

Forschungsbericht FZKA-BWPLUS

**Feststellung und Modellierung der kurzfristigen Jahresdynamik
und kleinräumigen Variabilität von endogäischen Insekten auf
Boden-Dauerbeobachtungsflächen in Baden-Württemberg
Erhöhung der Aussagekraft des Monitoringprogramms in
Rheinauen**

Dr. David. J. Russell

Staatliches Museum für Naturkunde Görlitz
Postfach 300 154
02806 Görlitz

Unter Mitwirkung von:
Andrea Hauth, Dipl. Biol. H. Blümel, Dr. A. Griegel, I. Herkner

Förderkennzeichen: BWC 20020

Die Arbeiten des Programms Lebensgrundlage Umwelt und ihre Sicherung werden mit Mitteln des
Landes Baden-Württemberg gefördert

Juni 2004



BWC 2020

Dr. D.J. Russell

Feststellung und Modellierung der kurzfristigen Jahresdynamik und kleinräumigen Variabilität von endogäischen Insekten auf Boden-Dauerbeobachtungsflächen in Baden-Württemberg – Erhöhung der Aussagekraft des Monitoringprogramms in Rheinauen



Danksagung

Die erfolgreiche Durchführung dieses Projektes – v.a. mit der extrem hohen Anzahl bearbeiteter Proben und Individuen endogäischer, mikroskopisch kleiner Insekten – war nicht ohne die Hilfe zahlreicher Personen und Institutionen möglich.

Zuerst gilt meinem Dank dem Zoologischen Institut der Universität Heidelberg (Prof. Dr. Th. Braunbeck, Prof. Dr. V. Storch), in dem die Laborarbeit im ersten Projektjahr größtenteils durchgeführt werden konnte. Hier halfen mit großem Einsatz die studentischen Mitarbeiter M. Zimmermann, C. Alter, F. Neske und J. Schabling.

Im Staatlichen Museum für Naturkunde Görlitz halfen zahlreiche Mitarbeiter bei verschiedenen Teilaspekten des Projekts. Hierfür möchte ich v.a. E. Mättig, M. Römer und Dr. J. Schulz für technische Hilfe und Unterstützung bei der Determination sowie besonders R. Berndt für die Verwaltung des Projektes danken. Dr. H. Ansorge, Dr. B. Balkenhol, I. Herkner, Dr. K. Voigtländer, Dr. M. Wanner und insbesondere I. Hinrichsen halfen dankenswerterweise bei der textlichen Überarbeitung. Für seine großzügige Unterstützung bedanke ich mich bei Prof. Dr. W. Xylander.

Für logistische und konzeptuelle Unterstützung bedanke ich mich bei der Landesanstalt für Umweltschutz, Karlsruhe und dort besonders Dipl.-Geogr. K. Rahtkens.

Nicht zuletzt und insbesondere gilt meinem Dank BWPlus und Dr. G. Filby für die finanzielle Unterstützung sowie die reibungslose und immer verständnisvolle Betreuung des Projektes.

3.4. Regenerationsdynamik	63
3.4.1. Allgemeine Entwicklungen	63
3.4.1.1. 2001	63
3.4.1.2. 2002, 2003	65
3.4.2. Identifizierung isovalenter Artengruppen	69
3.4.3. Verteilung der Artengruppen	75
3.4.3.1. Räumliche Verteilung	75
3.4.3.2. Zeitliche Verteilung	76
3.4.4. Dynamik der Gemeinschaften	80
4. Diskussion	84
4.1. Standardisierung von Datenerhebungsprotokolle	84
4.2. Zeitliche Regenerationsdynamiken	90
5. Zusammenfassung	95
6. Literatur	97
7. Veröffentlichungen und Tagungen	102
8. Anhang (Abkürzungsverzeichnis)	103

1. Einleitung

Das im Jahre 1999 in Kraft getretene Bundes-Bodenschutzgesetz hat zum Zweck, die Funktionen des Bodens nachhaltig zu sichern sowie schädliche Bodenveränderungen abzuwehren. Die Erfassung des Bodenzustands und Überwachung von Veränderungen ist dabei Ländersache (§ 21 Abs. 4 BBodSchG). Durch das schon 1991 verfasste Landes-Bodenschutzgesetz vorgeschrieben (§ 15 und 16 BodSchG Ba.-Wü.), werden in Baden-Württemberg diese Aufgaben mittels eines Bodenzustandkatasters bzw. im Rahmen von Boden-Dauerbeobachtungsflächen durchgeführt. Zu diesem Zweck wurden landesweit über 150 Boden-Dauerbeobachtungsflächen (BDF) eingerichtet. Hiervon werden heute ca. 33 BDF als Basismessnetz sowie 5 BDF als Intensivuntersuchungsstandorte für die länderübergreifende Zusammenarbeit geführt.

Durch die Bund-Länder-Arbeitsgemeinschaft Bodenschutz (LABO) obligatorisch vorgeschrieben ist v.a. die Erfassung von bodenphysikalischen und –chemischen Parametern bzw. Schadstoffen auf diesen BDF. In den Bodenschutzgesetzen des Landes und des Bundes sind jedoch auch die biologischen Eigenschaften des Bodens gesetzlich geschützt (z.B. § 2 Abs. 2 BodSchG Ba.-Wü.). Das Konzept des vorsorgenden Bodenschutzes (BMU) legt sogar besonderen Wert auf die Erhaltung der biologischen Lebensraumfunktion. Neben Fragen der Biodiversität ist der Schutz der Bodenbiologie deshalb besonders wichtig, weil das Bodenleben – v.a. die Mikroflora des Bodens (Pilze und Bakterien) sowie die Bodentiere – maßgeblich für die Struktur, hydrologische und chemische Prozesse sowie den Materialfluss (= Nährstoffzyklen, v.a. bei der Dekomposition und Mineralisation als wichtigste Bodenfunktionen) verantwortlich ist (ANDERSON 1988, BARDGETT et al. 2001). Solche Parameter sind jedoch auf BDF nur versuchsweise erfasst worden und werden z.Zt. in der BDF-Datenbank des Bundes nicht geführt. In Baden-Württemberg gibt es weitere Boden-Dauerbeobachtungsflächen, die v.a. im Rahmen des Ökologischen Wirkungskatasters (75 BDF) und des Integrierten Rheinprogramms (insgesamt 40 BDF) geführt werden. Auf diesen BDF wurden im Gegensatz zum Basismessnetz in den vergangenen Jahren z.T. regelmäßige Untersuchungen zur biologischen Lebensraumfunktion durchgeführt: u.a. Erhebungen der Biozönosen des Bodens (Regenwürmer, endogäische Insekten sowie mikrobielle Basalatmung) wie auch Untersuchungen zu biologischen Prozessen des Bodens (faunistische Aktivität, Streu-Abbauprozesse).

Im Bodenschutzgesetz sind auf BDF weiterhin Untersuchungen im Abstand von mehreren Jahren vorgeschrieben (§ 16 BodSchG Ba.-Wü.). Dadurch können jedoch nur langfristige Veränderungen festgestellt werden. Nach dem Gesetz sind jedoch *alle* Veränderungen des Bodens zu verhindern, die seine Funktionen beeinträchtigen (§ 1, § 2 Abs. 2 BodSchG Ba.-Wü.). Auf den zusätzlichen BDF wurden diesbezüglich in den vergangenen Jahren von der LfU Untersuchungen zu kurzfristigen Veränderungen (d.h. innerhalb weniger Monate) in Auftrag gegeben, z.B. zu Auswirkungen von Unfällen, Landnutzungsformen, Methoden

der Renaturierung usw. (s.u.). Da Veränderungen der Bodenstruktur, -physik, -chemie usw. in solchen Zeiträumen nicht zu erwarten sind, können solche Fragen nur anhand der Bodenbiologie beantwortet werden.

