinanderfolgenden Bewegungen. N gibt die Gesamtzahl an beobachteten Richtungsänderungen zwischen zwei Wiederfinden an.

Kleine Änderungen der Bewegungsrichtung von 0-30° zwischen aufeinanderfolgenden Bewegungen traten auf den Flächen Schenckenwäldchen und Unterm Wolfsberg am häufigsten auf (23,4% und 24,7% der Beobachtungen). Die Anzahl an Beobachtungen mit größeren Richtungsänderungen nahm zwar auf allen Untersuchungsflächen zu größeren Winkeln zunächst leicht ab, stieg jedoch in den beiden Richtungsklassen von 120°-150° und 150°-180° wieder an.

Die Häufigkeit beobachteter Richtungsänderungen in den Richtungsklassen war daher nicht signifikant von einer Gleichverteilung verschieden (Chi-Quadrat-Test: Bellnhausen:  $p = 0,34$ , d.f. 5, Chi-Quadrat = 2,8; Unterm Wolfsberg  $p = 0,08$ , d.f. 5; Chi-Quadrat = 5,65; Schenckenwäldchen:  $p = 0,34$ , d.f. 5, Chi-Quadrat= 9,79).

Die mittleren Cosinuswerte der Richtungsänderung nahmen Werte um 0 an (Bellnhausen:  $0,00 \pm 0,73$ ; Schenckenwäldchen:  $0,14 \pm 0,73$ , Unterm Wolfsberg:  $0,12 \pm 0,75$ ). Sowohl der Chi-Quadrat-Test, als auch die mittleren Cosinuswerte der Richtungsänderung indizierten ein nicht geradliniges Bewegungsverhalten der einzelnen Tiere, d.h. die Tiere behielten eine Bewegungsrichtung nicht häufiger bei, als das sie die Bewegungsrichtung änderten.

### 5.3 Schlussfolgerungen

Aktive Ausbreitungsdistanzen von *A. arbustorum* sind wesentlich geringer als Ausbreitungsdistanzen bei passiver Ausbreitung. Die Ausbreitungsfähigkeit dieser wenig mobilen Tiergruppe wird durch die passive Ausbreitung bedeutend erhöht.

Die drei Versuchswiederholungen belegen zudem, dass sich die Tiere auf den Überschwemmungsflächen in Richtung geeigneter Habitats bewegten. Die Tiere zeigten dabei kein geradliniges Bewegungsverhalten. Vielmehr legten sie höhere Distanzen in Richtung geeigneter Habitats zurück und bewegten sich häufiger in deren Richtung als in andere Richtungen. Die beobachtete räumliche Verteilung von *A. arbustorum* auf den Untersuchungsflächen beruht daher nicht auf korrelierten Bewegungsrichtungen aufeinanderfolgender Bewegungen („correlated random walk“), sondern kann als zufällige Bewegung mit Richtungspräferenz beschrieben werden („biased random walk“). Dieses Verhalten erhöht die Wahrscheinlichkeit, dass die Tiere nach einer passiven Verfrachtung ein geeignetes Habitat in der Nähe des Ablagerungsortes erreichen. Die zugrundeliegenden, möglichen Orientierungsmechanismen werden diskutiert (Kap. 6.3.3).

## 6 Diskussion

### 6.1 Driftfrequenzen terrestrischer Wirbelloser

Die passive Ausbreitung Wirbelloser über den Wasserweg mit driftenden Objekten erscheint nach einigen neueren, systematischen Untersuchungen als wahrscheinlich weit verbreiteter Ausbreitungsweg für eine Vielzahl aquatischer und terrestrischer Organismengruppen mariner und limnischer Ökosysteme.

Als Transportmittel werden dabei nicht nur Treibholz (Haden et al. 1999, Gathorne-Hardy & Jones 2000, Johansen et al. 2001, Oevering et al. 2001, Coulson et al. 2002) und Genist der Fließgewässer diskutiert (Gerken 1988, Malanson 1993, Böwingloh et al. 1995, Gerken et al. 1998, Weigmann & Wohlgemuth-von Reiche 1999).

Darüber hinaus gibt es eine große Vielfalt schwimmender Objekte, die als Ausbreitungsmittel dienen können.

Dazu zählen in marinen Ökosystemen driftende Flöße aus Seetang, wie dem Riesenseetang oder „Kelp“ *Macrocystis pyrifera*, *Nereocystis luetkeana* oder *Pelagophycus porra* (Phaeophyta, Laminariales; Edgar 1987, Helmuth et al. 1994, Bushing 1994, Hobday 2000a,b,c, Smith 2002). Eine ähnliche Bedeutung bei der Ausbreitung mariner Wirbelloser hat driftendes Seegrass (Ingolfsson 1995). Vor allem benthische Wirbellose können mit Algenakkumulationen verfrachtet werden, wenn diese mit der Strömung über den Meeresboden getrieben werden (Holmquist 1994). Die Ausbreitung mit den beschriebenen Transportmitteln ist dabei nicht auf sessile Tiere beschränkt.

An Fließgewässern wurde die Bedeutung verfrachteter Wasserpflanzen als Ausbreitungsmittel für aquatische Wirbellose belegt (Horvarth & Lamberti 1997). „Schwimmende Wiesen“ aus Gräsern wie *Paspalum repens* und *Echinochloa polystachia* in Überschwemmungswäldern des Amazonas (Paspalo-Echinochloetum; Junk 1970, Sioli 1984) wurde bislang vor allem unter dem Aspekt der Verfrachtung aquatischer Wirbelloser und Wirbeltiere untersucht (Henderson & Hamilton 1995).

Sowohl an Fließgewässern als auch im Meer können Eisschollen eine Bedeutung bei der Verfrachtung kälteresistenter terrestrischer Wirbelloser haben (Rundgren & Ingolfsson 1999, Johannsen et al. 2001, Coulsson et al. 2002). Dies gilt ebenfalls für die Verfrachtung mit anthropogenem Abfall (Bushing 1994, Guttow 2002).



Aufgrund der teilweise großen Transportdistanzen terrestrischer Wirbelloser, Wirbeltiere und Pflanzen im Meer wird insbesondere der Transport mit Treibgut als Besiedlungsmechanismus von Inseln, Kontinenten und als Erklärung für die rezente Verbreitung vieler terrestrischer Arten angenommen. Vorherrschende Wind- und Meeresströmungen, die daraus resultierenden Driftzeiten, sowie morphologische und physiologische Anpassungen der Organismen an einen Überseetransport, werden als Hinweise auf diesen Besiedlungsmechanismus diskutiert (Fridriksson 1975, Jockiel 1990, Peck 1996, Thornton 1996, Houle 1998, Johansen et al. 2001, Coulsson et al. 2002).

Obwohl die meisten dieser Beispiele sich auf die Funktion schwimmender Objekte als Ausbreitungsmittel in marinen Ökosystemen beziehen, zeigen sie, dass passive Ausbreitungsprozesse auf dem Wasserweg, besonders über lange Zeiträume betrachtet, einen wesentlichen Beitrag an Besiedlung und Wiederbesiedlungsprozessen haben können.

Insbesondere die Ausbreitung terrestrischer Wirbelloser mit Treibgut im Meer macht deutlich, dass der Transport teilweise an den großen, in das Meer mündenden Fließgewässern seinen Ursprung hat (Johansen et al. 2001). Dieser Ausbreitungsprozess muss daher auch an Fließgewässern wirksam sein.

Die mögliche Bedeutung von Fließgewässern als Ausbreitungswege terrestrischer Wirbelloser wurde in älteren Arbeiten vor allem durch die mitunter zahlreichen Vorkommen terrestrischer Arthropoden oder Gehäuseschnecken in Genistablagerungen an Ufern nach Hochwassern diskutiert (Sandberger 1886, Franz 1907, Geyer 1908, Clessin 1908, Boettger 1929, Peetz 1937, Czogler & Rotarides 1938, u.a). Bereits Boettger (1929) schloss daraus, dass Wasser das wichtigste und wirksamste Ausbreitungsmedium terrestrischer Gehäuseschnecken ist.

Auch neuere Untersuchungen und Veröffentlichungen unterstützen die Hypothese, dass hohe Individuenzahlen verschiedenster Taxa terrestrischer Wirbelloser durch Fließgewässer verfrachtet werden (Boness 1975, Siepe 1989, 1995, Lude et al. 1996, 1999, Dörge et al. 1999, Tenzer 2001, Robinson et al. 2002, Tockner et al. 2002a)

### ***6.1.1 Zusammensetzung der terrestrischen Wirbellosenfauna***

In der vorliegenden Untersuchung ist die terrestrische Wirbellosenfauna insbesondere an der Lahn von Coleopteren dominiert. Diese nehmen dort 85% aller Individuen während des Januarhochwassers 2001 (5474 Individuen von insgesamt 6453) und 52% im Februar ein (879 Individuen von insgesamt 1706). Sehr hohe Dominanzen erreichen dabei Staphyliniden, Carabiden, Chrysomelidae und Curculionidae.

Die Dominanz dieser Gruppe wird bereits bei Untersuchungen des abgelagerten Genistmaterials in Spülsäumen nach Hochwasser beschrieben. Die genannten Käferfamilien zählen darin zu den häufigsten Wirbellosen (Peetz 1937, Boness 1975). Boness (1975) untersuchte über einen Zeitraum von 12 Jahren 85 Proben angeschwemmten Genists an Niederrhein, Wupper und im unteren Wesergebiet. Nach einem Februarhochwasser waren in Ablagerungen an Rhein und Wupper Coleopteren der Ufer- und Wiesenfauna, gefolgt von Ameisen und Collembolen, die häufigste Gruppe. Peetz (1937) belegt die große Artenvielfalt und Individuenzahl der Käferfauna in Genistablagerungen des Aarsees und der Ems. In „zwei großen Säcken“ frisch abgelagerten Genists erfasste er 8000 Individuen aus 600 Arten.

Die Dominanz von Käfern ist zum einen durch ihre große Arten- und Individuenzahl in terrestrischen Biotopen zu erklären. Zum anderen sind es die mechanische Belastbarkeit, die Unbenetzbarkeit des Chitinpanzers und das relativ geringe Körpergewicht terrestrischer Arthropoden, die einen Transport im Wassers über weite Strecken begünstigen (Czogler & Rotarides 1938, Rapoport & Sanchez 1963, Boness 1975). Coleopteren profitieren aufgrund dieser Eigenschaften besonders von der Ausbreitung durch Fließgewässer.

Am Altrhein der Kühkopf-Knoblochsäue sind neben Coleopteren (38% in verfrachtetem Genist, sowie 15% in aufgeschwommenem Genist am Ufer) vor allem terrestrische Gehäuseschnecken häufig. In verfrachtetem Genist stellen sie 37%, in aufgeschwommenen Genist des überfluteten Ufers sogar 69% der Genistfauna. In Genist der Wupper und des Niederrheins (Boness 1975) treten ähnlich wie an der Lahn Gehäuseschnecken allerdings selten auf, wo sie im Januar 2001 nur 3% und im Februar 2001 4% des Gesamtfangs umfassen. Hohe Individuenzahlen terrestrischer Gehäuseschnecken wurden dagegen mit 25 000 Exemplaren terrestrischer

Gehäuseschnecken in 40 Proben angeschwemmten Treibgutes an den Flüssen Maros und Tisza (Theiß, Ungarn) festgestellt (unbekanntes Volumen). Aufgrund der Überlagerung mit Sediment wurden diese Tiere allerdings überwiegend tot gefunden (Czogler & Rotarides 1938). In der vorliegenden Arbeit wurden insbesondere am Kühkopf auch leere Gehäuse mit dem Pflanzenmaterial verfrachtet. Der überwiegende Teil dieser Gehäuse war jedoch in einem verwitterten Zustand, so dass davon auszugehen ist, dass die Tiere bereits vor dem Transport nicht mehr lebten. In kleinen Genistproben der Schaich (Baden-Württemberg) werden in angeschwemmten Genist (unbekanntes Volumen) 10 Arten lebender Gehäuseschnecken nachgewiesen (Martin 1987). Der Schutz vor mechanischer Belastungen durch das Gehäuse und die passive Schwimmfähigkeit terrestrischer Gehäuseschnecken begünstigen den Transport durch Fließgewässer dieser Gruppe ebenfalls.

### ***6.1.2 Individuendichten terrestrischer Wirbelloser in Treibgut***

Die teilweise hohen Individuendichten terrestrischer Wirbelloser in aufgeschwommenen Pflanzenabfällen („woody debris“, Genist) bei Hochwasser weisen auf die die Bedeutung der Ausbreitung durch Fließgewässer hin (Siepe 1989, Braccia & Batzer 1999, Tenzer 2001). Ursachen für die beobachteten hohen Individuendichten im Genist sind:

- Die Funktion des Genists als Hochwasserrefugium
- Das Abschwemmen der Tiere von der Vegetation und vom Ufer
- Die Bedeutung von Genist als Lebensraum

Viele terrestrische Wirbellose nutzen abgestorbenes, aufschwimmendes Pflanzenmaterial temporär während der Überflutung der Aue als „Hochwasserrefugium“ (Siepe 1989). Insbesondere bodenbewohnende Arthropoden ziehen sich bei Überschwemmung auf schwimmendes Pflanzenmaterial zurück, wie während der Probennahme an der Kühkopf-Knoblochsäue beobachtet werden konnte (Kap. 3.2.1). Erstaunlicherweise wurde aber die Funktion des aufschwimmenden Pflanzenmaterials als Rückzugshabitat und Ausbreitungsmittel bisher weitgehend übersehen (Robinson et al. 2002). Bislang zeigen nur wenige systematische Untersuchungen diese beiden wichtigen Funktionen des Treibguts an Fließgewässern auf.

Mit der vorliegenden Arbeit wird die Verfrachtung terrestrischer Wirbelloser mit Treibgut belegt und die Individuendichten im Genist quantifiziert (Kap. 3.2.4). Hohe Individuendichten werden auch in abgelagerten Genist nach einem Hochwasser (Februar) am Rhein bei Köln mit ca. 600 Individuen terrestrischer Wirbelloser pro Liter Genist nachgewiesen. Genistproben aus Ablagerungen an der Wupper im gleichen Zeitraum ergaben Individuendichten von etwa 500 Ind./L (Boness 1975).

Bei vergleichbaren Untersuchungen im Überschwemmungsgebiet des Coosawhatchie Flusses (South Carolina, USA) bildet das aufgeschwommenene Holz ebenfalls während der Überflutung einen „hot-spot“ an Arten- und Individuenzahlen von Chilopoden, Diplopoden, Araneida, Formicidae und Carabiden. Während der Trockenphasen sind Individuenzahlen dieser Gruppen dagegen signifikant geringer (Braccia & Batzer 2001).

In der vorliegenden Untersuchung werden Individuendichten von Carabiden in verfrachtetem Genist der Lahn von 6,4 Ind./L bei einem Januarhochwasser 2001 bestimmt. Genistproben vom Altrhein der Kühkopf-Knoblochsaue belegen mit 5,8 Ind./L ähnlich hohe Individuendichten. Diese Ergebnisse stimmen mit Untersuchungen von Siepe (1989) überein, der Individuendichten von 6-8 Ind./L in aufgeschwommenem, aber nicht verfrachtetem Genistmaterial am Oberrhein nachwies. Es fanden sich bei seinen Untersuchungen allerdings fast keine Tiere in abgelagertem Material. Auch angeschwemmtes Genist an kleineren Zuflüssen der Lahn wies nach einem Monat Lagerung mit 398 Ind./100 L signifikant geringere Individuendichten terrestrischer Coleopteren auf, als frisch angeschwemmtes Genist der Lahn mit 779 Ind./100 L (Tenzer 2000).

Die Individuenzahlen terrestrischer Tiere im Pflanzenmaterial unterliegen damit Zu- und Abnahmen, die an die Nass- und Trockenphasen geknüpft sind. Die wesentlich geringeren Individuendichten einige Zeit nach der Überflutung weisen darauf hin, dass die Tiere das Treibgut verlassen und die trockenfallenden Flächen wiederbesiedeln können. Die hohen Individuendichten terrestrischer Wirbelloser in verfrachtetem und angeschwemmtem Genist belegen das hohe Wiederbesiedlungspotential der Driftfauna für flussabwärts gelegene Biotope.

Abgelagertes Treibgut ist allerdings nicht nur ein Rückzugsrefugium bei Hochwasser, sondern auch Lebensraum einer artenreichen Biozönose (Gerken et al. 1998, Tockner et al 2002). Als Mikrohabitat wird Genist dabei ganzjährig oder auch nur temporär genutzt. Holzbewohnende Coleopteren und detritivore Taxa, wie Isopoda, Opilionida, Pseudoscorpionida, Enchytraidae, Lumbricidae und Collembola werden sowohl während der Überschwemmung als auch während der Trockenphase in Holzabfällen in ähnlich hohen Individuenzahlen gefunden (Braccia & Batzer 2001). Die oftmals hohe Feuchte des abgelagerten Genists begünstigt die mikrobielle Besiedlung, mildert Temperaturschwankungen und fördert damit den Abbau des organischen Materials (Böwingloh et al. 1995, Gerken et al. 1998). Neben den bereits genannten Gruppen, finden sich daher auch unter den Käfern detritivore, mikrobivore und räuberische Taxa, die mit dem Pflanzenmaterial aufgeschwemmt werden können. In Genist von Lahn und Rhein zählen dazu mycetophage Crypthophagidae, die sich von faulenden Pflanzenstoffen und Pilzmycelien ernähren, sowie die überwiegend an Milben räuberischen Pselaphidae und Scydmaenidae (Freude 1976, Zahradnik 1985, Jakobs & Renner 1998). Diese Käferfamilien finden sich auch zahlreich in angeschwemmten Genist (Peetz 1937).

Der überwiegende Anteil der Gehäuseschneckenarten, die in schwimmenden Genist erfasst werden, nutzt es als Mikrohabitat während der Aktivitätsphase (vgl. Anhang A). Viele Arten zeigen aber auch eine hohe Bindung an abgestorbenes Pflanzenmaterial als Überwinterungsquartier. Da an den ausgewählten Untersuchungsgewässern Hochwasser überwiegend in einem Zeitraum von November bis April auftreten (Kap. 2.4, Abflußregime der Untersuchungsgewässer), können insbesondere diese wenig mobilen Tiere unmittelbar mit dem Material aufgeschwemmt werden. Arten, die an und unter Totholz überwintern sind z.B. *Balea biplicata*, *Helicodonta obvoluta* und *Cochlodina laminata*. Andere nutzen auch den krautigen Pflanzenabfall zur Überwinterung wie die im verfrachteten Genist sehr häufigen *A. arbustorum*, *Zonitoides nitidus* oder *Succinea putris* (Tab. 24).

Tab. 24: Bindung der in Genist erfassten Gehäuseschneckenarten an verschiedene Überwinterungshabitate (verändert nach Falkner et al. 2001b)

Mikrohabitate (Überwinterung)	Moos	Grasbüschel	Krautiger Pflanzenabfall	Waldstreu	Totholz	stehendes Totholz	Unter Steinen/ Felsbrocken	Frei im Boden	In Spalten/Höhlen
<i>Carychium minimum</i>									
<i>Trichia hispida</i>									
<i>Trichia sericea</i>									
<i>Arianta arbustorum</i>									
<i>Succinella oblonga</i>									
<i>Vertigo antivertigo</i>									
<i>Trichia striolata</i>									
<i>Zonitoides nitidus</i>									
<i>Succinea putris</i>									
<i>Vallonia pulchella</i>									
<i>Oxyloma elegans</i>									
<i>Euconulus praticola</i>									
<i>Cochlicopa lubrica</i>									
<i>Euconulus trochiformis</i>									
<i>Euconulus fulvus</i>									
<i>Discus rotundatus</i>									
<i>Vitrea crystallina</i>									
<i>Aegopinella nitidula</i>									
<i>Cochlodina laminata</i>									
<i>Helicodonta obvoluta</i>									
<i>Balea biplicata</i>									
<i>Lacinarina plicata</i>									
<i>Cepaea nemoralis</i>									
<i>Cepaea hortensis</i>									
<i>Oxychilus cellarius</i>									
<i>Oxychilus alliarius</i>									
<i>Aegopinella pura</i>									

keine Bindung  
 geringe Bindung  
 mittlere Bindung  
 hohe Bindung

Aufgrund der hohen Dichte an Detritophagen finden auch Prädatoren im Genist ein reiches Nahrungsangebot und nutzen es als daher vielfach temporär. So stellen Collembolen für verschieden Carabiden eine wichtige Nahrungsgrundlage (Bauer 1975, Thiele 1977).

Viele Carabiden wie *Bembidion tetracolum*, *Pterostichus strenuus*, *Pterostichus vernalis* und *Notiophilus palustris* zeigen eine zudem eine Präferenz für faulende Pflanzenmaterialien oder für Detritus wie *Bembidion guttula*, *Philorhizus melanocephalus* und *Oxypselaphus obscurus* (s. Anhang A). Stein (1991) differenzierte

nach der Häufigkeit des Vorkommens im Genist Carabidenarten, die das gelagerte Material bevorzugt im Uferbereich aufsuchen, darunter auch der in Genist häufig gefundene *Paranichus albipes*. Er geht davon aus, dass seltener im Genist nachzuweisende Arten die teilweise extremen Bedingungen wie Luftabschluss und hohe Temperaturen durch Verrottung nicht tolerieren. Von Arten wie *Agonum micans*, die im Genist nachzuweisen sind, ist auch eine stärkere Bindung an dichtere Vegetation bekannt. Es handelt sich vor allem um nachtaktive Arten, die während ihrer Aktivitätsphase wahrscheinlich auch angrenzende Uferbereiche aufsuchen (vgl. Plachter 1986). Auch die Überwinterung einer Vielzahl von Laufkäfern in Genist und Grassoden wurde beschrieben (Marggi 1992).

### **6.1.3 Driftdichten und Driftraten terrestrischer Wirbelloser bei Hochwasser**

An Fließgewässern werden verfrachtete terrestrische Wirbellose, über die wenigen quantitativen Analysen der Individuendichten in verfrachtetem Pflanzenmaterial hinaus, bei Untersuchungen zur Drift aquatischer Tiere erfasst.

Überwiegend werden diese Untersuchungen jedoch nicht unter Hochwasserbedingungen durchgeführt (Bailey 1964, Elliot 1967, Brittain & Eikland 1988). Überraschenderweise ist daher bislang wenig über die Drift während Hochwassersituationen bekannt („*Undoubtedly the main reason for this lack of information is the fact that flood periods are the most difficult times to carry out such studies, demanding the heaviest types of sampling devices and rendering field work truly dangerous.*“, Tockner & Waringer 1997).

Vielfach steht die Fragestellung im Vordergrund, welche Bedeutung die terrestrische Driftkomponente als Nahrungsquelle für die Fischfauna hat (Sagar & Glova 1995, Wipfli 1997, Bridcut 2000). Nach Studien an verschiedenen Fließgewässern ist die Biomasse aquatischer Wirbelloser- als einzige Nahrungsquelle- häufig nicht ausreichend, um die vorhandene Fischfauna (Salmoniden) zu ernähren (Huryn 1996, Wipfli 1997, Nakano 1999, Bridcutt 2000). Dieser Widerspruch wird als das Allen Paradoxon beschrieben (Allen 1951, Hynes 1970). Die hohen Individuendichten prädatorischer Fische, werden teilweise darauf zurückgeführt, dass der Eintrag terrestrischer und flugfähiger

Wirbelloser wesentlichen Anteil an der Nahrung von Fischen und damit bedeutenden Einfluss auf das Nahrungsnetz in Fließgewässern hat (Horton 1961, Huryn 1996, Wipfli 1997, Nakano 1999, Bridcutt 2000). An sonnigen Tagen kann die Drift terrestrischer Tiere die der aquatischer Tiere übersteigen (Elliot 1967). Die Zusammensetzung der Drift ist dann durch flugfähige Taxa wie Dipteren, Hymenopteren und Coleopteren dominiert, die auf die Wasseroberfläche fallen (Elliot 1967, Bridcutt 2000). Aus dem Kronenbereich der Uferbäume stammende Tiere haben dabei ebenfalls einen wesentlichen Anteil. Darunter finden sich neben den genannten Gruppen auch solche, die sich passiv über den Luftweg ausbreiten wie Spinnen oder solche mit schlechtem Flugvermögen wie Homoptera (Mason & Macdonald 1982).

Bailey (1964) schätzt die Driftraten terrestrischer Wirbelloser an einem kleinem Fließgewässer in Großbritannien auf 1 645 000 Individuen pro Jahr.

Tockner & Waringer (1997) geben Driftraten terrestrischer Tiere mit 793 774 Individuen/Stunde (über den gesamten Gewässerquerschnitt) während der Spitzen eines Hochwassers an einem kleinem Fließgewässer in Österreich an (Fließgeschwindigkeit 1,95 m/s). Die Werte fielen auf 942 Individuen/Stunde bei Abklingen des Hochwassers.

Diese Angaben liegen wesentlich über den an der Lahn beobachteten Driftraten, mit 7 182 +/-633 (SE) Ind. h<sup>-1</sup> und 5 163 +/- 888 (SE) Ind. h<sup>-1</sup> im Januar und Februar. Beim Vergleich von Driftraten muss beachtet werden, dass sie durch die Fließgeschwindigkeit bestimmt sind und auch allein schon deshalb variieren können. Die an der Lahn ermittelten Driftraten beziehen sich zudem nur auf die Oberflächendrift.

Die mittleren Driftdichten an der Lahn waren mit 4.1 +/- 0.4 Tieren/m<sup>3</sup> (max. 8,9 Ind./m<sup>3</sup>) und 3.0 +/- 0.5 Tieren /m<sup>3</sup> (max. 9,1 Ind./m<sup>3</sup>) geringer als in den Untersuchungen von Tockner & Waringer (1997). Sie ermittelten Werte von 11,3 Individuen/m<sup>3</sup> terrestrischen Wirbelloser zu Spitzenabflüssen des Hochwassers (45,6 Ind./m<sup>3</sup>, davon 24,8% terrestrisch).

Die beschriebenen Driftraten sind von vergleichbarer Größenordnung, insbesondere wenn man berücksichtigt, dass in der vorliegenden Untersuchung nur lebende Tiere



erfasst wurden, in den dargestellten Beispielen jedoch nicht nach lebenden und toten Individuen differenziert wurde.

Die Driftdichten terrestrischer Wirbelloser steigen dabei mit der Höhe des Abflusses an (Crisp & Robson 1979, Perry & Perry 1986, Tockner & Waringer 1997). Tockner & Waringer (1997) belegten signifikant höhere Driftdichten terrestrischer Wirbelloser zu den Spitzenabflüssen der Hochwasser als bei niedrigeren Wasserständen.

Die mittleren Driftdichten terrestrischer Wirbelloser waren im Januar an der Lahn wesentlich höher als im Februar und zeigten eine Tendenz zu signifikanten Unterschieden (T-Test,  $p = 0,082$ ). Die Driftdichten der Carabiden waren signifikant verringert (T-Test  $p < 0,001$ ), die der sonstigen Coleopteren zeigten eine Tendenz zu signifikant geringeren Werten ( $p = 0,084$ ) im Februar. Die maximalen Abflusswerte des Hochwassers lagen im Januar mit  $170 \text{ m}^3/\text{s}$  wesentlich über den im Februar am Pegel Marburg gemessenen Werten mit  $113 \text{ m}^3/\text{s}$  (Regierungspräsidium Gießen, Abteilung Staatliches Umweltamt). Mit diesem Wert wurde der Pegel eines einjährigen Hochwassers an der Lahn nicht überschritten. Die niedrigeren Driftdichten und Driftraten terrestrischer Wirbelloser im Februar an der Lahn können daher durch die unterschiedliche Höhe der Abflüsse und der damit verbundenen kleineren Überschwemmungsfläche bedingt sein.

Die dargestellten Untersuchungen und die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit belegen die Effizienz des Ausbreitungsweges durch Fließgewässer, da hohe Individuenzahlen terrestrischer Wirbelloser verfrachtet werden. Die an der Lahn und dem Rhein beobachteten Hochwasser sind stochastische, aber häufig auftretende Ereignisse. Damit verknüpft ist auch ein regelmäßiger Transport terrestrischer Tiere bei Hochwasser. Da die Individuenzahl verfrachteter Tiere wesentlich von der Höhe der Abflüsse abhängt, ist auch die Wirksamkeit des Ausbreitungsweges wesentlich an die Hydrodynamik in der Aue geknüpft. Die Einschränkung der Hydrodynamik an Fließgewässern durch anthropogene Einflüsse hat den Ausbreitungsprozess wahrscheinlich substantiell verändert (s. Kap.7.2).

### 6.1.4 Die ökologischen Typen der Driftfauna

#### Die Gehäuseschnecken

Im Genist des Rheins und der Lahn dominieren Gehäuseschneckenarten mit hoher Überflutungstoleranz, feuchten bis nassen Feuchteansprüchen, sowie Präferenz von regelmäßig überfluteten Habitattypen. Darunter finden sich überwiegend solche Arten, die nach Spang (1996) auetypisch sind, da sie ihren Verbreitungsschwerpunkt in naturnahen Auen haben. Seine Untersuchungen umfassten 30 Standorte am Oberrhein zwischen Breisach und Mannheim.

Auetypisch für den Bereich der Weichholzaue am Oberrhein sind nach Spang (1996) die im Genist von Lahn und Rhein vertretenen Arten *Zonitoides nitidus* (dominant und subdominant) und *Succinea putris* (dominant und subdominant). Am Rußheimer Altrhein haben diese Arten ihren Verbreitungsschwerpunkt in der Silberweidenaue. An anderen westeuropäischen Fließgewässern (Loire, Seine, Maas, Weser, Elbe, Niederrhein) ist *Succinea putris* typisch für Hochstaudenfluren (Falkner et al. 2001b). Am Kühkopf besiedelt sie bevorzugt die Ränder der Hochwasserdämme (Hemmen 1973). An der Elbe zeigt sie eine Präferenz für die Wechselwasserzone, dem Übergangsbereich der Flutrinnen zu Feuchtflächen und damit Flächen mit einer hohen jährlichen Überflutungsdauer (Foeckler et al. 2001b). *Zonitoides nitidus* wird am Rußheimer Altrhein, neben *Succinea elegans* und *Euconulus alderi*, auch bevorzugt unmittelbar am Gewässerrand gefunden (Schmid 1978).

Neben *Monachoides incarnatus* sind die im Genist nachgewiesenen Arten *A. arbustorum* (eudominant), *Fruticicola fruticum* (subrezentent) und *Vitrea crystallina* (nur am Rhein, rezedent) typisch für die regelmäßig überflutete Hartholzaue am Oberrhein (Spang 1996). *Trichia striolata* (nur am Rhein, subdominant) hat ebenfalls einen Vorkommensschwerpunkt in der Hartholzaue (Falkner et al. 2001b).

*M. incarnatus* wurde, ähnlich wie *Zonitoides nitidus*, in hoher Stetigkeit auch am Gewässerufer des Rußheimer Altrhein beobachtet (Schmid 1974, 1978), obwohl sie ansonsten überwiegend in der Hartholzaue (frischer Ulmen- Hainbuchenwald) verbreitet ist (Schmid 1978, Falkner et al. 2001b). *M. incarnatus* (eudominant in Genist) besiedelt zudem mit Sträuchern bewachsene Hochwasserdämme (Schmid 1978). Die

Sommerdämme am Kühkopf wurden durch die Überflutung im März 2001 erreicht, weshalb das häufige Auftreten der Art nicht überrascht.

*Arianta arbustorum* zeigt einen Verbreitungsschwerpunkt in Hochstaudenfluren (Falkner et al. 2001b), womit ihr Vorkommen an der Lahn zu erklären ist. Zum Vorkommen von *M. incarnatus* an der Lahn liegen keine Beobachtungen vor, jedoch ist wahrscheinlich, dass diese Art- ähnlich wie am Oberrhein- auch am Gewässerufer oder an den bewachsenen Hochwasserdämmen verbreitet ist.

Des Weiteren waren überflutungstolerante Arten mit Vorkommensschwerpunkt in Hochstaudenfluren und Röhrichten, wie *Euconulus praticola* (nur am Rhein, rezedent, subdominant) und *Carychium minimum* (nur am Rhein, subrezedent) im verdriftenden Genist vertreten. *Cochlicopa lubrica* und *C. minimum* besiedeln an der Elbe tieferliegende Feuchtflächen und zeigen eine Präferenz zu etwas geringerer jährlicher Überflutungsdauer als *Succinea putris* (Foeckler et al. 2001).

Neben aueotypischen Gehäuseschnecken waren auch Bewohner von Buchenwäldern und deren Ersatzgesellschaften (Spang 1989, 1991, Kerney et al. 1983, Falkner et al. 2001b) in Genist vertreten. Spang (1996) fand Arten wie *Cochlodina laminata*, *Discus rotundatus*, *Helicodonta obvoluta*, *Perpolita hammonis* und *Oxychillus cellarius* am Oberrhein nur auf Flächen, die durch Hochwasserdämme vom Überschwemmungsgebiet abgetrennt waren und damit nur auf sehr selten überfluteten Standorten. Diese Arten mit überwiegend geringer Überflutungstoleranz (Falkner et al. 2001b) werden als aueuntypisch (Spang 1996) und als Störungsindikatoren (vgl. Siepe 1989) bezeichnet. Wenn sie in hoher Dominanz auftreten, sind Standorte in der Aue hinsichtlich des Überflutungsgeschehens anthropogen stark beeinträchtigt. In den Genistproben wurden diese Arten subrezedent und rezedent nachgewiesen.

Während der Hochwasser an Lahn und Rhein wurden nur vor den Deichen gelegene und ufernahe Flächen überschwemmt, die durch jährliche Hochwasser regelmäßig betroffen sind. Durch die regelmäßige Überflutung sind die als „Störungsindikatoren“ bezeichneten Arten, mit geringer Überflutungstoleranz, nicht in hoher Individuenzahl in der Drift zu erwarten.

Die Verfrachtung von Gehäuseschnecken mit jährlich auftretenden Hochwassern fördert überwiegend Arten, die hohe Überflutungstoleranz besitzen und an regelmäßig überschwemmten Auestandorten vorkommen.

Die Driftfauna bietet ein Besiedlungspotential für auetypische Standorte, allerdings ist dieses an der Lahn, vor allem aufgrund der geringeren Artenzahlen und Individuendichten, bedeutend geringer.

### ***Das Besiedlungspotential aufgrund der Individuendichten***

An der Lahn wurden während des Januarhochwassers mit 73 Ind./100 L Genistmaterial signifikant weniger terrestrische Gehäuseschnecken verfrachtet als mit Genist des Altrheins im März 2001 (1567 Ind./100 L). Die geringeren Individuendichten im Februar (35 Ind./100 L) unterscheiden sich nicht signifikant von denen des Januarhochwassers. Am Altrhein wurden 24 Arten terrestrischer Gehäuseschnecken, an der Lahn 14 Arten erfasst.

Die vergleichsweise große Arten- und Individuenarmut der Gehäuseschneckenfauna des Genists der Lahn ist zum einen durch die sauren, kalkarmen Böden des Buntsandstein im Untersuchungsgebiet (Eriksen 1967) bedingt, da sowohl die Arten-, als auch die Individuenzahl der Gehäuseschneckenfauna mit steigendem Kalkgehalt und pH-Wert des Bodens zunimmt (Frömming 1954, Ant 1963, Spang 1991). Zum anderen ist die Menge und Qualität der Gehäuseschneckenfauna im Genist durch die Biotopausstattung im Überschwemmungsbereich beeinflusst. In offenen, wenig strukturierten Agrarlandschaften ist die Anzahl an Offenlandarten unter den Landmollusken vergleichsweise gering. Die höchsten Artenzahlen dagegen werden in älteren, nicht oder nur unregelmäßig genutzten Habitattypen gefunden, wie Gewässerrändern, Rainen, Feldgehölzen oder Wiesenbrachen (Agricola et al. 1996). Extensiv genutzte Weiden bieten im Vergleich zu intensiv genutzten Weiden und Mähweiden wesentlich günstigere Lebensbedingungen für Gehäuseschnecken und weisen wesentlich höhere Artenzahlen auf (Herdam 1983, Neumann & Irmeler 1994). Auch die Individuendichten unterscheiden sich zwischen den Nutzungstypen erheblich, so erfassten Neumann & Irmeler (1994) auf Extensivweide Individuendichten von 334 Ind./m<sup>2</sup>, auf einer Intensivweide dagegen nur 5 Ind./m<sup>2</sup>. Bei Untersuchungen von Herdam (1983) ergab sich ebenfalls eine sinkende

Abundanz und Artenzahl der Gehäuseschnecken von extensiv zu intensiv genutztem Grünland.