Beispielsweise konnten im Verlauf von Renaturierungsmaßnahmen (in § 9 Abs. 1.4 BodSchG Ba.-Wü. gesetzlich definierte Überwachungsaufgabe des Bodenschutzes) auf einigen der 40 BDF in den Rheinauen zwischen 1990 und 1996 bodenbiologische Veränderungen sehr erfolgreich aufgezeigt werden. Im Zusammenhang mit dem Integrierten Rheinprogramm (IRP) - in dem Hochwasserschutz mit Auenrenaturierung verbunden wird (OBERRHEINAGENTUR 1996) - wurden v.a. die Auswirkungen von wiedereingeführten Überschwemmungsereignissen auf Bodenbiozöten untersucht. Besonders aussagekräftig zeigten sich hierzu endogäische Insekten (Collembola = Springschwänze). Nach der Wiedereinführung von Überflutungen konnten Reaktionen und Veränderungen der Boden-Biozöten festgestellt werden, die sich als auentypisch und an Überflutungen angepasst zeigten (GEFAÖ 1997, RUSSELL et al. 2002). Neben Leitarten und typischen Gemeinschaftsstrukturen wurde eine zunehmende Anpassung der Bodenbiozöten an die Habitatbedingungen der Auen dokumentiert: z.B. die Entwicklung hygrophiler bzw. hygrotoleranter Gemeinschaften; eine langfristige Erhöhung der Individuen- und Artenzahlen (insbesondere von auentypischen Arten); und die Entwicklung einer stabilen Mischung aus Arten, die unterschiedlich an Überflutungen angepasst sind, als Bedingung für stabile, auf Überflutungsereignisse elastisch reagierende Gemeinschaften (GEFAÖ 1997, 2000; RUSSELL et al. 2002). Somit konnte anhand dieser Indikatoren eine positive Bewertung der Renaturierung abgegeben werden.

Solche Resultate und Erkenntnisse wurden durch den Vergleich des Jahresmittels aus den *langfristigen* Untersuchungen auf den BDF gewonnen. In den folgenden Jahren entstanden durch die Untersuchungen auf diesen BDF jedoch weitere Fragestellungen, die auf kürzeren Zeitskalen basieren, z.B. welche Auswirkungen verschiedene Retentionsmaßnahmen bzw. Naturereignisse (z.B. des extremen Hochwassers im Jahr 1999) hatten. Diese stellen *kurzfristige* Auswirkungen mit möglicherweise damit verbundenen langfristigen Veränderungen dar. Anhand des aufgestellten Leitbilds konnten zwar durchaus unterschiedliche Auswirkungen verschiedener Hochwasserschutzmaßnahmen gezeigt und zwischen ökologisch positiven und schädlichen Methoden differenziert werden (GEFAÖ 2001, 2002). Daraufhin wurde jedoch nach Prognosen der weiteren Entwicklung unter Berücksichtigung verschiedener möglicher Szenarien gefragt. Diese Fragen zielten auf die Planung verschiedener technischer Methoden für die in Baden-Württemberg z.Zt. ca. 15 weiteren Hochwasserrückhalteräume, die z.T. schon in Planfeststellungsverfahren sind.

Die Ermittlung sehr kurzfristiger Auswirkungen (woraus Prognosen abgeleitet werden müssen) ist jedoch wesentlich problematischer als die langfristiger Veränderungen. Die Untersuchungsobjekte (endogäische Insekten) sind sehr dynamische Gemeinschaften mit einer ausgeprägten Jahresdynamik. Diese Dynamik wird von der „Störung“ der Hochwasserereignisse noch weiter verstärkt. Die *genauen* Details dieser Dynamik sind

jedoch noch relativ unbekannt. Die bestehenden, aus früheren Ergebnissen erzielten Vergleichsdaten basieren weiterhin auf Untersuchungen, die zu optimalen Probenahmeterminen (= Zeiten höchster Aktivität, vor/nach Überflutungsereignissen usw.) gewonnen wurden. Problematisch ist es z.Zt., wenn – aufgrund besonderer Ereignisse oder verwaltungstechnischen Gründen – Untersuchungen kurzfristig zu veränderten (= "suboptimalen") Zeiten durchgeführt werden sollen. Das bestehende Untersuchungsprogramm erlaubt z.Zt. hierzu nur eingeschränkte Aussagen. Dadurch muss die Frage offen bleiben, ob die festgestellten biologischen Strukturen die zu untersuchenden Störungen oder eher diese Dynamik widerspiegeln. Dies erschwert die Bewertung der Ergebnisse der BDF-Untersuchungen und somit die Beantwortung der gestellten Fragen (z.B. im Hinblick auf Prognosen). Solche kurzfristigen Auswirkungen sind jedoch mit den bestehenden Monitoringmethoden nicht *per se* unbeantwortbar, es fehlen lediglich die notwendigen Hintergrundinformationen für die Interpretation der gewonnenen Daten.

Ein weiteres Erschwernis ist die starke kleinräumliche Heterogenität von Boden-Biozöosen, selbst bei scheinbar einheitlichen Geländebedingungen (z.B. JOOSE & VERHOEF 1974; ECKSCHNITT 1993). Diese Heterogenität wird durch Störungen im Ökosystem noch weiter verstärkt (PLACHTER & REICH 1998). Um diese Heterogenität zu erfassen, sind räumlich und zeitlich ausgedehnte Untersuchungen notwendig. Die routinemäßigen Untersuchungen auf BDF stehen jedoch unter finanziellen und zeitlichen Restriktionen, so dass der Untersuchungsaufwand begrenzt bleiben muss. Dadurch besteht die Gefahr, dass das für die Erfassung der Heterogenität notwendigen Proberaster zu klein bleibt. Bei der Untersuchung sehr kurzfristiger Auswirkungen bleibt es deshalb unsicher, ob die allgemeinen Standortverhältnisse oder nur Teile davon erfasst werden.

Während die Probenahme und Analyse für die Bodenphysik und –chemie gesetzlich geregelt ist (und Ba.-Wü. VwV-Bodenproben), gibt es ähnlichen Vorschriften für die bodenbiologische Parametrisierung nicht. Auf Bundesebene haben in den letzten Jahren Fachgespräche und Statusseminare zu bodenbiologischen Bewertungsstrategien bzw. dem gegenwärtigen Kenntnisstand der Forschung stattgefunden (z.B. RÖMBKE & KALSCH 2000; laufende Sitzungen des BVB FA „Biologische Bewertung von Boden“). Diese haben jedoch lediglich die Bedeutung der Bodenbiozöosen, die wichtigsten Teilgemeinschaften sowie Bewertungsansätze beschrieben und noch zu keinen spezifischen Richtlinien geführt (z.B. BVB FA „Biologische Bewertung von Böden“ 2004).

Weiterhin werden die Untersuchungen auf BDF meistens nicht von der LfU selbst durchgeführt, sondern in Auftrag gegeben. Das notwendige Ausschreibungsverfahren wird durch verschiedene Sachbearbeiter übernommen, wobei einzelne Aspekte der Untersuchungsschemata (z.B. untersuchte Bodenhorizonte, Stichprobenraster, usw.) dem Expertise der einzelnen Sachbearbeiter überlassen bleibt. Für die bodenbiologischen Erhebungen in Baden-Württemberg führte die fehlende Standardisierung dazu, dass die verschiedenen Sachbearbeiter mit unterschiedlichen Geländemethoden arbeiten, so dass die Vergleichbarkeit der einzelnen Datenerhebungen nur bedingt gewährleistet ist.

Diese verschiedenen Schwierigkeiten setzten der Kurzfristigkeit, bei der Veränderungen festgestellt werden können, Grenzen. Dadurch müssen die von den Umweltbehörden gestellten Fragen z.T. unbeantwortet bleiben. Ziel des vorliegenden Projektes war es, sowohl die kurzzeitige Dynamik als auch die kleinräumliche Verteilungsheterogenität der bisher untersuchten endogäischen Insekten genauer zu charakterisieren und somit die für die Bewertung kurzfristiger Veränderungen fehlenden Informationen zur Verfügung zu stellen. Aus dieser Datenlage wird v.a. anhand des kleinräumlichen Verteilungsmusters und kurzzeitiger Dynamiken der untersuchten Faunenelemente ein genaueres Geländeprotokoll für die Probenahme entwickelt, damit auch bei zeitlich und finanziell begrenzten Erhebungen ein möglichst repräsentativer Ausschnitt der Bodenbiozöosen erfasst werden kann. Dabei galt es, die folgenden spezifischen Fragen zu beantworten:

- Wie viele Stichproben sind notwendig, um eine für Monitoringprogramme repräsentativen Ausschnitt der Bodenbiozöosen zu erfassen?
- Wie sollen die Stichproben verteilt werden, damit die in einem BDF *durchschnittlichen* faunistischen Verhältnisse (Gemeinschaftskomposition und -struktur) erfasst werden? Insbesondere, gibt es makroskopisch erkennbare Geländeparameter (z.B. Geländegeomorphologie, Vegetation, Geländeorientierung in der Landschaft), an dem sich die Stichprobenverteilung orientieren kann?
- Welchen Abstand sollten Stichproben haben, damit die Unabhängigkeit der einzelnen Stichproben (d.h. Ausschluss einer Autokorrelation) gewährleistet ist?
- Zu welchen Tiefen sollten Stichproben genommen werden? D.h. in welcher Tiefe kommt der zu erfassende Hauptanteil der Boden-Bioindikatoren vor?
- Zu welchem Zeitpunkt sollten Geländeerhebungen auf BDF stattfinden, um (zeitlich) durchschnittliche Verhältnisse und nicht nur Ausschnitte einer Dynamik erheben zu können?

Weiterhin wurde aus den Daten der kurzfristigen Dynamiken nach Hochwasserereignissen ein erstes konzeptionelles Modell der zeitlichen Entwicklungsdynamik der Bodentiere gebildet, damit bei zukünftigen Untersuchungen in BDF auch kurzfristige Veränderungen innerhalb dieser Dynamik, aufgrund etwaiger Störungen, erkennbar werden.

Die Untersuchungen zur Beantwortung dieser Fragen wurden anhand endogäischer Mikroarthropoden durchgeführt. Diese Tiere (v.a. Insekten und verschiedene Milbengruppen) gehören zu den qualitativ und v.a. quantitativ wichtigsten Bodentiergruppen (DUNGER 1983). Als repräsentativ für diese Gruppen wurden spezifisch die endogäischen Insekten (Collembola = Springschwänze) untersucht. Wie auch andere Gruppen der Bodenmikroarthropoden bzw. -mesofauna erfüllen Collembolen für die Bioindikation wichtigen Anforderungen (GHILAROV 1978; DUNGER 1982, 1983):

- Gute Erfassbarkeit durch hohe Individuendichte und Artenzahlen (Collembola sind sogar die häufigsten Insekten überhaupt: HOPKIN 1997),
- eindeutige Erfassbarkeit aktiver Stadien,

- eindeutiger Bezug auf ein eng umschreibbares Habitat durch große Ortstreue,
- schnelle Reaktionsfähigkeit auf Umweltänderungen durch günstigen Voltinismus (1-4 Generationen pro Jahr),
- gute Charakterisierung nach Lebensformen, Ernährungstypen, ökologischem Anspruch u.a.,
- Empfindlichkeit gegenüber Störungen und Noxen.

Darüber hinaus sind nach RÖMBKE & KALSCH (2000) und RÖMBKE et al. (2000) Collembola eine der wenigen Gruppen der Bodenarthropoden, die in *allen* Hauptbiotoptypen (Wald, Wiese, Acker) in für bioindikatorische Zwecke ausreichenden Individuendichten und Artenzahlen vorkommen. Wie auch bei anderen Gruppen der endogäischen Mesofauna muss der geringe Flächenbedarf bei der Beprobung von Collembolen erwähnt werden (besonders bei der für eine statistische Auswertung notwendigen Stichprobenanzahl). Im Gegensatz zu anderen Mikroarthropoden sind die Collembolen weiterhin durch ihren basalen Ernährungstyp (detritivor, mikrobiophag: SCHEU & FALCA 2000; ALBERS 2001) stark an die –stark schwankende – Aktivität der Bodenmikroflora gebunden. Deren Abhängigkeit von den Standortfaktoren wird von den Collembolen zusätzlich sekundär und integrativ (= „summierend“) angezeigt.

Die Untersuchungen wurden in Auenhabitaten des Baden-Württembergischen Oberrheins durchgeführt. Dies ist einerseits durch das oben erwähnte bereits erfolgreiche bodenbiologische Monitoring mit Collembola in diesen Habitaten begründet. Andererseits wird es zunehmenden Bedarf für ökologische Monitoringprogramme in Auenhabitaten geben. Auen sind laut § 24a Habitate, und die Gesetzesvorlage zur Verbesserung des vorbeugenden Hochwasserschutzes des Bundes schreibt den Ländern den Erhalt und die Verbesserung der ökologischen Strukturen von Auen vor (§ 31b Abs. 2 WHG). Durch die oben ebenfalls erwähnte Entstehung von weiteren Hochwasserretentionsräumen in den baden-württembergischen Rheinauen wird somit die Erfassung ökologischer Auswirkungen von Hochwasserschutzmethoden sowie bodenbiologischer Entwicklungstendenzen im Verlauf von Auenrenaturierungen (insb. nach § 9 Abs. 1.4. BodSchG Ba-Wü) zunehmend an Bedeutung gewinnen.

Weiterhin sind Auen durch die regelmäßigen Störungen von Hochwasserereignissen sowie eine starke räumlich-zeitliche Habitatsheterogenität gekennzeichnet (JUNK et al. 1989; BAYLEY 1995). Diese Bedingungen erschweren biologische Monitoringprogramme und erhöhen den Bedarf an standardisierten Datenerhebungsrichtlinien. Ein unter diesen Bedingungen entwickeltes Geländeerhebungsprogramm dürfte in anderen, „homogeneren“ Habitatstypen besondere Gültigkeit haben. Insgesamt sollen somit diese Untersuchungen einen Beitrag zur Präzisierung und Standardisierung der Erhebungsmethoden für bodenfaunistische Parameter auf BDF in Baden-Württemberg leisten.

1.1. Relevanz für Baden-Württemberg / BWPlus

Mit den vorgeschlagenen Monitoring-Richtlinien wird Baden-Württemberg erstmals ein standardisiertes Instrumentarium in die Hand gegeben, mit dem der gesetzlich vorgeschriebene Schutz der biologischen Eigenschaften des Bodens (§ 2 Abs. 2 BodSchG BW und §2 Abs. 2.1 BBodSchG) überwacht werden kann. Hierdurch können erstmals in Deutschland *vergleichbare* Daten erhoben werden, die es ermöglichen, zukünftige Veränderungen zu erfassen.