Das Überschwemmungsgebiet der Lahn ist vor allem durch landwirtschaftliche Nutzflächen, wie Wiesen, Weiden und Äcker geprägt. Dies spiegelt sich auch in der Biotoppräferenz des überwiegenden Teils der Laufkäferfauna des Genists wieder (vgl. Kap 3.2.6). Unter den Gehäuseschnecken des Genists der Lahn finden sich jedoch überwiegend Arten, die ihren Verbreitungsschwerpunkt in regelmäßig überfluteten Offenlandbiotopen wie Hochstaudenfluren, Röhrichten und extensiv genutztem feuchtem Grünland haben. An der Lahn sind diese Biotoptypen auf Uferbereiche, entlang eines schmalen Gehölzsaumes in Form feuchter Ruderalvegetation, Rohrglanzgrasröhrichten oder Hochstaudenfluren, beschränkt. Reste naturnaher Auenvegetation finden sich nur vereinzelt. Der Lebensraum für auetypische Arten ist damit an der Lahn sehr beschränkt. Dem stehen an der Kühkopf-Knoblochsau im Überschwemmungsbereich der Hochwasser flussaufwärts des Entnahmeortes des Genists ausgedehnte Röhrichte, Großseggenriede und Bereiche der Weichholz- und Hartholzaue gegenüber (s. Kap. 2.1).

Driftendes Genist bietet somit eine Besiedlungsquelle für flussabwärts gelegene auetypische Standorte. Die Qualität und Quantität der Gehäuseschneckenfauna ist durch Geologie und Böden, Überflutungsregime sowie die Biotopausstattung der Überschwemmungsflächen bestimmt. Die unterschiedliche Qualität von Überschwemmungsgebieten zeigt sich bei Gehäuseschnecken vor allem in der Individuen- und Artenzahl der Driftfauna.

## Die Laufkäferfauna

Sowohl im Genist des Rheins als auch der Lahn finden sich Laufkäferarten auetypischer Standorte. Die Arten- und Individuenzahlen von Laufkäfern mit Vorkommenschwerpunkt in typischen Biotopen der Aue (Ufer, Sümpfe, Feucht- und Nasswald) sind im Rheingenist jedoch wesentlich höher. Während des Märzhochwassers 2001 umfasst diese Artengruppe zusammen 59% und 80% der Arten, sowie 54% und 73% der Individuen (verdriftetes Genist und am Ufer aufgeschwommenes Genist des Altrhein an der Kühkopf-Knoblochsäue). Dem stehen an der Lahn 41% und 33% der Arten, sowie 30% und 34% der Individuen gegenüber, die an auetypischen Standorten ihren Verbreitungsschwerpunkt haben (verdriftetes Genist auf der Lahn im Januar und Februar 2001).

Am Oberrhein wurden ausschließlich oder schwerpunktmäßig an häufig und regelmäßig überfluteten Standorten *Oodes helopioides*, *Patrobus atrorufus*, *P. strennus*, sowie Vertreter der Gattung *Agonum* und *Bembidion* (*A. sexpunctatum*, *A. muelleri*, *A. viduum*, *A. moestum*, *A. livens*, *B. lampros*, *B. varium*, *B. semipunctatum*, *B. obtusum*, *B. biguttatum*, *B. mannerheimii*) nachgewiesen (Spang 1996). Mit Ausnahme von *A. livens* und *A. moestum* wurden diese Arten auch im Genist von Lahn und Rhein erfasst. Übereinstimmend werden diese Arten von Gerken (1981, 1985), Siepe (1989) und Spang (1996) als auetypisch bezeichnet.

Vergleichsdaten von der Elbe belegen die enge Beziehung zwischen hydrologischen Parametern, wie mittlerer Grundwasserflurabstand und jährlicher Überflutungsdauer, und dem Vorkommen bestimmter Carabidenarten. Charakteristische Bewohner tiefergelegener, lange überschwemmter Flutrinnen mit hohen Grundwasserständen und hoher jährlicher Überflutungsdauer sind *B. biguttatum* und *B. dentellum* (Figura et al. 2001, Foeckler et al. 2001). Diese Arten kommen im Genist des Rheins eudominant bzw. subdominant (verdriftendes Genist des Altrheins) und rezedent (aufgeschwommenes Genist des Uferbereichs) vor. An der Lahn sind sie im Februar 2001 subdominant. An der Lahn sind *B. dentellum* und *B. biguttatum* typisch für vegetationsreiche, sandig, schlammige Ufer (Bohle & Engel-Methfessel 1993). Auch am Lampertheimer Altrhein, südlich der Kühkopf-Knoblochsäue, ist *B. dentellum* an allen feuchten Standorten, wie Ufern und Nasswiesen, verbreitet (Handke 1996). Nach Untersuchungen von Stein (1984 in Handke (1996) hält sich diese Art bevorzugt 10-50 cm entfernt von der Wasserlinie

auf. Gladitsch (1978) beschreibt das häufige Auftreten von *B. dentellum* auf offenen Schlammflächen des Rußheimer Altrheins. Kennzeichnend für die Ufer am Lampertheimer Altrhein sind weiterhin die auch im Rheingenist erfassten Arten *B. semipunctatum*, *B. varium*, *B. octomaculatum* und *B. quadrimaculatum* (Handke 1996). In tiefer gelegenen Flutrinnen und kürzer überschwemmten flacheren Rinnen an der Elbe finden sich zusätzlich *Anthracus consputus* und *Stenolophus mixtus*. Die zweite Art wird sowohl im Genist der Lahn (Januar 2001), als auch des Rheins subzedent gefunden, *A. consputus* dagegen nur im Rheingenist.

Nur episodisch und kurz überschwemmte Phalarisröhrichte werden an der Elbe von *B. gilvipes*, (Lahn: rezedent und subdominant; Rhein: dominant) *Agonum afrum* (nur Rheingeniest, subzedent) und *Oodes helopioides* (nur Rheingeniest: subzedent) bevorzugt. *Bembidion gilvipes* und *O. helopioides* werden jedoch auch als stenotope Arten der Wälder der Lahnaue beschrieben (Bohle & Engel-Methfessel 1993). Im Naturschutzgebiet „Fischsee“, einem verlandeten Altrheinarm (Rheinkilometer 472) unmittelbar auf der gegenüberliegenden Rheinseite zur Kühkopf-Knoblochsau gelegen, treten in hohen Abundanzen in Schilfröhricht *A. afrum*, *B. gilvipes*, *Pterostichus anthracinus*, *P. strenuus*, *O. obscurus* und *Dyschirius globosus* auf (Ludewig 1996). Insbesondere *D. globosus* und *P. strenuus* finden sich dominant in Rheingenist, die übrigen Arten sind ebenfalls vertreten, wenn auch in geringeren Dominanzen.

Häufige Arten der Nasswiesen des Lampertheimer Altrheins sind neben *B. biguttatum*, *B. dentellum* z.B. auch *B. guttula*, *Poecilus cupreus*, *Agonum moestum*, *Loricera pilicornis*, *Stenolophus mixtus* und *Patrobis atrorufus* (Handke 1996), die auch im Genist von Lahn und Rhein auftreten. Auf wechselfeuchten, bis mäßig trockenen Wiesen der Elbe (Figura et al. 2001, Foeckler et al. 2001) finden sich *Amara lunicollis*, *Syntomus truncatellus*, *Calathus melanocephalus* und *Poecilus versicolor*. *Amara lunicollis* erreicht im Genist der Lahn eudominante und dominante Individuendichten, fehlt in Genist des Rheins an der Kühkopf-Knoblochsau jedoch völlig.

Sowohl im Genist des Rheins, als auch der Lahn, finden sich damit Arten auetypischer Standorte. Der Transport durch Fließgewässer fördert an der Lahn jedoch in höherem Maß die Ausbreitung von Arten der offenen Kulturlandschaft, mit Präferenz mesophiler Feuchteverhältnisse, als die hygrophiler Arten auetypischer Standorte.

## 6.2 Driftdistanzen terrestrischer Gehäuseschnecken

Die Verfrachtung hoher Individuenzahlen terrestrischer Wirbelloser an Fließgewässern wird durch die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit und Untersuchungen anderer Autoren belegt. Durch das häufige Auftreten stochastischer Hochwasser ist die Ausbreitung durch Fließgewässer ein regelmäßiges Ereignis. Die weitere Bedeutung dieses Ausbreitungsprozesses wird, vor allem vor dem Hintergrund der Isolation und Fragmentation von Lebensräumen in modernen Kulturlandschaften, durch die überwindbaren Distanzen bestimmt. Dies gilt insbesondere für terrestrische Wirbellose mit geringer aktiver Ausbreitungsfähigkeit wie Gehäuseschnecken.

Bislang finden sich nur wenige Aussagen zu Driftdistanzen terrestrischer Wirbelloser in Fließgewässern. Eine Ursache dafür ist, dass es sich bei den im Gewässer verfrachteten Organismen überwiegend um weit verbreitete Arten der Fließgewässerufer handelt, weshalb über deren Ursprung, und damit über die zurückgelegten Distanzen, keine Aussagen gemacht werden können (Boness 1975, vgl. Danvind & Nillson 1997).

Hohe Driftdistanzen werden durch die Verfrachtung und das Anschwemmen „habitatfremder“ Individuen, auch alpiner Arten, in flussabwärts gelegene Gewässerabschnitte und aufgrund von Funden neu einwandernder Arten entlang von Fließgewässern angenommen (Stiller 1934, Czogler & Rotarides 1938, Jaeckel 1954, 1960, Schmid 1974, Kobialka 1997). Wenige genauere Angaben zu Verfrachtungsdistanzen einzelner Tiere liegen aufgrund von Wiederfinden markierter Individuen flussabwärts während populationsökologischer Studien vor (Baur 1993, Framenau et al. 1996).

Ein Beispiel für die Verfrachtung neu einwandernder Arten findet sich bei Stiller (1934). Er erfasste Käfer im angeschwemmten Genist der Theiß bei Szeged (Ungarn) und wies bis dahin dort nicht nachgewiesene Carabidenarten, wie *Carabus auratus* und *Licinus hoffmannseggi* nach. Czogler & Rotarides (1938) gehen davon aus, dass eine Verfrachtung von Käfern mit Genist über eine Distanz von 300 km in 5 Tagen an der Maros (Ungarn) möglich ist.



Jaeckel (1954, 1960) vermutet, dass aus Osteuropa stammende Gehäuseschneckenarten wie *Monacha rubiginosa* und *Helix austriaca* ihr Verbreitungsgebiet durch Wassertransport entlang der Elbe ausgeweitet haben. Auch für nicht auetypische Arten wie *Monacha carthusiana* und *Zebrina detrita* wird ein Wassertransport angenommen (Boettger 1929). An der Oberweser hat *Vitrinobrachium breve* ihr Verbreitungsgebiet wahrscheinlich durch Verdriftung mit Hochwassergenist ausgedehnt. Im Genist und im Überschwemmungsbereich der Weser wird die Art in verschiedenen Biotoptypen wie Grünlandbrachen, Brennnesselröhrichten sowie Bach- und Tümpelrändern erstmals nachgewiesen (Kobialka 1997). Die alpine Art *Trichia villosa* hat ihr Vorkommen am Rhein vermutlich durch Wassertransport bis nach Mainz ausgeweitet (Schmid 1974). Spiekermann (1976) vermutet eine gute „Transportierbarkeit“ mit dem Genist des Rheins speziell für kleine Gehäuseschneckenarten, da er in einem Gebiet, in dem bevorzugt Genist angeschwemmt wurde, überwiegend kleine Arten wie *Zonitoides nitidus*, *Cochlicopa lubrica* und *Succinea putris* nachwies. Geyer (1908) schätzt die Transportdistanz für Schneckengehäuse an Fließgewässern auf 30 km.

Während einer populationsökologischen Untersuchung wurde nach einem Starkregenereignis die Verfrachtung dreier lebender, markierter *A. arbustorum* 10 m bis 30 m flussabwärts bis an das gegenüberliegende Ufer eines kleinen Fließgewässers in der Schweiz beobachtet (Baur 1993).

Der Transport eines markierten, lebenden Individuums von *Arctosa cinerea* (Araneae: Lycosidae) wurde über eine wesentlich höhere Distanz von 2 km während eines Hochwassers an der Isar belegt (Framenau et al. 1996).

Die Hypothese, dass die Verfrachtung durch Fließgewässer von wesentlicher Bedeutung für die Ausbreitung terrestrischer Wirbelloser ist, wird durch die Vielzahl der Beobachtungen an unterschiedlichsten Taxa und verschiedenen Fließgewässern gestützt. Diese Beispiele verdeutlichen aber auch, dass häufig nur Vermutungen zur Größe von Driftdistanzen terrestrischer Wirbelloser an Fließgewässern bestehen oder auf zufälligen Beobachtungen beruhen. Es werden jedoch teilweise hohe Driftdistanzen angenommen, die zwischen 30 km und 300 km liegen. Belegte Angaben zu Driftdistanzen umfassen dagegen wesentlich kürzere Entfernungen, im Bereich von 10 m bis 2 km, und gehen auf

Beobachtungen an einzelnen Individuen zurück. Ob diese Distanzen durch freie Drift überwunden wurden oder über einen Transport mit Treibgut, wurde dabei nicht beobachtet.

Der experimentelle Ansatz der vorliegenden Freilanduntersuchungen ermöglicht die Differenzierung der Driftdistanzen terrestrischer Gehäuseschnecken mit Treibgut und freier Drift. Bei freier Drift werden maximal 2,05 km an der Lahn und 19,8 km an der Elbe beobachtet. Die Verfrachtung mit Pflanzenmaterial (Bündel aus Heu und Holz) erfolgt über Distanzen von maximal 20,8 km an der Elbe. Die ermittelten Driftdistanzen sind damit wesentlich höher als bisher belegte Driftdistanzen von *A. arbustorum* und von vergleichbarer Größe zur Verfrachtung von *Arctosa cinerea* an der Isar. An einem sehr großen Fließgewässer wie der Elbe nähern sich die gemessenen Driftdistanzen den Annahmen von Geyer (1908).

### **6.2.1 Driftdistanzen bei Verfrachtung mit Treibgut**

Die Verfrachtung verschiedenen Pflanzenmaterials in Fließgewässern wurde im Freiland und in Strömungskanälen in neuerer Zeit systematisch untersucht (Richmond & Fausch 1995, Golladay & Hax 1995, Horvarth & Lamberti 1997, Braudrick & Grant 2001, Gurnell et al. 2002, Marcus et al. 2002). Die gemessenen Transportdistanzen werden in einigen Fällen als Ausbreitungsdistanzen für aquatische Wirbellose an Fließgewässern mit Treibholz diskutiert (Horvarth & Lamberti 1997, Haden et al. 1999). Es gibt jedoch auch hier nur wenige Untersuchungen, die Ausbreitungsdistanzen verfrachteter Tiere mit Treibgut belegen.

Ein Beispiel ist die Ausbreitung der Dreikantmuschel (*Dreissena polymorpha*) durch Wasserpflanzen (*Vallisneria americana*) an einem kleinen Gewässer im Südwesten Michigans (Christiana Creek, USA, Fließgewässer 3. Ordnung, Gewässerbreite 20m). Durch Einbringen markierter Wasserpflanzen mit Muscheln wurden mittlere Verfrachtungsdistanzen von 333 m beobachtet. Dabei wurden 90 % der Pflanzen bis zu einer Distanz von 800 m verfrachtet, ohne dass Verluste anheftender Muscheln auftraten.

Nur 10 von 250 Pflanzen (4%) legten Distanzen von mehr als 800 m zurück. Diese Distanzen wurden nicht bei Hochwasser gemessen (Horvarth & Lamberti 1997).

Verfrachtungsdistanzen abgelagerten Treibholzes (0.1 bis 10 m Länge) wurden während eines Beobachtungszeitraums von 14 Jahren im Überschwemmungsgebiet eines kleinen Fließgewässer in Oregon (MacCreek, USA, Fließgewässer 3. Ordnung, Gewässerbreite: 9 m) bestimmt. Maximale Driftdistanzen von 700 m wurden beobachtet. Treibhölzer, die mehr als 300 m Driftdistanzen zurücklegten, waren überwiegend kleiner als 2 m (Gurnell et al. 2002). Bei einem experimentell simuliertem Hochwasserereignis an einem texanischen Fließgewässer wurden 45 % der an einem zentralen Punkt in das Gewässer, eingebrachten Treibholzstücke innerhalb einer Entfernung von 500 m wiedergefunden (Golladay & Hax 1995).

Totholz wird in Fließgewässern auch von einer Vielzahl aquatischer und semiterrestrischer Wirbelloser als Habitat, Nahrung und Rückzugsrefugium bei Hochwasser genutzt (Anderson et al. 1978, Hering & Reich 1997, Haden et al. 1999, Braccia & Batzer 2001). Haden et al. (1999) weisen daher, und aufgrund der Transportdistanzen von Totholz, auf die Bedeutung für die Ausbreitung aquatischer Taxa hin.

In der vorliegenden Untersuchung wird jedoch auch belegt, dass die mittleren Individuenzahlen von *A. arbustorum* auf verfrachteten Bündeln aus Heu und Holz an der Lahn mit zunehmender Driftzeit abnehmen (Kap.4.2.1). Es stellt sich daher die Frage, ob die für Genist, Treibgut und andere Pflanzenteile gemessenen Verfrachtungsdistanzen allgemein mit Ausbreitungsdistanzen terrestrischer (und aquatischer) Taxa gleichzusetzen sind. Während der Freilandexperimente konnten jedoch bis zu den maximal beobachteten Verfrachtungsdistanzen von Pflanzenbündeln an der Elbe auch Tiere auf dem verfrachteten Pflanzenmaterial nachgewiesen werden. So werden auf dem angeschwemmten Pflanzenbündel bei der größten Driftdistanz (20,8 km) noch 4 der 10 aufgebrachten *A. arbustorum* gefunden. Auch ist das Erreichen hoher Driftdistanzen kein Einzelfall. Zwischen einer Driftdistanz von 10 km und 20,8 km werden an der Elbe 5% der Treibgutbündel (7 von 150) mit 2% (32 von 1500 Tieren) der Tiere wiedergefunden. Auf Bündeln aus Heu und Holz erreichten im Mittel sogar 44% (+/- 24%) der

aufgesetzten Tiere und 93% (28 von 30) der eingebrachten Bündel eine Distanz von 10 km.

Die Verfrachtungsdistancen von Treibgut können nicht in jedem Fall mit den Ausbreitungsdistancen terrestrischer Wirbelloser gleichgesetzt werden. Sie geben jedoch einen Einblick in mögliche Ausbreitungsdistancen terrestrischer Wirbelloser, da in der vorliegenden Untersuchung bis zu den größten Verfrachtungsdistancen von Treibgut auch Tiere auf diesem nachzuweisen waren.

### **6.2.2 Driftdistanzen bei freier Drift**

Insbesondere die Untersuchungen zur freien Drift belegen, dass verfrachtete terrestrische Gehäuseschnecken relativ kurze Distancen in hohen Individuenzahlen überwinden. So werden nach einer Driftdistanz von 450 m an der Lahn im Mittel noch 62% (52 von 85 Tieren, 5 Versuchswiederholungen) frei driftender Individuen von *A. arbustorum* wiederbeobachtet. Allerdings nimmt die Individuenzahl verfrachteter Tiere mit der Driftdistanz exponentiell ab (vgl. Kap. 4.2.3).

Methodisch sehr ähnliche Ansätze zur Untersuchung der Drift aquatischer Macroinvertebraten belegen einen ähnlichen funktionalen Zusammenhang zwischen der Anzahl verfrachteter Individuen und der Driftdistanz. Die Drift aquatischer und semiterrestrischer Wirbelloser ist als häufige Erscheinung lotischer Systeme bereits eingehender untersucht (z.B. McLay 1970, Elliot 1971, Brittain & Eikland 1988, Fonseca 1999). Um die Bedeutung der Drift aquatischer Organismen für die Besiedlung und Verteilung in heterogenen Habitaten abzuschätzen, stellt sich auch hier die Frage, wie weit Tiere verfrachtet werden (McLay 1970, Elliot 1971, 2002, 2003). In Freilandexperimenten wird die Drift des Macrozoobenthos durch das Aufwirbeln des Gewässergrundes induziert (Mc Lay 1970). Mit dem „drift“ oder „drift distance“ Modell beschreibt McLay (1970), und etwas später auch Elliot (1971), den allgemeinen funktionalen Zusammenhang zwischen der Anzahl driftender Individuen in Abhängigkeit von der zurückgelegten Distanz.

Nach diesem Modell nimmt die Individuenzahl driftender aquatischer Invertebraten mit zunehmender Distanz exponentiell ab (s. Formel a).

Formel a:

$$N_x = N_0 e^{-Rx}$$

$N_0$  = Anzahl an Individuen, die ursprünglich in den freien Wasserkörper gelangen

$R$  = Rate der Abnahme der Anzahl driftender Organismen

$N_x$  = Individuenzahl, die nach bestimmter Entfernung noch driftet

$X$  = Entfernung zum Ausgangsort der Drift

Dies entspricht dem in der vorliegenden Untersuchung beobachteten funktionalen Zusammenhang zwischen der Anzahl verfrachteter Individuen von *A. arbustorum* und der Driftdistanz (Abb.27). Im Gegensatz zur Drift aquatischer Invertebraten ist dies nicht nur durch Absinken der Tiere auf den Gewässergrund zu erklären, sondern vor allem durch das Anschwemmen im Uferbereich. Zum einen wurden bei Freilandexperimenten an der Lahn bis zu den höchsten Driftdistanzen Tiere (12% von 425) im Uferbereich wiedergefunden (Kap. 4.2.3). Zum anderen konnte in Laborversuchen gezeigt werden, dass innerhalb der maximal gemessenen Driftzeit an der Lahn, relativ wenige Tiere (7%) absinken (Kap. 4.3).

Durch den experimentellen Ansatz kann zudem belegt werden, dass die Verfrachtung terrestrischer Gehäuseschnecken über relativ hohe Distanzen kein Einzelfall ist, wie durch bisherige Beobachtungen gezeigt wird (vgl. Baur 1993), sondern ein seltenes, aber regelmäßiges Ereignis.

In Erweiterung der Erkenntnisse von McLay (1970), stellt Elliot (1971, 2002) heraus, dass die mittlere Distanz, die ein driftendes Individuum zurücklegt und der Anteil (%) an Tieren, die diese Distanz erreichen, signifikant mit der Strömungsgeschwindigkeit korreliert sind. Beide Größen steigen mit der Strömungsgeschwindigkeit annähernd linear an. Auch die Driftdistanzen terrestrischer Gehäuseschnecken sind bei freier Drift bei Hochwasserbedingungen daher wahrscheinlich wesentlich größer, als die in der vorliegenden Freilanduntersuchung gemessenen Driftdistanzen bei Wasserständen zwischen Mittel- und Niedrigwasser.

### 6.2.3 Driftdistanzen - limitierende Faktoren

Die dargestellten Daten zeigen die erhebliche Varianz möglicher Ausbreitungsdistanzen terrestrischer Wirbelloser an Fließgewässern auf, die durch eine Vielzahl einflussnehmender Faktoren bedingt ist. Die Bedeutung der Gewässergröße für die Verfrachtungsdistanzen wurde in den Freilandexperimenten durch vergleichende Untersuchungen an Lahn und Elbe deutlich. Darüber hinaus geben jedoch Untersuchungsergebnisse zur Verfrachtung von Treibgut und Pflanzensamen Hinweise darauf welche Faktoren Ausbreitungsdistanzen limitieren.

#### *Gewässergröße*

An kleinen Fließgewässern stammt angeschwemmtes Treibgut überwiegend aus einem kleinen Einzugsgebiet flussaufwärts (Gippel et al. 1996, Braudrick & Grant 2001, Gurnell et al. 2002) und wird meist nur über einige hundert Meter bis zu wenigen Kilometern verfrachtet, wie die Beispiele von Horvarth & Lamberti (1997), Gurnell et al. (2002) und Golladay & Hax (1995) belegen (s. Kap. 6.2.1). An größeren Fließgewässern sind Driftdistanzen für ähnlich großes Driftmaterial dagegen wesentlich höher als an kleinen (Lienkaemper & Swanson 1987, Bilby & Ward 1989, 1991).

Im Vergleich der Verfrachtungsdistanzen von Pflanzenbündeln an Lahn und Elbe bei Wasserständen, die an beiden Gewässern zwischen mittlerem Niedrigwasser und Mittelwasser lagen, wird dies deutlich. An der Elbe wurden mit 20,8 km um mehr als 10 mal höhere Driftdistanzen terrestrischer Gehäuseschnecken mit verfrachteten Pflanzenbündeln beobachtet als an der Lahn (maximal 1,52 km). Da an beiden Gewässern bei den höchsten Distanzen nur jeweils ein Bündel und wenige Individuen nachgewiesen wurden, gehören die nachgewiesenen Verfrachtungsdistanzen zu den höchst möglichen, nachweisbaren Ausbreitungsdistanzen unter den gegebenen Versuchsbedingungen. Analog dazu wurden bei freier Drift an der Elbe wesentlich höhere Driftdistanzen beobachtet. Bei einer Distanz von 19,8 km konnten noch 28% (33 Tiere) der eingesetzten *H. pomatia* wiederbeobachtet werden, dies lässt auch auf weitaus höhere Driftdistanzen einiger Tiere schließen. Bis zur maximalen Driftdistanz von 2,05 km über freie Drift an der Lahn fanden sich dagegen relativ wenige Individuen.

Da Ausbreitungsdistanzen sowohl bei freier Drift als auch bei „rafting“ an großen Fließgewässern wesentlich höher sind als an kleinen, sind große Fließgewässer für die Ausbreitung terrestrischer Gehäuseschnecken in größeren Landschaftsausschnitten von wesentlicher Bedeutung.

Lehmann (1965) geht davon aus, dass Genistmaterial durch starken Wellenschlag in größeren Fließgewässern in kleine Einzelteile zerlegt wird. Er sieht daher geringe Möglichkeiten für eine Verfrachtung von Insekten mit Genist. Durch die Entnahme von Genist am Altrhein der Kühkopf-Knoblochsaue wird dagegen gezeigt, dass terrestrische Wirbellose in hohen Individuenzahlen mit Genistmaterial transportiert werden. Auf dem Altrhein findet sich zudem sehr großflächiges Genist. Genist der Lahn ist hingegen wesentlich kleiner. An den Bächen im Einzugsgebiet der Lahn, wie der Salzböde, wird bei Hochwasser sogar nur einzelnes Getreibsel beobachtet. Entgegen den Annahmen Lehmanns (1965) vertreten andere Autoren die Auffassung, dass gerade an größeren Fließgewässern die Bedingungen für die Entstehung größerer Treibgutakkumulationen gegeben sind (vgl. Siepe 1989, Gerken 1988, Richmond & Fausch 1995). Aufgrund höherer Abflüsse und Gewässerbreite können an größeren Fließgewässern zudem sehr viel größere Holzstücke verfrachtet werden (Richmond & Fausch 1995, Braudrick & Grant 2001, Gurnell et al. 2001).

Große Fließgewässer stellen durch großflächige Treibgutakkumulationen, größeres Treibholz und höhere Driftdistanzen, vergleichsweise günstigere Bedingungen für die Verfrachtung terrestrischer Wirbelloser mit Treibgut als kleine Fließgewässer.

An kleinen Fließgewässern hat verfrachtetes, akkumuliertes Treibgut häufiger Kontakt mit Hindernissen (Vegetation, Treibgutablagerungen, Ufervorsprünge u.a.) und verliert damit leichter seine akkumulierte Struktur. Das Abschwemmen terrestrischer Wirbelloser von Treibgut und die Verfrachtung durch freie Drift ist an kleinen Gewässern somit wahrscheinlicher.

### ***Eigenschaften des Treibgutes***

Die Eigenschaften des Treibholzes und Genists beeinflussen zusätzlich dessen Transportdistanzen. Neben der Größe sind dies die Form und Schwimmfähigkeit (Braudrick et al. 1997, Braudrick & Grant 2000, 2001, Marcus et al. 2002, Gurnell et al.

2002). Die Form des Holzes ist entscheidend dafür, wie leicht es durch überhängende Vegetation und Wurzeln abgefangen wird oder sich im Gewässer verfängt (Marcus et al. 2002, Gurnell et al. 2001). Große Treibholz- und Genistablagerungen können in Fließgewässern ganze Dämme („debris dams“) ausbilden, die die gesamte Gewässerbreite überspannen und wesentlich zur Retention weiteren organischen Materials in Fließgewässern beitragen (Mason & Sedell 1994, Bilby 1981, Bretschko & Moser 1993, Hering & Reich 1997). Beim Nachweis angeschwemmter *A. arbustorum* bei Schwimmversuchen zur freien Drift (Lahn) wurde die Bedeutung von Treibgut und überhängender Vegetation für das Anschwemmen der Tiere, und somit für die Beschränkung der Transportdistanzen, besonders deutlich - 74% (37 Individuen) der wiederbeobachteten *A. arbustorum* wurden an in das Gewässer ragenden Ästen von Weiden und angeschwemmten Treibgut aus dem Wasser „gefiltert“. Die Menge und die Eigenschaften des Treibgut auf Überschwemmungsflächen und im Gewässer sind damit nicht nur für die Nutzbarkeit des Transportmittels, sondern auch für die Transportdistanz wesentlich.

### ***Gewässermorphologie und Hydrologie***

Eigenschaften des Gewässers, die den Transport von Treibgut limitieren, werden unter dem Begriff „debris roughness“ zusammengefasst. Die Distanz, die ein einzelnes Treibholz zurücklegt ist abhängig von der Gewässerbreite, relativ zur Holzgröße, vom Windungsgrad des Gewässers und von den Abflussverhältnissen (Braudrick & Grant 2001).

Dabei wirkt die geomorphologische Charakteristik der Gewässersohle besonders in kleinen Fließgewässern auf die Transportdistanzen von Treibholz (Bilby & Ward 1989, 1991, Young 1994, Marcus et al. 2002, Gurnell et al. 2002). An großen Fließgewässern ist die Transportdistanz dagegen stärker durch das Abflussregime bestimmt (Gurnell et al. 2002). Der größte Teil des abgelagerten Treibholzes und Genistmaterials wird während Hochwasser transportiert (Tockner & Waringer 1997, Braudrick & Grant 2001, Gurnell et al. 2002). Ursache dafür ist, neben der Überflutung des Überschwemmungsgebietes, die große Schleppekraft des Wassers aufgrund der hohen Strömungsgeschwindigkeiten.



Dementsprechend wurden während des Abklingens eines Hochwassers an der Lahn bei Schwimmversuchen im November 1999 Driftdistanzen von *Cepaea hortensis* (Helicidae) auf eingebrachtem Treibholz von bis zu 8,6 km in maximal 85 Minuten Driftzeit beobachtet (Tenzer 2000, 2001). Die Strömungsgeschwindigkeit lag bei 1,66 m/s. In der vorliegenden Untersuchung wurden bei einer ähnlichen Driftzeit von 73,8 Minuten (STD 9,1 min) nur 1,52 km überwunden. Die Strömungsgeschwindigkeit war mit 0,34 m/s wesentlich geringer als bei den Versuchen 1999.

Verfrachtungsdistanzen terrestrischer Wirbelloser über „rafting“ sind daher wesentlich von den Abflussverhältnissen bestimmt. Hochwasser haben, aufgrund der hohen Abflüsse und Strömungsgeschwindigkeiten, eine entscheidende Funktion bei der Ausbreitung terrestrischer Wirbelloser über hohe Distanzen.

### **Wind**

Ausbreitungsdistanzen von Diasporen verschiedenster Pflanzenarten durch Fließgewässer wurden in einigen Untersuchungen anhand von Freilandexperimenten ermittelt (Bill et al. 1999, Bill 2000, Nilsson et al. 1991, Nilsson et al. 1993, Andersson et al. 2000). In einzelnen Untersuchungen wurden farbige Holzklötze (22 x 22 x 22 mm, *Pinus sylvestris*) als Attrappen genutzt, um das Driftverhalten von Diasporen zu simulieren (Nilsson et al. 1991, Nilsson et al. 1993, Andersson et al. 2000). Nach Hochwasser an einem Fließgewässer in Nordschweden (Vindel, Breite im Mittel 425 m bei mittlerem Abfluss MQ, Jansson et al. 2000) fanden sich verdriftete Holzklötze maximal 147,5 km flussabwärts wieder. Während eines zweiten Hochwassers waren die Driftdistanzen nicht größer als 55 km, da die Holzklötze durch starken Wind an das Ufer getrieben wurden (Nilsson et al. 1993). An Seen und Fließgewässern in Bereichen mit niedriger Strömungsgeschwindigkeit hat Wind einen großen Einfluss auf driftende Objekte (Cook 1987, Andersson 2000). Auch Danvind & Nilsson (1997) gehen von einem starken Einfluss der Windverhältnisse auf die Verfrachtung kleiner Laubpakete und assoziierter Pflanzensamen aus. Die Verfrachtungsdistanzen terrestrischer Wirbelloser an Fließgewässern können damit in Abhängigkeit von den Windverhältnissen variieren.

#### **6.2.4 Zusammenwirken der Ausbreitung durch freie Drift und „rafting“**

Bei Driftexperimenten mit künstlich eingebrachtem Treibholz und *Cepaea hortensis* an der Lahn überwandten 6 Individuen (1,7 % der eingesetzten Tiere) eine Distanz von maximal 8,6 km zum Teil auch mit natürlich verfrachtetem Pflanzenmaterial (Tenzer 2001). In der vorliegenden Untersuchung zur Verfrachtung von *A. arbustorum* durch freie Drift werden ebenfalls 6 Individuen (1,4% der eingesetzten Tiere) beobachtet, die, obwohl sie ohne Treibgut im Gewässer ausgesetzt wurden, auf Treibgut aufgekrochen waren. Bei Versuchen zur Verfrachtung von *A. arbustorum* mit Pflanzenbündeln wurde das Abschwemmen von Tiere beobachtet, die dann auf der Wasseroberfläche weiter flussabwärts drifteten.

Aufgrund des beobachteten Wechsels zwischen freier Drift und Drift mit Treibgut erfolgt der natürliche Ausbreitungsprozess parallel über beide Verfrachtungswege, aber auch zeitlich aufeinanderfolgend. Durch die mögliche Addition der Driftdistanzen über freie Drift und der Verfrachtung mit Treibgut können Ausbreitungsdistanzen terrestrischer Wirbelloser durch Fließgewässer größer sein, als die experimentell ermittelten Driftdistanzen eines einzelnen Ausbreitungsweges. Dies trifft besonders bei einem hohen Angebot an Treibgut bei Hochwasser zu. Ähnliche Überlegungen finden sich zur Verfrachtung zoochorer Pflanzen in Fließgewässern wie *Geum rivale*. Mit Dornen und Hacken können sich Diasporen während der Verfrachtung an schwimmende Objekte anheften (Sernander 1901 in Nilson & Grelson (1990), Nilsson et al. 1993). Die Ausbreitungsdistanzen können dadurch größer sein, als allein aufgrund der Schwimmdauer der Diasporen auf der Wasseroberfläche anzunehmen ist (Nilson & Grelson 1990).

#### **6.2.5 Schwimmfähigkeit terrestrischer Wirbelloser und potentielle Ausbreitungsdistanzen**

Die Schwimmfähigkeit terrestrischer Wirbelloser auf der Wasseroberfläche ist Voraussetzung für eine Verfrachtung in Fließgewässern, wenn keine Möglichkeit des Transportes mit Treibgut besteht. Die Schwimmdauer und Überlebensrate limitiert die Ausbreitungsdistanzen der freien Drift und geben Aufschluss über potentielle Driftdistanzen unter Hochwasserbedingungen sowie an großen Fließgewässern.

Unabhängig von den im Gewässer wirksamen Einflussfaktoren geben beide Größen die Obergrenze potentieller Verfrachtungsdistanzen in Fließgewässern bei freier Drift an.

### ***Schwimmdauer und potentielle Ausbreitungsdistanzen***

Neben terrestrischen Gehäuseschnecken sind viele weitere Taxa terrestrischer Wirbelloser auf der Wasseroberfläche schwimmfähig. Aufgrund der überwiegend in Laborversuchen ermittelten Schwimmdauer und Überlebensraten schließen verschiedene Autoren entweder auf hohe Ausbreitungsdistanzen durch Wassertransport (Siepe 1995, Coulsson et al. 2002) oder stellen die Fähigkeit terrestrischer Wirbelloser heraus, Überschwemmungen über lange Zeiträume zu überdauern (Kühnelt 1943, Lehmann 1965, Anderson 1968, Siepe 1995). Sind die Tiere fähig auf der Wasseroberfläche zu schwimmen oder zu laufen und zu überleben, ist auch eine erfolgreiche passive Verfrachtung in Fließgewässern möglich.

Umfangreich dokumentiert ist die Schwimmfähigkeit von Carabiden (Joy 1910, Kühnelt 1943, Lehmann 1965, Andersen 1968). Siepe (1989, 1995) stellte bei 95% von 132 untersuchten Carabidenarten eine Schwimm- oder Lauffähigkeit auf der Wasseroberfläche fest. Die Tiere nehmen auf der Wasseroberfläche eine charakteristische Schwimmhaltung ein, die sich von der Körperhaltung beim Laufen an Land unterscheidet. In Dauertests zeigte sich, dass die Tiere zwar nach etwa 30 Minuten aktiven Schwimmens ermüden aber noch nach maximal 11 Tagen lebend auf der Wasseroberfläche treiben. Bereits die Zeitdauer des aktiven Schwimmens ermöglicht es den Tieren potentiell Distanzen von mehreren 100 m zurückzulegen, wenn auch nicht gegen die Strömung (Siepe 1989).