Die standardisierte Monitoring-Richtlinien ermöglichen es außerdem, erstmals auch den gesetzlich vorgeschriebenen Schutz von Auenhabitats (§31a, b WHG) – z.B. für die geplanten Hochwasserretentionsräume in Baden-Württemberg - justitiabel zu kontrollieren. Weiterhin wird durch das erarbeitete konzeptionelle Modell der Regenerationsdynamiken ein Leitbild für endogäische Bodenorganismen bereitgestellt, mit dem Monitoringergebnisse in Auenhabitats Baden-Württembergs verglichen und interpretiert werden können.

Die durchgeführten Untersuchungen wurden unter dem BWPLUS Förderschwerpunkt C (von 1998 – 2001) „Ressourcenschutz und Strategien zur Verminderung von Umweltbelastungen“ geführt. Die entwickelten Monitoringmethoden geben Teillösungen für mehrere Themen dieses Förderschwerpunkts. Unter Punkt 1 „*Boden- und Flächenressourcen- Management in Ballungsräumen*“ stellen die hierbei erzielten Ergebnisse standardisierte Bioindikationsmethoden zur allgemeinen Bewertung von Böden bereit, ebenso bei den Themenpunkten „*Methoden und Maßstäbe zur Bewertung physikalisch und biotisch bedingter Bodenschäden*“ sowie „*Entwicklung zusammenfassender Bewertungsverfahren für Standorte*“.

Weiterhin stellen die hiermit erzielten Ergebnisse standardisierte Monitoringsysteme und Leitbilder für die unter Punkt 5 „*Landschaftsdynamik und Naturschutzstrategien*“ geführten Themenbereiche „*Indikatoren und Erfolgskontrolle für dynamische Prozesse*“ (wie Entwicklungen in Auen nach Hochwasserereignissen darstellen) sowie „*Methodenentwicklung zum stichprobenartigen Monitoring der 24a-Biotope* [zu dem Auen gehören] *in Anlehnung an die Monitoringkonzeption Baden-Württemberg*“ zur Verfügung.

2. Material und Methoden

Die durchgeführten Geländeuntersuchungen können in drei Hauptbereiche eingeteilt werden. Die ersten zwei betrachteten Aspekte der räumlichen Verteilungsheterogenität der Insektengemeinschaften. Hierbei wurde in einem ersten Block die kleinräumliche horizontale Verteilung charakterisiert. Im zweiten Block wurde die Vertikalverteilung in den obersten Bodenhorizonten untersucht. Die dritte Hauptuntersuchung betraf die zeitliche Dynamik (= Regeneration) der Bodentiergemeinschaften nach Hochwasserereignissen. Gleichzeitig mit den Untersuchungen zur horizontalen Verteilung und zeitlichen Dynamik wurden außerdem mögliche Veränderungen der Artenzusammensetzungen entlang Vegetations- und Landschaftsgradienten charakterisiert. Um Unterschiede aufgrund verschiedener Überflutungsbedingungen erkennen zu können, wurden die Untersuchungen in Flächen der Hartholz- wie auch der Weichholzlauen durchgeführt.

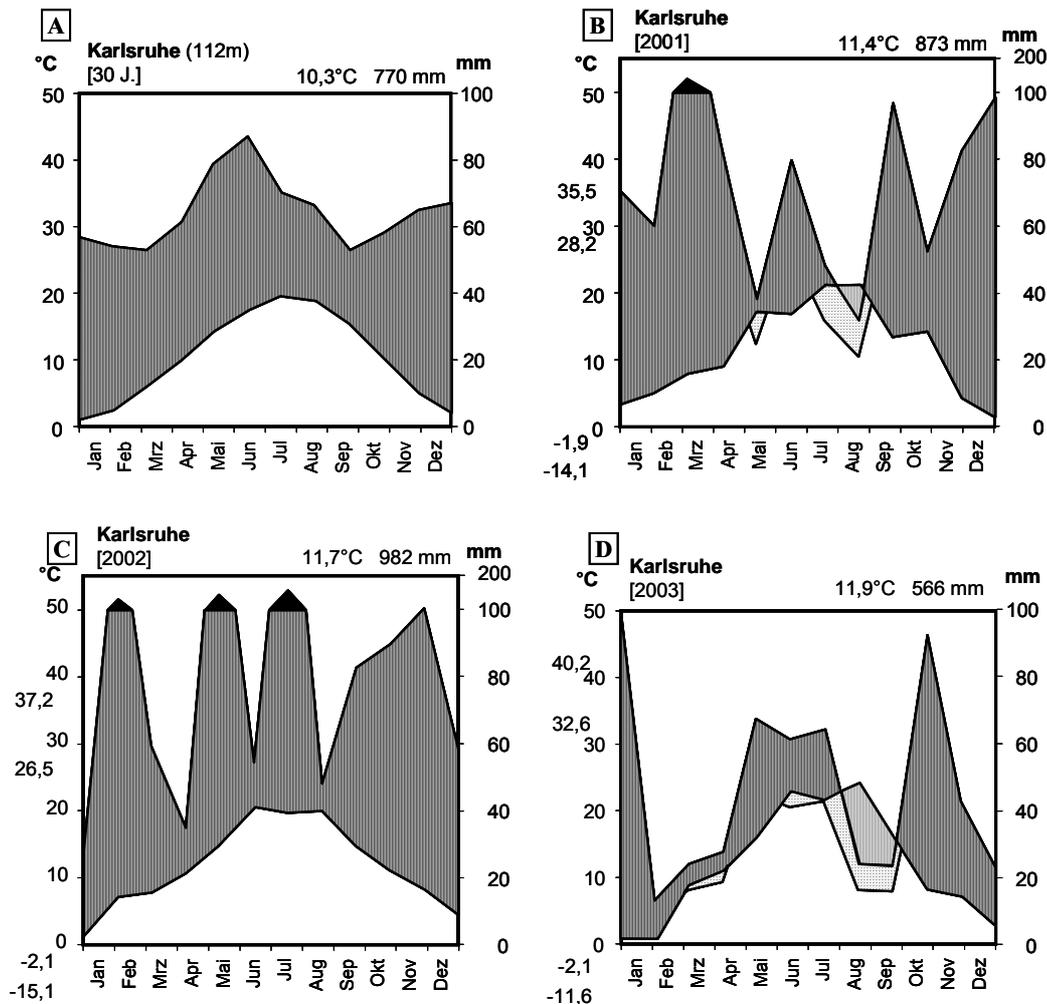


Abb. 1: Klimadiagramme der Klimastation Karlsruhe. **A:** Langjähriges Mittel; **B:** 2001, **C:** 2002, **D:** 2003. *Obere Linie:* Niederschläge, *untere Linie:* Temperaturen. *Senkrechte Schraffuren:* Wasserüberschuss (*schwarze Flächen:* starker Wasserüberschuss), *gepunktete Flächen:* Wasserdefizit (*wagrecht gestrichelte Flächen:* Wassermangel). Oben sind die jährliche Durchschnittswerte für Temperatur und Niederschlag angegeben.

2.1. Untersuchungsgebiete

2.1.1. Allgemeine Hydrologie

Da regelmäßige Überflutungen den Haupteinflussfaktor in Auenhabitaten darstellt, sind hydrologische Bedingungen von zentraler Bedeutung. Das Untersuchungsgebiet liegt im mäßig humiden Klimabereich mit einem durchschnittlichen jährlichen Überschuss an Niederschlägen (Abb. 1A). Im langjährigen Mittel finden die Hauptüberschwemmungen am Baden-Württembergischen Oberrhein zwischen ca. April bis Juli durch die Schneeschmelze aus dem Schwarzwald sowie (etwas verzögert) aus den Alpen (s. Abb. 2) statt. Im ersten Untersuchungsjahr (2001) fielen im Spätwinter starke Niederschläge, während im Sommer ein Wasserdefizit zu verzeichnen war (Abb. 1B). Der September war erneut neiderschlagsreich. Entsprechend herrschten am Rhein im Jahr 2001 hohe Pegelstände im Frühjahr, die ab Ende Juli auf das langjährige „Normalniveau“

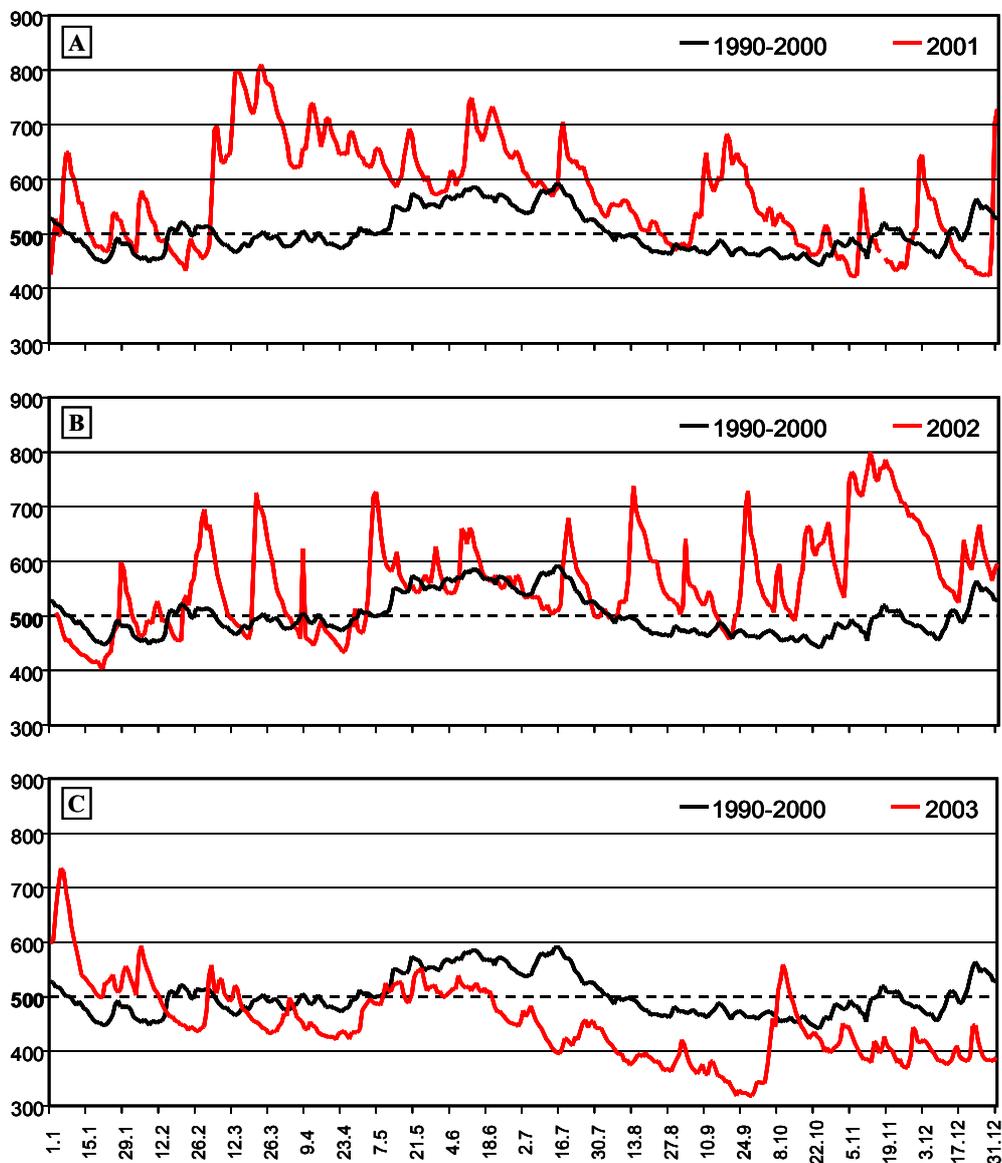


Abb. 2: Pegelverlauf (Pegel Maxau) des Oberrheins während der Untersuchungen. A: 2001, B: 2002, C: 2003. Schwarze Pegellinien stellen den durchschnittlichen Pegelverlauf dar (Mittelwerte der Jahre 1990-2000).

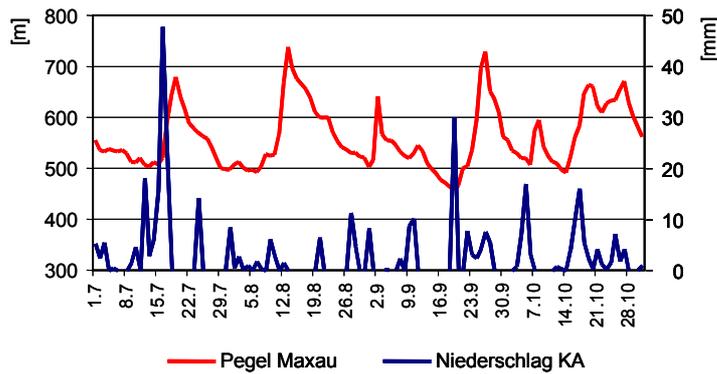


Abb. 3: Vergleich der Niederschläge (Wetterstation Karlsruhe) und Rheinpegel (Pegel Maxau) im Sommer 2002. Rot: Pegelverlauf (in m), Blau: Niederschläge (in mm).

Normalniveau bewegte (allerdings mit starken, regenbedingten kurzfristigen Pegelanstiegen), lag er ab Mitte Juli meist weit über den langjährigen Mittelwerten (Abb. 2B). Insbesondere in der zweiten Jahreshälfte war der Rhein durch mehrere 1- bis 2-wöchige Hochwasserereignisse betroffen, die auf starken Niederschlägen folgten (Abb. 3). Demgegenüber war das Jahr 2003 durch hohe Temperaturen und geringe Niederschläge gekennzeichnet, die zu einem starken Wasserdefizit führten (Abb. 1D). Der Rhein war in diesem Jahr durch Niedrigwasser ohne nennenswerte Hochwasserepisoden charakterisiert (Abb. 2C). Das genaue Hochwassergeschehen während der Probenahmen ist in dem Probenahmeschema dargestellt (s.u.).

2.1.2. Beschreibung der Untersuchungsflächen

Um die *natürliche* Dynamik und Verteilungsmuster zu erfassen sowie anthropogene Störungen möglichst zu vermeiden, lagen die meisten Untersuchungsflächen außerhalb von der BDF. Die Untersuchungen fanden an verschiedenen Standorten statt: in zwei Naturschutzgebieten (NSG „Rastatter Rheinauen“ und „Ketscher Rheininsel“) bzw. in der Nähe von