Unter den Kurzflügelkäfern, die häufigste Käferfamilie im driftenden Genist, finden sich vielfach schwimmfähige, uferbewohnende Arten. Eine Besonderheit stellt dabei die Bewegung auf der Wasseroberfläche durch das Absenken der Oberflächenspannung des Wassers mit Abdominalsekreten dar wie bei *Dianous coeruleus* und *Stenus sp.* beobachtet (Joy 1910, Jenkins 1959). Andere Arten dagegen laufen über das Wasser wie *Stenus junco* (Joy 1910) oder *Paederidus rubrothoracicus* und nehmen dabei eine andere Körperhaltung ein, als beim Laufen an Land (Heberdey 1944). Palmén (1944) weist

Schwimmzeiten von Kurzflügelkäfern von mehr als 5 Tagen bei 18-21°C Wassertemperatur nach.

Wolfsspinnen, wie *Pirata piraticus*, sind in der Lage auf oder unter der Wasseroberfläche zu jagen (Gettmann 1976) und damit längere Überflutungszeiten zu überleben. Weitere Lycosiden der Gattungen *Pardosa*, *Pirata* und *Arctosa* können ebenfalls über die Wasseroberfläche laufen. Eine sehr gute Voraussetzung dafür ist die Unbenetzbarkeit der Körperoberfläche und Haare durch Wasser (Dahl & Dahl 1927, Kühnelt 1943, Papi 1955, Shultz 1987, Foelix 1992).

Die Überlebensfähigkeit 5 arktischer Collembolenarten auf der Oberfläche von Seewasser wurde in Laborexperimenten in einem Schüttelbad untersucht. Mit Überlebensraten zwischen 27% und 100% nach 14 Tagen wird belegt, dass die Tiere einen Transport über weite Strecke überstehen könnten (Coulson et al. 2002). Wachsschichten auf der Körperoberfläche bedingen die Schwimmfähigkeit auf der Wasseroberfläche nicht nur bei Collembolen (Palmen 1949), sondern auch bei Zikaden und Blattläusen (Hildebrandt 1997). Die wasserabweisende Körperoberfläche wird als Prädispositionen gegenüber überflutungsgeprägten Standorten gesehen (Rapoport & Sanchez 1963, Hildebrandt 1997). Aufgrund von Luftblasen auf der Körperoberfläche sind Collembolen auch nach Untertauchen in der Lage wieder zur Wasseroberfläche aufzuschwimmen (Rapoport & Sanchez 1963). Am Altrhein der Kühkopf-Knoblochsaue wurden bei Hochwasser auf den Überschwemmungsflächen auch vielfach Individuen von *A. arbustorum* und *Cepaea hortensis* beobachtet, die von Bäumen und Sträuchern auf die Wasseroberfläche fielen, zunächst untertauchten und aufgrund der Luft im Gehäuse wie ein Korken wieder zur Oberfläche aufschwammen.

In Laborversuchen werden maximale Schwimmzeiten lebender Individuen von *A. arbustorum* auf der Wasseroberfläche von 32 Stunden bei 17,5 °C Wassertemperatur (+/- 0,6 °C, Lufttemperatur 16°C), sowie 39 Stunden bei 10°C Wassertemperatur (+/- 0,4°C; Lufttemperatur 8°C) beobachtet. Bei *Helix pomatia* werden maximale Schwimmzeiten von 33 Stunden ermittelt (17,5°C Wassertemperatur, vgl. Kap. 4.2.5).

Die dargestellten Untersuchungen verdeutlichen, dass die Schwimm- und Lauffähigkeit auf der Wasseroberfläche bei einer Vielzahl terrestrischer Wirbellosen verbreitet ist. Die freie Drift ist daher für verschiedenste Gruppen terrestrischer Wirbelloser ein möglicher

Ausbreitungsweg. Die an Laufkäfern, Kurzflügelkäfern, Spinnen und Springschwänzen bislang beschriebenen Schwimmzeiten auf der Wasseroberfläche sind oftmals sehr viel höher als die der untersuchten Schneckenarten. Daraus folgt, dass die Übertragbarkeit möglicher Ausbreitungsdistanzen terrestrischer Gehäuseschnecken durch freie Drift auf andere Taxa terrestrischer Wirbelloser nur bedingt möglich ist, da insbesondere an großen Fließgewässern Ausbreitungsdistanzen anderer terrestrischer Wirbelloser aufgrund der höheren Schwimmdauer wesentlich größer sein können.

Dennoch ermöglicht die verhältnismäßig kurze Schwimmdauer der untersuchten Gehäuseschneckenarten schon eine Verfrachtung über große Distanzen.

Aufgrund der ermittelten Schwimmdauer von *A. arbustorum* auf der Wasseroberfläche ergeben sich potentielle Ausbreitungsdistanzen an der Lahn von 76 km bei einer Driftzeit von 32 Stunden (17,5 °C Wassertemperatur), wenn man die bei Freilandexperimenten ermittelte Driftgeschwindigkeiten von 0,66 m/s zugrunde legt (Wassertemperatur bei Versuchsdurchführung: 16,5 °C). Bei höheren Strömungsgeschwindigkeiten, wie sie bei einem statistisch einmal jährlich an der Lahn auftretendem Hochwasser (HQ1) mit 1,2 m/s gemessen werden (Pegel Marburg, Regierungspräsidium Gießen, Staatliches Umweltamt Marburg), ist eine maximale Driftdistanz von *A. arbustorum* von 138 km möglich (Wassertemperatur von 17,5°C). Für *Helix pomatia* ergeben sich potentielle maximale Driftdistanzen von 150 km, wenn man eine Driftgeschwindigkeit von 1,26 m/s zugrundelegt, wie sie an der Elbe bei Freilandexperimenten beobachtet wurde.

Die Schwimmdauer von *A. arbustorum* ist in 10°C kaltem Wasser etwas höher als in 17,5°C warmen Wasser, unterscheidet sich jedoch nicht signifikant. Die Ausbreitungsdistanzen der freien Drift während Sommer- und Winterhochwassern mit verschiedenen Wassertemperaturen unterscheiden sich aufgrund der Schwimmdauer der Tiere daher wahrscheinlich nicht wesentlich. Einen Einfluss könnte jedoch die geringere Beweglichkeit der Tiere bei tieferen Temperaturen haben, die es ihnen eventuell erschwert an Uferstrukturen oder Treibgut aus dem Wasser zu kriechen. Dies könnte Transportdistanzen der freien Drift im Gewässer erhöhen, aber auch ein Absinken der Tiere vor Erreichen des Ufers begünstigen.

### **6.2.6 Orientierungsmechanismen auf der Wasseroberfläche**

Lauf- und Schwimmbewegungen auf der Wasseroberfläche ermöglichen nicht nur ein Überleben während der Überschwemmungsphasen und die Verfrachtung terrestrischer Wirbelloser. Vielfach sind terrestrische Wirbellose auch in der Lage, durch aktive Schwimm- und Laufbewegungen, sowie der Orientierung an Uferstrukturen, bei geringer Entfernung zum Ufer, an Land zu gelangen (Anderson 1968, Schaller 1969, Bathon 1973, Bauer 1975, Irmeler 1981 u.a.). Während eines Hochwassers an der Elbe im August 2002 wurden sehr viele Carabiden und Spinnen beobachtet, die langsam vorbei driftendes Genist oder Getreibsel gezielt verließen, auf überhängende Vegetation oder den Beobachter zuschwammen und an diesen hinauf kletterten.

Auch Anderson (1968) belegt durch Freilandbeobachtungen, bei denen er Carabiden, Spinnen und Kurzflügelkäfer auf einer ruhigen Wasseroberfläche aussetzte, dass sich die Tiere durch Orientierung schwimmend oder laufend an das nächst gelegene Ufer zurückziehen können.

Heberdey (1943) und Jenkis (1959) weisen an Kurzflügelkäfern (*Stenus sp.*, *Paederidus rubrothoracicus* und *Dianous coerulescens*) eine Orientierung auf der Wasseroberfläche in Richtung dunkler Silhouetten nach, und damit in Richtung eines möglichen Ufers. Ursache für diese Verhalten kann sowohl eine positive Reaktion auf dunkle Kontraste („positive Skototaxis“) als auch negative Phototaxis sein. Collembolen in amazonischen Überschwemmungsgebieten weisen beim Schwimmen auf der Wasseroberfläche ebenfalls eine Uferorientierung auf. Das zugrundeliegende Orientierungsverhalten wird hier als „Skototaxis mit Konturwahrnehmung“ gedeutet (Schaller 1969).

Irmeler (1981) beobachtet an Weberknechten, dass sich das Orientierungsverhalten in Abhängigkeit von den Nass- und Trockenphasen in Auwäldern ändert, und bei Überschwemmung positiv phototaktisch erfolgt, bei Trockenheit dagegen negativ phototaktisch. Die Anpassung des Orientierungsverhaltens an die Überschwemmungssituation wird auch bei Carabiden nachgewiesen. *Bembidion littorale* (Bathon 1973) und *B. foraminosum* (Bauer 1975) zeigen in Laborversuchen während des Schwimmens auf der Wasseroberfläche eine Richtungspräferenz für den Bereich eines Zylinders, der ein Versuchsgefäß umgibt, auf dem vertikale dunkle Streifen dargestellt sind (als Attrappen für Landmarken, wie Bäume und andere Ufervegetation). An „Land“ dagegen bevorzugen die Tiere horizontale Streifen. Die Reaktion wird damit erklärt, das

die Tiere sich an Land an Deckungsmöglichkeiten, wie Steinen oder Streu, orientieren, auf dem Wasser dagegen an Uferstrukturen.

Während das Verhalten verschiedener Taxa terrestrischer Wirbelloser auf dem Wasser von den genannten Autoren als Orientierung am Ufer interpretiert wird, geht Siepe (1989) davon aus, dass Carabiden alle nächstgelegenen, aus dem Wasser ragenden Gegenstände aufsuchen. Dazu zählt er auch schwimmendes Genist.

Die Beweglichkeit und die Orientierungsfähigkeit auf der Wasseroberfläche hat für die Ausbreitung terrestrischer Wirbelloser durch Fließgewässer vorteilhafte Aspekte.

Sie ermöglicht es den Tieren, nach einer Drift im Gewässer, aktiv von der Wasseroberfläche aus neue Habitate oder aber Treibgut aufzusuchen, mit dem sie dann entweder weiter verfrachtet werden oder ein sichereres Hochwasserrefugium erreichen. Dadurch erhöhen sich die Überlebenschancen sowohl bei der Drift, als auch bei einem Verbleib im ursprünglichen Habitat während der Überflutung.

Das Fehlen aktiver Bewegungsmöglichkeiten auf der Wasseroberfläche für Gehäuseschnecken wirkt dagegen vergleichsweise nachteilig für eine erfolgreiche Ausbreitung durch freie Drift und ein Überdauern auf der Wasseroberfläche bei Überflutung, da die Tiere auf ein passives Anschwemmen, einen zufälligen Kontakt mit Treibgut oder ein Absinken des Wasserspiegels angewiesen sind, um an Land zu gelangen oder ein Hochwasserrefugien zu erreichen.

### **6.2.7 Überlebensraten auf der Wasseroberfläche**

Andersen (1968) beobachtet an 6 Carabidenarten, dass die Tiere bei einer Wassertemperatur von 18-20°C zwischen 6 und 14 Tagen lebend auf der Wasseroberfläche schwimmen (*Bembidion littorale*, *B. petrosum*, *B. schüppeli*, *Patrobus atrorufus*, *Pterostichus niger* und *Platynus assimilis*). In 6 bis 8°C kaltem Wasser ist die Überlebensdauer der Tiere auf der Wasseroberfläche mit 50 bis 80 Tagen wesentlich höher. Auch Lindroth (1949) und Siepe (1989) beobachten eine Abhängigkeit der Überlebensdauer von Carabiden auf der Wasseroberfläche von der Wassertemperatur.

Die Überlebensrate terrestrischer Gehäuseschnecken bis zur maximalen Schwimmdauer der Tiere ist mit jeweils 99% für *A. arbustorum* bei 17,5 C° b.z.w. 10°C Wassertemperatur und 100% der *H. pomatia* bei 17,5°C Wassertemperatur sehr hoch.

Die Tiere überleben bei beiden Temperaturen sogar ein Absinken unter Wasser und überdauerten die Zeit bis zur Entnahme nach maximal 8 Stunden. Es kann daher anhand der vorliegenden Untersuchung keine Abhängigkeit der Überlebensrate von *A. arbustorum* von der Wassertemperatur während der Schwimmdauer auf der Wasseroberfläche beobachtet werden.

Die Stoffwechselraten und der Sauerstoffverbrauch poikilothermer Wirbelloser nehmen mit sinkender Temperatur ab, so dass der Sauerstoffbedarf (und Energiebedarf) bei niedrigerer Temperatur unter Wasser länger gedeckt werden kann (vgl. Wesenberg-Lund 1943, Heydemann 1968). Die Überdauerungsfähigkeit terrestrischer Wirbelloser unter Wasser ist daher vielfach temperaturabhängig (Lindroth 1949, Anderson 1968, Siepe 1989, Zulka 1991). Während des Zeitraums der Drift von *A. arbustorum* an der Wasseroberfläche wirkt der Sauerstoffbedarf bei den untersuchten Temperaturen jedoch noch nicht limitierend für das Überleben der Tiere, wie die hohen Überlebensraten zeigen.

Nach älteren Arbeiten überlebt *A. arbustorum* nur bis zu 11 Stunden unter Wasser bei einer Wassertemperatur von 18-20°C. *Cepaea nemoralis* und *H. pomatia* überdauerten bei dieser Temperatur zwischen 12 bis 18,5 Stunden. Gedeckelte *H. pomatia* können bis zu 9 Tagen bei einer Wassertemperatur von 2-3°C überleben (Künkel 1916, 1930).

Die bislang für *A. arbustorum* unter Wasser belegten Überdauerungszeiten sind kürzer als die Schwimmdauer, die die Tiere in Laborversuchen lebend auf der Wasseroberfläche drifteten. Künkel (1916, 1930) führt diese Versuche jedoch im Gegensatz zur vorliegenden Arbeit in stehendem Wasser und ohne Sauerstoffzufuhr durch. Die Überlebensraten der Tiere sind daher wahrscheinlich unter Wasser wesentlich geringer. Solche Bedingungen können auf überstauten Überschwemmungsflächen bei strömungsarmen Bedingungen durchaus auftreten. Die Sauerstoffsättigung an der Wasseroberfläche ist jedoch in fließendem Wassers sehr hoch und begünstigt wahrscheinlich das Überleben der Tiere. Auf diese Weise können die Überlebensraten auf der Wasseroberfläche verfrachteter Gehäuseschnecken bis zu den höchst möglichen Driftdistanzen sehr hoch sein.



### 6.3 Aktive Ausbreitung terrestrischer Gehäuseschnecken

In Zusammenhang mit der passiven Ausbreitung von *A. arbustorum* entlang von Fließgewässern sind auch die Ausbreitungsdistanzen bei aktiver Ausbreitung von Bedeutung, da die Tiere nach einer Verfrachtung in Fließgewässern in der Lage sein müssen, geeignete Habitate in räumlicher Nähe zum Ablagerungsort aufzusuchen. Dieser Teilaspekt der Ausbreitung entlang von Fließgewässern ist für die Etablierung der Art und Integration der verfrachteter Individuen in bestehende Populationen bedeutend und damit für den Erfolg des Ausbreitungsprozesses entscheidend.

Bisherige Untersuchungen zum Ausbreitungsverhalten von Landschnecken konzentrieren sich auf die Analyse von Faktoren, welche die Mobilität und Ausbreitungsdistanz der Tiere bestimmen.

Die größte Bedeutung für die Aktivität von Landschnecken, und damit auch für die Ausbreitungsleistungen der Tiere, haben Feuchtigkeit, Temperatur- und Lichtverhältnisse (z.B.: Dainton 1954, Cameron 1970a; Cameron 1970b, Duval 1970, Crawford-Sidebotham 1972, Bailey 1975, Boag 1985, Dainton & Wright 1985, Dainton 1989, Munden & Bailey 1989). Darüber hinaus unterliegt das Bewegungsverhalten terrestrischer Gastropoden weiteren Einflüssen.

Es kann nach Untersuchungen einiger Autoren durch die lokale Populationsdichte bestimmt sein (Hamilton & Wellington 1981, Greenwood 1974, Cameron & Williamson 1977). Andere Untersuchungen belegen jedoch keine Abhängigkeit der Ausbreitungstendenz von der Individuendichte (Baur & Baur 1994).

Die Tendenz, einen Ruheplatz wiederholt aufzusuchen („homing“), ist für die Größe der Ausbreitungsdistanzen ebenfalls von Bedeutung. Bei einem ausgeprägtem „homing“-Verhalten sind die zurückgelegte Ausbreitungsdistanzen in größeren Zeiträumen wesentlich geringer als bei einer geringen „homing“-Tendenz (Potts 1975, Cook 1979, 1980, Bailey 1989).

Individuelle Unterschiede, als Ursache für heterogenes Ausbreitungsverhalten innerhalb von Populationen, z.B. aufgrund genetischer Faktoren, sind bislang wenig untersucht, werden aber als bedeutender Einflussfaktor auf die Populationsdynamik angenommen (Janßen & Plachter 1998). Dagegen sind individuelle Unterschiede in den

Ausbreitungsleistungen unterschiedlich großer Tiere, bedingt durch das Alter der Tiere, bereits belegt. Höhere Ausbreitungsleistungen jüngerer Individuen wurden an *Helix pomatia* (Lomnicki 1971, Pollard 1975), geringere Ausbreitungsleistungen juveniler Tiere an *Theba pisana* beobachtet (Cowie 1984). Unterschiede in den Ausbreitungsleistungen subadulter und adulter *A. arbustorum* konnten jedoch nicht belegt werden (Baur 1986), ebenso nicht an unterschiedlich großen adulten Individuen von *A. arbustorum styriaca* (Kleewein 1999).

Im Jahresverlauf zeigen sich aufgrund endogener Rhythmen Unterschiede im Ausbreitungsverhalten der Tiere. Oftmals sind Ausbreitungsdistanzen im Frühjahr während der Fortpflanzungszeit größer (*A. arbustorum*, *Cepaea nemoralis*, *H. pomatia*) und im Herbst, kurz vor der Überwinterung, geringer oder wieder leicht ansteigend (Edelstam & Palmer 1950, Cameron & Williamson 1977, Baur 1986, Baur & Baur 1990). Dazu weisen viele Landschnecken im Jahresverlauf eine unterschiedliche räumliche Verteilung und Orientierung der Bewegungsrichtungen auf, wenn die Orte der Fortpflanzung, Eiablage oder Futtersuche und der Überwinterung verschieden sind (Edelstam & Palmer 1950, Pollard 1975, Livshits 1985, Baker 1988a, 1988b).

Der Schwerpunkt dieser Arbeit liegt nicht in der Analyse der Einflussfaktoren, die Ausbreitungsdistanzen bekanntermaßen bestimmen. Vor dem Hintergrund der möglichen Etablierung in geeigneten Habitaten stellt sich vor allem die Frage nach der Richtungswahl und den Ausbreitungsdistanzen der Tiere auf den Überschwemmungsflächen. Die genannten Einflussfaktoren sind wichtig, um das beobachtete Ausbreitungsverhalten zu erklären. Dabei ist zu berücksichtigen, dass Ausbreitungsdistanzen und Richtungswahl auch in Abhängigkeit vom Habitat variieren können. Einfluss auf die Ausbreitungsdistanz haben die Art und die Höhe der Vegetation (Cain & Currey 1968, Cowie 1980, 1984, Baker & Hawke 1990), die Form (linear, zweidimensional, Baur & Baur 1993) und die Heterogenität des Habitates (Baker 1988a; Baur & Baur 1995). Vergleicht man die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung mit bisherigen Beobachtungen zum Ausbreitungsverhalten von *A. arbustorum* (Baur 1986, Baur & Baur 1993) so wird zudem deutlich, dass sich das Ausbreitungsverhalten in präferierten, geeigneten Habitaten von *A. arbustorum* von dem in weniger geeigneten Habitaten unterscheidet.

### 6.3.1 Ausbreitungsdistanzen von *A. arbustorum*

Die Ausbreitungsdistanzen von *A. arbustorum* auf Überschwemmungsflächen der Lahn liegen bei 1,3 m und 3,1 m innerhalb von vier Tagen (Kap. 5.2.2). Maximale Ausbreitungsdistanzen umfassen Werte zwischen 8 m und 11 m im gleichen Zeitraum. Die ermittelten Ausbreitungsdistanzen decken sich mit den Ergebnissen anderer Freilanduntersuchungen zur aktiven Ausbreitungsfähigkeit der Art (Tab. 25).

Tab 25: Ergebnisse von Freilanduntersuchungen zum Ausbreitungsverhalten von *Arianta arbustorum*. Erfasst sind Ort (S = Schweden, CH = Schweiz, Ö = Österreich, D = Deutschland), Habitat in dem die Untersuchungen durchgeführt wurde, zurückgelegte Ausbreitungsdistanzen und Zeitraum in dem die jeweiligen Distanzen beobachtet wurden. Bei Angaben zu Ausbreitungsdistanzen über mehrere Monate und Jahre handelt es sich um die überwundenen Nettodistanzen. Erweitert nach Baur (1993)

Ort	Habitat	Zeitraum	Distanzen Mittelwert (m) (Maximum)	Frei-lassungs-ort	Richtungs-präferenzen	Ausbreitungs-distanz in Bezug zur Bewegungs-richtung	Quelle
CH	Weide entlang eines Grabens	1 Tag 1 Jahr	0,23 – 0,71 (8)	Fundort	keine	Parallel zum Graben signifikant höhere Distanzen	Baur (1986)
CH	Brennellsaum entlang eines Geröllbandes	1 Jahr	7,0 (16)	Fundort	keine	–	Baur (1986)
CH	Alpines Grassland, Geröll	1 Jahr	12 (23)	Fundort	keine	Bergaufwärts signifikant höhere Distanzen	Baur (1986)
S	Straßenrand, hohe Krautvegetation	1 Monat 3 Monate	1,3 (8) 2,2 (14)	Fundort	keine	-	Baur & Baur (1990)
S	Straßenrand, hohe Krautvegetation	1 Monat 3 Monate	2,3 (10) 2,9 (12)	Fundort	keine	-	Baur & Baur (1990)
S	Holzschlag, hohe Krautvegetation	1 Monat 3 Monate	3,3 (11) 4,9 (11)	Fundort	keine	-	Baur & Baur (1990)
CH	Holzschlag, hohe Krautvegetation	1 Tag	0,58 (4,44)	Fundort	keine	-	Baur & Baur (1993)
CH	Subalpine Weide, entlang eines Grabens	10 Monate 1 Tag	6,2 (15) 0,4 (1,57)	Fundort	keine	-	Baur (1993)
Ö	Subalpiner Hang mit lückiger Vegetation	1 Tag	0,176 (5,45)	Fundort	keine	Im Winter Bergabwärts höhere Ausbreitungsdistanzen	Kleewein (1999)*
D	Wiesen, gemähte Wiese	4 Tage  20 Tage**	1,4 (11,09) 1,3 (8,00) 3,14 (10,14)  8,27 (13,6) 4,24 (10,50) 6,12 (16,05)	neues Habitat	in Richtung Ruderalflur und feuchter Gehölze	Signifikant höhere Ausbreitungsdistanzen in bevorzugter Richtung	Vorliegende Arbeit

\* die Untersuchungen wurden an der Unterart *Arianta arbustorum styriaca* durchgeführt.

\*\* Nettodistanzen

Die von anderen Autoren beobachteten mittleren Ausbreitungsdistanzen von *A. arbustorum* liegen zwischen 0,23 m und maximal 4,44 m pro Tag im jeweils ursprünglichen Habitat der Tiere (Baur 1986, 1993). Untersuchungen an der Unterart *A. arbustorum styriaca* ergeben mittlere Ausbreitungsdistanzen von 0,176 m (SD +/- 0,60) sowie maximale Ausbreitungsdistanzen von 5,45 m pro Tag. Die in der vorliegenden Untersuchung ermittelten Ausbreitungsdistanzen sind somit von gleicher Größe wie bereits belegte Ausbreitungsdistanzen.

Über größere Zeiträume sind die überwundenen Nettodistanzen durch *A. arbustorum* überwiegend gering. Sie umfassen mittlere Werte zwischen 7 m und 12 m pro Jahr (Baur 1986) oder 1,3 m bis 3,3 m in Monat (Baur & Baur 1993). Demgegenüber sind die auf den Untersuchungsflächen der Lahn beobachteten zurückgelegten Nettodistanzen relativ hoch. Sie nehmen mittlere Werte zwischen 4,24 m (+/- 2,72 m) auf der Fläche Ronhausen und 8,27 m (+/- 2,63 m) auf der Fläche Schenckenwäldchen in 20 Tagen ein.

### ***Ausbreitungsdistanzen in Abhängigkeit von der Bewegungsrichtung***

Bei den beschriebenen Untersuchungen (Baur 1986, Baur 1993) wurde im jeweils ursprünglichen Habitat der Tiere weder eine bevorzugte Bewegungsrichtung (Rayleigh-Test  $p > 0,1$ ), noch eine erhöhte Ausbreitungsdistanz in eine bestimmte Himmelsrichtung beobachtet.

Ausnahmen sind hangaufwärts verlaufende Bewegungen von *A. arbustorum* in alpinen Habitaten (s. Tab. 25). Diese wurden als Kompensationsbewegungen des passiven Bergabwärtsrollens der Tiere interpretiert (Baur 1984, 1986, Baur et al. 1997, Kleewein 1999). Bei solchen Kompensationsbewegungen werden höhere Distanzen bergaufwärts zurückgelegt. Sie sind durch **negative geotaktische Orientierung** der Tiere bedingt (Baur 1986, Baur & Gostelli, 1986). In Laborversuchen wird daneben auch eine bevorzugte Bewegungsrichtung von *A. arbustorum* „hangaufwärts“ belegt (Baur & Gostelli 1986).

Die Untersuchungsfläche Ronhausen fällt in bevorzugter Bewegungsrichtung leicht ab, die Flächen Bellnhausen und Schenckenwäldchen verlaufen in bevorzugter Bewegungsrichtung erst ab etwa 3 bis 4 m Entfernung zum Aussetzungspunkt kontinuierlich leicht ansteigend. Eine primär hangaufwärtsgerichtete Bewegung kann daher das Bewegungsverhalten von *A. arbustorum* nicht auf allen Untersuchungsflächen vollständig erklären (s. Kap. 6.3.3).

Vergleichbar sind die vorliegenden Ergebnisse mit Untersuchungen zum Ausbreitungsverhalten von *A. arbustorum* auf einer alpinen Wiese, bei denen die Tiere

signifikant höhere Ausbreitungsdistanzen parallel zu einem feuchten Graben und geringere senkrecht zu diesem zurücklegten. Die Tiere mieden so die trockenere Umgebung des Grabens (Baur 1986). Auf den drei Untersuchungsflächen der Lahn überwandten Individuen von *A. arbustorum* jeweils signifikant höhere Distanzen in Richtung feuchter Gehölze und Ruderalfluren.

Feuchte- und Temperaturgradienten sind sehr wahrscheinlich ein wesentlicher Grund für die höheren Ausbreitungsdistanzen von *A. arbustorum* in Richtung der Gehölze. Temperatur und Feuchte haben einen wesentlichen Einfluss auf die Aktivität der Art. Unter trockenen, warmen Bedingungen (28°C) verlieren Individuen von *A. arbustorum*, bezogen auf ihr Körpergewicht, mehr Wasser als *C. nemoralis* und *C. hortensis*. Diese beiden Arten sind in Übereinstimmung dazu in trockeneren Habitaten verbreiteter als *A. arbustorum*. Bei geringer Luftfeuchtigkeit zeigen alle drei Arten eine signifikant verringerte Aktivität (Cameron 1970a). Cameron (1970b) belegte, dass *A. arbustorum* bei durchschnittlich niedrigeren Temperaturen aktiv ist als *C. hortensis* und *C. nemoralis*. *A. arbustorum* ist zudem, auch bei höheren Temperaturen, seltener nachtaktiv. Die an die Gehölze angrenzenden Wiesenbereiche der Untersuchungsflächen Ronhausen und Bellnhausen wurden im Tagesverlauf länger beschattet, da die Gehölze in südlicher und östlicher Richtung lagen. Besonders in den Morgenstunden, neben der Dämmerung die Hauptaktivitätszeit der Tiere, blieben die beschatteten und durch Tau und Niederschläge nassen Wiesenbereiche in den Vormittagsstunden länger feucht und kühl. In diesen Bereichen waren die Tiere länger auf der Vegetation sichtbar, in besonnten und wärmeren Bereichen zogen sich die Tiere tiefer in die Vegetation zurück. Eine längere Aktivität der Tiere auf beschatteten Wiesenflächen, in Kombination mit einem aktiven Aufsuchen von Bereichen höherer Feuchte, ist wahrscheinlich eine Ursache für höhere Bewegungsdistanzen in Richtung der Gehölze.

Auf der Untersuchungsfläche Schenckenwäldchen befand sich das Gehölz in nördlicher Richtung, daher wurden hier die Wiesenflächen nicht großflächig beschattet. Allerdings stellt das Gehölz aufgrund feuchter Senken und dichter Vegetation im Vergleich zu angrenzenden Getreidefeldern und Brachen auch im Sommer einen Bereich relativ hoher Luftfeuchte dar. Bereiche höherer Feuchte können von *C. nemoralis* über Distanzen von mehr als einem Meter wahrgenommen werden (Rollo & Wellington 1981). Es ist daher

nicht auszuschließen, dass die ausgesetzten *A. arbustorum* höhere Bewegungsdistanzen entlang eines Luftfeuchtegradienten zurückgelegt haben. Die Orientierungsfähigkeit an Feuchte- und Temperaturgradienten kann auch Einfluss auf die *Bewegungsrichtung* haben (Kap. 6.3.3).

### **6.3.2 Ausbreitungsrichtungen**

Im Gegensatz zu den bisherigen Untersuchungen an *A. arbustorum* wurde ein gerichtetes Bewegungsverhalten an vielen anderen terrestrischen Gastropodenarten beobachtet (Edelstam & Palmer 1950, Pollard 1975, Livshits 1985, Baker 1988a,b; Janßen & Plachter 1998) und ist daher kein unbekanntes Phänomen. Gerichtetes Bewegungsverhalten tritt häufig saisonal auf, wenn die Tiere zwischen Überwinterungsplätzen und Orten der Fortpflanzung- und Eiablage wechseln. Die Tiere sind also fähig, sich innerhalb ihres Jahreslebensraums zu orientieren und unterschiedliche Teilhabitate zu nutzen.

Baker (1988a,b) stellte saisonal gerichtetes Bewegungsverhalten an *Theba pisana* und *Cerneuella virgata* fest. Die Tiere bewegen sich im frühen Sommer von einer Weide zu einer angrenzenden Krautvegetation an einem Straßenrand. Dabei legen sie bis zu 50 m innerhalb von drei Monaten zurück. In Fang-Wiederfangexperimenten wurde dieses Verhalten untersucht. Markierte Individuen beider Arten wurden im Frühsommer auf der Weide und in der Krautvegetation ausgesetzt. Die Tiere auf der Weide bewegten sich in Richtung der Krautvegetation, in der Krautvegetation ausgesetzte Tiere verblieben dort. Wiederfundhäufigkeiten waren damit in Richtung der Straßenrandvegetation signifikant höher. Im Herbst kehrte sich dieses Verhältnis um.

Beobachtungen an *Brephulopsis bidens* (Pulmonata, Enidae), einer endemischen Landschnecke der Krim, weisen ebenfalls auf gerichtetes Bewegungsverhalten, beim Aufsuchen von Überwinterungsplätzen hin (Livshits 1985). Saisonales gerichtetes Bewegungsverhalten wird auch an *Helix pomatia* (Edelstam & Palmer 1950, Pollard 1975) beobachtet, wobei die Tiere im Herbst zu den Überwinterungsplätzen des Vorjahres zurückkehren, die sich von Orten der Fortpflanzung und Eiablage unterscheiden. In anderen Untersuchungen an *Helix pomatia* wird dagegen kein saisonales gerichtetes Bewegungsverhalten festgestellt (Hansson 1991).

Edelstam & Palmer (1950) führten darüber hinaus experimentelle Untersuchungen durch, bei denen sie Individuen von *Helix pomatia* in ein anderes Habitat verfrachteten. Sie stellen fest, dass die Tiere Distanzen von bis zu 150 m zum Ursprungshabitat überwinden und in dieses zurückkehren. Bei einer Distanz von 2 km verlieren die Tiere diese Fähigkeit. In weiteren Versuchen befand sich zwischen Ursprungshabitat und Aussetzungsort ein ungeeignetes Habitat. Die Tiere bewegten sich dann gerichtet auf ein neues geeignetes Habitat zu und kehrten nicht in ihr Ursprungshabitat zurück, wenn die Distanz zum Ursprungshabitat größer als 40 m war. Bei Distanzen von 15-35 m überquerten sie auch ungeeignete Habitate und kehrten zum Ursprungshabitat zurück.

Die dargestellten Untersuchungen belegen, dass terrestrische Gehäuseschnecken in der Lage sind, sich innerhalb ihres Jahreslebensraums gerichtet zu bewegen. Insbesondere die Experimente von Edelstam & Palmer (1950) und der vorliegenden Untersuchung zeigen, dass Landschnecken sich auch in Richtung neuer Habitate orientieren, wenn sie sich außerhalb der Reichweite des ursprünglichen Habitates befinden. Papi (1992) bezeichnet ein gerichtetes Bewegungsverhalten, das nach einer Verfrachtung von Tieren durch Wind, Wellen oder Prädatoren zu Bereichen außerhalb ihres ursprünglichen Habitates auftritt, als **externes „homing“**. Das an *A. arbustorum* beobachtete Bewegungsverhalten kann daher als externes „homing“ bezeichnet werden.

Aufgrund des verbreiteten Auftretens gerichteten Bewegungsverhaltens ist anzunehmen, dass insbesondere größere Gehäuseschneckenarten fähig sind, nach einer Verfrachtung in Fließgewässern geeignete Habitate aufzufinden. Die Fähigkeit zur Orientierung und zu einem gerichtetem Bewegungsverhalten ist allerdings nur bis zu einer relativ geringen Entfernung zu einem geeigneten Habitat gegeben (vgl. Edelstam & Palmer 1950). Nach dem Anschwemmen ist das Erreichen eines geeigneten Habitats aufgrund der geringen Ausbreitungsleistungen und des eingeschränkten Orientierungsvermögens von Landschnecken daher davon abhängig, ob die Tiere in räumlicher Nähe zu einem geeigneten Habitat abgelagert werden.

### 6.3.3 Orientierungsmechanismen bei Landgastropoden

Dem beobachteten Bewegungsverhalten von *A. arbustorum* müssen Orientierungsmechanismen zugrunde liegen, die das Auffinden eines geeigneten Habitates ermöglichen. Chase and Croll (1981) nehmen an, dass die olfaktorische Wahrnehmung für terrestrische Schnecken den wichtigsten Orientierungsmechanismus darstellt. Positive Anemotaxis, gegen den Wind gerichtete Bewegungen bei olfaktorischen Reizen, führt zu gerichtetem Bewegungsverhalten der Tiere (Croll 1983). In nahezu unbewegter Luft können kleinräumige Konzentrationsunterschiede einer chemischen Substanz zwischen den Kopftentakeln wahrgenommen werden, an denen sich chemorezeptorische Sinneszellen befinden (Tropotaxis, Chase & Croll 1981, Croll 1983). Goodfriend (1983) nimmt eine positive anemotaktische Orientierung von *C. nemoralis* aufgrund des gerichteten Bewegungsverhalten der Tiere und der im Untersuchungsgebiet vorherrschenden Windrichtungen an. Cook (1980) beobachtet ein gegen den Wind gerichtetes Aufsuchen von Ruheplätzen bei *Limax pseudoflavus*. Positive Anemotaxis kann auch an *Helix aspersa* beobachtet werden, wenn eine Luftströmung mit Salatgeruch versetzt wird (Farkas & Shorey 1976).

Eine Attraktionswirkung geht vielfach auch von Schleimspuren, Pheromonen oder Geruchsstoffen im Faeces von Artgenossen aus (Cook 1979, Chase & Boulanger 1978, Rollo & Wellington 1981). Eine Ursache für das gerichtete Bewegungsverhalten von *A. arbustorum* kann daher die Wahrnehmung bevorzugter Nahrung oder von Artgenossen sein. Schmidt (1955) nutzte abgeschnittene und bereits etwas in Fäulnis übergegangene Brennesseln (*Urtica dioica*) als Köder für *A. arbustorum*. Auf den Untersuchungsflächen Bellnhausen und Ronhausen bewegen sich die Tiere ebenfalls in Richtung der Bestände von *Urtica dioica*, in denen gleichzeitig hohe Individuendichten natürlich vorkommender *A. arbustorum* beobachtet werden (vgl. Kap. 6.3.2).