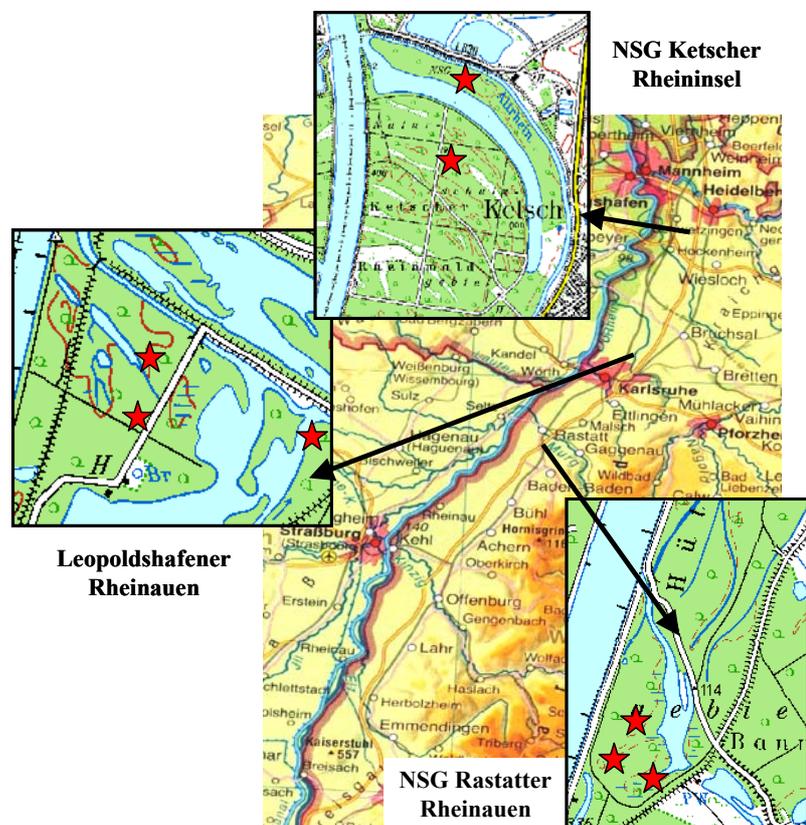


Abb. 4: Übersicht über die Untersuchungsgebiete.

zurückfielen (Abb. 2A). Mitte September stiegen die Pegelstände dann aufgrund der starken Niederschläge kurzfristig wieder. Das Jahr 2002 war durch z.T. extrem starke Niederschläge gekennzeichnet (Abb. 1C), die zu einem hohen Wasserüberschuss führten. Während sich der Rheinpegel bis ca. Mitte Juli 2002 im allgemeinen auf dem

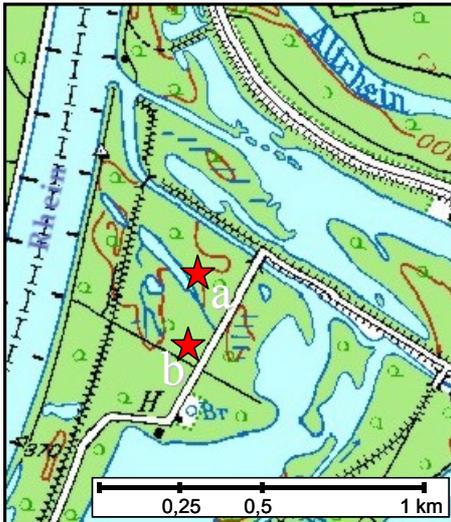


Abb. 5: Leopoldshafen: Lage der Untersuchungsflächen zur Horizontalverteilung. *a*: Fläche der Weichholzaue; *b*: Fläche der Hartholzaue.

Die Untersuchungen zur **kleinräumigen Horizontalverteilung** mussten aufgrund der notwendigen hohen Stichprobenanzahl (s.u.) auf zwei Flächen begrenzt bleiben. Sie fanden

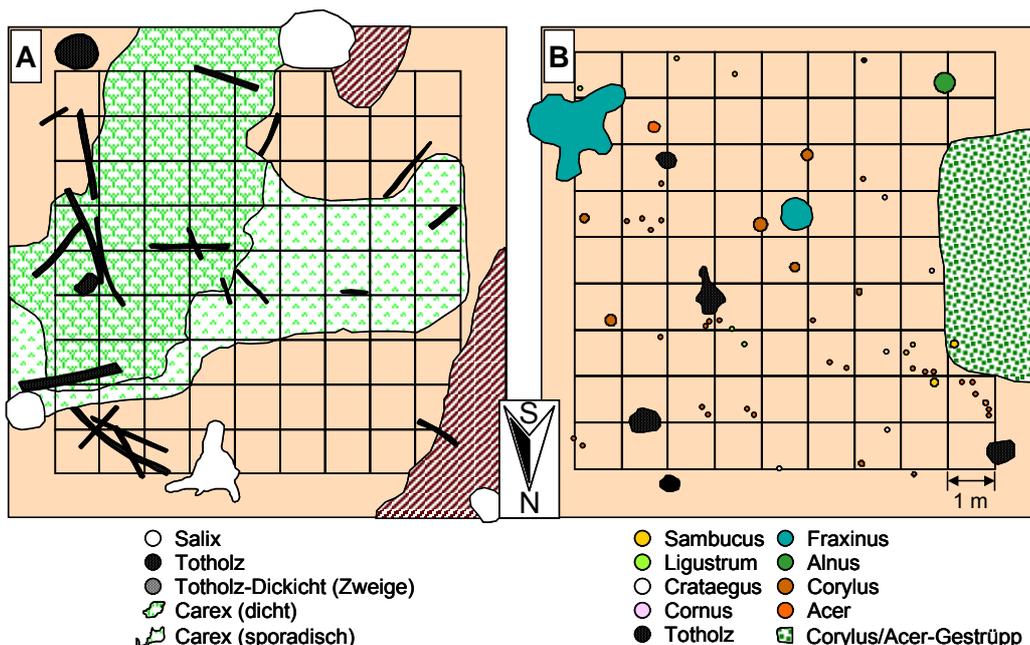


Abb. 6: Leopoldshafen: Schematische Skizze der Versuchsflächen zur Horizontalverteilung. Die Schnittpunkte des Gitters (innerhalb eines 10×10m Quadrates) stellen jeweils die Entnahmestellen der Bodenstichproben dar (mit Abweichungen bei Baumbewuchs).

in den Leopoldshafener Rheinauen im Bereich „Schwabenlach“ in einer weidenreichen Weichholzaue (Abb. 5, a) sowie ca. 250 m davon entfernt in einem Eschen-Ahorn Hartholzauenwald (Abb. 5, b) statt. Die Baumschicht der Weichholzfläche war relativ licht und bestand ausschließlich aus *Salix alba*. Eine Strauchschicht war auf dieser Fläche nicht vorhanden und die Bodenvegetation bestand lediglich aus *Carex acuta*, die z.T. relativ dichte Teppiche bildete (ca. 30-50% Bodenbedeckung) bzw. im Grenzbereich dazu als sporadische Individuen vorkam (Abb. 6A). Es befand sich viel vom Hochwasser abgelagertes Totholz auf der Fläche (Zweige und dickere Äste). Die Baumschicht der Hartholzfläche bestand v.a. aus *Fraxinus excelsior*, *Alnus glutinosa* und *Acer platanoides* bzw. *Juglans regia* am Rande (außerhalb des Versuchsfläche) und bildete ein geschlossenes Kronendach. Die Strauchschicht war stark ausgeprägt und artenreich (v.a. *Coryllus avellana*, *Sambucus niger* und junge *Acer plantanoides* sowie sporadische *Ligustrum vulgare*, *Crataegus laevigata* und *Cornus mas*; Abb. 6B). Bodenvegetation war außer sporadische *Acer*- und *Fraxinus*-Keimlinge zum Zeitpunkt der Probenahme nicht vorhanden. Der Boden der Weichholzaue stellte einen Auengley (Auenregosol¹), der der

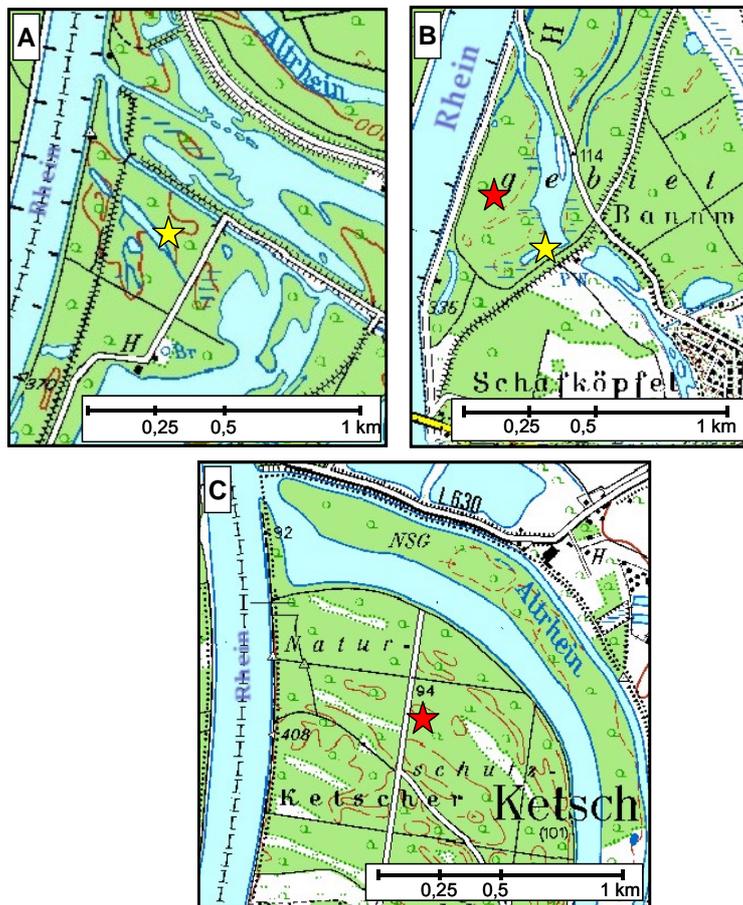


Abb. 7: Lage der Untersuchungsflächen zur Vertikalverteilung. **A:** Leopoldshafener Auenwälder; **B:** NSG Rastatter Rheinauen; **C:** NSG Ketscher Rheininsel. **Rot:** Flächen der Hartholzauen; **Gelb:** Flächen der Weichholzauen.

Hartholzaue eine allochthone Vega (Auenbraunerde) dar. Die Humusform war auf beiden Flächen Feuchtmull. Nur auf der Hartholzfläche war eine dünne Humusauflage (L-Horizont) erkennbar. Die Hartholzfläche wurde im Jahr 2001 lediglich im zeitigen Frühjahr (ca. 1 Monat in März) überflutet. Die Weichholzfläche lag 2001 mehrere Monate (März bis Juli und wieder ca. 3 Wochen im September) unter Wasser. Bei der Beprobung war sie ca. 1 Monat überflutungsfrei gewesen.

Die Untersuchungen zur **Vertikalverteilung** wurden sowohl in den Hartholzauen als auch in den Weichholzauen auf jeweils

¹ Bodenbezeichnungen folgen der 4. Bodenkundliche Kartieranleitung (AG Boden 1994)

zwei Flächen durchgeführt. Die Beprobung der Hartholzauen wurde im NSG „Rastatter Rheinauen“ (Bereich „Schmiedseppengrund“) sowie auf dem NSG „Ketscher Rheininsel“ (BDF südöstlich der Ecke Röhhofer/Heidelberger Alleen) durchgeführt (Abb. 7B, C). Beide Wälder waren *Acer/Fraxinus*-reiche Hybridpappelwälder (*Populus × canadensis*) mit starkem *Corylus*- und *Crataegus*-Bewuchs in der Strauchschicht. Das Kronendach in Ketsch war geschlossen, während es lichte Stellen (bis ca. 40%) in Rastatt offen ließ. Die Bodenvegetation war jeweils spärlich (v.a. *Hedera helix*, *Glechoma hederacea* sowie *Fraxinus*- und *Acer*-Keimlinge). In Rastatt kamen in den lichtereren Stellen außerdem *Cornus mas* in der Strauchschicht und *Impatiens glandulifera* und *Erigeron spec.* verstärkt in der Bodenvegetation vor. Der Boden war jeweils ein allochthoner brauner Auenboden (Vega). Humusform war Mull (Ketsch) bzw. Feuchtmull (Rastatt). Nur in Ketsch war eine geringe Humusaufgabe (L-Horizont) vorhanden.

Die Beprobung der Weichholzaue fand in den Leopoldshafener Auenwäldern sowie in den Rastatter Rheinauen („Schmiedseppengrund“, ca. 250 m von der Hartholzfläche entfernt) statt (Abb. 7A, B). Die Flächen befanden sich jeweils zwischen den unteren und oberen Weichholz-Beprobungsflächen zur Regeneration (s.u.). In Leopoldshafen lagen die Flächen somit in der gleichen *Salix*-reichen Weichholzaue wie die Probepunkte zur Horizontverteilung (s.o.). Die Bodenvegetation bestand ausschließlich aus *Carex acuta* (ca. 40% Bedeckung). In Rastatt lag die Fläche an der Grenze der *Salix*-/*Populus*-Wälder (Bodenvegetation: Grenze zwischen *Carex acuta*/*Lysimachia vulgaris* und *Erigeron sp./Senecio ovatus*; s.u. Regenerationsdynamik 2002 und 2003). Die Böden stellten jeweils Auenregosole (Paternia) dar, wobei die vergleyten Horizonte vergleichsweise tief lagen (>20cm). Sie zeigten im Oberboden (v.a. der A-Horizonte) Übergänge zur Vega. Die Humusform stellte jeweils Feuchtmull dar, eine Humusaufgabe war nicht vorhanden.

Die Untersuchungen zur **Regenerationsdynamik** wurden in drei verschiedenen Jahren durchgeführt (2001, 2002, 2003). Sie begannen jeweils kurz (meist 2 Wochen) nach Abfluss der Überflutungswasser aus den Weichholzauen. Im Jahr 2001 fanden sie in *Salix*-reichen Weichholzauen dreier verschiedener Standorten statt: (1) Im NSG „Rastatter Rheinauen“ im Bereich „Schmiedseppengrund“ am Ufer eines Verbindungsgrabens zwischen Rhein und Rheinniederungskanal; (2) in Leopoldshafen auf einer Landzunge im „Schmugglermehr“ zwischen Alb und Pfingst-Entlastungskanal kurz vor deren Mündung in den Rhein; und (3) im NSG „Ketscher Rheininsel“ auf dem oberen Teil der Halbinsel zwischen Altrhein und Baggersee am unteren Rand einer großflächigen Senke (Abb. 8A-C).

In Rastatt befand sich die Untersuchungsfläche inmitten eines naturnahen Silberweidenbestands (*Salix alba*). Die Bodenvegetation bestand am Anfang der Untersuchungen ausschließlich aus *Phragmites australis* (ca. 50-60% Bodenbedeckung). Zwei Wochen nach Beginn der Untersuchungen kamen in hoher Zahl außerdem *Rorippa amphibia* und *Phalaris arundinacea* vor; später auch vereinzelt *Carex acutiformis* und *Solanum dulcamara*. Die Fläche in Leopoldshafen befand sich am oberen, abrupt abfallenden Rand einer Senke in einem *Salix alba*-Bestand, der verstärkt mit *Clematis*