Gerichtetes Bewegungsverhalten kann jedoch nicht immer auf positive Anemotaxis zurückgeführt werden. Baker (1988 a,b) stellt keinen Zusammenhang zwischen Windrichtung und Bewegungsrichtung bei der Orientierung von *Cernuella virgata* und *Theba pisana* in Richtung ihrer Winterquartiere fest. Die drei Untersuchungsflächen der vorliegenden Untersuchung lagen in räumlicher Nähe (Luftliniendistanz zueinander 0,5 bis 10 km), im gleichen nord-süd ausgerichteten Flussabschnitt der Lahn. Die Anordnung der Gehölze zum jeweiligen Aussetzungspunkt von *A. arbustorum* waren jedoch sehr



verschieden (Gehölze: nördlich, südlich, östlich). Eine allein positiv anemotaktische Orientierung der Tiere in Richtung Gehölze ist daher unwahrscheinlich.

Auch die visuelle Wahrnehmung hat eine Bedeutung für die Orientierung, da sich Schnecken auf Silhouetten von Bäumen und Sträuchern zubewegen, die sie als Ruheplatz verwenden (Peake 1978). Zanforlin (1976) zeigte, dass *Theba pisana* skototaktisch reagiert. Die Tiere orientierten sich im Labor in Richtung dunkler Objekte vor hellem Hintergrund. Andere Autoren messen der optischen Orientierung von Gastropoden aufgrund der geringen Leistungsfähigkeit der Augen jedoch keine große Bedeutung zu (Edelstam & Palmer 1950, Gelperin 1976).

In der vorliegenden Untersuchung waren die Gehölze nicht weiter als 12 m vom Aussetzungspunkt entfernt und nahmen damit einen großen Teil der Silhouette in den jeweiligen Himmelsrichtungen ein (vgl. Kap. 2.2.2) und beschatteten die Untersuchungsflächen teilweise großflächig. Janssen & Plachter (1998) ziehen die Möglichkeit der Orientierung von *Cepaea nemoralis* an Bäumen und Sträuchern in Betracht. Die Tiere kriechen an diesen zur Thermoregulation hoch (Jaremovic & Rollo 1979). Da dieses Verhalten an *A. arbustorum* bei Hochwasser beim Ausweichen vor dem steigenden Wasserstand am Altrhein der Kühkopf-Knoblochsau beobachtet wird, ist die Orientierungsfähigkeit der Tiere an diesen Strukturen wahrscheinlich.

Farkas & Shorey (1976) betonen, dass die Orientierung terrestrischer Schnecken mehr als ein sensorisches System einbezieht. Das gerichtete Bewegungsverhalten von *A. arbustorum* auf den Überschwemmungsflächen ist daher wahrscheinlich auf mehrere Orientierungsmechanismen gestützt. Der Orientierung an einem Temperatur- und Feuchtegradienten und der olfaktorischen Wahrnehmung von Nahrung und Argenossen kommt in der vorliegenden Untersuchung wahrscheinlich die größte Bedeutung für das gerichtete Bewegungsverhalten zu.

### **6.3.4 Ausbreitung in bevorzugten und weniger geeigneten Habitaten**

Das Fehlen einer Richtungspräferenz in natürlichen Habitaten von *A. arbustorum* (vgl. Tab. 25) legt nahe, dass sich das Bewegungsverhalten der Tiere in Abhängigkeit von der Eignung des Habitates für die Art ändert. Während es im natürlichen Habitat der Tiere, durch ein „random walk“-Modell beschrieben werden kann (Baur 1986, 1993) weisen die Tiere in einem weniger geeigneten Habitat eine signifikante Richtungspräferenz und erhöhte Ausbreitungsdistanzen in bevorzugter Bewegungsrichtung auf (Kap. 5.2.4, „biased random walk“, Turchin 1998). Solch unterschiedliches Ausbreitungsverhalten in weniger geeigneten und geeigneten Habitaten wurde für Gehäuseschnecken bislang nicht belegt. Das gerichtete Bewegungsverhalten von *A. arbustorum* in wenig geeigneten Habitaten ermöglicht es, ungünstigen Lebensbedingungen auszuweichen.

Das Auftreten eines gerichteten Bewegungsverhaltens von Carabiden in nicht präferierten Habitaten wurde von vielen Autoren als Ausweichen vor ungünstigen Lebensbedingungen interpretiert und als „correlated random walk“ beschrieben (vgl. Baars 1979, Wallin & Ekbohm 1988, Kennedy 1994, Charrier et al. 1997, Butterweck 1997).

Im Gegensatz zu diesen Untersuchungen wurde jedoch keine Korrelation aufeinanderfolgender Bewegungsrichtungen bei *A. arbustorum* in ungeeigneten Habitaten festgestellt (s. Kap. 5.2.4), da die Drehwinkel aufeinander folgender Bewegungen von *A. arbustorum* auf allen drei Untersuchungsflächen zufällig streuen („biased random walk“). Aufgrund der bei Landschnecken besonders stark ausgeprägten Ansprüche an Temperatur und Feuchte (Cameron 1970a,b, Ant 1963, Munden & Bailey 1989) und der geringen Mobilität der Tiere ist anzunehmen, dass die Notwendigkeit, kleinräumig feuchtere Bereiche als Rückzugsgebiet während der mehrere Tage andauernden Bewegung aufzusuchen, eine Ursache für die unkorrelierte Bewegung der Tiere ist. So zeigten Chang & Emlen (1993), dass Futter und Unterschlupfmöglichkeiten wesentlich die Verteilung von *C. nemoralis* in Mikrohabitaten bestimmen.

Die wenig mobilen Tiere können während der Bewegung kurzzeitig andere Richtungspräferenzen haben, um Ruheplätze aufzusuchen oder Nahrung aufzunehmen. Da jedoch signifikant mehr Bewegungen in Richtung geeigneter Habitats verlaufen und

signifikant höhere Ausbreitungsdistanzen in diese Richtungen zurückgelegt werden, bewegen sich die Tiere in größeren Zeitintervallen letztendlich in Richtung geeigneter Habitate. Nach Marsh & Jones (1988) ist ein solches Bewegungsverhalten typisch für Individuen, die sich entlang eines (Konzentrations-) Gradienten bewegen, der erst während der Bewegung wahrzunehmen ist. Dies stimmt mit der möglichen Erklärung des gerichteten Bewegungsverhaltens entlang von Feuchte- und Temperaturgradienten überein.

Das beobachtete Ausbreitungsverhalten von *A. arbustorum* ist für die passive Ausbreitung terrestrischer Gehäuseschnecken durch Fließgewässer von substantieller Bedeutung. Es erhöht die Wahrscheinlichkeit, dass die Tiere nach dem Anschwemmen ein Habitat erreichen, das ihren ökologischen Ansprüchen genügt. Eine mögliche Integration in bestehende Populationen oder die Etablierung der Art in einem neuen Habitat wird dadurch unterstützt.

Dieses Ausbreitungsverhalten stellt eine effektive Ausbreitungsstrategie in wenig geeigneten Habitaten dar. Im Gegensatz dazu interpretiert Oggier (1995) das ungerichtete Ausbreitungsverhalten von *Helicella itala* (Helicidae) als eine geeignete Ausbreitungsstrategie, da durch die stärkere Streuung der Individuen das Überleben der Tiere auf einer größeren Fläche gesichert wird. In einem geeigneten Habitat kann dieses Ausbreitungsverhalten die Überlebenswahrscheinlichkeit der Art erhöhen, in einem ungeeigneten Habitat ist ein gerichtetes Ausbreitungsverhalten jedoch erfolgreicher.

### 6.3.5 Vergleich aktiver und passiver Ausbreitungsdistanzen

Die Häufigkeitsverteilung der Ausbreitungsdistanzen von *A. arbustorum* in einem Zeitraum von vier Tagen nimmt mit zunehmender Größe der Distanz exponentiell ab (Kap. 5.2.2). Dieser funktionale Zusammenhang wird sowohl durch Untersuchungen zum Ausbreitungsverhalten von *A. arbustorum* (Baur & Baur 1993) bestätigt, als auch durch Untersuchungen zum Ausbreitungsverhalten anderer Landschnecken wie *Ceriuella virgata* (Baker 1988a), *Theba pisana* (Baker 1988b) und *Helicella itala* (Oggier 1995). Die Tiere legen damit aktiv zu einem Großteil geringe Distanzen zurück. Einzelne Individuen erreichen damit aber auch deutlich höhere Ausbreitungsdistanzen als andere Individuen wie der Vergleich maximaler und mittlerer Ausbreitungsdistanzen zeigt (Tab. 26).

Tab. 26: Ausbreitungsdistanzen verschiedener Gehäuseschneckenarten (Helicidae). Ergebnisse von Fang- Wiederaufnahmefragmenten. Die Tiere wurden in ihrem natürlichen Habitat untersucht (Fundort) oder in einem neuen Habitat ausgesetzt.

Art	Habitat	Zeitraum	Distanzen (m) Mittelwert (Maximum)	Freilassungs- ort	Quelle
<i>C. hortensis</i>	Wiese	2 Monate	2,1 (7,5)	Fundort	Bengtson (1976)
<i>C. nemoralis</i>	Wiese, Sträucher	6 Monate	23,8 (46)	Fundort	Schnetter (1951)
<i>C. nemoralis</i>	Brachland und gemähte Wiese	2 Tage 10 Tage	1,85 (7) 5,4 (17,9)	neues Habitat	Janßen & Plachter (1998)
<i>Helicella itala</i>	Beweideter Magerrasen	1 Tag 7 Tage 14 Tage	0,5 (1,87) 1,68 (6,43) 2,41 (10,18)	Fundort	Oggier (1995)
<i>H. pomatia</i>	Gestein mit Strauch- vegetation	7 Tage	1,55- 3,65	Fundort	Pollard (1975)
<i>Theba pisana</i>	Weide mit angrenzender Saum- vegetation	1 Tag 1 Monat	0,1-1,1 (75)	Fundort	Baker (1988b)
<i>Ceriuella virgata</i>	Weide	1 Tag 1 Monat 3 Monate	0,1-0,4 (25) (50)	Fundort	Baker (1988a)

Obwohl die Anzahl der Individuen, die sich über große Entfernungen ausbreiten gering ist, können bereits diese einzelnen Tiere für die Ausbreitung der Art über größere Landschaftsausschnitte, den genetischen Austausch und für die Neugründung von Populationen entscheidend sein. Um die Ausbreitungsfähigkeit einer Art bewerten zu können, ist der Einbezug der maximalen Ausbreitungsdistanzen Voraussetzung. Bei alleiniger Berücksichtigung mittlerer Ausbreitungsdistanzen kann die Ausbreitungsfähigkeit einer Art unterschätzt werden. Auch aufgrund der methodischen Schwierigkeit, einzelne weit ausbreitende Individuen zu erfassen (vgl. Kap.5.1) werden Ausbreitungsdistanzen wahrscheinlich vielfach unterschätzt. Das betrifft sowohl aktive als auch passive Ausbreitungswege.

Beim Vergleich aktiver und passiver Ausbreitungsdistanzen wird deutlich, dass bei passiver Ausbreitung wesentlich höhere Distanzen in kürzeren Zeiträumen überwunden werden können. (Tab. 27)

Tab. 27: Ausbreitungsdistanzen von *A. arbustorum* entlang von Fließgewässern. Ausbreitungsdistanzen werden jeweils auf den benötigten Zeitraum in Stunden (h) und Tagen (d) bezogen.\*potentielle Ausbreitungsdistanzen; \*\*bei einer Fließgeschwindigkeit von 1,2 m/s wie sie bei einem einjährlichem Hochwasser (HQ<sub>1</sub>) an der Lahn erreicht wird (Daten: Regierungspräsidium Gießen, Staatliches Umweltamt Marburg); \*\*\* vorliegende Arbeit.

Art	Ort	Zeitraum	Max. Distanzen	Treibgut (T) / Freie Drift (D)	Quelle
<b>Passive Ausbreitung</b>					
<i>A. arbustorum</i>	Elbe	5,6 h	20,8 km	T	***
<i>A. arbustorum</i>	Lahn	1,2 h	1,5 km	T	***
<i>A. arbustorum</i>	Lahn	1 h	2,0 km	D	***
<i>H. pomatia</i>	Elbe	4,9 h	19,8 km	D	***
<i>C. hortensis</i>	Lahn	1,4 h	8,6 km	T	Tenzer 2001
<b>Potentielle passive Ausbreitung aufgrund der Schwimmfähigkeit (Laborexperimente)</b>					
<i>A. arbustorum</i>	(Lahn)*	40 h	173 km**	D	***
<i>H. pomatia</i> <i>A. arbustorum</i>	(Lahn)*	33 h 32 h	138 km**	D	***
<b>Aktive Ausbreitung</b>					
<i>A. arbustorum</i>	Wiesen	20 d	13,6 m 10,5 m 16,1 m	–	***

Die maximal zurückgelegte Nettodistanz von *A. arbustorum* betrug 16 m in 20 Tagen auf der Untersuchungsfläche am Schenckenwäldchen. Innerhalb weniger Stunden können an der Lahn bei einer passiven Verfrachtung von *A. arbustorum* mit Treibgut mindestens 94 mal höhere und an der Elbe 130 mal höhere Distanzen überwunden werden.

Die durch die Schwimmdauer der Tiere auf der Wasseroberfläche begrenzte potentielle Ausbreitungsdistanz durch freie Drift ist nochmals deutlich höher. Die passiven Ausbreitungsdistanzen übersteigen die der aktiven Ausbreitungsdistanzen um fünf Größenordnungen. Die aktive Ausbreitung über entsprechend große Distanzen und Landschaftsausschnitte kann daher nur in wesentlich größeren Zeiträumen als die passive Ausbreitung erfolgen.

In Lebensräumen, die durch eine hohe Habitatdynamik gekennzeichnet sind, wie natürlichen Auen und durch den Menschen geprägten Kulturlandschaften (in denen sich Habitate durch landwirtschaftliche, forstwirtschaftliche Nutzung oder den Siedlungs- und Straßenbau in kurzen Zeiträumen verändern) kann jedoch eine schnelle Neu- und Wiederbesiedlung geeigneter Habitate für das Überleben von Arten in einem bestimmten Landschaftsausschnitt entscheidend sein.

## 6.4 Zusammenwirken der Ausbreitungs- und Migrationswege in der Aue

Die Ausbreitung terrestrischer Wirbelloser durch Fließgewässer ist ein flussabwärts gerichteter Ausbreitungsprozess. Es stellt sich daher die Frage, inwiefern ein Individuenverlust bei Hochwasser die Überlebensfähigkeit von Populationen flussaufwärts beeinträchtigen kann. Würde der Verlust an Individuen durch Hochwasser tatsächlich den Fortbestand einer Population gefährden, wäre ein flussabwärts fortschreitendes Aussterben, insbesondere wenig mobiler Tiergruppen, die Folge. Ein solcher Aussterbeprozess wurde bislang nicht belegt. Mögliche Ursachen dafür können zum einen flussaufwärts gerichtete Kompensationsbewegungen, zum anderen der Verbleib einer ausreichend hohen Individuenzahl im ursprünglichen Habitat bei Hochwasser sein. Die Überflutungsphasen in der Aue können von vielen terrestrischen Wirbellosen überdauert werden. Neben der Nutzung des aufschwimmenden Genists als Hochwasserrefugium und der Überdauerung unter Wasser, finden in der Aue vielfach Migrationen statt, die ein Ausweichen vor dem steigenden Wasserstand und einen Verbleib der Tiere im ursprünglichen Habitat ermöglichen. In der Aue sind neben der Verfrachtung über den Wasserweg weitere passive und aktive Ausbreitungsprozesse wirksam, die zu einer Kompensation des flussabwärts gerichteten Transportes beitragen können (Abb. 36)

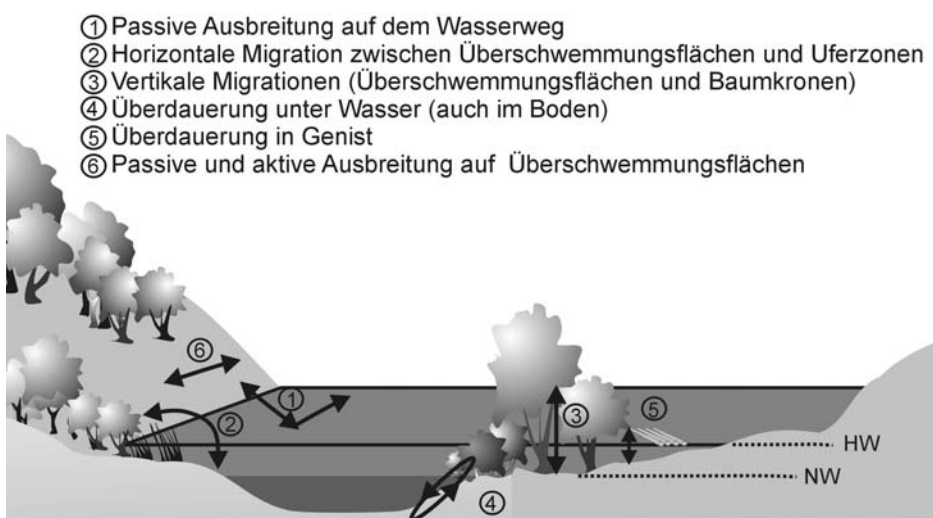


Abb. 36: Ausbreitung, Migration und Überdauerung terrestrischer Wirbelloser in der Aue.

### **6.4.1 Migrationen**

#### ***Horizontale Migrationen***

Beobachtungen zur horizontalen Migration der epigäischen Fauna bei erhöhten Wasserständen, sowie Ausweichbewegungen auf Bäume, sind von verschiedenen Autoren beschrieben worden (Palmen & Platonoff 1943, Krogerus 1948, Lehmann 1965, Beck 1973, Frey & Edgar 1977, Irmeler 1981, Adis 1981, Siepe 1989, Zulka 1994, Adis 1997, Adis & Junk 2002, Robinson et al. 2002).

Ein Hochlaufen an Flussufern wird nach Palmen & Platonoff (1943) bei vielen Bembidien-Arten auch durch starke Regenschauer verursacht. Lehmann (1965) konnte Ausweichbewegungen bei ansteigendem Wasserstand an *B. femoratum* und *Pterostichus madidus* belegen. Krogerus (1948) beobachtete am südfinnischen Lojo-See wie tausende Arthropoden im Dezember vor einem rasch steigenden Wasserspiegel am Seeufer emporliefen. Horizontale Ausweichbewegungen der Bodenarthropodenfauna wurden auch in amazonischen Überschwemmungswäldern zu Beginn der Überschwemmungsphase beobachtet. Gegenüber nicht überfluteten Gebieten, fanden sich dann am Ufersaum höhere Abundanzen von Kurzflügelkäfern, Laufkäfern, Grillen, Ameisen und Springschwänzen (Beck, 1972, 1976, Irmeler 1976, Adis & Junk 2002). Die erhöhten Individuenzahlen in nicht überschwemmten Bereichen deuteten dabei aber nicht auf massive Ausweichbewegungen hin (Beck 1976, Adis 1981). Beck (1976) ging davon aus, dass 90% der epigäischen Fauna in den überfluteten Bereichen des Überschwemmungswaldes verblieben. Erhöhte Individuendichten von Laufkäfern in nicht überfluteten Bereichen eines Rheindammes stellte Siepe (1989) fest. Die Siedlungsdichten waren jedoch auch hier zu gering, um damit den Verbleib der gesamten Laufkäferfauna der Aue zu erklären.

#### ***Vertikale Migrationen***

Neben der horizontalen Migration ist der Habitatwechsel von Boden zu Baum und zurück eine wichtige Überlebensstrategie. Dem im Kronenbereich abgelagerten Genist („hanging soils“) kommt wie dem schwimmenden Genist eine wichtige Rolle als Rückzugsrefugium zu (Irmeler 1981). Adis (1981) konnte in amazonischen Überschwemmungswäldern am Stamm aufwärts gerichtete Bewegungen von Pseudoskorpionen, Spinnen, Tausendfüßlern und Schnecken nachweisen. Zulka (1994)



beschrieb das Ausweichen von Spinnen auf Bäumen während eines Hochwassers an der March. Frey & Edgar (1977) belegten in Laboruntersuchungen an 10 terrestrischen Schneckenarten aufwärts gerichtete Bewegungen bei ansteigendem Wasserstand. Während des Märzhochwassers an der Kühkopf-Knoblochsau wurden sehr hohe Individuenzahlen von *A. arbustorum*, *Cepaea hortensis* und *C. nemoralis* auf Bäumen und Sträuchern beobachtet. Die Tiere bewegten sich direkt von der Wasseroberfläche und von Genist aus an Ästen oder Stämmen aufwärts, wenn sie an diesen angeschwemmt wurden. Auch unmittelbar an der Wasserlinie krochen die Tiere am Hochwasserdamm aufwärts.

### **Überdauerung**

Weitere Rückzugsmöglichkeiten kann die Überdauerung unter Wasser (vgl. Kap. 6.2.7) und das überschwemmte Substrat bieten. Palmen (1945, 1949) berichtet, dass Laufkäfer (*Agonum fuliginosum* und *Agonum thorei*) bis zu 70 Tagen in Salzwasser untergetaucht überleben können. Siepe (1989) fand in einer überfluteten Kiesgrube 479 lebende Laufkäfer aus 14 Arten, die im Boden einen Zeitraum von bis zu 7,5 Tagen überdauert hatten. Spinnen können Überschwemmungen ebenfalls submers überdauern. Schäfer (1976) beobachtete, dass *Pirata piraticus* (Lycosidae) bis zu 64 Tage in destiliertem Wasser überlebt. Knülle (1953) berichtet, das *Erigone atra* (Lyniphiidae) mehrstündige Überschwemmungen überdauern kann. Überdauerungsmöglichkeiten bietet dabei nicht nur der Boden, sondern auch überschwemmtes Holz, in dem bei Überflutung teilweise höhere Individuenzahlen terrestrischer als aquatischer Wirbelloser nachgewiesen werden (Braccia & Bratzer 1999).

Terrestrische Wirbellose haben somit verschiedene Reaktionsmöglichkeiten, um bei Überflutung im ursprünglichen Habitat zu überdauern. Neben einer Verfrachtung terrestrischer Wirbelloser ist daher auch der Verbleib in ihrem ursprünglichen Habitat möglich. Die verbleibenden Tiere können nach Hochwasser trockenfallende Flächen ebenso wiederbesiedeln, wie verfrachtete. Gleichzeitig wird die Bedeutung von Hochwasserrefugien, wie Treibgut, Gehölzen und von durch Hochwasser weniger beeinflussten Standorten (kürzere Überflutungsdauer, geringere Strömungsgeschwindigkeiten) für ein Überleben in der Aue deutlich.

### 6.4.2 Passive und aktive Ausbreitung in der Aue

Bei aktiver Ausbreitung in dynamischen Lebensräumen zählt Flug zu den effektivsten Ausbreitungswegen. Die Bedeutung der Flugfähigkeit für das Überleben und die Wiederbesiedlung in dynamischen Habitaten wurde für verschiedene terrestrische Wirbellose, wie Wanzen (Roff 1994), Heuschrecken (Denno et al. 1996) und Laufkäfer (Den Boer 1970, Den Boer 1981) aufgezeigt. Durch passive Ausbreitung, mittels eines Seidenfadens („Fadenfloß“) können wahrscheinlich auch Zwergspinnen bei Überflutung ein Gebiet rechtzeitig verlassen (Kuschka 1991). In amazonischen Überschwemmungsgebieten lassen sich schon Wochen vor der Überschwemmungsphase Spinnen am Fadenfloß in das Blätterdach verfrachten (Adis & Junk 2002). Untersuchungen an Uferstandorten (Krogerus 1948, Lehmann 1965, Spang 1996, Hugenschütt 1997, Manderbach 1998) belegen die Dominanz flugfähiger Laufkäfer mit Frühjahrsfortpflanzung, die 95-100% erreichen kann. Auch die im Genist erfasste Laufkäferfauna zeigt ein Übergewicht macropterer, einen hohen Anteil dimorpher und sehr geringe Anzahlen brachypterer Arten an Lahn und Rhein (Abb. 37).

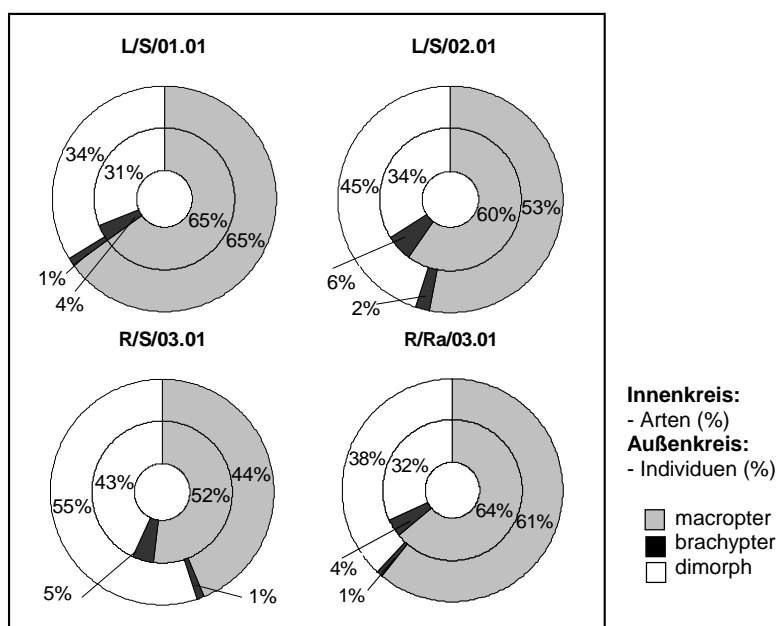


Abb. 37: Flugdynamik der erfassten Laufkäferfauna. Die Prozentangaben beziehen sich auf die Gesamtzahl an Arten und Individuen, die aufgrund von Literaturangaben (Barndt et al. 1991, Marggi 1992) einem flugdynamischen Typ zugeordnet wurden. Artenzahlen/Individuenzahlen: (L/S/01.01) Strommitte, Lahn, Januar 2001: 80/1811 (L/S/02.01) Strommitte, Lahn, Februar 2001: 47/216 (R/S/ 03.01) Altrhein am Kühkopf, März 2001: 44/421 (R/Ra/ 03.01) Genist des überschwemmten Ufers, Kühkopf März 2001: 25/143

Die mit Genist verfrachtete Laufkäferfauna hat aufgrund des überwiegenden Anteils flugfähiger und potentiell flugfähiger Arten ein hohes aktives Ausbreitungsvermögen, das sowohl eine Kompensation des flussabwärts gerichteten Transportes, aber auch eine Besiedlung trockenfallender Flächen im Anschluss an einen Wassertransport ermöglicht. Nicht flugfähige Arten können durch aktive Ausbreitung ebenfalls große Distanzen überwinden, die zu einer Kompensation des flussabwärts gerichteten Transportes beitragen können. An *Nebria picicornis* (Carabidae) werden Ausbreitungsdistanzen von bis zu 885 m in einem Zeitraum von etwa einem Monat in den Auen der Isar nachgewiesen (Manderbach 1998).

Passive Ausbreitung terrestrischer Wirbelloser ist nicht nur an das Transportmedium Wasser gebunden, sondern wahrscheinlich ein weit verbreitetes Phänomen. Eine Übersicht zu den möglichen passiven Ausbreitungswege terrestrischer Gehäuseschnecken geben Dörge et. al (1999). Als natürliche Ausbreitungsvektoren in der Aue kommen neben dem Wasser, Wind und Tiere (Phoresie) in Betracht. Als Ausbreitungsmedien, die der Mensch zur Verfügung stellt, sind v.a. landwirtschaftliche und gärtnerische Produkte (Verschleppung mit Saatgut, Grünfutter und Heu, Früchten und Gemüse, Nutz- und Zierpflanzen) zu nennen. Wie bei der Ausbreitung über den Wasserweg liegen bislang meist nur Einzelbeobachtungen, selten jedoch quantitative Aussagen zu Ausbreitungsdistanzen und Frequenzen verfrachteter Individuen vor. Wenige neuere experimentelle Arbeiten geben Hinweise dazu, dass Ausbreitungsdistanz und Häufigkeit des Transports überraschend hoch sein können (Fischer et al. 1995, 1996, Warkus et al. 1996).

Eine Übersicht zum Transport von Wasserschnecken, Muscheln und anderen aquatischen und terrestrischen Wirbellosen durch Wasservögel geben Rees (1965) und Figuerola (2002). Für Wasserschnecken und Muscheln in Seen wird vor allem die Möglichkeit der passiven Ausbreitung über Wasservögel diskutiert (Boag 1985). Es ist nicht auszuschließen, dass dieser Ausbreitungsweg in der Aue auch für terrestrische Gehäuseschnecken besteht, insbesondere wenn Wasservögel im Uferbereich ruhen oder brüten. Im Gefieder eines auf dem Zug befindlichen Rotkehlchens konnte Brandes (1951) sieben lebende Individuen von *Vittrina pellucida* (Vitrinidae) nachweisen. Matzke (1962)

beobachtete in der Nähe einer Drosselschmiede ein lebendes Exemplar von *Cepaea nemoralis*, das von einer Singdrossel verschleppt, aber nicht gefressen wurde.

Fischer et al. (1995, 1996) konnten bei Untersuchungen an einer Schafherde von 30 Tieren insgesamt 6 Schneckenarten mit 18 Individuen in Fell und Hufen und 13 Heuschreckenarten im Fell der Schafe nachweisen. Bei Verfrachtungsexperimenten zeigten Heuschrecken eine mittlere Verweildauer von 14 Minuten auf den Schafen. Während dieser Zeit können Distanzen von über 100 m zurückgelegt werden. Warkus et al. (1997) beobachteten, dass 5% der auf Schafe aufgesetzten Heuschrecken sogar länger als 30 Minuten auf den Tieren verblieben und bis zu 700 m weit verfrachtet wurden. Die passive Ausbreitung durch Schafe kann zum einen für den Austausch von Tieren zwischen Magerrasenstandorten (Fischer 1995), zum anderen für den Austausch von Individuen terrestrischer Wirbelloser an Auestandorten von Bedeutung gewesen sein. Im südwestdeutschen Raum erreichten die Schafzahlen zur Mitte des 19. Jahrhunderts ihren Höchststand. Verbreitet war die Wanderschafhaltung mit dem Wechsel zwischen den Sommerweidegebieten in den Mittelgebirgen, wie Eifel, Sauerland und Bergisches Land und den Winterweidegebieten in den Talräumen, wie von Mosel, Nahe, Saar und Weser (Hornberger 1959). Ein Verbund mit flussaufwärts gelegenen Habitaten und angrenzenden Talhängen kann damit bestanden haben.

Die dargestellten Ergebnisse belegen, dass passive Ausbreitung gerade für Taxa mit einer geringen aktiven Ausbreitungsfähigkeit einer stärkeren Bedeutung hat, als für Arten mit hoher aktiver Ausbreitungsfähigkeit. Aufgrund der sehr großen Ausbreitungsdistanzen bei passiver Ausbreitung haben passive Ausbreitungsvektoren jedoch auch für mobilere Arten eine wesentliche Funktion bei der Fernausbreitung einzelner Individuen.

### **6.4.3 Kompensationsbewegungen für den flussabwärts gerichteten Transport**

Es ist anzunehmen, dass die Migration zwischen Hochwasserrefugien und trockenfallenden Überschwemmungszonen in der Aue eine wesentliche Rolle für den Fortbestand von Populationen entlang von Fließgewässern einnimmt

Untersuchungsergebnisse von Baur & Gostelli (1986), Baur et al. (1997) und Kleewein et al. (1999) geben Hinweise darauf, dass das aktive Ausbreitungsverhalten von Gehäuseschnecken zur Kompensation des flussabwärts gerichteten Transportes beitragen kann, da Bewegungen von Landschnecken aufgrund negativer Geotaxis vielfach bergauf verlaufen. Dies wurde sowohl im Habitat der Tiere in alpinen Lebensräumen als auch im Labor belegt. Dieses Verhalten wird als evolutionäre Anpassung an die bergabwärts gerichtete passive Ausbreitung gesehen, die durch die Verfrachtung durch Fließgewässer, mit Lawinen oder durch das Rollen über Schneefelder bedingt sein kann (Baur & Gostelli 1986, Baur et al. 1997).

Eine bergaufwärts gerichtete Bewegung muss jedoch nicht zwangsläufig zu einer flussaufwärts gerichteten Kompensationsbewegung führen. Kleinräumig können Steigungen insbesondere an Fließgewässerabschnitten mit geringem Gefälle, im Mittel- und Unterlauf großer Gewässer, in andere Richtungen verlaufen als flussaufwärts. Es ist daher bislang nicht abschließend geklärt, ob sich eine *gerichtete* Ausbreitung als Anpassung an den flussabwärts verlaufenden passiven Transport tatsächlich entwickelt hat.

Dennoch kann aktive und passive Ausbreitung zur Kompensation der Drift beitragen. Eine allein aktive Ausbreitung terrestrischer Gehäuseschnecken erfolgt flussaufwärts jedoch über wesentlich längere Zeiträume als die passive Ausbreitung flussabwärts. Es ist daher anzunehmen, dass passive Ausbreitung von größerer Bedeutung für eine mögliche Kompensation einer flussabwärts gerichteten Ausbreitung terrestrischer Gehäuseschnecken ist.

## 7 Naturschutzfachliche Schlussfolgerungen

Sowohl die Inseltheorie (Mac Arthur & Wilson 1967) als auch das Konzept der Metapopulation (Levins 1970) stellen zwei Mechanismen heraus, die über die Anwesenheit einer Art in einem Gebiet entscheiden. Dies ist zum einen das Aussterben lokaler Populationen und zum anderen die Neu- und Wiederbesiedlung geeigneter Habitate. Beide Prozesse finden parallel statt und bedingen die zeitliche und räumliche dynamische Verteilung von Populationen in einem Landschaftsausschnitt. Die beiden Konzepte verdeutlichen die herausragende Bedeutung der Ausbreitung von Organismen für das Überleben von Arten und Populationen.

Anthropogene Eingriffe in der Landschaft führen häufig neben einer direkten Veränderung der Qualität von Lebensräumen zum Verlust und damit zu einer zunehmenden Fragmentierung von Habitaten.

Unter dem Prozess der Habitatfragmentierung versteht man eine zunehmende Isolation bei gleichzeitiger Reduktion der Flächengröße geeigneter Habitate (Burgess & Sharpe 1981). In einer fragmentierten Landschaft sind die Reste besiedelbarer Habitate „patches“ von einer Matrix nicht dauerhaft besiedelbarer, landwirtschaftlich genutzter oder besiedelter Bereiche umgeben. Das Ergebnis der Fragmentierung sind entscheidende Veränderungen der Strahlungs- und Windverhältnisse, sowie des Nährstoff- und Wasserhaushalts in der Umgebung der verbleibenden Habitatinseln (Saunders et al. 1991).

Durch die Fragmentierung der Landschaft werden lokale Populationen verkleinert und durch Ausbreitungsbarrieren voneinander getrennt. Dieser Prozess erhöht das Aussterberisiko der betroffenen Populationen, da es zum einen zu einem Verlust der genetischen Variabilität durch Abnahme der Heterozygotie und damit zu einer verminderten Anpassungsfähigkeit an verändernde Umweltbedingungen kommt (Gilpin & Soulé 1986, Bender 1991). Zum anderen können kleinere Populationen, in verkleinerten Habitaten, stochastische Ereignisse, wie Umweltschwankungen oder demographische Prozesse, schlechter abpuffern (Kaule 1991, Shafer 1987, Primack 1995). Der Zusammenhang zwischen der Überlebenswahrscheinlichkeit und der Größe einer Population wird durch das Konzept der minimalgroßen überlebensfähigen Population zusammengefasst (MVP) (Shafer 1987).

Fragmentierung ist daher ein wesentlicher Gefährdungsfaktor für das Überleben von Arten, da Lebensräume verkleinert werden und der Austausch von Individuen zwischen Populationen (Jedicke 1990, Jetschke & Fröbe 1994, Seufert & Bamberger 1996) sowie die Besiedlung neuerer Habitate erschwert wird. Da diese Prozesse jedoch essentiell für das Überleben von Arten in einem Landschaftsausschnitt sind, sind die Veränderung, die Fragmentierung und der Verlust natürlicher und naturnaher Habitate die Hauptursachen für den weltweiten Rückgang der Biodiversität (Soulé 1987, Henle & Kaule 1991, Jetschke & Fröbe 1994, Henle & Mühlenberg 1996).

Die Ausbreitung terrestrischer Wirbelloser entlang von Fließgewässern hat wahrscheinlich eine bedeutende Funktion bei der Verminderung von Isolationseffekten in einer durch anthropogene Eingriffe fragmentierten Landschaft, aber auch in einer natürlichen Aue. Dafür sprechen die hohen Driftfrequenzen terrestrischer Wirbelloser bei Hochwasser (Kap. 3.2.5), die hohen Ausbreitungsdistanzen durch die passive Verfrachtung (Kap. 6.3.5) und die Möglichkeit des gerichteten Aufsuchens eines geeigneten Habitates durch terrestrische Gehäuseschnecken nach dem Anschwemmen (Kap.5.3), womit die Möglichkeit der Etablierung der Art oder die Integration in bestehende Populationen gegeben ist.

## **7.1 Fließgewässer als Verbundstrukturen**

Die beschriebenen Effekte von Fragmentation und Isolation auf den Bestand von Populationen terrestrischer Wirbelloser in der Aue könnten durch die Ausbreitung während Hochwasserereignissen vermindert werden.

Flussabwärtsgelegene Populationen können durch angeschwemmte Individuen in ihrem Bestand vergrößert werden, so dass auch kleinere Populationen in suboptimalen Lebensräumen über einen längeren Zeitraum überleben („rescue-effect“, Brown & Kodric-Brown 1977). Dies kann auch den Fortbestand montaner Arten am Unterlauf durch angeschwemmte Individuen sichern (vgl. Plachter 1996).

Durch eine kleine Zahl von zuwandernden Individuen kann die genetische Variation einer Population erhöht und Inzuchteffekte minimiert werden (vgl. Reich & Grimm 1996.).

Die Rolle der passiven Ausbreitung für den populären Verbund von Arten ist bislang wenig untersucht (Dietrich 1995), doch weisen Untersuchungen von Arter (1990) auf den Stellenwert der passiven Ausbreitung durch Fließgewässer für den genetischen Austausch zwischen Populationen an *A. arbustorum* hin. Arter (1990) konnte bei Populationen von *A. arbustorum* an Fließgewässern der Schweiz geringere genetische Unterschiede zwischen Populationen entlang eines Fließgewässers feststellen als zwischen Populationen verschiedener Gewässer. Die Populationsstruktur dieser Art entlang des Fließgewässers entspricht der einer Metapopulation (Akçakaya & Baur 1996). Es ist anzunehmen, dass die passive Ausbreitung durch Fließgewässer wesentlich für den genetischen Austausch zwischen diesen Populationen ist, da die aktiven Ausbreitungsleistungen der Tiere gering sind.

Auch an Pflanzenarten wird belegt, dass die Verfrachtung von Diasporen für den genetischen Austausch zwischen Pflanzenpopulationen und den Bestand von Metapopulationen entlang von Fließgewässern wesentlich sind (Poschlod 1996, Bonn & Poschlod 1998).

Die Ausbreitung durch Fließgewässer ist nicht nur vor dem Hintergrund der Habitatfragmentierung und dem anthropogen bedingten Habitatverlust von Bedeutung, sondern auch durch die Habitatdynamik in der naturnahen Aue. Aufgrund hoher Strömungsgeschwindigkeiten und der Überflutung bei Hochwasserereignissen werden in der Aue Habitate durch Erosions- und Sedimentationsprozesse neu gebildet, verändert und zerstört, womit eine hohe Habitatdiversität und -dynamik einhergeht (Malanson 1993, Naiman et al. 1993, Ward et al. 1999, Tockner & Stanford 2002). In kurzen Zeiträumen wirksame Ausbreitungsprozesse sind daher gerade in der durch die Hydrodynamik geprägten Aue für den Fortbestand von Populationen bedeutsam, da durch die Ausbreitung durch Fließgewässer Habitate schnell neu- oder erstbesiedelt werden können (vgl. Boness 1975, Malanson 1993, Plachter 1996, Gerken et al. 1997).

Die dargestellten Möglichkeiten des Individuenaustauschs und der Neu- und Wiederbesiedlung in der Aue sind auch durch andere aktive und passive Ausbreitungsprozesse gegeben. Durch die räumliche Verknüpfung ökologisch ähnlich



strukturierter Zwischenglieder entlang des Gewässerverlaufs, kommt Fließgewässern jedoch eine besondere Bedeutung als Verbundstruktur zu (Borchert 1992).

Als gerichtete Ausbreitungsvektoren erhöhen Fließgewässer wesentlich die Wahrscheinlichkeit, dass ein verfrachtetes Individuum ein geeignetes Habitat nach der Ablagerung erreicht. Diese Tatsache unterscheidet die Ausbreitung durch Fließgewässer deutlich von anderen passiven Ausbreitungsprozessen (z.B. der Windverfrachtung). Dies gilt insbesondere für Bewohner von Feucht- und Nassstandorten, da kein anderer Ausbreitungsweg so eng mit derartigen Standorten verknüpft ist (vgl. Poschlod & Bonn 1998, Dörge et al. 1999).

Die gerichtete Ausbreitung durch Fließgewässer kann zudem die Ausbreitungsdistanz durch „Step by Step-Wanderung“ erhöhen (Poschlod & Bonn 1998). Dies bedeutet, dass die Tiere bei aufeinanderfolgenden Hochwassern nochmals erfasst werden oder während des gleichen Hochwasserereignisses erneut abgeschwemmt werden.

Insbesondere in größeren Landschaftsausschnitten kann dieser Ausbreitungsweg wirksam sein, nicht nur aufgrund der möglichen Addition der Ausbreitungsdistanzen der freien Drift und der Drift mit Treibgut (Kap. 6.2.4), sondern auch durch aufeinanderfolgende Verfrachtungen. Für wenig mobile Organismen, wie Gehäuseschnecken oder Pflanzen, ist diese gerichtete Ausbreitung von wesentlicher Bedeutung, da Ausbreitungsdistanzen gegenüber der aktiven Ausbreitungsfähigkeit nochmals wesentlich erhöht werden (vgl. Bonn & Poschlod 1998). Durch wiederholten Transport ist zudem ein Überdauern in suboptimalen Lebensräumen bis zum nächsten Wassertransport und das anschließende Erreichen eines geeigneten Habitates denkbar.

Diese Eigenschaften machen Fließgewässer zu effektiven Verbundstrukturen für Überschwemmungsflächen. Diese Funktion von Fließgewässern unterliegt jedoch Einschränkungen und speziellen Gefährdungsfaktoren.

## 7.2 Einschränkungen der Verbundfunktion von Fließgewässern

### 7.2.1 Zusammensetzung der Driftfauna

Die Effizienz eines Biotopverbundes in Kulturlandschaften, der auf der aktiven Ausbreitungsfähigkeit von Arten gründet, wird in einigen Fällen angezweifelt. Ein wesentlicher Kritikpunkt ist, dass überwiegend eurytope, ubiquistische Arten gefördert werden, da die teilweise sehr spezifischen Habitatansprüche stenotoper Arten von Korridoren und Trittsteinen (an Fließgewässern häufig in Form eines Gehölzsaumes oder eines extensiv genutzten Grünlandstreifens) nicht erfüllt werden, und diese Arten diese Ausbreitungskorridore überwiegend nicht nutzen. Zudem ist die Arten- und Individuenzahl stenotoper Arten in der Kulturlandschaft häufig gering, so dass zwangsläufig eurytope Arten durch Ausbreitungskorridore gefördert werden (Cornelsen 1993, Gruttke et al. 1998, Kaule et al. 2000).

Diese Problematik kann bei passiver Ausbreitung terrestrischer Wirbelloser durch Fließgewässer ebenfalls bestehen, sofern entsprechende „Lieferbiotope“ stenotoper und auetypischer Arten im Überschwemmungsgebiet fehlen. Die Ausbreitung entlang der Fließgewässer hat gegenüber der aktiven Ausbreitung jedoch den Vorteil, dass die Verfrachtung nicht von der aktiven Ausbreitungstendenz der Tiere abhängig ist. Die Tiere werden abgeschwemmt und überwinden wenig geeignete Habitate auf dem Wasserweg. Viele terrestrische Wirbellose sind an einen Wassertransport angepasst und können diesen überleben (Kap. 6.2.5). Auf diese Weise können auch stenotope und auetypische Arten bei Hochwasser durch Fließgewässer verbreitet werden. Dies wird durch die hohen Individuenanteile auetypischer Arten in der Drift belegt. Dabei sind Fließgewässer auch als Ausbreitungskorridor für seltene und gefährdete Arten wirksam (Tab. 28).

Art	RL HE	RL BRD
<b>Laufkäfer</b>		
<i>Acupalpus dubius</i>	3	V
<i>Acupalpus exiguus</i>	2	3
<i>Acupalpus parvulus</i>	3	
<i>Anthracus consputus</i>	3	3
<i>Bembidion gilvipes</i>		V
<i>Bembidion guttula</i>		V
<i>Bembidion octomaculatum</i>	3	2
<i>Bembidion punctulatum</i>	V	V
<i>Brachinus explodens</i>	V	
<i>Clivina collaris</i>		V
<i>Demetrias monostigma</i>	3	
<i>Dyschirius politus</i>	3	
<i>Lebia chlorocephala</i>		V
<i>Ocys harpaloides</i>	3	3
<i>Panagaeus cruxmajor</i>	3	V
<i>Philorhizus melanocephalus</i>	V	
<i>Philorhizus sigma</i>	3	V
<i>Thalassophilus longicornis</i>	2	2
<b>Gehäuseschnecken</b>		
<i>Euconulus praticola</i>		V
<i>Trichia striolata</i>	3	
<i>Vertigo antiveritigo</i>		3

- R Extrem seltene Art  
 0 Ausgestorben oder verschollen  
 1 Vom Aussterben bedroht  
 2 Stark gefährdet  
 3 Gefährdet  
 V Arten der Vorwarnliste  
 D Daten für eine Einstufung nicht ausreichend

Tab. 28: Gefährdete Arten terrestrischer Gehäuseschnecken und Laufkäfer, die an Lahn und Rhein verfrachtet werden (nach der Roten Liste Hessen und BRD; Jungbluth 1996, Malten 1997, Jungbluth & Knorre 1995, Trautner et al. 1998).

An der Lahn wird in einem höherem Maß die Ausbreitung von Arten der offenen Kulturlandschaft mit Präferenz mesophiler Feuchteverhältnisse gefördert, allerdings findet sich auch hier ein hoher Anteil hygrophiler Arten auetypischer Standorte in der Drift.

Die Zusammensetzung der Driftfauna spiegelt die Biotopausstattung der Überschwemmungsflächen wieder. Fließgewässer können daher nur dann die Ausbreitung auetypischer Arten fördern, wenn entsprechende „Lieferbiotope“ im Überschwemmungsbereich vorhanden sind. Nach einer Verfrachtung entscheidet die Biotopausstattung zudem darüber, ob die Tiere geeignete Habitate vorfinden. Faktoren, die die Effizienz dieses Ausbreitungsprozesses limitieren sind daher vor allem die Biotopausstattung des Überschwemmungsgebietes und die Ausprägung der Hydrodynamik.

### 7.2.2 Fließgewässerausbau und Lebensraumverlust in der Aue

Infolge des Bedarfs an landwirtschaftlichen Nutzflächen, Siedlungsflächen und den Anforderungen der Schifffahrt hat insbesondere der Deichbau zu wesentlichen Veränderungen der Hydrodynamik und zum Lebensraumverlust in Auen geführt (Dister 1991a, Schneider 1991, Müller 1995, Tititzer & Krebs 1996).

Infolge des Längsverbaus, der Begradigung und der damit verbundenen Eintiefung von Fließgewässern werden große Teile der ehemaligen Überschwemmungsflächen nicht mehr überflutet. Mit dem Verlust der Überflutungsdynamik wird die Dynamik von Erosions- und Sedimentationsprozessen, und damit die Habitatvielfalt reduziert. (Gerken 1988, Dister 1991a, Dynesius & Nilsson 1994, Ellenberg 1996). Die Bedeutung des Verlustes der Hydrodynamik wird deutlich, wenn man die durch sie ausgelösten Prozesse, sowie deren komplexen Wechselwirkungen in der Aue zusammenfasst (Abb. 37).

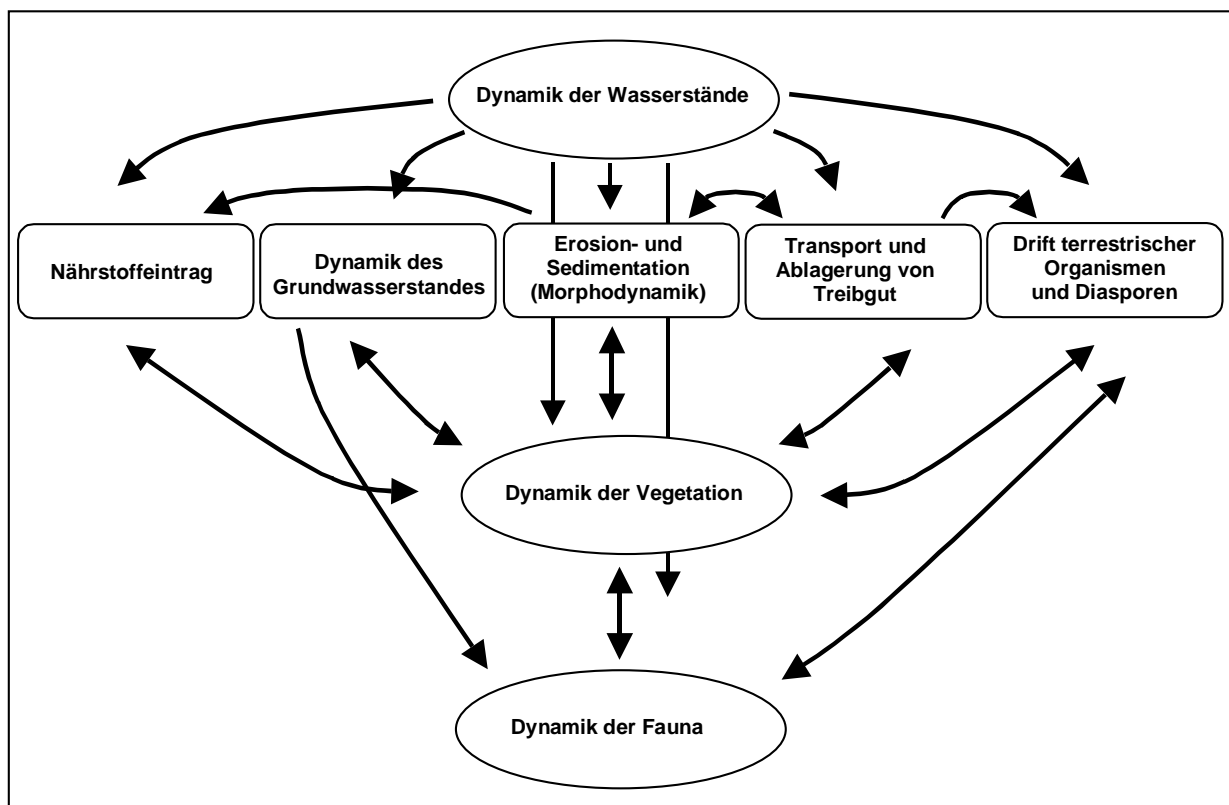


Abb. 37: Von der Hydrodynamik beeinflusste Prozesse in Überschwemmungsgebieten und deren Wechselwirkungen (erweitert nach Dister 1991a).

Durch die Einschränkung der Überflutungsdynamik wird nicht nur der Nährstoffeintrag, die Morphodynamik und Grundwasserdynamik verändert und somit die Vegetation und

Artenzusammensetzung terrestrischer Organismen in ehemaligen Überschwemmungsgebieten, sondern auch die Dynamik des Treibguttransportes und die Drift terrestrischer Organismen durch Fließgewässer.

Eine wesentliche Folge der Veränderungen der Überflutungsdynamik ist daher auch eine verringerte (laterale) Konnektivität zwischen Aue und Fließgewässer (Tockner 1999).

Das Ausmaß dieser Veränderung wird durch die Auswirkungen der Regulierung von Ober- und Niederrhein deutlich. Mehr als dreiviertel der morphologischen Aue werden heute nicht mehr überflutet (Dister 1991a). Das Überschwemmungsgebiet des Rheins betrug um 1800 rund 1000 km<sup>2</sup> zwischen Märkt (Kembs) und Maxau. Von dieser Fläche sind heute noch 130 km<sup>2</sup> verblieben, wobei der überwiegende Teil der Überschwemmungsgebiete (660 km<sup>2</sup>) schon seit der Rheinkorrektur nach den Plänen von Tulla (1817-1879) verloren ging (Krebs & Tittizer 1996, Pfarr 2002). Wesentliche Folge der Tulla'schen Rheinkorrektur waren darüber hinaus die Intensivierung und Ausdehnung der Land- und Forstwirtschaft in der Aue, die sich in der Folge in riedähnliche Formationen umwandelte. Hochwasser lösten über steigendes Grundwasser zwar Vernässungen aus, bewirkten aber keine flächenhaften und strömenden (!) Überflutungen (Krebs & Tittizer 1996).

Andere Fließgewässer unterlagen ähnlich gravierenden Eingriffen. So haben die Stromstrecken der unteren Donau mehr als 4/5 ihres Retentionsraumes verloren, was einer Fläche von 435 000 ha entspricht (Schneider 1991). Die rezente Aue der Elbe ist durch einen Verlust von 80% der ehemaligen Überschwemmungsflächen gekennzeichnet (Dahl & Flade 1994). An der Lahn zwischen Biedenkopf und Cölbe sind seit 1850 die Überschwemmungsflächen durch Fließgewässerregulierung von etwa 300 ha auf 100 ha zurückgegangen. Die ursprüngliche Breite des Überschwemmungsbereiches der Lahn am Altarm Bellnhausen betrug vor Begradigung und Dammbau in der 20er Jahren des 19. Jahrhunderts etwa 1,5 km, heute ist dieser Bereich auf 500 m Breite verkleinert (Historische Übersichtskarte, Blatt Niederwalgern, Maßstab 1: 25 000, 1928; Quelle: Regierungspräsidium Gießen, Staatliches Umweltamt Marburg).

Die anthropogenen Veränderung der Fließgewässer und der Verlust der Hydrodynamik haben einen entscheidenden Einfluss auf die Habitatqualität und des Habitatangebotes auf Überschwemmungsflächen und somit auf die Artenzusammensetzung der Driftfauna. Dem

entspricht, dass in kanalisierten und aufgestauten Abschnitten des Oberrheins eine starke Verarmungen der Carabidenfauna beobachtet wurde, die vor allem durch Verlust des Lebensraumes erklärt wird (Siepe 1989). Auch die zunehmende Artenarmut von Gehäuseschnecken in den Genistablagerungen klassischer Fundbereiche (z.B. Isar oberhalb von München oder an der Donau) wird als ein wesentlicher Hinweis auf die Verarmungstendenz der Fauna in den Fluss- und Bachtälern gesehen (Falkner 1991).

Die deutlichen Unterschiede der Anteile auetypischer Arten an der Driftfauna von Lahn und Rhein und die aufgezeigten Beispiele belegen, dass das Besiedlungspotential für flussabwärts gelegener Standorte durch verfrachtete, auetypische Arten vom Arten- und Biotopinventar flussaufwärts abhängt. Die Effizienz des Ausbreitungsweges für auetypische Arten und die Regenerationsfähigkeit auetypischer Biotope ist durch Fließgewässerregulierung und Lebensraumverlust an mitteleuropäischen Fließgewässern wesentlich vermindert worden.

Zur möglichen Wirkung von Querbauwerken an Fließgewässern als Ausbreitungsbarrieren für terrestrische Wirbellose besteht bislang noch ein Forschungsbedarf. Hinweise auf eine Beeinträchtigung der Ausbreitung entlang von Fließgewässern geben jedoch Untersuchungen zur Ausbreitung von Pflanzenarten. Andersson et al. (2000) untersuchten in Nordschweden den Effekt von Dämmen auf die Hydrochorie und das Vorkommen von Pflanzen entlang des Gewässerverlaufs. Die Kontinuität des Auftretens von Pflanzenarten entlang des Gewässerverlaufs ist dabei an nicht regulierten Fließgewässern wesentlich höher als an Fließgewässern mit Querverbau. Eine Beeinträchtigung der Ausbreitungsmöglichkeiten terrestrischer Wirbelloser an wasserbaulich veränderten Gewässern ist sehr wahrscheinlich. Die Häufung der Staustufen entlang des Oberrheins und der Ausbau der Elbe auf tschechischem Gebiet verdeutlichen das mögliche Ausmaß der Wirkung von Querbauwerken als Ausbreitungsbarrieren (Abb. 38).

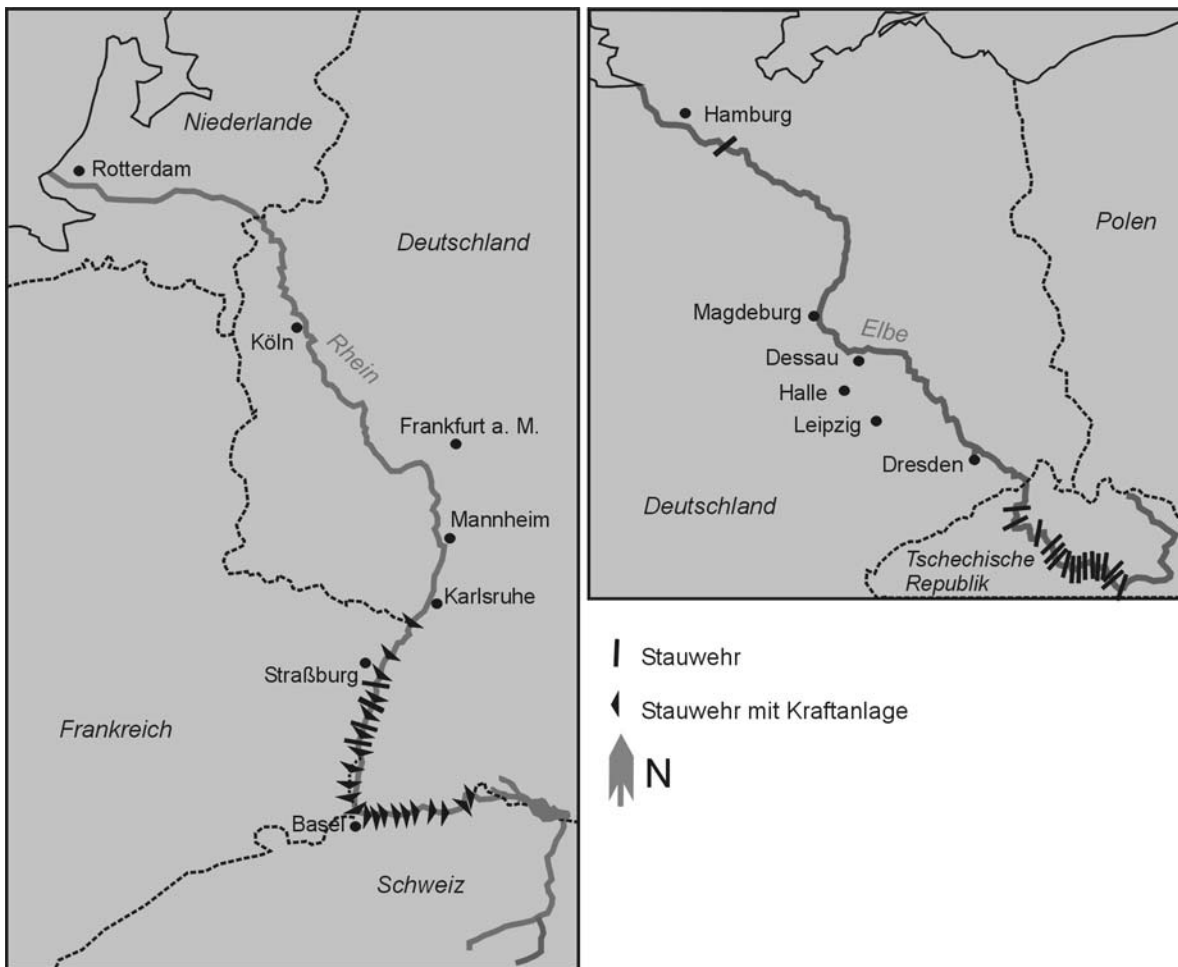


Abb 38: Staustufen an Rhein und Elbe (verändert nach Dister1991b)

### 7.2.3 Menge, Qualität und Transport eingetragenen Treibguts

Die Ausbreitung terrestrischer Wirbelloser an Fließgewässern ist aufgrund der Bedeutung von Treibgut als Hochwasserrefugium (s. Kap.6.1.1) und als Transportmittel besonders an großen Fließgewässern (s. Kap. 6.3.2) wesentlich vom Angebot an driftenden organischen Material abhängig. Eine Folge des Rückgangs von Überschwemmungsflächen, der eingeschränkten hydrologischen Konnektivität von Fließgewässer und Aue, aber auch der Abholzung von Auwäldern ist die Verminderung des Eintrags von Treibgut in Fließgewässer.

Das Gesamtvolumen eingetragenen Holzes wurde durch Holzentnahme und Rodung von Überschwemmungsflächen wesentlich verringert (Maser & Sedell 1994, Mac Nally et al. 2002, Gurnell et al. 2002). Am Oberrhein wurden bereits in dem Zeitraum von 800 bis 1200 n. Chr. ausgedehnte Rodungen der Hartholzauwälder durchgeführt (Krebs & Tittizer 1996). Der Grund für die Holzentnahme an Fließgewässern ist nicht nur die

Holznutzung, sondern ist auch heute noch die Sicherung der Schiffbarkeit der Gewässer. Die Menge und Größenzusammensetzung des Treibguts hat sich auch wesentlich verändert, weil die Waldbestände auf Überschwemmungsflächen vor der intensiven anthropogenen Nutzung wesentlich älter waren (Evans et al. 1993, Titizer & Krebs 1996, Gurnell et al. 2002). Dem entspricht, dass heute im Ufer- und Überschwemmungsbereich naturnaher Fließgewässer mit Resten von Auwald wesentlich höhere Mengen Totholz und Genist nachzuweisen sind als an stärker anthropogen beeinflussten Gewässerabschnitten, die keinen oder nur einen schmalen Gehölzsaum aufweisen (Hering & Reich 1997). In alten natürlichen Baumbeständen Südneuseelands gelangen größere Mengen pflanzlichen Abfalls und größeres Treibgut in Fließgewässer als aus vergleichsweise jungen Wäldern (Evans et al. 1993). Mac Nally et al. (2001) nehmen an, dass Fließgewässer und deren Überschwemmungsflächen Südostaustraliens vor dem massiven Einwirken des Menschen durch Gehölzentnahme und Gewässerausbau bis zu 90-125 t/ha Holzablagerungen enthielten. Heute sind es jedoch nur etwa 20 t/ha.

Die hydrologische Konnektivität hat eine hohe Bedeutung für den Austausch von Energie, Nährstoffen und Materie zwischen Fluss und Aue (Amoros & Roux 1988, Tockner et al. 1999, Amoros & Bornette (2002), Gurnell et al. 2002). Wasserbauliche Maßnahmen haben neben der lateralen auch die longitudinale Konnektivität von Fließgewässern vermindert. Andersson et al. (2000) zeigen, dass die Stauhaltung durch Querbauwerke an nordschwedischen Fließgewässern die Menge eingetragenen Schwemmgutes um bis zu 90% reduziert. Erheblich vermindert wurde durch den Fließgewässerausbau vor allem die Ufererosion - ein Prozess, der wesentlich für den Eintrag pflanzlichen Bestandsabfalls ist (s. Abb.37, Maser & Sedell 1994, Gurnell et al. 2002). Der Holzeintrag in kleinere Fließgewässer hat sich zudem wahrscheinlich auch durch das Zurückdrängen des Bibers in großem Umfang verringert (Gurnell et al. 2002).

#### ***7.2.4 Isolation und Fragmentation naturnaher Auenbiotope***

Aue-, Niederungs- und Taleinheiten der Fließgewässer 1. und 2. Ordnung umfassen rund 9% der Fläche der Bundesrepublik Deutschland. Durch Besiedlung sind rund 4% der Gesamtfläche der Bundesrepublik beansprucht. Innerhalb der Aue- Niederungs- und Taleinheiten erreicht dieser Wert 8% (Borchert 1992). Der Flächenverbrauch durch Siedlungen und landwirtschaftliche Nutzung sind in Überschwemmungsgebieten damit



vergleichsweise hoch. Die Fragmentierung und Isolation naturnaher Auestandorte ist damit gerade in der rezenten Aue gegeben.

Die Ausbreitungsdistanzen terrestrischer Gehäuseschnecken durch Fließgewässer sind aufgrund der Schwimmfähigkeit vieler Taxa und den belegten Driftdistanzen im Freiland sehr hoch. Aufgrund der hohen Ausbreitungsdistanzen bei passiver Ausbreitung sind an Land wirksame Isolationsfaktoren nicht wirksam. Allerdings wird die Distanz zu einem geeignetem Habitat nach der Ablagerung zu einem limitierenden Faktor für den Erfolg des Ausbreitungsprozesses. Die Fragmentation geeigneter Habitate für auetypische terrestrische Wirbellose ist daher, trotz der hohen Ausbreitungsdistanzen durch Fließgewässer, limitierend für das Überleben verfrachteter Individuen. Voraussetzung dafür, dass der Transport durch Fließgewässer eine auetypische Biozönose fördert und nicht in „Sackgassen“, d.h. ungeeigneten Lebensräumen endet, ist damit der Erhalt der Lebensraumvielfalt wie sie in naturnahen Aue zu finden ist.

Aufgrund der dargestellten Daten ist anzunehmen, dass die Eingriffe des Menschen an Fließgewässer und in Auen den Ausbreitungsprozess terrestrischer Wirbelloser entscheidend verändert haben. Der Einfluss einiger Faktoren auf den Ausbreitungsprozess ist dabei teilweise ambivalent. Driftdistanzen können sich in Folge des Längsverbaus und der Gewässerbegradigung (Laufstreckenverkürzung, Zunahme der Fließgeschwindigkeiten) durchaus erhöhen. Durch die Erhöhung der Schleppkraft des Wassers, der Strukturverarmung der Gewässer und verringerten Retentionsfunktion für verfrachtetes Pflanzenmaterial („debris roughness“, vgl. Kap.6.2.3) kann der Zeitraum bis zu einer Ablagerung wesentlich länger sein. Bei gleichzeitigem Rückgang des Transportmittels Treibgut kann sich die Mortalität verfrachteter Individuen insbesondere an großen Fließgewässern erhöhen. Durch die Verkleinerung der Überschwemmungsflächen, den Verlust von Auwäldern, naturnahen Feucht- und Nasswiesen und Ufern geht der Anteil auetypischer Arten in der Drift zurück. Gleichzeitig können Arten der offenen Kulturlandschaft von der Ausbreitung durch Fließgewässer profitieren. Insgesamt hat sich jedoch die Wirksamkeit von Fließgewässern für die Ausbreitung auetypischer Arten als auch für die von Arten der Kulturlandschaften wahrscheinlich verschlechtert (Tab. 29).

Tab. 29: Eingriffe in der Aue und ihre Folgen für den Ausbreitungsprozess. Negative Auswirkungen der Eingriffe bestehen (1.) im Rückgang auetypischer Arten in der Drift (Zusammensetzung: Pfeilrichtung nach unten), (2.) der Verringerung der Ausbreitungsdistanz durch erhöhte Mortalität bei der Drift (Pfeilrichtung nach unten) und (3.) dem Verlust naturnaher, auetypischer Lebensräume (Aktive Ausbreitung: Pfeilrichtung nach unten). Eingeschränkt „positive Auswirkungen“ (Pfeilrichtung nach oben): \*Erhöhter Individueneintrag durch höhere Schleppkraft des Wassers. \*\* Erhöhung der Driftdistanz (gleichzeitig jedoch erhöhte Mortalität bei der Drift möglich), sowie die Förderung von Arten der Kulturlandschaften.

Anthropogene Eingriffe in der Aue		Ausbreitung terrestrischer Wirbelloser durch Fließgewässer		
Veränderungen	Auswirkungen	Auswirkungen		
		Zusammensetzung/ Frequenz	Drift- distanz	Aktive- Ausbreitung
Längsbauwerke	Einschränkung der lateralen Konnektivität Verlust von Überschwemmungsflächen Keine strömenden Überflutungen	↓		↓
Querbauwerke	Einschränkung der longitudinalen Konnektivität (Veränderung der Hochwasserdynamik s.u.)		↓	
>> Eintiefung des Gewässers	Sinkende Grundwasserstände Erhöhung der Fließgeschwindigkeit			
	>> Lebensraumverlust für auetypische Arten	↓		↓
Verkürzung der Laufstrecke	Höhere Fließgeschwindigkeit Höhere Schleppkraft des Wassers Verarmung der Gewässerstruktur >>Verlust strömungsberuhigter Zonen (Altwasser, Nebengerinne, Stillen)	↓	↓ ↑ **	
Rodung der Auwälder/	Lebensraumverlust für auetypische Arten Verlust von Hochwasserrefugien Rückgang der Retentionsfunktion der Auenvvegetation für Treibgut	↓		↓
> Rückgang des Treibuteintrags	Verlust von: Ausbreitungsmitteln Hochwasserrefugien Mikrohabitaten Verarmung der Gewässerstruktur	↓	↓	
Landwirtschaftliche, forstwirtschaftliche Nutzung, Siedlungs- und Straßenbau	Lebensraumverlust für auetypische Arten Förderung von Arten der Kulturlandschaften Fragmentation, Isolation naturnaher Habitate	↓ ↑		↓ ↑
Veränderung der Hochwasserdynamik auf Überschwemmungsflächen	Verringerung der Hochwasseramplitude (Querbauwerke) >> verringerte Hydrodynamik auf Überschwemmungsflächen >> verringerte Habitatdynamik >> Lebensraumverlust für auetypische Arten	↓		↓
	Erhöhung der Hochwasseramplitude (Längsbauwerke, Verkleinerung der Überschwemmungsflächen) >> Erhöhung der Fließgeschwindigkeit >> Schnell ansteigende Hochwasser	↓ ↑ *	↓	

### 7.3 Schutzkonzepte

Eine kontinuierliche Wiedereinbringung von Treibgut in das Unterwasser von Stauwerken könnte die Wirkung von Querbauwerken als Ausbreitungsbarrieren für terrestrische Organismen (zumindest) vermindern. Ein Verbleib des Materials im Gewässer wäre dabei sowohl aus ökologischer als auch ökonomischer Sicht vorteilhaft (Tockner et al. 2002). Ein ähnliches Vorgehen erscheint für angeschwemmtes Treibgut auf landwirtschaftlichen genutzten Flächen sinnvoll. Es sollte nicht von der Fläche entfernt werden, sondern lokal in einem Bereich abgelagert werden, der auch von folgenden Überschwemmungen erreicht werden kann (Gerken et al. 1998).

Die genannten Maßnahmen erscheinen vor allem in Gebieten sinnvoll, in denen landwirtschaftliche Nutzung auf Überschwemmungsflächen nicht ausgeschlossen werden kann, Siedlungsflächen bestehen oder die Nutzung von Wasserkraft und Schifffahrt an Fließgewässern im Vordergrund steht. Sie werden jedoch der Komplexität des Ausbreitungsprozesses nicht wirklich gerecht und können die dargestellten Beeinträchtigung des Ausbreitungsweges nur in geringem Maß mindern.

Die Funktion der passiven Ausbreitung durch Fließgewässer für die Neu- und Wiederbesiedlung flussabwärts gelegener Lebensräume kann im wesentlichen nur durch den Erhalt und die Regeneration eines entsprechenden Arten- und Biotopbestandes und durch die Förderung einer naturnahen Hydrodynamik erhalten werden.

Noch bestehende naturnahe Auestandorte haben dabei für die Regeneration flussabwärts gelegener Gewässerabschnitte als „Lieferbiotope“ auetypischer Arten herausragende Bedeutung. Sie bedürfen eines Flächenschutzes, der weitmöglichst verändernde menschliche Nutzung und Regulierung ausschließt.

Bisherige Konzepte des Flächenschutzes richten sich überwiegend nach den Bedürfnissen einzelner Arten oder ausgewählter Biotoptypen. Dabei überwiegt ein statisch konservierender Ansatz. Es setzt sich jedoch zunehmend die Erkenntnis durch, dass der aktuelle Zustand von Biotopen und Landschaften nur eine Momentaufnahme eines stetigen Entwicklungs- und Wandlungsprozesses ist (Remmert 1992, Rieken et al. 1998, Plachter 1998).

Ein allein konservierender Ansatz ist daher für den Erhalt der Regenerationsfähigkeit und der Dynamik biologischer Systeme nicht ausreichend. Gleichberechtigt neben den Schutz

von Arten und Biotopen tritt der Schutz der ökosystemaren Dynamik (Dietrich 1995, Plachter 1996, 1998, Rieken et al. 1998).

Hochwasser haben als ein Teil und eine Ursache ökosystemarer Dynamik Schlüsselfunktion für die anschließenden Entwicklungsprozesse in der Aue. Ausbreitungsprozesse sind für die Entwicklung von Auestandorten von herausragender Bedeutung. Die Ausbreitung terrestrischer Wirbelloser entlang von Fließgewässern ist wiederum entscheidend an Hochwasserereignisse gebunden. Die Förderung eines naturnahen Überflutungsregimes ist daher die grundlegende Voraussetzung für den Erhalt dieses Ausbreitungsprozesses und einer auetypischen Biozönose.

## 8 Zusammenfassung

Die Bedeutung der Ausbreitung terrestrischer Wirbelloser entlang von Fließgewässern für Neu- und Wiederbesiedlungsprozesse in der Aue wurde im Rahmen der vorliegenden Arbeit anhand von drei Ausgangshypothesen untersucht:

- (1) Mit der fließenden Welle werden hohe Individuenzahlen terrestrischer Wirbelloser verfrachtet. Die Biotopausstattung der Überschwemmungsflächen bestimmt die Zusammensetzung der verfrachteten Gehäuseschnecken- und Laufkäferfauna.
- (2) Passive Ausbreitungsdistanzen terrestrischer Wirbelloser sind bei einer Verfrachtung mit der fließenden Welle wesentlich höher als aktive Ausbreitungsdistanzen. Dies gilt insbesondere für wenig mobile Tiergruppen wie terrestrische Gehäuseschnecken. Im Anschluss an die Verfrachtung entscheidet die aktive Ausbreitungsfähigkeit, ob Tiere geeignete Habitate erreichen.
- (3) Terrestrische Gehäuseschnecken können in räumlicher Nähe zum Ablagerungsort liegende, geeignete Habitate durch ein gerichtetes Bewegungsverhalten aufsuchen.

Vor dem Hintergrund der zunehmenden Isolation und Habitatfragmentierung in modernen Kulturlandschaften wurde die mögliche populationsbiologische Bedeutung des Ausbreitungsprozesses für Neu- und Wiederbesiedlungsprozesse in der Aue aufgrund der Driftfrequenzen, sowie passiven und aktiven Ausbreitungsleistungen diskutiert.

Die Untersuchungen wurden an Gewässerabschnitten und Überschwemmungsflächen der Lahn bei Marburg (Hessen), am Altrhein der Kühkopf-Knoblochsau zwischen Worms und Oppenheim (Hessen) und an der Elbe bei Dessau (Sachsen-Anhalt) durchgeführt.

**Driftfrequenzen** wurden durch die Entnahme von verfrachteten und im Uferbereich schwimmenden Treibgutes am Altrhein der Kühkopf-Knoblochsau sowie an der Lahn untersucht. An der Lahn wurden durch den Einsatz einer Driftfalle neben den Individuendichten terrestrischer Wirbelloser in Treibgut, auch Driftraten und Driftdichten bestimmt. Die Qualität der verfrachteten Gehäuseschnecken- und Laufkäferfauna als Besiedlungsquelle wurde aufgrund der ökologischen Typen charakterisiert.

**Driftdistanzen** terrestrischer Gehäuseschnecken (*Arianta arbustorum* und *Helix pomatia*) wurden an der Elbe und der Lahn bestimmt. In Schwimmversuchen wurden

sowohl Driftdistanzen mit Treibgut als auch bei einer Verfrachtung über freie Drift ermittelt. Anhand von Laborversuchen zur Schwimmdauer von *A. arbustorum* und *H. pomatia* konnten potentiell mögliche Driftdistanzen bei freier Drift, aufgrund der Schwimmfähigkeit und Überlebensraten der Tiere bei unterschiedlicher Wassertemperaturen (17,5°C und 10°C), bestimmt werden.

**Aktive Ausbreitungsdistanzen** wurden auf drei Überschwemmungsflächen der Lahn untersucht. *A. arbustorum* wurde in der Nähe geeigneter Habitats (feuchte Gehölze und Ruderalfluren mit natürlichem Vorkommen der Art), auf Wiesen der Überschwemmungsflächen ausgesetzt. In Fang- und Wiederfangexperimenten wurden Ausbreitungsdistanzen und Bewegungsrichtungen bestimmt.

Verfrachtetes Genist des Altrheins enthielt insgesamt 4170 Individuen sämtlicher Taxa terrestrischer Wirbelloser pro 100 Liter, an der Lahn verfrachtetes Treibgut wies Individuendichten von 2191 Individuen/100 l und 1011 Individuen/100 l bei zwei aufeinanderfolgenden Probenahmen im Januar und Februar 2001 auf. Driftraten betragen an der Lahn 7182 +/-633 (SE) Ind. h<sup>-1</sup> und 5163 +/- 888 (SE) Ind. h<sup>-1</sup>. Driftdichten erreichten Werte von 4,1 Individuen/m<sup>3</sup> (Januar 2001) und 3,0 Individuen/m<sup>3</sup> (Februar 2001). Diese Größen belegen, dass hohe Individuenzahlen terrestrischer Wirbelloser bei Hochwasser verfrachtet werden. Insbesondere die auf Treibgut erfasste Laufkäferfauna des Altrheins umfasste mit 59% (verfrachtetes Genist) und 80% (im Uferbereich aufgeschwommenes Genist) der erfassten Arten einen hohen Anteil auetypischer Vertreter. Dem stand an der Lahn nur ein Anteil von 41% (Januar 2001) und 33% (Februar 2001) auetypischer Arten in der Drift gegenüber. Die Biotopausstattung der Überschwemmungsflächen spiegelte sich in der Zusammensetzung der Driftfauna wieder. Dies wurde anhand der Gehäuseschneckenfauna weniger deutlich, da an beiden Gewässern Arten mit hoher Überflutungstoleranz und Feuchtepräferenz auetypischer Standorte dominierten.

Maximale Driftdistanzen terrestrischer Gehäuseschnecken betragen an der Lahn bei freier Drift 2,1 km (*A. arbustorum*), an der Elbe 19,8 km (*H. pomatia*). Individuenzahlen frei driftender Tiere nahmen mit zunehmender Driftdistanz exponentiell ab. Verfrachtungsdistanzen mit Treibgut erreichten maximale Werte von 1,5 km an der Lahn und 20,8 km an der Elbe. Die Schwimmdauer von *A. arbustorum* betrug bei 10°C

Wassertemperatur im Labor 40 Stunden, der maximale Wert bei 17,5°C 32 Stunden. Die maximale Driftzeit von *H. pomatia* erreichte Werte von 33 Stunden. Zu dieser Zeit schwammen von 35 eingesetzten Tieren noch zwei (5,7%). Die Überlebensraten während der Drift auf der Wasseroberfläche waren mit 99% (10°C Wassertemperatur) und 98% (17,5°C) für *A. arbustorum* und 100% (17,5°C) für *H. pomatia* sehr hoch.

Die beobachtete Schwimmdauer würde eine Verfrachtung von *A. arbustorum* an der Lahn bis zu einer Distanz von 173 km bei einer Strömungsgeschwindigkeit von 1,2 m/s ermöglichen wie sie an der Lahn bei einem einjährlichen Hochwasser (HQ1) gemessen werden.

Aktive Ausbreitungsdistanzen in einem Zeitraum von vier Tagen erreichten Werte von 1,3 m bis 3,14 m. Auf allen drei Untersuchungsflächen wurde ein gerichtetes Bewegungsverhalten („biased random walk“), bei dem eine signifikant größere Anzahl an Bewegungen in Richtung feuchter Gehölze und Ruderalfluren verlief, beobachtet. Die Ausbreitungsdistanzen waren in diese Richtungen signifikant höher als in andere Bewegungsrichtungen. Im Gegensatz zu ungerichtetem Bewegungsverhalten, wie es bislang in vielen Untersuchungen zur aktiven Ausbreitungsfähigkeit der Art beobachtet wurde, kann das beschriebene Bewegungsverhalten die Wahrscheinlichkeit einer erfolgreichen Etablierung und Integration in bestehende Populationen erhöhen. Die Driftdistanzen überstiegen jedoch die der aktiven Ausbreitungsfähigkeit um fünf Größenordnungen und belegten damit die Effizienz der Ausbreitung durch Fließgewässer.

Vor dem Hintergrund einer zunehmenden Fragmentierung geeigneten Lebensraumes, insbesondere auetypischer Standorte, wird die mögliche Bedeutung der passiven Ausbreitung für den Verbund von Populationen deutlich. Durch den flussabwärts gerichteten Transport von Individuen wird ein genetischer Austausch zwischen Populationen möglich. Neu- und Wiederbesiedlungsprozesse können durch die verfrachtete terrestrische Wirbellosenfauna initiiert werden. Dies ist nicht nur in Kulturlandschaften, sondern vor allem auch in der durch die Hochwasserdynamik geprägten Aue, von wesentlicher Bedeutung für den Erhalt einer auetypischen Biozönose. Einschränkungen der Wirksamkeit des passiven Ausbreitungsprozesses bestehen vor allem durch den massiven Gewässerausbau. Die laterale und longitudinale

---

Konnektivität von Fließgewässern wird durch Verkleinerung der Überschwemmungsflächen und Einschränkung dynamischer Umlagerungsprozesse in der Aue beeinträchtigt. Mit dem Verlust der Hydrodynamik geht ein Verlust der Habitatvielfalt naturnaher Auestandorte einher. Die Qualität dieser „Lieferbiotope“ ist jedoch entscheidend für die Qualität der Driftfauna als Besiedlungsquelle auetypischer Standorte flussabwärts. Neben dem Erhalt naturnaher Auestandorten entlang des gesamten Gewässerverlaufs, steht gleichberechtigt der Schutz dynamischer, ökologischer Prozesse, wie der Hochwasserdynamik und dem passiven Ausbreitungsprozess.



## 9 Dank

Herrn Prof. Dr. Harald Plachter danke ich für die Aufnahme in seine Arbeitsgruppe, die Möglichkeit diese Dissertation anzufertigen und seine hilfreichen Anmerkungen zum ersten Entwurf der Arbeit.

Herrn Prof. Dr. Lothar Beck danke ich für die Erstellung des Zweitgutachtens.

Der hessischen Promotionsförderung danke ich für die Unterstützung der Arbeit durch ein Stipendium. Frau Dr. Grieb, Herr Prof. Dr. Galland und Herr Sack übernahmen die Betreuung.

Die Arbeiten an der Elbe wurden durch Herrn Puhmann (Biosphärenreservat Flusslandschaft Elbe) und Herrn Bakowski (Wasser- und Schifffahrtsamt Dresden) sehr gefördert. Herrn Baumgärtel (Revierförsterei Knoblochsau) danke ich für seine große Umsicht und die Hilfe während der Arbeiten an der Kühkopf-Knoblochsau.

Herrn Klaus Groh und Herrn Andreas Malten danke ich für ihre Unterstützung durch die Bestimmung von Tieren, sowie die Bereitstellung von Literatur zu den Untersuchungsgebieten.

Herr Herbert Diehl (Regierungspräsidium Gießen, Abteilung Staatliches Umweltamt, Marburg) erteilte unzählige, freundliche Auskünfte zum Untersuchungsgebiet an der Lahn. Frau Gräfling (Wasser- und Schifffahrtsamt Dresden), Herrn Engelhardt (Regierungspräsidium Gießen, Abteilung Staatliches Umweltamt, Marburg) und Herrn Engel (Bundesamt für Gewässerkunde, Koblenz) danke ich für die Bereitstellung von Pegeldaten der Untersuchungsgewässer.

Herr Horst Schmidt (Universität Marburg) fertigte die Driftfalle und das Material für die Laborversuche an.

Frau Dr. Ilona Leyer und Herr Berthold Janßen gaben Ihre kritischen und hilfreichen Anmerkungen zum ersten Entwurf. Berthold Janßen gilt mein besonderer Dank für seine große Diskussionsbereitschaft während der gesamten Arbeit.

Silke Schnabel, Ulrike Backes und Andreas Langenscheidt hatten viel Geduld bei der Durchsicht der schriftlichen Fassung.

Herzlicher Dank gehört den Helfern bei den Freilandexperimenten für ihre Ausdauer und Freude an der Arbeit: den Mitarbeitern der Naturwacht des Biosphärenreservates Flusslandschaft Elbe und den Mitarbeitern des Wasser- und Schifffahrtsamtes Dresden, sowie Sabine Wehlt, Helge Schirmann, Michael Ulrich, Silke Schnabel, Andreas Langenscheidt, Gerrit Fokuhl und Oliver Tillmanns, die teilweise auch bei der Bearbeitung von Treibgutproben halfen.

Ganz besonderer Dank gilt Frau Dr. Gerda Bräuer (ehemals Biosphärenreservat Flusslandschaft Mittlere Elbe) für die organisatorische Unterstützung der Freilandarbeiten an der Elbe, sowie ihr und Christoph Bräuer für die herzliche Aufnahme.

Meinen Eltern Elke und Hans-Werner Tenzer und Andreas Langenscheidt danke ich für ihre Geduld und Verständnis für meine Arbeit.

## 10 Literatur

- ADIS, J. & JUNK, W.J. (2002):** Terrestrial invertebrates inhabiting lowland river floodplains of Central Amazonia and Central Europe: a review. - *Freshwater Biology* 47: 711-731.
- ADIS, J. (1981):** Comparative ecological studies of the terrestrial arthropod fauna in central amazonian inundation-forest. - *Amazoniana* 7: 87-173.
- AGRICOLA, U., COLLING, M. & PLACHTER, H. (1996):** Artenspektrum und Besiedlungspotential von Schnecken (Mollusca: Gastropoda) in einer süddeutschen Agrarlandschaft. *Verh. Ges. Ökol.* 26: 693-700.
- AKCAKAYA H.R. & BAUR, B. (1996):** Effects of population subdivision and catastrophes on the persistence of a land snail metapopulation. - *Oecologia* 105: 475-483.
- ALLEN, J.D. (1951):** The Horokiwi stream. A study of a trout population. New Zealand Marine Department Fisheries Bulletin 10: 1-231.
- AMOROS, C. & ROUX, A. L. (1988):** Interaction between water bodies within flood plains of large rivers: function and development of connectivity. In: Schreiber, K. F. (eds.) *Connectivity in landscape ecology*. - *Münstersche Geographische Arbeiten* 29: 125-130.
- AMOROS, C. & BORNETTE, G. (2002):** Connectivity and biocomplexity in waterbodies of riverine floodplains. - *Freshwater Biology* 47 (4): 761-776.
- ANDERSEN, J. (1968):** The effect of inundation and choice of hibernation sites of coleoptera living on river banks. - *Norsk. entomol. Tidsskr.* 15: 115-133.
- ANDERSON, N. H., SEDELL, J. R., ROBERTS, L. M. & TRISKA, F. J. (1978):** The role of aquatic invertebrates in processing of wood debris in coniferous forest streams. - *Scandinavica supplement* 15: 301-306.
- ANDERSSON E., NILSSON C. & JOHANSSON (2000a):** Effects of river fragmentation on plant dispersal and riparian Flora. - *Regul. Rivers: - Res. Mgmt.* 16: 83-89.
- ANDERSSON E., NILSSON C. & JOHANSSON (2000b):** Plant dispersal in boreal rivers and its relation to the diversity of riparian flora. - *Journal of Biogeography* 27: 1095-1106.
- ANT, H. (1963):** Faunistische, ökologische und tiergeographische Untersuchungen zur Verbreitung der Landschnecken in Nordwestdeutschland. - *Abh. Landesmus. Naturk. Münster* 25: 5-125.
- ARTER, H.E. (1990):** Spatial relationship and gene flow paths between populations of the alpine snail *Arianta arbustorum* (Pulmonata: Helicidae). - *Evolution* 44 (4): 966-980.
- BAARS, M.A. (1979):** Patterns of movement of radioactive carabid beetles. - *Oecologia* 44: 125-140.
- BAEHR, M. (1983):** Die Carabiden des Lautertales bei Münsingen (Insecta, Coleoptera). - *Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ.* 57/58: 341-374.
- BAILEY, R.G. (1966):** Observations on the nature and importance of organic drift in a devon river. - *Hydrobiologia* 27: 353-367.
- BAILEY, S.E. (1989):** Foraging behaviour of terrestrial gastropods. Integrating field and laboratory studies. - *J. Mollusc. Stud.* 55: 263-272.
- BAKER, G.H. & HAWKE, B.G. (1990):** Life history and population dynamics of *Theba pisana* (Mollusca: Helicidae) in a cereal pasture rotation. *Journal of Applied Ecology* 27: 16-29.
- BAKER, G.H. (1988a):** The dispersal of *Cerutuella virgata* (Mollusca: Helicidae). - *Aust. J. Zool.* 36: 513-520.
- BAKER, G.H. (1988b):** Dispersal of *Theba pisana* (Mollusca: Helicidae). - *J. Appl. Ecol.* 25: 889-900.
- BARNDT, D., BRASE, S., GLAUCHE, M., GRUTTKE, H., KEGEL, B., PLATEN, R. & WINKELMANN, H. (1991):** Die Laufkäferfauna von Berlin (West) - mit Kennzeichnung und Auswertung der verschollenen und gefährdeten Arten (Rote Liste, 3.Fassung). - In: Auhagen, A., Platen, R. & Sukopp, H. (Hrsg.): *Rote Liste der gefährdeten Pflanzen und Tiere in Berlin. Landschaftsentwicklung und Umweltforschung* S 6: 243-275.
- BARNER, K. (1954):** Die Cicindelen und Carabiden der Umgebung von Minden und Bielefeld II. - *Abh. Landesmuseum. Naturk. Münster* 12: 3-64.
- BARTSCHELET, E. (1981):** Circular statistics in biology. London: Academic press, p. 371.

- BATHON, H. (1973):** Über das Formensehen bei der Verbergeorientierung der Laufkäfer (Col., Carabidae). - Z. Tierpsychol. 32: 337-352.
- BAUER, T. (1975):** Predation by a carabid beetle specialized for catching Collembola. - Pedobiologica 24: 169-179.
- BAUR, A. (1991):** Effects of competitive interactions and habitat structure on life-history traits and dispersal in land snails. - Acta Universitatis Upsaliensis 325.
- BAUR, A. & BAUR, B. (1989):** Are roads barriers to dispersal in the land snail *Arianta arbustorum*? - Canad. J. Zool. 68: 613-617.
- BAUR, A. & BAUR, B. (1993):** Daily movement patterns and dispersal in the land snail *Arianta arbustorum*. - Malacologia 35 (1): 89-98.
- BAUR, B. & BAUR, A. (1994):** Dispersal in the land snail *Chondrina avenacea* on vertical rock walls. - Malacological Review 27: 53-59.
- BAUR, B. & BAUR, A. (1995):** Habitat related dispersal in the rock dwelling land snail *Chondrina clienta*. - Ecography 18: 123-130.
- BAUR, B. (1984):** Dispersion, Bestandsdichte und Diffusion bei *Arianta arbustorum* (L.) (Mollusca: Pulmonata). Dissertation, Universität Zürich.
- BAUR, B. (1986):** Patterns of dispersion, density and dispersal in alpine populations of the land snail *Arianta arbustorum* (L.) (Helicidae). - Holarctic Ecology 9: 117-125.
- BAUR, B. (1993):** Population structure, density, dispersal and neighbourhood size in *Arianta arbustorum* (L., 1758) (Pulmonata: Helicidae). - Ann. Naturhist. Mus. Wien 94/95: 307-321.
- BAUR, B. & GOSTELLI, M. (1986):** Between and within population differences in geotactic response in the land snail *Arianta arbustorum* (Helicidae). - Behaviour 97: 147-160.
- BAUR, B.; LEDERGERBER, S. & KOTHBAUER H. (1997):** Passive dispersal on Mountain slopes: Shell Related differences in Downhill Rolling in the land snails *Arianta arbustorum* and *Arianta chamaeleon* (Helicidae). - The Veliger 40 (1): 84-88.
- BAUR, B. & RABOUD, C. (1988):** Life history of the land snail *Arianta arbustorum* along an altitudinal gradient. - J. Anim. Ecol. 57: 71-87.
- BECK, L. (1972):** Der Einfluß jahresperiodischer Überflutungen auf den Massenwechsel der Bodenarthropodenfauna im zentral-amazonischen Überschwemmungsgebiet. - Pedobiologia 12: 133-148.
- BECK, L. (1976):** Zum Massenwechsel der Makro-Arthropodenfauna des Bodens in Überschwemmungswäldern des zentralen Amazonasgebietes. - Amazoniana 6: 1-20.
- BEGON M., J.L. HARPER & TOWNSEND C.R. (1991):** Ökologie. Basel: Birkhäuser Verlag.
- BENDER, C. (1991):** Genetik und Naturschutz. - In: Henle, K. & Kaule, G. (Hrsg): Arten- und Biotopschutzforschung für Deutschland. Berichte aus der ökologischen Forschung, 4, Jülich.
- BENGTSON, S.A., NILSSON, A., NORDSTRÖM S. & RUNDGREN, S. (1976):** Polymorphism in relation to habitat in the snail *Cepaea hortensis* in Iceland. - J. Zool., Lon. 178 : 173-188.
- BERNHARDT, C. (2000):** Die Rheinkorrektion. - In: Landeszentrale für politische Bildung Baden-Württemberg (Hrsg): Der Bürger im Staat 50 (2): 76-81.
- BILBY, R.E. & WARD J.W. (1989):** Changes in characteristics and function of woody debris with increasing size of streams in Western Washington. - Transactions of the American Fisheries Society 118: 368-378.
- BILBY, R.E. (1991):** Role of organic debris dams in regulating the export of dissolved and particulate matter from a forested watershed. - Ecology 62 (5): 1234-1243.
- BILL, H.C, POSCHLOD, P., REICH, M. & PLACHTER, H. (1999):** Experiments and observations on seed dispersal by running water in an alpine floodplain. - Bulletin of the Geobotanical Institute ETH 65: 13-28.
- BILL, H.C. (2000):** Besiedlungsdynamik und Populationsbiologie charakteristischer Pionierpflanzenarten nordalpiner Wildflüsse. - Wissenschaft in Dissertationen 557. Marburg: Görlich & Weiershäuser.
- BOAG, D.A. (1985):** Microdistributions of three genera of small terrestrial snails (Stylomatophora: Pulmonata). Canad. Jour. Zool. 63: 1089-1095.
- BOAG, D.A. (1986):** Dispersal in pond snails: potential role of waterfowl. - Can. J. Zool. 64: 904-909.

- BOETTGER, C.R. (1929):** Untersuchungen zur Entstehung eines Faunenbildes. Zur Zoogeographie der Weichtiere Schlesiens. - Z. Morph. Ökol. Tiere Abt. A, 6 : 333-414.
- BOGON, K. (1990):** Landschnecken- Biologie, Ökologie, Biotopschutz. Augsburg: Natur Verlag.
- BOHLE, H. W. & METHFESSEL, E. (1993):** Grundzüge der ökologischen Bewertung des amphibischen Lebensraums. – Wolf, P. (Hrsg): Ökologische Gewässersanierung im Spannungsfeld zwischen Natur und Kultur. Schriftenreihe des Fachgebietes Siedlungswirtschaft Universität Gesamthochschule Kassel 11: 262-274.
- BONESS, M. (1975):** Arthropoden im Hochwassergenist von Flüssen. - Bonn. Zool. Beitr. 26 (4): 383-401.
- BONN, A. (2000):** Flight activity of carabid beetles on a river margin in relation to fluctuating water levels. - In: Brandmayr, P., Lövei, G.L., Zetto Brandmayr, T., Casale, A. & Vigna Taglianti, A. (eds.): Natural history and Applied Ecology of Carabid beetles. 147-160.
- BONN, A., HAGEN, K. & HELING, B. (1997):** Einfluss des Überschwemmungsregimes auf die Laufkäfer und Spinnengemeinschaften in Uferbereichen der Mittleren Elbe und Weser. - Arbeitsberichte Landschaftsökologie Münster 18: 177-191.
- BONN, S. & POSCHLOD, P. (1998):** Ausbreitungsbiologie der Pflanzen Mitteleuropas. Wiesbaden: UTB, Quelle & Meyer Verlag.
- BORCHERT, J. (1992):** Flußkorridore als überregionale Verbundstrukturen. - Natur und Landschaft 67: 413-418.
- BORN, M. (1967):** Die Randgebiete des Rheinischen Schiefergebirges im Bereich des Hinterlandes. - Marburger Geogr. Schr. 30: 151-170.
- BÖWINGLOH, F., DÖRFER, K & LEUSHACKE, CH. (1995):** Beiträge zur Verbesserung der Auendynamik einer ausgeräumten Flusslandschaft - Erfahrungen mit der Umsetzung von Regenerationsmaßnahmen und erste Ergebnisse der wissenschaftlichen Erfolgskontrolle aus dem Erprobungs- und Entwicklungsvorhaben „Oberweserniederung“. - Arch. Hydrobiol. Suppl. 101 Large rivers 9: 525-544.
- BRACCIA, A. & BATZER, D.P. (2001):** Invertebrates associated with woody debris in a southeastern US forested floodplain wetland. - Wetlands 21 (1): 18-31.
- BRANDES, J. (1951):** Verschleppung von Landschnecken durch einen Singvogel. - Arch. Moll. 80: 85.
- BRAUDRICK, C.A. & GRANT, G.E. (2000):** When do logs move in rivers? - Water resources research 36 (2): 571-583.
- BRAUDRICK, C.A. & GRANT, G.E. (2001):** Transport and deposition of large woody debris in streams: a flume experiment. – Geomorphology 41 (4): 263-283.
- BRAUDRICK, C.A., GRANT, G.E, ISHIKAWA, Y. & IKEDA, H. (1997):** Dynamics of wood transport in streams: a flume experiment. - Earth Surface Processes and Landforms 22: 669-683.
- BRETSCHKO, G. & MOSER, H. (1993):** Transport and retention of organic matter in riparian ecotones. - Hydrobiologia 251: 95-101.
- BRIDCUT, E.E. (2000):** A study of terrestrial and aerial macroinvertebrates on river banks and their contribution to drifting fauna and salmonid diets in a Scottish catchment. - Hydrobiologia 427: 83-100.
- BRIEM, E. (2002):** Formen und Strukturen der Fließgewässer. - ATV-DVWK-Arbeitsberichte. Hennef: GFA - Verlag.
- BRITAIN, J.E. & EIKELAND, T.J. (1988):** Invertebrate drift - a review. - Hydrobiologia 166: 77-93.
- BROHMER, P. (1988):** Fauna von Deutschland. Ein Bestimmungsbuch unserer heimischen Tierwelt. 17. überarbeitete Auflage. Wiesbaden: Quelle& Meyer Verl. Heidelberg.
- BROWN, J.H. & KODRIC-BROWN, A. (1977):** Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. Ecology 58: 445-449.
- BÜHL, A. & ZÖFEL, P. (1998):** SPSS für Windows Vers. 8.0. Einführung in die moderne Datenanalyse unter Windows. 5. A. Bonn, Paris: Addison-Wesley.
- BULLOCK, J. M., KENNWARD R. E. & HAILS, R., S, (eds) (2002):** Dispersal Ecology. Oxford: Blackwell Science, 1-3.
- BURGESS & SHARPE (1981):** Spatio-temporal patterns of forest ecosystems of the eastern United States. In: Tjallingi, S.P.& de VEER, A.A.: Perspectives in landscape ecology. Wageningen, Netherlands, 109-116.

- BURMEISTER, F. (1939):** Biologie, Ökologie und Verbreitung der europäischen Käfer auf systematischer Grundlage. I Bd: Adephaga, I. Familiengruppe: Caraboidea. Krefeld: Goecke & Evers, 1 - 307.
- BUSHING, W.W. (1994):** Biogeographic and ecological implications of kelp rafting as a dispersal vector for marine invertebrates.- In: Halvorson, W. & Maender, G. (eds.): Proceedings of the Fourth California Islands Symposium: Update on the Status of Resources, March 22-25.1994. Santa Barbara: Santa Barbara Museum of Natural History, 103-110.
- BUTTERWECK, M.D. (1997):** Metapopulationsstudien an Waldlaufkäfern (Coleoptera: Carabidae) Einfluß von Korridoren und Trittsteinbiotopen. Berlin: Wissenschaft und Technik Verlag.
- CAIN, A.J. & CURREY, J.D. (1968):** Studies on *Cepaea*.III. Ecogenetics of a population of *Cepaea nemoralis* (L.) subject to strong area effects. Philosophical Transactions of the Royal Society London, Series B, 253: 447-482.
- CAMERON, R.A.D. & CARTER, M.A. (1979):** Intra- and interspecific effects of population density on growth and activity in some Helicid land snails (Gastropoda: Pulmonata). - J. Anim. Ecol. 46: 237-246.
- CAMERON, R.A.D. & WILLIAMSON, P. (1977):** Estimating migration and the effects of disturbance in mark recapture studies on the snail *Cepaea nemoralis* L. - J. Anim. Ecol. 46: 173-179.
- CAMERON, R.A.D. (1970a):** The survival, weight loss and behaviour of three species of land snail in conditions of low humidity. - J. Zool., Lon. 160: 143-157.
- CAMERON, R.A.D. (1970b):** The effect of temperature on the activity of three species of helicid snails (Mollusca: Gastropoda). - J. Zool., Lon. 162: 303-315.
- CARLQUIST, S. (1974):** Island biology. Columbia University Press.
- CHANG, H. W. & EMLEN J. M. (1993):** Seasonal variation of microhabitat distribution of the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis*. - Oecologia 93: 501-507.
- CHARRIER, S.; PETIT S. & BUREL F. (1997):** Movements of *Abax parallelepipedus* (Coleoptera, Carabidae) in woody habitats of a hedgerow network landscape: a radio tracing study. - Agriculture, Ecosystems and Environment 61: 133-144.
- CHASE, R.R. CROLL, P & ZEICHNER, L. (1980):** Aggregation in snails, *Achatina fulica*. Behav. Neural. Biol. 30: 218-230.
- CLESSIN, S. (1908):** Die Molluskenfauna des Rheinauswurfs bei Speyer. Nachrichtenblatt der deutschen malakozoologischen Gesellschaft 40: 120-127.
- CLOBERT, J., WOLFF, J.O., NICHOLS, J.D., DANCHIN, E. & DHONDT, A.A. (2001):** Introduction. - In: Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A. & Nichols, J.D. (eds): Dispersal. Oxford: Oxford University Press.
- COLLING, M. (1995):** Planungsbegleitende Untersuchungen an Weichtieren (Süßwassermuscheln und -schnecken, Landschnecken). - Schr. f. Landschaftspfl. u. Naturschutz 43: 45-54.
- COOK, A. (1979):** Homing in the gastropoda. - Proc. Sixth Europ. Malac. - Congr. 18: 319-326.
- COOK, A. (1980):** Field studies of homing in the pulmonate slug *Limax pseudoflavus* (Evans). - J. moll. Stud. 46: 100-105.
- COOK, C.D.K (1987):** Dispersion in aquatic and amphibious vascular plants. In: Crawford, R.M.M. (eds.): Plant life in aquatic and amphibious habitats. Oxford: Blackwell Scientific Publ.
- CORNELSEN, R., IRMLER, U., PAUSTIAN, D., RIEGER, A. & WELSCH, H. (1993):** Effizienz von Uferstrandstreifen als Elemente des Biotopverbundes. – Naturschutz und Landschaftsplanung 25 (6): 205-211.
- COULSON, S.J., HODKINSON, I.D., WEBB, N.R. & HARRISON, J.A. (2002):** Survival of terrestrial soil dwelling arthropods on and in seawater: implications for trans-oceanic dispersal. - Functional Ecology 16: 353-356.
- COWIE, R. H. (1980):** Observations on the dispersal of two British land snail. Journal of Conchology 30: 201-208.
- COWIE, R. H. (1984):** Density, dispersal and neighbourhood size in the land snail *Theba pisana*. Heredity, 52: 391-401.
- CRISP, D.T. & ROBSON, S. (1979):** Some effects of discharge upon the transport of animals and peat in a North Pennin headstream. – Journal of Applied Ecology 16: 721-736.
- CROLL, R.P. (1983):** Gastropod Chemoreception. - Biol. Rev. 58: 293-319.

- CZOGLER, K. & ROTARIDES, M. (1938):** Analyse einer vom Wasser angeschwemmten Molluskenfauna. - Arb. Ungar. Biol. Forsch. Inst. 10: 8-43.
- DAINTON, B.H. & WRIGHT, J. (1985):** Falling temperature stimulates activity in the slug *Arion ater*. Journal of Molluscan studies 46: 100-105.
- DAINTON, B.H. (1954):** The activity of slugs: II: The effect of light and air currents. - J. Exp. Biol. 31: 188-197.
- DANVIND, M. & NILSSON C. (1994):** Fragmentation and flow regulation of river systems in the Northern Third of the World. - Science 266: 753-762.
- DANVIND, M. & NILSSON C. (1997):** Seed floating ability and distribution of alpine plants along a northern Swedish river. - Journal of vegetation science 8: 217-276.
- DEN BOER, P.J. (1970):** On the significance of dispersal power for populations of carabid-beetles (Coleoptera, Carabidae). - Oecologia 4: 1-28.
- DEN BOER, P.J. (1981):** On the survival of populations in heterogeneous and variable environment. - Oecologia 50: 39-53.
- DENNO, R. F. G. K., RODERICK, M. A., PETERSON, A. F., HUBERTY, G.G., DÖBEL, M. D., EUBANKS, J. E., LOSEY & LANGELLOTTO, G.A. (1996):** Habitat persistence underlies intraspecific variation in the dispersal strategies of planthoppers. - Ecological monographs 66: 389-408.
- DIETRICH, M. (1995):** Variabilität von Lebenszyklen und Metapopulationsstruktur - Überlebenstrategien von Arten in einer dynamischen Umwelt. - Laufener Seminarbeiträge, 3: 9-15.
- DISTER, E. (1980):** Pflegepläne für hessische Naturschutzgebiete im Lichte ökologischer Forschung - Beispiele aus der Rheinaue. - Verh. Ges. Ökol. 8: 119-127.
- DISTER, E. (1985):** Zur Struktur und Dynamik alter Hartholzauenwälder (*Quercus-ulmetum* Issl. 24) am nördlichen Oberrhein. - Verh. Zool. Ges. Österreich 123: 13-32.
- DISTER, E. (1991a):** Folgen des Oberrheinausbaus und Möglichkeiten der Auen-Renaturierung. - Laufener Seminarbeitr. 4: 115-123.
- DISTER, E. (1991b):** Situation der Flußauen in der Bundesrepublik Deutschland. - Laufener Seminarbeitr. 4: 8-16.
- DISTER, E., SCHNEIDER, E., SCHNEIDER, E., FRITZ, G., WINKEL, S. & FLÖBER, E. (1992):** Großflächige Renaturierung des Kühkopfes in der hessischen Rheinaue - Ablauf, Ergebnisse und Folgerungen der Sukzessionsforschung. - In: Akademie für Natur- und Umweltschutz beim Umweltministerium Baden-Württemberg (Hrsg.): Auen - gefährdete Lebensadern Europas. - Beiträge der Akademie für Natur- und Umweltschutz Baden-Württemberg 13b: 20-36.
- DÖRGE, N., WALTHER, C., BEINLICH, B. & PLACHTER, H. (1999):** The significance of passive transport for dispersal in terrestrial snails (Gastropoda, Pulmonata). - Z. Ökologie u. Naturschutz 8: 1-10.
- DUFFEY, E. (1956):** Aerial dispersal in a known spider population. - J. Animal Ecol. 25: 85-111.
- DUVAL, D.M. (1970):** Some aspects of the behaviour of pest species of slugs. - J. Conch. 27: 163-170.
- DVWK (1996):** Fluß und Landschaft. - Ökologische Entwicklungskonzepte 240: 177- 197.
- DYNESIUS, M. AND NILSSON C. (1994):** Fragmentation and flow regulation of river systems in the northern third of the world. - Science 266: 753-762.
- EBENHARD, T. (1991):** Colonization in metapopulations: a review of theory and observations. - Biological Journal of the Linnean Society of London 42: 105-121.
- EDELSTAM, C. & PALMER, C. (1950):** Homing in Gastropodes. - Oikos 2 (2): 259-270.
- EDGAR, G.J. (1987):** Dispersal of faunal propagules associated with drifting *Macrocystis pyrifera* plants. - Marine Biology 95: 599-610.
- ELLENBERG, H. (1996):** Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. 5. A. Stuttgart: Ulmer.
- ELLIOTT, J.M. (1967):** Invertebrate drift in a Dartmoor stream. - Arch. Hydrobiol. 63 (2): 202-237.
- ELLIOTT, J.M. (1969):** Diel periodicity in invertebrate drift and the effect of different sampling periods. - Oikos 20: 524-528.
- ELLIOT, J.M. (1970):** Methods of sampling invertebrate drift in running water. - Annales de Limnologie 6 (2): 133-159.

- ELLIOT, J.M. (1971):** The distance travelled by drifting invertebrates in a lake district stream. - *Oecologia* 6: 350-379.
- ELLIOTT, J.M. (2002):** The drift-distances and time spent in the drift by freshwater shrimps, *Gammarus pulex*, in a small stony stream, and their implications for the interpretation of downstream dispersal. - *Freshwater Biology* 47: 1403-1417.
- ELLIOT, J.M (2003):** A comparative study of the dispersal of 10 species of stream invertebrates. - *Freshwater Biology* 48: 1652-1668.
- ELOSEGI, A., DIEZ, J.R. & POZO, L. (1999):** Abundance, characteristics, and movement of woody debris in four Basque streams. – *Archiv für Hydrobiologie* 144 (4): 455-471.
- ENDLER, J.A. (1977):** Geographic variation, speciation and clines. Princeton: Princeton University Press.
- ERIKSEN, W. (1967):** Zur Hydrographie der Landschaften um Marburg. - *Marburger Geographische Schriften* 30: 91-96.
- EVANS, B.F., TOWNSEND, C.R. & CROWL, T.A. (1993):** Distribution and abundance of coarse woody debris in some southern New-Zealand streams from contrasting forest catchments. – *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 27 (2): 227-239.
- FAHRIG, L. & MERRIAM, G. (1985):** Habitat patch connectivity and population survival. - *Ecology* 66 (6): 1762-1768.
- FAIRBAIRN, D.J. (1985):** A test of the hypothesis of compensatory upstream dispersal using a stream dwelling waterstrider, *Gerris remigis* Say. - *Oecologia* 66: 147-153.
- FALKNER, G. (1990):** Vorschlag für eine Neufassung der Roten Liste der in Bayern vorkommenden Mollusken (Weichtiere). - *Schriftenreihe Bayer. Landesamt für Umweltschutz (Heft 97)* 10: 61-112.
- FALKNER, G., BANK, R.A. & PROSCHWITZ, T. (2001a):** Check-list of the non-marine Molluscan Species-group taxa of the States of Northern, Atlantic and Central Europe (CLECOM I). - *Heldia* 4 (1/2): 1-76.
- FALKNER, G., OBRDLÍK, P., CASTELLA, E. & SPEIGHT, M.C.D. (2001b):** Shelled Gastropoda of Western Europe. München: Verlag der Friederich Held-Gesellschaft.
- FIGUEROLA, J., GRENN, A.J. (2002):** Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies. - *Freshwater Biology* 47: 483-494.
- FIGURA, W., SCHARNOWSKI, A. & GERKEN, B. (2001):** Beitrag der Laufkäfer (Coleoptera: Carabidae) zur Indikation von Standortverhältnissen der Elbauen. - In: *Indikation in Auen*. - *UFZ-Bericht* 8: 102-106.
- FISCHER, S. (1996):** Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheeps on calcareous grasslands. - *J. applied Ecol.* 33: 1206-1222.
- FISCHER, S., POSCHLOD, P., BEINLICH, B. (1995):** Die Bedeutung der Wanderschäfererei für den Artenaustausch zwischen isolierten Schaftriften. *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ.* 83:229-256.
- FOECKLER, F., DEICHNER, O., SCHMIDT, H. & CASTELLA, E. (2001):** Eignung von Mollusken (Schnecken und Muscheln) als Bioindikatoren für Wiesen- und Rinnenstandorte der Elbauen.- In: *Indikation in Auen*.- *UFZ-Bericht* 8: 97-102.
- FOECKLER, F., OSKAR, DEICHNER, SCHMIDT, H. & JAKOBS, K. (2000):** Weichtiergemeinschaften als Indikatoren für Auenstandorte - Beispiele von Isar und Donau. - *Angewandte Landschaftsökologie* 37: 33-47.
- FOELIX, R.F. (1992):** Biologie der Spinnen. Stuttgart: Georg Thieme Verlag.
- FONSECA, D.M. (1999):** Fluid mediated dispersal in streams: models of settlement from the drift. - *Oecologia* 121: 212-223.
- FRÄMBS, H. (1997):** Auswirkungen von Sturmfluten auf Laufkäfer (Col., Carabidae) der Nordseeküste. - *Arbeitsberichte Landschaftsökologie Münster* 18: 177- 191.
- FRAMENAU, V., DIETRICH, M., REICH, M. & PLACHTER, H. (1996):** Life cycle, habitat selection and home range of *Arctosa cinerea* (Fabricius, 1777) (Araneae: Lycosidae) in a braided section of the Upper Isar (Germany, Bavaria). – *Revue Suisse de Zoologie*, vol. hors. serie: 223-234.
- FRANZ, V. (1907):** Beiträge zur schlesischen Molluskenfauna. - *Nachr.-Bl. Dtsch. Malakozool. Ges.* 39: 20-33, 53-68.
- FREUDE, H. (1976):** Carabidae. - In: Freude, H., Harde, K.W. & Lohse, G.A.: *Die Käfer Mitteleuropas*, Band 2. Krefeld: Goecke & Evers.



- FREY, L.C. & EDGAR, A.L. (1977):** Reactions of floodplain gastropods to changing water conditions. - Michigan Academician 9: 69-81.
- FRIDRIKSSON, S. (1975):** Surtsey, Iceland. The development of life on a volcanic island. London: Butterworths.
- FRÖMMING, E. (1954):** Biologie der mitteleuropäischen Landgastropoden. Berlin: Dunker & Humboldt.
- GOLLADAY, S. W. & HAX, C. L. (1995):** Effects of engineered flow disturbance on meiofauna in a north Texas prairie stream. J. n. am. Benthol. Soc. 14: 404-413.
- GATHORNE-HARDY, F.L. & JONES, D.T. (2000):** The recolonization of the Krakatau island by termites (Isoptera), and their biogeographical origins. - Biological Journal of the Linnean Society 71 (2): 251-267.
- GERGEL, S.E (2002):** Assessing cumulative impacts of levees and dams on floodplain ponds: a neutral-terrain model approach. - Ecological Applications 12 (6): 1740-1754.
- GERGEL, S.E, DIXON, M.D. & TURNER, M.G. (2002):** Consequences of human-altered floods: levels, floods, and floodplain forests along the Wisconsin river. - Ecological Applications 12 (6): 1755-1770.
- GERKEN, B. (1981):** Zum Einfluß periodischer Überschwemmungen auf bodenlebende Coleopteren in Auwäldern am südlichen Oberrhein. - Mitt. dtsh. Ges. allg. angew. Ent. 3: 130-134.
- GERKEN, B. (1985):** Zonationszönosen bodenlebender Käfer der Oberrhein-Niederung. Spiegel der Wandlung einer Stromauenlandschaft. - Mitt. Dt. Ges. allg. angew. Entomol. 4: 443-446.
- GERKEN, B. (1988):** Auen - Verborgene Lebensadern der Natur. Freiburg: Rombach Verlag.
- GERKEN, B., BÖTCHER, H., BÖWINGLOH, F., DÖRFER, K., LEUSHACKE-SCHNEIDER C., ROBINSON, A. & WIENHÖFER, M. (1998):** Treibgut und Genist- Landschaftsmüll oder Quelle und Antrieb dynamischer Lebensvorgänge in Auen? Auen-Regeneration, Fachbeiträge 1-24, Höxter.
- GESKE, C. (2000):** Hessische Flüsse und ihre Auen- ausgewählte Ergebnisse der Hessischen Biotopkartierung (HB) zum Biotop des Jahres 2000/2001. - Jahrbuch Naturschutz in Hessen 5: 81-92.
- GETTMANN, W.W. (1978):** Untersuchungen zum Nahrungsspektrum von Wolfsspinnen (Lycosidae) der Gattung Pirata. - Mitt. dtsh. Ges. allg. angew. Ent. 1: 63-66.
- GEYER, C. (1914):** Schneckenwanderung. - Unsere Welt. Illustr. Monatsschr. Naturwiss. Weltanschauung 6: 5-16.
- GEYER, C. (1908):** Über Flußanspülungen. - Nachrichtenblatt der dtsh. malakozool. Ges. 40: 82-90.
- GILPIN, M. & SOULÉ, M.E. (1986):** Minimum viable populations: the processes of species extinction. - In: Soulé M.E. (eds.): Conservation biology. Sinauer Associates, Inc.
- GIPPEL, C.J., FINLAYSON, B.L & O'NEILL, I.C. (1996) :** Distribution and hydraulic significance of large woody debris in an Australian river. - Hydrobiologia 318: 179-194.
- GLADITSCH, S. (1978):** Zur Käferfauna des Rußheimer Altrheingebiets (Elisabethenwört). - In: Der Rußheimer Altrhein, eine nordbadische Auenlandschaft. - Natur- und Landschaftsschutzgebiete Bad.-Württ., 10: 451-522.
- GOODFRIEND, G.A. (1983):** Anemotaxis and its relation to migration in the land snail *Cepaea nemoralis*. - The American Naturalist 109 (2): 414-415.
- GRIEGEL, A. (1999):** Räumliche Verteilung und jahreszeitliche Dynamik von Kleinarthropoden (Collembola, Gamasida) in den Auen des Unteren Odertals. - In: Dohle, W., Bornkamm, R. & Weigmann, G. (Hrsg.): Das Untere Odertal - Auswirkungen der periodischen Überschwemmungen auf Biozönosen und Arten. Limnologie Aktuell Band 9, Stuttgart: Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung, 211-228.
- GRUTKE, H, KORNACKER, P.M. & WILLECKE, S, (1998):** Effizienz eines neu angelegten Biotopstreifens in der Agrarlandschaft- Ergebnisse einer Langzeitstudie. -Schr.-R. f. Landschaftspf. u. Natursch. 58: 243-290.
- GRUTKE, H. (1994):** Dispersal of carabid species along a linear sequence of young hedge plantations. - In: Descender et al. (eds): Carabid beetles: Ecology and Evolutions. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- GUMPERT, L. (1964):** Die Wische - Hydrogeographischer Überblick.- Geographische Berichte 31 (2): 277-132.
- GURNELL, A.M., PEIGAY, H., SWANSON, F.J. & GREGORY, S.V. (2002):** Large wood and fluvial processes. - Freshwater Biology 47: 601-619.
- GUTOW, L. & FRANKE, H.D. (2003):** Metapopulation structure of the marine isopod *Idotea metallica*, a species associated with drifting habitat patches. - Helgoland Marine Research 56 (4): 259-264.

- GUTOW, L. (2002):** Langzeitmonitoring zur Erfassung der Faunengemeinschaft auf treibenden Substraten bei der Insel Helgoland. - In: Korn, H. & Feith, U. (Bearb.): Treffpunkt Biologische Vielfalt. Bonn-Bad Godesberg: Bundesamt für Naturschutz: 73-77.
- HADEN, G.A., BLINN, D.W., SHANNON, J.P. & WILSON, K.P. (1999):** Driftwood: an alternative habitat for macroinvertebrates in a large desert river. - *Hydrobiologia* 397: 179-186.
- HAMILTON, P.A. & WELLINGTON W.G. (1981):** The effect of food and density on the movement of *Arion ater* and *Ariolimax columbianus* (Pulmonata: Stylomatophora) between habitats. - *Res. Pop. Ecol.* 23: 299-308.
- HANDKE, K. (1996):** Die Laufkäferfauna des Naturschutzgebietes „Lampertheimer Altrhein“ in der südhessischen Oberrheinebene (Kreis Bergstraße). - *Decheniana* 149: 139-160.
- HANSKI, I., ALHO, J. & MOILANEN, A. (2000):** Estimating the parameters of survival and migration of individuals in metapopulations. - *Ecology* 81 (1): 239-251.
- HANSON, J.S., MALANSON, G.P., & ARMSTRONG, M.P. (1990):** Landscape fragmentation and dispersal in a model of riparian forest dynamics. - *Ecological modelling* 49: 277-296.
- HANSSON, L. (1991):** Dispersal and connectivity in metapopulations. - *Biological Journal of the Linnean Society of London* 42: 89-103.
- HANSSON, L. (1991):** Dispersal in the edible land snail *Helix pomatia*: a test for present generalisations. - *Acta Oecologia* 12 (6): 761-769.
- HANSSON, L., SÖDERSTRÖM, L. & SOLBRECK, C. (1992):** The ecology of dispersal in relation to conservation. - In: Hansson, L. (ed.): *Ecological principles of nature conservation: applications in temperate and boreal environments*. London: Elsevier Applied Sciences.
- HASTINGS, A. (1993):** Complex interactions between dispersal and dynamics: Lessons from coupled logistic equations. - *Ecology* 74 (5): 1362-1372.
- HEBERDEY, R.F. (1938):** Beiträge zum Bau des Subelytralraums und zur Atmung der Coleopteren. - *Z. Morph. Ökol. Tiere* 33: 667-734.
- HELMUTH, B., VEITH, R.R. & HOLBERTON, R. (1994):** Long-distance dispersal of a sub-antarctic brooding bivalvae (*Gaimardia-Trapesina*) by kelp-rafting. - *Marine Biology* 120 (3): 421-426.
- HEMMEN, J. (1973):** Die Mollusken-Fauna der Rheininsel Kückkopf. - *Jb. nass. Ver. Naturk.* 102: 175-207.
- HENDERSON, P.A. & HAMILTON, H.F. (1995):** Standing crop and distribution of fish in drifting and attached floating meadow within an upper Amazonian Varzea Lake. - *Journal of Fish Biology* 47 (2): 266-276.
- HENLE, K & KAULE, G. (Hrsg.) (1991):** Arten- und Biotopschutzforschung für Deutschland. Berichte aus der ökologischen Forschung, Bd. 4. - KFA, Jülich.
- HERDAM, V., JUNGBLUTH, J.H. & WILLECKE, S. (1991):** Vorläufige Rote Liste der bestandsgefährdeten und bedrohten Mollusken (Weichtiere) in Berlin. - In: Auhagen, A., Platen, R. & Sukopp, H.: *Rote Liste der bestandsgefährdeten Pflanzen und Tiere in Berlin*. - *Landschaftsentwicklung und Umweltforschung* S 6: 467-478.
- HERDAM, V. (1993):** Zum Einfluss der Grünlandintensivierung auf Artenvielfalt und Siedlungsdichte von Mollusken. *Naturschutzarbeit in Berlin und Brandenburg* 19 (2): 42-48.
- HERING, D. & PLACHTER, H. (1997):** Riparian groundbeetles (Coleoptera, Carabidae) preying on aquatic invertebrates: a feeding strategy in alpine floodplains. - *Oecologia* 111: 261-270.
- HERING, D. & REICH, M. (1997):** Die Bedeutung von Totholz für Morphologie, Besiedlung und Renaturierung mitteleuropäischer Fließgewässer. - *Natur und Landschaft* 72: 383-389.
- HGON (HESSISCHE GESELLSCHAFT FÜR ORNITHOLOGIE UND NATURSCHUTZ) (Hrsg.) (1999):** Auwälder in Hessen. Frankfurt: Strohbach.
- HILDEBRANDT, J. (1997):** Wie sind terrestrische Wirbellose an Überflutungen angepasst? - *Arbeitsberichte Landschaftsökologie Münster* 18: 15-25.
- HILDEBRANDT, J., HANDKE, K. & MEIBNER, A. (1997):** Wirbellose und Überflutungen: Ein Resümee. - *Arbeitsberichte Landschaftsökologie Münster* 18: 307-316.
- HLMF (HESSISCHES MINISTERIUM FÜR LANDWIRTSCHAFT UND FORSTEN) (1963):** Ausbau der Weschnitz. Selbstverlag.

- HOBBS, R.J. (1992):** The role of corridors in conservation: solution or bandwagon. - Trends in Ecology and Evolution 7: 389-392.
- HOBDAY, A.J. (2000a):** Abundance and dispersal of drifting kelp *Macrocystis pyrifera* rafts in the Southern California Bight. - Marine Ecology-Progress Series 195: 101-116.
- HOBDAY, A.J. (2000b):** Age of drifting *Macrocystis pyrifera* (L.) Agardh rafts in the Southern California Bight. - Journal of Marine Biology and Ecology 253: 97-114.
- HOBDAY, A.J. (2000c):** Persistence and transport of fauna on drifting kelp (*Macrocystis pyrifera* (L.) C. Agardh) rafts in the Southern California Bight. - Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 253: 75-96.
- HOLMQUIST, J.G. (1994):** Benthic macroalgae as a dispersal mechanism for fauna – influence of a marine tumbleweed. - Journal of Experimental and Marine Biology and Ecology 180 (2): 235-251.
- HORION, H. (1941):** Faunistik der mitteleuropäischen Käfer. Band 1: Adephaga - Caraboidea. Krefeld: Goecke & Evers Verlag.
- HORNBERGER, T. (1959):** Die kulturgeographische Bedeutung der Wanderschäferei in Süddeutschland. - Forschungen zur deutschen Landeskunde 109: 173.
- HORTON, P.A. (1961):** The bionomics of brown trout in a dartmoor stream. - J. Anim. Ecol. 30: 311-338.
- HORVATH, T.G. & LAMBERTI, G.A. (1997):** Drifting macrophytes as a Mechanism for Zebra Mussel (*Dreissena polymorpha*) Invasion of Lake-outlet Streams. - The American Midland Naturalist 138: 29-36.
- HOULE, A. (1998):** Floating islands: a mode of long-distance dispersal for small and medium-sized terrestrial vertebrates. - Diversity and distributions 4: 201-216.
- HOVESTADT, T., ROESER, J., MÜHLENBERG, M. (1992):** Flächenbedarf von Tierpopulationen. - Berichte aus der ökologischen Forschung, Bd. 1. KFA, Jülich.
- HUGENSCHÜTT, V. (1997):** Bioindikationsanalyse von Uferzonationskomplexen der Spinnen und Laufkäfergemeinschaften (Arach.: Araneida, Col.: Carabidae) an Fließgewässern des Drachenfelder Ländchens. - Archiv zoologischer Publikationen Band 2. Wiehl: Martina Galunder Verlag.
- HURYN, A.D. (1996):** An appraisal of the Allen paradox in a New Zealand trout stream. - Limnol. Oceanogr. 41 (2): 243-252.
- HYNES, H.B.N. (1970):** The Ecology of running waters. Toronto, University of Toronto Press.
- IKSE (INTERNATIONALE KOMMISSION ZUM SCHUTZ DER ELBE) (Hrsg.) (1994):** Ökologische Studie zum Schutz und zur Gestaltung der Gewässerstrukturen und der Uferandregion der Elbe. Magdeburg.
- IKSE (INTERNATIONALE KOMMISSION ZUM SCHUTZ DER ELBE) (Hrsg.) (1999):** Die Elbe - Schützenswertes Kleinod in Europa. 2. A., Magdeburg.
- INGOLFSSON, A. (1995):** Floating clumps of seaweed around Iceland-Natural microcosms and a means of dispersal for shore fauna. - Marine Biology 122 (1): 13-31.
- IRMLER, U. (1981):** Überlebensstrategien von Tieren im saisonal überfluteten amazonischen Überschwemmungswald. - Zool. Anz. 206: 26-38.
- IUCN (INTERNATIONAL UNION FOR CONSERVATION) (1980):** World conservation strategy: Living resource conservation for sustainable development. Gland: Selbstverl.
- JAEKEL, S (1954):** Die Landschnecken Schleswig Holsteins und ihre Verbreitung.- Schriften des naturwissenschaftlichen Vereins für Schleswig Holstein 27: 70-79.
- JAEKEL, S. (1960):** In Schleswig-Holstein eingeschleppte Land-, Süßwasser und Brackwassermollusken. Schr. Naturw. Ver. Schlesw.-Holst. 31: 56-65.
- JAKOBS, W. & RENNER, M. (1988):** Biologie und Ökologie der Insekten. Stuttgart: Gustav-Fischer Verlag.
- JANSSON, R., NILSSON, C. & RENÖFÄLT, B. (2000):** Fragmentation of riparian floras in rivers with multiple dams. - Ecology 81 (4): 899-903.
- JANSEN, B. & PLACHTER, H. (1998):** The use of Harmonic Radar for Research on the Mobility of Small Invertebrates. - Gesellschaft für Ökologie 28: 217-223.
- JAREMOVIC, R. & ROLLO, C.D. (1979):** Tree climbing by the snail *Cepaea nemoralis* (L.): a possible method for regulating temperature and hydration. - Can. J. Zool. 57: 1010-1014.
- JEDICKE, E. (1990):** Biotopverbund. Stuttgart: Ulmer-Verlag.

- JENKINS, M.F. (1960):** On the method by which *Stenus* and *Dianous* (Coleoptera: Staphylinidae) return to the banks of a pool. – Trans. R. Ent. Soc. Lond. 112(1) : 17-27.
- JETSCHKE, G. & FRÖBE, H. (1994):** Ausbreitung und Überleben von kleinen Populationen in fragmentierten Habitaten. - Z. Ökologie u. Naturschutz 3: 179-187.
- JOHANSEN, S., HYTTEBORN, H. & MATHIESENS, H. (2001):** A contribution to the discussion of biota dispersal with drift ice and driftwood in the North Atlantic. - Journal of Biogeography 28: 105-115.
- JOHANSSON, M.E., NILSSON C. & NILSSON E. (1996):** Do rivers function as corridors for plant dispersal? - Journal of Vegetation Science 7: 593-598.
- JOY, N.H. (1910):** The behaviour of coleoptera in time floods. Trans. Ent. Soc. Lond. 4: 379-385.
- JOKIEL, P. L. (1990):** Long-distance dispersal by rafting: reemergence of an old hypothesis. Endeavor, NS, 14: 66-73.
- JUNGBLUTH, J. H. (1996):** Rote Liste der Schnecken und Muscheln Hessens. 3. Fassung. In: Hess. Minist.d. Innern u. f. Landwirtschaft, Forsten u. Naturschutz (Hrsg.): Rote Liste der Tier- und Pflanzenarten Hessens.- Wiesbaden.
- JUNGWIRTH, M., MUHAR, S., & SCHMUTZ, S. (2002):** Re-establishing and assessing ecological integrity in riverine landscapes. - Freshwater Biology 47: 867-887.
- JUNK, W. (1970):** Investigations on the ecology and production biology of the „floating meadows“ (*Paspalo-Echinochloetum*) on the middle Amazon. - Amazoniana 2: 449-495.
- KAULE, G. (1991):** Arten- und Biotopschutz. Stuttgart: Ulmer.
- KAULE, G., SETTELE, J. & GEIBLER-STROBEL, S. (2000):** Gefährdet Biotopverbund Tierarten? Langzeitstudie zu einer Metapopulation des Dunklen Wiesenknopf-Ameisenbläulings und Diskussion genereller Aspekte. - Naturschutz und Landschaftsplanung 32 (10): 293- 299.
- KEMPSON, D., LOYD, M., GHELARGHI, R. (1963):** A new extractor for woodland litter. - Pedobiologia 3: 1-21.
- KERNEY, M.P., CAMERON, R.A.D. & JUNGBLUTH, J.H. (1983):** Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas. Hamburg, Berlin: Parey.
- KLAUSING, O. (1988):** Die Naturräume Hessens - mit einer Karte der natürlichen Gliederung 1 : 100.000. - Schriftenreihe der Hessischen Landesanstalt für Umwelt 67: 1-37.
- KLEEWEIN, D. (1999):** Population size, density, spatial distribution and dispersal in an Austrian population of the land snail *Arianta arbustorum styriaca* (Gastropoda: Helicidae). - J. Moll. Stud. 65: 303-315.
- KNÜLLE, W. (1953):** Zur Ökologie der Spinnen an Ufern und Küsten. - Z. Morph. u. Ökol. Tiere 42: 117-158.
- KOBIALKA, H. (1997):** *Vitrinobrachium breve* (FERUSSAC 1821): Ein neues Verbreitungsgebiet an begleitenden Biotopen der Oberweser. - Mitt. Dtsch. Malakozool. Ges. 60: 21-25.
- KOCH, K. (1989):** Die Käfer Mitteleuropas, Ökologie, Bd. 1: 440 S.
- KÖHLER, W., SCHACHTEL, G., & VOLESKE, P.(1996):** Biostatistik. Berlin: Springer.
- KONOLD, W. (1998):** Raum-zeitliche Dynamik von Kulturlandschaften und Kulturlandschaftselementen. Was können wir für den Naturschutz lernen? – Naturschutz und Landschaftsplanung 30 (8/9): 279-284.
- KÖRNIG, H. (1966):** Molluskengesellschaften des mitteldeutschen Hügellandes. - Malak. Abh. Mus. Tierk. Dresden 2/1: 1-112.
- KROGERUS, H. (1948):** Ökologische Untersuchungen an Ufer-Insekten. - Acta Zool. Fenn. 53: 3-153.
- KÜHNELT, W. (1943):** Die litorale Landtierwelt ostalpiner Gewässer. - Rev. ges. Hydrobiol. 43: 430-457.
- KÜNKEL, K. (1916):** Zur Biologie der Lungenschnecken. Ergebnisse vieljähriger Züchtungen und Experimente. Heidelberg.
- KÜNKEL, K. (1930):** Ausdauer der Landpulmonaten im Wasser. - Arch. Moll. 62: 116-123.
- LANDESUMWELTAMT NORDRHEIN-WESTFALEN (Hrsg.) (1995):** Gewässerkundliches Jahrbuch 1995. Das Rheingebiet, Teil III. Selbstverlag.
- LANG, O. & PÜTZ, S. (1999):** Frühjahrsbesiedlung eines im Winter überfluteten Nasspolders durch Laufkäfer und Spinnen im Nationalpark Unteres Odertal. - In: Dohle, BornkammWeigmann, (Hrsg.): Das Untere Odertal. Limnologie aktuell Band 9. Stuttgart: Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 171-195.

- LARSSON, S.G. (1939):** Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabidaen. *Entomol. Med.* 20: 275-560.
- LEHMANN, H. (1965):** Ökologische Untersuchungen über die Carabidenfauna des Rheinuferes in der Umgebung von Köln. - *Z. Morph. Ökol. Tiere* 55: 597-630.
- LEVINS, R. (1969):** Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. - *Bull. Entom. Soc. Am.* 15: 237-240.
- LEWIN, R. (1986):** Supply-Side Ecology. - *Science* 234: 25-27.
- LIENKAEMPER, G.W. & SWANSON F.J. (1987):** Dynamics of large wood debris in streams in old growth Douglas-fir forests. - *Canadian Journal of Forest Research* 17: 150-156.
- LINDROTH, H. (1945):** Die fennoskandische Carabidae - Eine tiergeographische Studie, I. Spezieller Teil. - Göteborgs Kung. Vetenskapsoch Vitterhets-Samhälles Handlingar Sjätte Fjölden. Ser. B. 4 (1): 709 S.
- LINDROTH, H. (1949):** Die fennoskandische Carabidae - Eine tiergeographische Studie, III. Allgemeiner Teil. - Göteborgs Kung. Vetenskapsoch Vitterhets-Samhälles Handlingar Sjätte Fjölden. Ser. B. 4 (3): 911 S.
- LIVSHITS G.M. (1985):** Ecology of the terrestrial snail *Brephulopsis bidens* (Pulmonata: Enidae): Mortality, burrowing and migratory activity. - *Malacologia* 26 (1-2): 213-223.
- LOMNICKI, A. (1969):** Individual differences among adult members of a snail population. *Nature* 223: 1073-1074.
- LÖVEL, G., STRINGER I., DEVINE, C. & CARTELLIERI, (1997):** Harmonic radar- A method using inexpensive tags to study invertebrate movement on land. - *New Zealand Ecological Society*: 21 (2): 187-193.
- LUDE, A., REICH, M. & PLACHTER, H. (1996):** Ameisen (Hymenoptera, Formicidae) in störungsgeprägten Lebensräumen einer alpinen Wildflußlandschaft. - *Verh. Ges. Ökol.* 26: 551-558.
- LUDE, A., REICH, M. & PLACHTER, H. (1999):** Life strategies of ants in unpredictable floodplain habitats of alpine rivers (Hymenoptera: Formicidae). - *Entomol. Gener.* 24 (2): 075-091.
- LUDEWIG, H.H. (1996)A:** Die Laufkäferfauna (Coleoptera: Carabidae) der Auengebiete bei Guntersblum am Rhein I: Das Naturschutzgebiet „Fischsee“. - *Fauna Flora Rheinland-Pfalz* 8: 421-438.
- LUDEWIG, H.H. (1996)B:** Für Rheinland-Pfalz neue und selten nachgewiesene Laufkäferarten (Coleoptera: Carabidae). - *Mainzer naturwiss. Archiv* 34: 155-163.
- LUDEWIG, H.H. (1999):** Die Laufkäferfauna (Coleoptera: Carabidae) der Auengebiete bei Guntersblum am Rhein II: Brachen und Grabenränder im Unterfeld von Guntersblum. - *Fauna Flora Rheinland-Pfalz* 9: 121-138.
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. (1967):** Biogeographie der Inseln. (deutschsprachige Ausgabe). Goldmann-Verlag.
- MACDONALD, D.W. & SMITH, H. (1990):** Dispersal, dispersion and conservation in the agricultural ecosystem.- In Bunce, R.G.H. & Howar, D.C. (eds.): *Species dispersal in the agricultural habitats*. London: Belhaven Press, 18-65.
- MACNALLY, R., PARKINSON, A., HORROCKS, G. & TZAROS, C. (2001):** Relationship between terrestrial vertebrate diversity, abundance and availability of coarse woody debris on south-eastern Australian floodplains. - *Biological Conservation* 99 (2): 191-205.
- MADER, H.-J. (1980):** Die Verinselung der Landschaft aus tierökologischer Sicht. - *Natur & Landschaft* 55 (3): 91-96.
- MADER, H.-J. (1984):** Die Isolationswirkung von Verkehrsstraßen auf Tierpopulationen untersucht am Beispiel von Arthropoden und Kleinsäugern der Waldbiozönose. - *Schr.-R. f. Landschaftspfl. u. Natursch.* 19: 131 S.
- MALANSON, G.P. (1993):** Riparian landscapes. Cambridge: Cambridge University Press.
- MALTEN, A. (1997):** Rote Liste der Sandlaufkäfer Hessens (Coleoptera: Cicindelidae, Carabidae). - In: Hess. Minist. d. Innern u. f. Landwirtschaft, Forsten u. Naturschutz (Hrsg.): *Rote Liste der Tier- und Pflanzenarten Hessens*.- Wiesbaden.
- MANDERBACH, R. & PLACHTER, H. (1997):** Lebensstrategien des Laufkäfers *Nebria picicornis* (F. 1801) (Coleoptera, Carabidae) an Fließgewässerufern. - *Beitr. Ökol.* 3 (1): 17-27.
- MARCUS, W.A., MARSTON, R.A., COLVARD, C.R. & GRAY, R.D. (2002):** Mapping the spatial and temporal distributions of woody debris in streams of the Greater Yellowstone Ecosystem, USA. - *Geomorphology* 44 (3-4): 323-335.

- MARRGI, W.A. (1992):** Faunistik der Sandlaufkäfer und Laufkäfer der Schweiz (Cicindelidae & Carabidae) Coleoptera.- Teil 1: Text; Teil 2: Verbreitungskarten. Documenta Faunistica Helvetiae 13: 1 – 477 und 1- 234.
- MARSH, L.M. & JONES, R.E. (1988):** The Form and Consequences of Random Walk Movement Models. - J. theor. Biol. 133: 113-131.
- MARTIN, K. & ROWECK (1988):** Zur anthropogenen Isolierung von Landschnecken-Populationen. - Landschaft und Stadt 20 (4): 151-155.
- MARTIN, K. (1987):** Quantitativ ökologische Untersuchungen zur Schneckenfauna in unterschiedlich ausgeprägten Bachuferbereichen des Mittleren Neckarraumes. - Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad. Württ. 62: 381-464.
- MASCANZONI, D. & WALLIN, H. (1986):** The harmonic radar: a new method for tracing insects in the field. - Ecol. Entomol. 11: 387-390.
- MASER, R. & SEDELL, J.R. (1994):** From the forest to the sea- the ecology of wood in streams, rivers, estuaries and oceans. Delray Beach: St. Lucy press.
- MASON, C.F. & MACDONALD, S.M. (1982):** The input of terrestrial invertebrates from tree canopies to a stream. - Freshwater Biology 12: 305-311.
- MATZKE, M. (1962):** Drosselschmieden (Betr. Gegend um Freiberg). Der Falke 9: 382-384.
- MCLAY, C. (1970):** A theory concerning distance travelled by animals entering the drift of stream. - J. Fisheries. Res. Board Canada 27: 359-370.
- MEIBNER, A. (1997):** Überwinterungsstrategien von Kurzflügel- und Laufkäfern (Coleoptera: Staphylinidae, Carabidae) in einem Niedermoor mit Überflutungen im Winter. - Arbeitsberichte Landschaftsökologie Münster 18: 115-131.
- MERRITT, R.W. & LAWSON D.L. (1992):** The role of leaf litter macroinvertebrates in stream-floodplain dynamics. - Hydrobiologia 248: 65-77.
- MÜHLENBERG, M. (1993):** Freilandökologie. 3. A. Wiesbaden, Heidelberg: Quelle & Meyer.
- MÜLLER, K. (1982):** The Colonization cycle of freshwater insects. - Oecologia 52: 202-207.
- MÜLLER, N. (1995):** Zum Einfluß des Menschen auf Flora und Vegetation der Flußauen. - Schr.-R. f. Vegetationskunde 27: 289-298.
- MUNDEN, S.K. & BAILEY, S.E.R. (1989):** The effects on environmental factors on slug behaviour. - BCPC (British Crop Protection Council) Monograph 41: 349-354.
- NAKANO, S., MIYASAKA, H. & KUHARA, N. (1999):** Terrestrial-aquatic linkages: riparian arthropod inputs alter trophic cascades in a stream food web. - Ecology 80 (7): 2435-1441.
- NEUMANN, F. & IRMLER, U. (1994):** Auswirkungen der Nutzungsintensität auf die Schneckenfauna (Gastropoda) im Feuchtgrünland. - Z. Ökologie u. Naturschutz 3: 11-18.
- NILSSON, C. EKBLAD, A., DYNESIUS, M., BACKE, S., GARDFJELL, M., CARLBERG, B., HELLQUIST, S. & JANSSON, R. (1994):** A comparison of species richness and traits of riparian plants between a main river channel and its tributaries. - J.Ecol. 82: 281-295.
- NILSSON C. & GRELSSON, G. (1990):** The effect of litter displacement on riverbank vegetation. - Canadian Journal of Botany 68: 735-741.
- NILSSON, C., GARDFJELL, M. & GRELSON, G. (1991):** Importance of hydrochory in structuring plant communities along rivers. - Canadian Journal of Botany 69: 2931-2633.
- NILSSON, C., NILSSON E., JOHANSSON, M.E., DYNESIUS, M., GRELSON, G., XIONG, S., JANSSON, R. & DANVIND, M. (1993):** - In: Menon, J. (ed.): Current topics in botanical research. Council of scientific research integration. Trivandurum, pp. 419-431.
- OEVERING, P., MATTHEWS, B.J., CRAGG, S.M. & PITMAN, A.J. (2001):** Invertebrate biodeterioration of marine timbers above mean sea level along the coastlines of England and Wales. - International Biodeterioration & Biodegradation 47: 175-181.
- OGGIER, P. (1995):** Das Ausbreitungsverhalten der Heideschnecke (*Helicella itala*) bei erhöhter Dichte. - In: Sattmann et al.: Arianta. Naturhistorisches Museum Wien: 40-43.

- PALMEN, E. (1944):** Die anemohydrochore Ausbreitung der Insekten als zoogeographischer Faktor, mit besonderer Berücksichtigung der baltischen Einwanderungsrichtung als Ankunftswege der fennoskandischen Käferfauna. - Ann. Zool. Bot. Fenn. „Vanamo“ 10: 1-262.
- PALMEN, E. (1945):** Über Quartierwechsel und submerse Überwinterung einiger terrestrischer Uferkäfer. - Ann. Ent. Fenn. 11: 22-34.
- PALMEN, E. (1949):** Felduntersuchungen und Experimente zur Kenntnis der Überwinterung einiger Uferarthropoden. - Ann. Ent. Fenn. 14: 169-179.
- PAPÍ, F. (1992):** Animal homing. London: Chapman & Hall, p. 390.
- PEAKE, J. (1978):** Distribution and ecology of the Stylomatophora. - In: Fretter, V. & Peake, J. (eds.): Pulmonates, Volume 2A: Systematics, Evolution and Ecology. London, New York, San Francisco: Academic Press, p. 429-540.
- PECK, S.B. (1996):** Diversity and distribution of the orthopteroid insects of the Galapagos Islands, Ecuador. - Canadian Journal of Zoology 74 (8): 1497-1510.
- PEETZ, F. (1937):** Käfer im Hochwassergenist. - Decheniana 95b: 71-82.
- PERRY, S.A. & PERRY, W.B. (1986):** Effects of experimental flow regulation on invertebrate drift and stranding in the Flathead and Kootenai Rivers, Montana, USA. - Hydrobiologia 134: 171-182.
- PLACHTER, H. & REICH, M. (1994):** Großflächige Schutz- und Vorrangräume: Eine neue Strategie des Naturschutzes in Kulturlandschaften. - Veröff. PAÖ, 8: 17-43.
- PLACHTER, H. & REICH, M. (1998):** The significance of disturbance for populations and ecosystems in natural floodplains. Proceedings of the International Symposium on River Restoration, May 26-27, Tokyo-Japan: 277-296.
- PLACHTER, H. (1986):** Die Fauna der Kies- und Schotterbänke dealpiner Flüsse und Empfehlungen für ihren Schutz. - Ber. ANL 10: 119-147.
- PLACHTER, H. (1991):** Naturschutz. Stuttgart: UTB, Gustav-Fischer Verlag.
- PLACHTER, H. (1996):** Bedeutung und Schutz ökologischer Prozesse. - Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 26: 287-303.
- PLACHTER, H. (1997):** Gebirgsflüsse - Naturschutz und Ökologie. - Laufener Seminarbeiträge 4/97: 35.
- PLACHTER, H. (1998):** Die Auen alpiner Wildflüsse als Modelle störungsgeprägter ökologischer Systeme. - Schr.-R. f. Landschaftspfl. u. Natursch. 56: 21-66.
- PLACHTER, H., BERNOTAT, D., MÜSSNER, R. & RIECKEN, U. (2002):** Entwicklung und Festlegung von Methodenstandards im Naturschutz. - Schr.-R.-f. Landschaftspfl. u. Natursch. 70: 507-510.
- PLETSCH, A. (1989):** Hessen. - Wissenschaftliche Länderkunde, Bd. 8: Bundesrepublik Deutschland und Berlin (West) II. Darmstadt: Wissenschaftliche Buchgesellschaft.
- POETHKE H.J., & SEITZ, A. & WISSEL C. (1996):** Species survival and metapopulations: conservation implication from ecological theory. - In: Settele, J., Margueles, C., Poschlod, P. & Henle, K. (Hrsg.): Species survival in fragmented landscapes. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- POLLARD, E. (1975):** Aspects of the ecology of *Helix pomatia* (L.). - J. Anim. Ecol. 44: 305-329.
- POOLE, G.C. (2002):** Fluvial landscape ecology: addressing uniqueness within the river discontinuum. - Freshwater Biology 47: 641-660.
- POSCHLOD, P. (1996):** Das Metapopulationskonzept – eine Betrachtung aus pflanzenökologischer Sicht. Z. Ökol. U. Naurschutz 5: 161-185.
- POTTS, D.C. (1975):** Persistence and extinction of local populations of the garden snail *Helix aspersa* in unfavorable environments. - Oecologia 21: 313-334.
- PRIMACK, R.B. (1995):** Naturschutzbiologie. Heidelberg, Berlin, Oxford: Spektrum-Akademischer Verlag.
- PULLIAM, (1988):** Sources, sinks and population regulation. - Am. Nat. 132: 652-661.
- RAPOPORTH E.H. & SANCHEZ L. (1963):** On the epineuston or the superaquatic fauna. - Oikos 14: 96-109.
- REES, J.W. (1965):** The aerial dispersal of mollusca. - Proc. Malac. Soc. Lond. 36: 269-282.

- REGIERUNGSPRÄSIDIUM GIEßEN (Hrsg.) (1994):** Die Lahn - Ein Fließgewässerökosystem - Abschlußbericht der modellhaften Erarbeitung eines Sanierungskonzeptes für kleine Fließgewässer am Beispiel der Lahn. Selbstverlag.
- REICH, M. (1996):** Leitbilder für die Auenentwicklung aus Naturschutzsicht. - Die Holzzucht 50: 1-6.
- REICH, M. & GRIMM, V. (1996):** Das Metapopulationskonzept in Ökologie und Naturschutz: Eine kritische Bestandsaufnahme. - Z. Ökologie u. Naturschutz 5: 123-139.
- REMMERT, H. (1992):** The mosaic cycle concept of ecosystems. - Ecol. Studies 85. Berlin: Springer.
- RICHMOND, A.D. & FAUSCH, K.D. (1995):** Characteristics and function of large woody debris in sub-alpine Rocky Mountain streams in northern Colorado. - Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 52 (8): 1789-1802.
- RICHTER, C.J.J. (1970):** Aerial dispersal in relation to habitat structure in eight wolf spider species (Pardosa, Araneae, Lycosidae). - Oecologia 5: 200-214.
- RIECKEN, U. (1992):** Planungsbezogene Bioindikation durch Tierarten und Tiergruppen. - Schr.-R.-f. Landschaftspfl. u. Natursch. 36: 187 S.
- RIECKEN, U. (1998):** Anforderungen an Langzeituntersuchungen als Grundlage für naturschutzfachliche Konzepte zum Erhalt dynamischer Prozesse. - Schr.-R.-f. Landschaftspfl. u. Natursch. 58: 63-78.
- RIECKEN, U. (2000):** Raumeinbindung und Habitatnutzung epigäischer Arthropoden unter den Bedingungen der Kulturlandschaft. - Schr.-R. f. Landschaftspfl. u. Natursch. 61
- RIECKEN, U., FINCK, P., KLEIN, M. & SCHRÖDER, E. (1998):** Schutz und Wiedereinführung dynamischer Prozesse als Konzept des Naturschutzes. - Schr.-R. f. Landschaftspfl. u. Natursch. 56: 7-19.
- RIECKEN, U. & RATHS U. (1992):** Untersuchungen zur Raumnutzung von Laufkäfern (Col.: Carabidae) mittels Radio-Telemetrie. Methodenentwicklung und erste Freilandversuche. - Z. Ökologie u. Naturschutz 1: 147-149.
- RIECKEN, U. & RATHS, U. (2000):** Radio telemetrische Untersuchungen zum Raum-Zeit-Verhalten von Laufkäfern am Beispiel von *Carabus coriaceus* (L., 1758) und *C. monilis* (Fabricius, 1792). - Angewandte Carabidologie 2/3: 49-58.
- RILEY, J. R., SMITH, A. D., REYNOLDS, D. R., EDWARDS, A. S. OSBORNE, J. L. WILLIAMS, I. H. CARRECK, N. L. & POPPY, G. M. (1996):** Tracking bees with harmonic radar. - Nature 379: 29-30.
- ROBINSON, C.T., TOCKNER, K. & WARD, J.V. (2002):** The fauna of dynamic riverine landscapes. - Freshwater Biology 47: 661-677.
- ROFF, D. A. (1994):** Habitat persistence and the evolution of wing dimorphism in insects. - The American Naturalist 144: 772 - 798.
- ROLLO, C.D. & WELLINGTON W.G.: (1981):** Environmental orientation of terrestrial mollusca with particular reference to homing behaviour. - Can. J. Zool. 59: 225-239.
- ROSHIER, D.A. (2003):** On animal distribution in dynamic landscapes. - Ecography 26 (4): 539-544.
- RUNDGREN, M. & INGOLFSSON, M. (1999):** Plant survival in Iceland during periods of glaciation?. - Journal of Biogeography 26: 387-396.
- SABID (STÄNDIGE ARBEITSGRUPPE DER BIOSPÄRENRESERVATE IN DEUTSCHLAND) (Hrsg.) (1995):** Biosphärenreservate in Deutschland: Leitlinien für Schutz, Pflege und Entwicklung. Berlin: Springer, 213-233.
- SAGAR, P. M. & GLOVA, G.J. (1995):** Prey availability and diet of juvenile brown trout (*Salmo trutta*) in relation to riparian willows (*Salix spp.*) in three New Zealand river. Freshwater Biology 29: 527-537.
- SANDBERGER, F. (1886):** Die Verbreitung der Mollusken in den einzelnen natürlichen Bezirken Unterfrankens und ihre Beziehung zu der pleistocänen Fauna. - Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg, N.F. 19: 299-322.
- SAUNDERS, D.A. & HOBBS, R.J. & MARGULES, C.R. (1991):** Biological consequences of ecosystem fragmentation: A Review. - Conservation biology 5: 18-32.
- SCHAEFER, M. (1976):** Experimentelle zum Jahreszyklus und zur Überwinterung von Spinnen. - Zoolog. Jb. Syst. 108: 127-289.
- SCHALLER, F. (1969):** *Notiophilus biguttatus* F. (Col.) und *Japyx solifugatus* HALIDAY (Dipl.) als spezielle Collembolenräuber. - Zool. Jb. Syst. 78: 294-296.



- SCHIEMER, F. (1999):** Restaurierungsmöglichkeiten von Flussaunen am Beispiel der Donau. - Laufener Seminarbeitr. 4: 113-127.
- SCHMID, G. (1978):** Schnecken und Muscheln vom Rußheimer Altrhein. - In: Der Rußheimer Altrhein, eine nordbadische Auenlandschaft. - Natur- u. Landschaftsschutzgebiete Bad.-Württ. 10: 269-363.
- SCHMIDT, H.A. (1955):** Die Besiedlung einer Kulturfläche durch Landschnecken. - Arch. Freunde Naturgeschichte. Mecklenburg 1: 193-205.
- SCHMIDT, J. (1994):** Revision der mit *Agonum (s.str.) viduum* (PANZER, 1797) verwandten Arten (Coleoptera, Carabidae). - Beitr. Ent. 44 (1): 3-51.
- SCHNEIDER, E. (1991):** Die Auen im Einzugsgebiet der unteren Donau. - Laufener Seminarbeitr. 4: 40-57.
- SCHNETTER, M. (1951):** Veränderungen der genetischen Konstitution in natürlichen Populationen der polymorphen Bänderschnecke. - Zoologischer Anzeiger, Suppl. 15: 192-206.
- SCHÖNBORN, W. (1992):** Fließgewässerbiologie. Jena, Stuttgart, Gustav Fischer Verlag.
- SCHREINER, J. (1991):** Die Situation der Flußauen in Bayern. - Laufener Seminarbeitr. 4: 17-32.
- SCHRÖDER, E. (1997):** Mollusken als Bioindikatoren für die Zustandsbewertung von Lebensräumen der Flußauen. - Arbeitsberichte Landschaftsökologie Münster 18: 263-273.
- SCHWOERBEL, J. (1994):** Methoden der Hydrobiologie - Süßwasserbiologie. Stuttgart: UTB, Gustav Fischer Verlag.
- SCIACKY, R. (1991):** Bestimmungstabellen der westpaläarktischen *Ophonus*-Arten. - Acta Coleopterologica VII (1): 1-45.
- SERNANDER (1901):** Den skandinaviska vegetationens spridningsbiologi. Lundsquistska Bokhandeln, Uppsala - in: Danvind, M. & Nilsson C. (1997): Seed floating ability and distribution of alpine plants along a northern Swedish river. - Journal of vegetation science 8: 217-276.
- SEUFERT, W & BAMBERGER, H. (1996):** Invertebrates and isolation in the pophyry landscape of Halle. - In: Settele, J., Margueles, C., Poschlod, P. & Henle, K. (Hrsg.): Species survival in fragmented landscapes. Kluwer Academic Publishers, Netherlands: 187-193.
- SHAFFER, M.L. (1987):** Minimum viable populations: coping with uncertainty; in Soule, M.E. (ed.): Viable populations for conservation. Cambridge: Cambridge University Press.
- SHIELDS, W.M. (1987):** Dispersal and mating systems: Investigating their causal connections . In: Chepko-Sade, B.D. & Halpin, Z.T.: Mammalia dispersal patterns. Chicago, London: The Univ. Of Chicago Press.
- SIDEBOTHAM T.J. (1972):** The influence on weather upon the activity of slugs. - Oecologia 9: 141-154.
- SIEPE, A. (1985):** Einfluß häufiger Überflutungen auf die Spinnen-Besiedlung am Oberrhein-Ufer - Mitt. dt. Ges. allg. angew. Ent. 4: 281-284.
- SIEPE, A. (1989):** Untersuchungen zur Besiedlung einer Auen-Catena am südlichen Oberrhein durch Laufkäfer (Col.: Carabidae) unter besonderer Berücksichtigung der Einflüsse des Flutgeschehens. - Dissertation, Uni-Freiburg: 420 S.
- SIEPE, A. (1994):** Das „Flutverhalten von Laufkäfern (Col.: Carab.), ein Komplex von öko-ethologischen Anpassungen an das Leben in der periodisch überfluteten Aue - I: Das Schwimmverhalten. - Zool. Jb. Syst. 121: 515-566.
- SIOLI, H. (1984):** The Amazon. Dr. W. Junk publishers, 396 S.
- SMIT, J., HÖPPNER, J., HERING, H. & PLACHTER, H. (1997):** Kiesbänke und ihre Spinnen- und Laufkäferfauna (Aranaea, Carabidae) an Mittelgebirgsbächen Nordhessens. - Verh. Ges. Ökol. 27: 357-364.
- SMITH, S.D.A. (2002):** Kelp rafts in the Southern Ocean. - Global Ecol. Biogeogr. 11 (1): 67-69.
- SOULE M.E. (1986):** Conservation biology: The Science of Scarcity and Diversity. Sunderland: Sinauer Associates.
- SOUTHWOOD, R.E. (1962):** Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. - Biol. Rev. 37: 171-214.
- SPANG, W.D. (1996):** Die Eignung von Regenwürmern (Lumbricidae), Schnecken (Gastropoda) und Laufkäfern (Carabidae) als Indikatoren für autotypische Standortbedingungen. - Eine Untersuchung im Oberrheintal. Heidelberger Geographische Schriften 102, Selbstverlag des Geographischen Institutes Heidelberg.
- SPANG, W.D. (1997):** Laufkäfer als Indikatoren hydrologischer Rahmenbedingungen in der Oberrheinaue. - Angewandte Carabidologie Supplement 1: 103-114.

- SPIEKERMANN, H. (1976):** Die Gastropodenfauna des Siegmündungsgebietes. - *Decheniana* 129: 16-37.
- STEIN, W. (1986):** Dispersal of Insects of Public Health Importance. - In: Danthanarayana, W. (ed.): *Insect Flight: Dispersal and Migration*. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 244-252.
- STEIN, W. (1993):** Kleinräumige Habitat-Präferenz bei Seeufer Carabiden. - *Jber. naturwiss. Ver. Wuppertal* 46: 23-30.
- STIFTUNG HESSISCHER NATURSCHUTZ (Hrsg.) (1997):** Der Atem der Auen. - Streifzüge durch Kühkopf und Knobblochsaue. Hatten/Sandkrug: Klemp-Verlag.
- STILLER, V. (1934):** Biologische Beobachtungen über den Einfluss der Frühjahrsüberschwemmung auf die Käferfauna bei Szeged in Jahr 1932. - *Entom. Nachrichtenblatt VIII* (2): 61-70.
- STRAUB, H. (1988):** Zur Diskussion über Verbundsysteme - Versuch einer kritischen Bestandsaufnahme. - *Natur und Landschaft* 63 (9): 374-378.
- TENZER, C. (2000):** Die passive Ausbreitung terrestrischer Wirbelloser über Fließgewässer unter besonderer Berücksichtigung der Landgehäuseschnecken. - *Verh. Ges. Ökol.* 30: 74.
- TENZER, C. (2001):** Passive Ausbreitung terrestrischer Wirbelloser über Fließgewässer. - *Verh. Ges. Ökol.* 31: 218.
- THIELE, H.-U. (1977):** Carabid beetles in their environment. A study on habitat selection by adaptations in physiology and behaviour. Berlin, Heidelberg, New York: Springer.
- THORNTON, I. (1996):** Krakatau - The destruction and reassembly of an island ecosystem. Harvard University Press.
- TITZLER, T. & KREBS, F. (1996):** Ökosystemforschung: Der Rhein und seine Auen - Eine Bilanz.- 1. A. Berlin, Heidelberg: Springer.
- TOCKNER, K. & STANFORD, J.A. (2002):** Riverine flood plains: present state and future trends. - *Environmental Conservation* 29 (3): 308-330.
- TOCKNER, K. & WARINGER J.A. (1997):** Measuring drift during a receding flood: Results from an Austrian Mountain Brook (Ritrodlat-Lunz). - *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie* 82: 1-13.
- TOCKNER, K., MALARD, F., & WARD, J.V. (2000):** An extension of the flood pulse concept. - *Hydrol. Process.* 14: 2861-2883.
- TOCKNER, K., PAETZOLD, A. & KARAU, U. (2002):** Leben in der Flussdynamik zwischen Trockenfallen und Hochwasser. - *Rundgespräche der Kommission für Ökologie* 24: 37-46.
- TOCKNER, K., WARD, J.V, EDWARDS, P.J. & KOLLMANN (2002):** Riverine landscapes: an introduction. - *Freshwater Biology* 47: 497-500.
- TRAUTNER, J., MÜLLER-MOTZFELD, G. & BRÄNICKE, M. (1997):** Rote Liste der Sandlaufkäfer und Laufkäfer Deutschlands (Coleoptera: Cicindellidae et Carabidae) 2. Fassung Stand Dezember 1996. - *Naturschutz und Landschaftsplanung* 29 (9): 261-273.
- TRAUTNER, J.K. & GEIGENMÜLLER (1995):** Sandlaufkäfer - Laufkäfer, illustrierter Schlüssel zu den Cicindelliden und Carabiden Europas. Aichtal: Joseph Markgraf Publisher.
- TURCHIN, P. (1998):** Quantitative analysis of animal movement. Measuring and modelling population redistribution in animals and plants. Massachusetts: Sinauer Associates.
- TÜMPLING, W., FRIEDERICH, G. (Hrsg.) (1999):** Biologische Gewässeruntersuchung, Band 2. Jena: Fischer-Verlag.
- VANNOTE, R.L., MINSHALL, G.W., CUMMINS, K.W., SEDELL, J.R. & CUSHING, C.E. (1980):** The river continuum concept. - *Canadian Journal of fisheries and aquatic sciences* 37: 130-137.
- VETTER, E. (1992):** Renaturierung von Flussauen in Europa. - *Beiträge der Akademie für Natur- und Umweltschutz Baden-Württemberg* 13b: 8-19.
- WACHMANN, E. (1989):** Wanzen beobachten-kennenlernen. Melsungen, Neumann-Neudamm.
- WALLIN, H. & EKBOM B.S. (1988):** Movements of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) inhabiting cereal fields: a field tracing study. - *Oecologia* 77: 39-43.
- WARD, J.V, MALARD, F. & TOCKNER, K. (2002):** Landscape ecology: a framework for integrating pattern and process in river corridors. - *Landscape Ecology* 17 (Suppl. 1): 35-45.
- WARD, J.V, TOCKNER, K., ARSCOTT, D.B. & CLARET, C. (2002):** Riverine landscape diversity. - *Freshwater Biology* 47: 517-539.

- WARD, J.V., TOCKNER, K. & SCHIEMER, F. (1999):** Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity.- *Regulated Rivers: Research & Management* 15: 125-139.
- WARKUS, E., BEINLICH, B. & PLACHTER, H. (1997):** Dispersal of grasshoppers (Orthoptera: Saltatoria) by wandering flocks of sheep on calcareous grassland in southwest Germany. - *Verh. Ges. Ökologie* 27: 71-78.
- WEIGMANN, G. & WOHLGEMUTH-VON REICHE, D. (1999):** Vergleichende Betrachtungen zu den Überlebensstrategien von Bodentieren im Überflutungsbereich von Tieflandauen. - In: Dohle, W., Bornkamm, R. & Weigmann, G. (Hrsg.): *Das Untere Odertal - Auswirkungen der periodischen Überschwemmungen auf Biozönosen und Arten*. *Limnologie Aktuell* Band 9, Stuttgart: Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung: 229-240.
- WILLIAMSON, P., CAMERON R.A.D. & CARTER, M.A. (1977):** Population dynamics of the land snail *Cepaea nemoralis* L.: a six year study. - *J. Anim. Ecol.* 46: 181-194.
- WIPFLI, M.S. (1997):** Terrestrial invertebrates as salmonid prey and nitrogen sources in streams: contrasting old growth and young growth riparian forests in Southeastern Alaska, U.S.A. – *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 1259-1269.
- WIRTHUMER, J. (1955):** Über die Anpassungsfähigkeit der Flußufer-Bembidien der Krems an die verschiedenen Schwemmlandformen. - *Naturkundl. Jb. Linz*: 275-284.
- WOLDA, H. (1963):** Natural populations of the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis* (L.). - *Arch. Néel. Zool.* 15: 381-471.
- WOLFENBARGER, D.O. (1946):** Dispersion of small organisms. - *The American Midland Naturalist* 35: 1-151.
- YOUNG, A., BOYLE, T. & BROWN, T. (1996):** The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. - *Trends Ecol. Evol.* 11: 413-418.
- YOUNG, M.K. (1994):** Movement and characteristics of stream-borne coarse woody debris in adjacent burned and undistributed watersheds in Wyoming. - *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 24 (9): 1933-1938.
- ZAHRADNIK, J. (1985):** *Die Käfer Mitteleuropas*. Hamburg: Parey.
- ZANFORLIN, M. (1976):** Observations on the visual perception of the snail *Eupharipha pisana* (Müller). - *Boll. Zool.*, 43: 302-315.
- ZULKA, K.P. (1991):** Überflutung als ökologischer Faktor: Verteilung, Phänologie und Anpassung der Diplopoda, Lithobiomorpha und Isopoda in den Flussauen der March. - Dissertation, Universität Wien.
- ZULKA, K.P. (1994):** Carabids in a Central European floodplain: species distribution and survival during inundations. – In: Desender, E. (eds.) (1994): *Carabid beetles: Ecology and Evolution*, Kluwer Academic Publishers, Netherlands: 399-405.







Tab. A.: Ökologische Typisierung der Laufkäferfauna. (Legende s. Tabellenende)

Laufkäferarten	Biotopräferenz				BB	FP	FD	FT	SV	TV
	Barndt et al. 1991	div. Autoren*	Bohle & Engel- Methfessel 1993	Klassifikation						
<b>Feucht- und Naßwaldarten</b>										
<i>Agonum micans</i>	h (w)	U S A	sl u/ fw	<b>fw</b>	st	h	m	FB	x	x
<i>Agonum viduum</i>	h	U S W O	sl u/ fw	<b>fw</b>	st	h	m	FB		
<i>Badister sodalis</i>	h	U S A		<b>fw</b>	h	b/m?		FB	x	x
<i>Bembidion gilvipes</i>	h (w)	U W A	fw	<b>fw</b>	st	h	di	FB		
<i>Bembidion mannerheimii</i>	h (w)	S A		<b>fw</b>	h	b		FB	x	x
<i>Notiophilus palustris</i>	(h) (w)	S O A		<b>fw</b>			dim	FBH	x	
<i>Ocys harpaloides</i>	h	U A		<b>fw</b>	st	h	m	FB		
<i>Oodes helopioides</i>	h	U S W	sl u/ fw	<b>fw</b>	st	h	m	FB	x	
<i>Oxypselaphus obscurus</i>	h (w)	S W A		<b>fw</b>		h	dim	FB	x	x
<i>Paranchus albipes</i>	h(w)rip	U A	sl u/ fw	<b>fw</b>		h	m	FB	x	x
<i>Patrobus atrorufus</i>	h w	U W		<b>fw</b>	h	b/d		HB	x	x
<i>Philorhizus melanocephalus</i>	(h)	U O A		<b>fw</b>				FB		
<i>Philorhizus sigma</i>	h(h)(w)	U W A	fw	<b>fw</b>	st	h	dim	FB		
<i>Platynus assimilis</i>	hw	U W A	fw	<b>fw</b>	h	m		FBH	x	x
<i>Pterostichus anthracinus</i>	h(w)	U S A	fw	<b>fw</b>	h	di		FB		
<i>Pterostichus nigrata</i>	h (w)	S W A	sl u	<b>fw</b>	h	m		FB	x	x
<i>Stenolophus mixtus</i>	h	U A	sl u/ fw	<b>fw</b>	h	m		FB	x	x
<b>Sumparten</b>										
<i>Acupalpus dubius</i>	h	S W		<b>s</b>	st	h	m	FB		
<i>Acupalpus exiguus</i>	h	S W		<b>s</b>		h	m	FB		
<i>Acupalpus flavicollis</i>	h	U A O		<b>s</b>		h	m	FB		
<i>Acupalpus parvulus</i>	h	U,S		<b>s</b>	st	h	m	FB		
<i>Agonum afrum</i>	h	U S		<b>s</b>		h	di	FB		
<i>Anthracus consputus</i>	h	U W A	sl u	<b>s</b>		h	m	FB		
<i>Bembidion biguttatum</i>	h	U S O	sl u/ va u	<b>s u</b>		h	m	FB	x	x
<i>Bembidion dentellum</i>	h	U S	sl u	<b>s u</b>	st	h	m	FB	x	
<i>Bembidion guttula</i>	h	U O A		<b>s</b>		h	dim	FBH		
<i>Bembidion lunulatum</i>	h	U O	sl u	<b>s u</b>		h	m	FB	x	x
<i>Bembidion octomaculatum</i>	h	U		<b>s u</b>		h	m	HB	x	
<i>Demetrias monostigma</i>	h	U,S		<b>s</b>	st	h	dim	FB		
<i>Europhilus pelidnus</i>	h	S		<b>s</b>	st	h	m	FB		
<i>Panagaeus cruxmajor</i>	h	U S W		<b>s</b>	st	h	m	FB	x	
<i>Pterostichus vernalis</i>	h (w)	S O	fw	<b>s o</b>		h	m	FB	x	x
<b>Uferarten</b>										
<i>Bembidion assimile</i>	h	U S A	va u	<b>u</b>	st	h	di	FB		
<i>Bembidion punctulatum</i>	h	U	so u	<b>u</b>	st	h	m	FB	x	
<i>Tachys bistriatus</i>	h	U	s u/ va u	<b>u</b>	st	h	m	FB	x	
<i>Thalassophilus longicornis</i>	h	U	so u	<b>u</b>	st	h		FB		
<i>Bembidion decorum</i>	h	U	so u	<b>u</b>		h	m	FB	x	
<i>Bembidion semipunctatum</i>	h	U	va u	<b>u</b>		h	m	FB	x	x
<i>Bembidion tibiale</i>	h	U	so u	<b>u</b>		h	m	FB	x	x
<i>Bembidion varium</i>	h	U	va u	<b>u</b>		h	di	FB		
<i>Clivina collaris</i>	h	U	s u	<b>u</b>		h	m	FB	x	x
<i>Dyschirius politus</i>	h (x)	U		<b>u</b>		h	ma	FB		
<i>Trechoblemus micros</i>	h rip	U	so u	<b>u</b>		h	m	FB		
<b>Eurytope Arten</b>										
<b>(nach Barndt et al. 1991)</b>										
<i>Amara communis</i>	(h)	U O A		<b>et</b>	et	(h)	m	FB		
<i>Amara plebeja</i>	(x)	O		<b>et</b>	et	(x)	m	FB		
<i>Pterostichus strenuus</i>	(h) (w)	S O W	w	<b>et</b>	et	h	dim	FBH	x	x
<i>Dyschirius globosus</i>	(h)(w)	S W O		<b>et</b>	et	h	dim	FBH		
<i>Loricera pilicornis</i>	(h) (w)	S W	w	<b>et</b>	et	h	m	FBH	x	x
<i>Nebria brevicollis</i>	(h) (w)	O W A		<b>et</b>	et	h	m	HB	x	
<i>Pterostichus melanarius</i>	h	O W		<b>et</b>	et	h	dim	HB	x	x

Fortsetzung Tabelle A

Laufkäferarten	Biotopräferenz				BB	FP	FD	FT	SV	TV
	Barndt et al. 1991	div. Autoren*	Bohle & Engel- Methfessel 1993	Klassifikation						
<b>Feucht- und Naßwaldarten</b>										
<i>Agonum micans</i>	h (w)	U S A	sl u/ fw	fw	st	h	m	FB	x	x
<i>Agonum viduum</i>	h	U S W O	sl u/ fw	fw	st	h	m	FB		
<i>Badister sodalis</i>	h	U S A		fw		h	b/m?	FB	x	x
<i>Bembidion gilvipes</i>	h (w)	U W A	fw	fw	st	h	di	FB		
<i>Bembidion mannerheimii</i>	h (w)	S A		fw		h	b	FB	x	x
<i>Notiophilus palustris</i>	(h) (w)	S O A		fw			dim	FBH	x	
<i>Ocys harpaloides</i>	h	U A		fw	st	h	m	FB		
<i>Oodes helopioides</i>	h	U S W	sl u/ fw	fw	st	h	m	FB	x	
<i>Oxypselaphus obscurus</i>	h (w)	S W A		fw		h	dim	FB	x	x
<i>Paranchus albipes</i>	h(w)rip	U A	sl u/ fw	fw		h	m	FB	x	x
<i>Patrobus atrorufus</i>	h w	U W		fw		h	b/d	HB	x	x
<i>Philorhizus melanocephalus</i>	(h)	U O A		fw			m	FB		
<i>Philorhizus sigma</i>	h(h)(w)	U W A	fw	fw	st	h	dim	FB		
<i>Platynus assimilis</i>	hw	U W A	fw	fw		h	m	FBH	x	x
<i>Pterostichus anthracinus</i>	h(w)	U S A	fw	fw		h	di	FB		
<i>Pterostichus nigrita</i>	h (w)	S W A	sl u	fw		h	m	FB	x	x
<i>Stenolophus mixtus</i>	h	U A	sl u/ fw	fw		h	m	FB	x	x
<b>Sumpfarthen</b>										
<i>Acupalpus dubius</i>	h	S W		s	st	h	m	FB		
<i>Acupalpus exiguus</i>	h	S W		s		h	m	FB		
<i>Acupalpus flavicollis</i>	h	U A O		s		h	m	FB		
<i>Acupalpus parvulus</i>	h	U,S		s	st	h	m	FB		
<i>Agonum afrum</i>	h	U S		s		h	di	FB		
<i>Anthracus consputus</i>	h	U W A	sl u	s		h	m	FB		
<i>Bembidion biguttatum</i>	h	U S O	sl u/ va u	s u		h	m	FB	x	x
<i>Bembidion dentellum</i>	h	U S	sl u	s u	st	h	m	FB	x	
<i>Bembidion guttula</i>	h	U O A		s		h	dim	FBH		
<i>Bembidion lunulatum</i>	h	U O	sl u	s u		h	m	FB	x	x
<i>Bembidion octomaculatum</i>	h	U		s u		h	m	HB	x	
<i>Demetrias monostigma</i>	h	U,S		s	st	h	dim	FB		
<i>Europhilus pelidnus</i>	h	S		s	st	h	m	FB		
<i>Panagaeus cruxmajor</i>	h	U S W		s	st	h	m	FB	x	
<i>Pterostichus vernalis</i>	h (w)	S O	fw	s o		h	m	FB	x	x
<b>Uferarten</b>										
<i>Bembidion assimile</i>	h	U S A	va u	u	st	h	di	FB		
<i>Bembidion punctulatum</i>	h	U	so u	u	st	h	m	FB	x	
<i>Tachys bistratus</i>	h	U	s u/ va u	u	st	h	m	FB	x	
<i>Thalassophilus longicornis</i>	h	U	so u	u	st	h		FB		
<i>Bembidion decorum</i>	h	U	so u	u		h	m	FB	x	
<i>Bembidion semipunctatum</i>	h	U	va u	u		h	m	FB	x	x
<i>Bembidion tibiale</i>	h	U	so u	u		h	m	FB	x	x
<i>Bembidion varium</i>	h	U	va u	u		h	di	FB		
<i>Clivina collaris</i>	h	U	s u	u		h	m	FB	x	x
<i>Dyschirius politus</i>	h (x)	U		u		h	ma	FB		
<i>Trechoblemus micros</i>	h rip	U	so u	u		h	m	FB		
<b>Eurytope Arten</b>										
<b>(nach Barndt et al. 1991)</b>										
<i>Amara communis</i>	(h)	U O A		et	et	(h)	m	FB		
<i>Amara plebeja</i>	(x)	O		et	et	(x)	m	FB		
<i>Pterostichus strenuus</i>	(h) (w)	S O W	w	et	et	h	dim	FBH	x	x
<i>Dyschirius globosus</i>	(h)(w)	S W O		et	et	h	dim	FBH		
<i>Loricera pilicornis</i>	(h) (w)	S W	w	et	et	h	m	FBH	x	x
<i>Nebria brevicollis</i>	(h) (w)	O W A		et	et	h	m	HB	x	
<i>Pterostichus melanarius</i>	h	O W		et	et	h	dim	HB	x	x



Legende Tabelle A, (weitere Erläuterungen s. Tab. 6, Kap. 3.2.6)

Arten mit Verbreitungsschwerpunkten an/ in:

mesophilen Laubwäldern			w
Wald- und Offenland			wo
vegetationsarmen Ufer: sandigen, schlammigen Ufer, Schotterbänken und -inseln, beschattet und unbeschattet			u
Feucht- und Naßwäldern, Weidengebüschen nasser Standorte, Auwald			fw
vegetationsreichen Ufer, Sümpfen, feuchten und nassen Hochstaudenfluren, Feucht- und Naßgrünland			s
Offenland: offene Kulturlandschaft, wie Äcker, Wiesen, Weiden, Ruderalfluren			o
<b>Klassifikation nach Bohle &amp; Engel-Methfessel (1993)</b>			
(potentielle Laufkäferfauna im Oberlauf der Lahn)			
vegetationsarme, sandig schlammige Ufer			va u
sandig, schlammige bis sumpfige Ufer			sl u
schattige Schotterufeln oder offene Kies und Schotterbänken			so u
Sandufeln			s u
Feucht- und Naßwäldern, Weidengebüsche nasser Standorte, Auwald			fw
mesophilen Laubwälder			w
<b>Klassifikation nach anderen Autoren</b>			
(Marggi 1992, Koch 1989, Hugenschütt 1997, Handke 1996, Gruschwitz 1983, Spang 1996)			
Wald	s.o		W
Offenland	s.o		O
Ufer	s.o		U
Sumpf	s.o		S
Auen			A
<b>Klassifikation nach Barndt et al. (1991)</b>			
Überwiegend in mittelfeuchten Laubwäldern/feuchten Freiflächen			(h) (w)
Überwiegend in Feucht- und Nasswäldern/nassen Freiflächen			h (w)
Bodensuare Mischwäldern/trockeneren Freiflächen			(x) (w)
Feucht-/Naßwäldern			h w
Euryöke Waldart			w
xerobiont/xerophil (unbewaldete Standorte)			x
überwiegend xerophil (auch in feuchteren Lebensräumen, unbewaldete Standorte)			(x)
überwiegend hygrophil (unbewaldete Standorte)			(h)

Abkürzungen:\*

BB	Biotopbindung	eurytop	e
		stenotop	st
SV	Schwimmvermögen	nachgewiesen	x
TV	Tauchvermögen	nachgewiesen	x
		rückgebildet	R
FT	Fortpflanzungstyp		
FD	Flugdynamischer Typ		
FP	Feuchtepräferenz		

\*Erläuterungen s.Tab. 6, Kap. 3.2.6



Tab. C: Aktivitätszonen (Mikrohabitate) der in Genist erfassten Gehäuseschneckenarten. Die Ziffern geben die Bindung der Tiere an das jeweilige Mikrohabitat wieder. Kein Eintrag: keine Bindung; 1: geringe Bindung; 2: mittlere Bindung; 3: hohe Bindung (nach Falkner et al. 2001b).

Mikrohabitate (Aktivitätszone)	Auf der Bodenoberfläche (allg.)									Ablagerungen an der Bodenoberfläche						offener Boden		
	Auf/unter Vegetation	Bäume/sträucher	Lianene bewachsene Sträucher/Büsche	Hochstauden	Großseggenriede/Röhrichte	Kriechpflanzenrasen	dicht bewachsen	spärlich bewachsen	Dung	Waldstreu (allgemein)	Streu aus kleinen Holzabfällen und Blättern	Blätter	krautiger Pflanzenabfall	Steine	Steinschüttung/individuelle Steine	offener Fels		
<i>Aegopinella pura</i>	3	3	3	3		2	2	1	2	2	2	2	2					
<i>Vitrea crystallina</i>	3	3	3	2	2	2	2	2	1	2	2	2	2	1				
<i>Cepaea nemoralis</i>	3	3	3	2	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
<i>Cepaea hortensis</i>	3	3	3	3	2	2	1	2	2	1	1	1	2	1	1	1		
<i>Helicodonta obvolvata</i>	3	3	3	2		1	1	1	2	2	2	1	1					
<i>Aegopinella nitidula</i>	3	3	3	2	2	1	1	1	3	3	2	3	1	2				
<i>Oxychilus alliarius</i>	3	3	3	2	2	2	2	2	3	1	3	3	2	2				
<i>Succinea oblonga</i>	3	3		2	2	3	1	3	3	1	1	3	1	2				
<i>Carychium minimum</i>	3	3		2	3	2	1	2	3	2	2	2	3	1				
<i>Cochlicopa lubrica</i>	3	3	2	2	3	3	1	3	3	1	1	1	3	1				
<i>Euconulus fulvus</i>	3	2		2	2	2	2		3	3	3	2	2	2	1	1		
<i>Euconulus trochiformis</i>	3	2			2	2			3	3	3	2						
<i>Oxychilus cellarius</i>	3	2	2	2	2	1		1	3	1	3	3	2	2	1	1		
<i>Euconulus praticola</i>	3	3		2	3	1		1	2	1	1	1	2					
<i>Oxyloma elegans</i>	3	3		2	3	2		2	2			1		1				
<i>Trichia hispida</i>	3	3	2	3	2	1	2		3	1	1	1	3	1				
<i>Vertigo antivertigo</i>	3	3		2	3	2	2		1			1						
<i>Zonitoides nitidus</i>	3	3	1	2	3	2	1	2	3	1	1	1	2	1				
<i>Vallonia pulchella</i>	3	3		1	2	3	3	1	2			1	1					
<i>Arianta arbustorum</i>	3	3	2	2	3	1	1	1	2	1	2	2	1	2	2	1		
<i>Succinea putris</i>	2	2		2	2	2	1	2	2	1		1		1				
<i>Trichia sericea</i>	2	2	1	1	2	1	2	1	2			2						
<i>Trichia striolata</i>	2	2	2	2	2	1	1		2	1	1	2						
<i>Cochlodina laminata</i>	2	2	2	2	2	1		1	2	2	2	1	1	2	1	1		
<i>Balea biplicata</i>	3	2		2					3	3	3	2	1	2	2	1		
<i>Discus rotundatus</i>	3	1		1		1	1	1	3	3	3	2	1	2				
<i>Lacinaria plicata</i>	3	1		1					3	3	3	2	1	2	3	3		

## Erklärung

ich versichere, dass ich meine Dissertation

„Ausbreitung terrestrischer Wirbelloser durch Fließgewässer“  
selbstständig, ohne unerlaubte Hilfe angefertigt und mich keiner anderen als der von mir  
ausdrücklich bezeichneten Quellen und Hilfen bedient habe.

Die Dissertation wurde in der jetzigen oder einer ähnlichen Form noch bei keiner anderen  
Hochschule eingereicht und hat noch keinen sonstigen Prüfungszwecken gedient.

Marburg, den 12.12.03