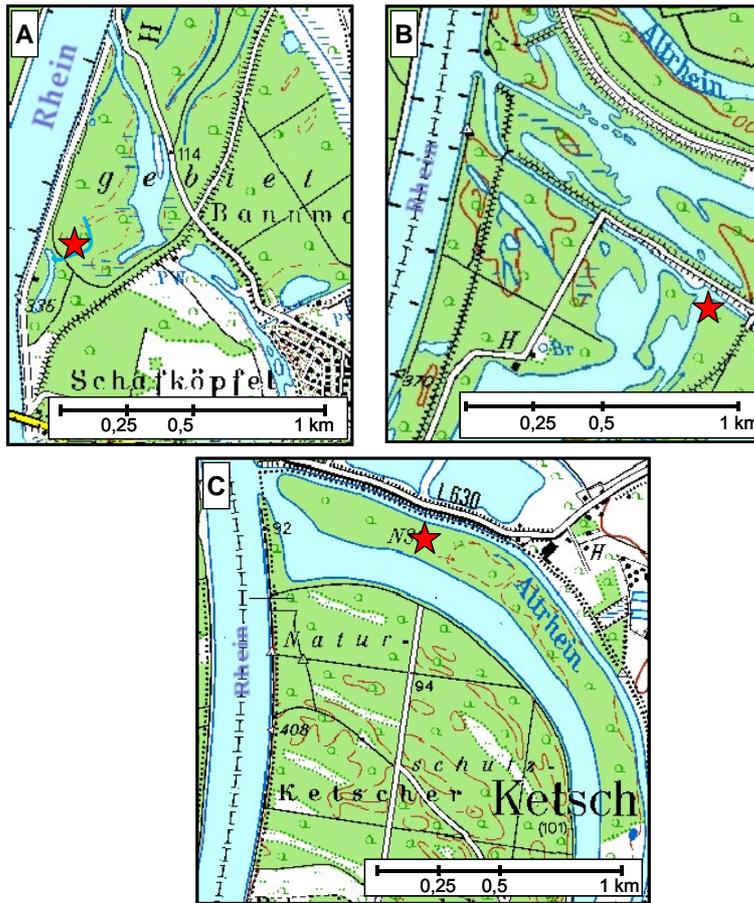


Abb. 8: Lage der Untersuchungsflächen zur Gemeinschaftsdynamik im Jahr 2001. **A:** NSG Rastatter Rheinauen; **B:** Leopoldshafener Auenwälder; **C:** NSG Ketscher Rheininsel.

vitalba bewachsen war. Am Anfang der Untersuchungen war keine Krautschicht vorhanden und der Boden war mit *Lemna minor* bedeckt. Nach 2 Wochen dominierte *Rorippa amphibia* und *Urtica dioica* und später kamen vereinzelt *Phalaris arundinacea*, *Ranunculus repens*, *Polygonum hydropiper*, *Rumex obtusifolius* sowie *Iris pseudacorus* vor. Die Fläche in Ketsch befand sich am unteren Rand einer ausgedehnten, flachen Senke. Am oberen Rand der Senke wuchs *Populus nigra*, am Hang *Salix alba* in der Baumschicht. Am Anfang der Untersuchungen existierte ebenfalls keine Bodenvegetation und der Boden

war auch mit *Lemna minor* bedeckt. Nach 2 Wochen dominierte *Rorippa amphibia* und später kamen *Urtica dioica*, *Carex acutiformis* und *Phalaris arundinacea* vereinzelt vor. An höheren Stellen wuchs außerdem *Rumex obtusifolius* und *Rubus caesius*. Alle Böden stellten lehmreiche Auenregosole (Paternia) dar. Humusform war Feuchtmull ohne erkennbare Auflage. Alle Flächen waren ab einem Pegel von ca. 5,30 m (Pegel Maxau) wasserfrei.

In den Jahren 2002 und 2003 wurden die Geländeuntersuchungen auf zwei Standorten beschränkt, dafür jedoch mit jeweils drei verschiedenen Untersuchungsflächen: Das NSG „Rastatter Rheinauen“ im Gebiet „Schmiedseppengrund“ zwischen Rheinniederungskanal und Rhein sowie die Leopoldshafener Rheinauen im Bereich „Schwabenlach“ zwischen Alb und Rhein (wie die Weichholzfläche zur Untersuchung der Horizontalverteilung; Abb. 9A, B). An beiden Standorten wurde entlang eines im rechten Winkel zur nächsten Wasserlinie angelegten Transekts drei, ca. 20-30 m voneinander entfernte Flächen ausgewählt: in einer unteren Weichholzaue, einer oberen Weichholzaue sowie einer unteren Hartholzaue (Abb. 10). Die drei Flächen stellten jeweils einen Elevationsgradienten von je ca. 25-40 cm Höhenunterschied und damit abnehmender Überflutungsintensität dar, was wiederum einen Vegetationsgradienten bedingte.

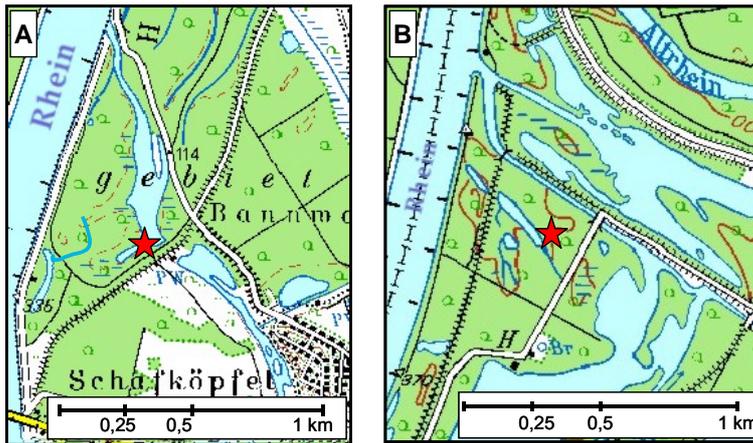


Abb. 9: Lage der Untersuchungsflächen zur Gemeinschaftsdynamik der Jahre 2002 und 2003. **A:** NSG Rastatter Rheinauen; **B:** Leopoldshafener Auenwälder. Sterne repräsentieren jeweils einen Transekt von 3 Untersuchungsflächen.

Ursprünglich waren pro Standort nur die zwei Weichholz-Flächen vorgesehen. Aufgrund der häufigen Überschwemmungsgeschehen im Jahr 2002 wurden ab dem 28.08.2002 die unteren Hartholzauen als dritte Fläche pro Standort aufgenommen (s.u.).

In den unteren Weichholzauen wuchs in einer lockeren Baumschicht *Salix alba*. Außer sporadischer *Carex acuta* war die Leopoldshafener Fläche relativ frei von Bodenvegetation, während die Rastatter Fläche v.a. von *Carex acuta* mit beigemischter *Lysimachia vulgaris* und *Iris pseudacorus* bewachsen war. Nach Abfluss des Hochwassers waren die Flächen von einem *Lemna*-Teppich bedeckt. In den oberen Weichholzflächen herrschte *Populus × canadensis* in der Oberschicht vor, und in Rastatt kam in der Unterschicht gepflanzte *Quercus robur* und *Ulmus* spp. vor. Die Bodenvegetation bestand in Leopoldshafen v.a. aus *Myosotis palustris*, *Rubus caesius*, *Rumex obtusifolius* sowie vereinzelt *Equisetum hyemale*, *Iris pseudacorus* und *Phalaris arundinacea*. Ca. sechs Wochen nach Untersuchungsbeginn wuchs auf der Fläche außerdem *Ranunculus repens*. In Rastatt bestand die Bodenvegetation aus dichten (60-80% Bodenbedeckung), ca. 60 cm hohen *Erigeron* sp. und *Senecio ovatus*. Auf beiden Flächen (jedoch stärker in Leopoldshafen) wurde bei starkem Hochwassereinfluss erneut *Lemna minor* abgelagert. In den unteren Hartholzflächen beherrschte *Populus × canadensis* die obere Baumschicht, während *Corylus avellana*, *Cornus sanguinea* und *Crataegus laevigata* (Leopoldshafen) bzw. *Quercus robur*, *Acer pseudoplatanus*, *Ulmus* spp. und *Cornus sanguinea* (Rastatt) in der Unter- bzw. Strauchschicht vorkamen. Die Bodenvegetation war hier an beiden Standorten relativ

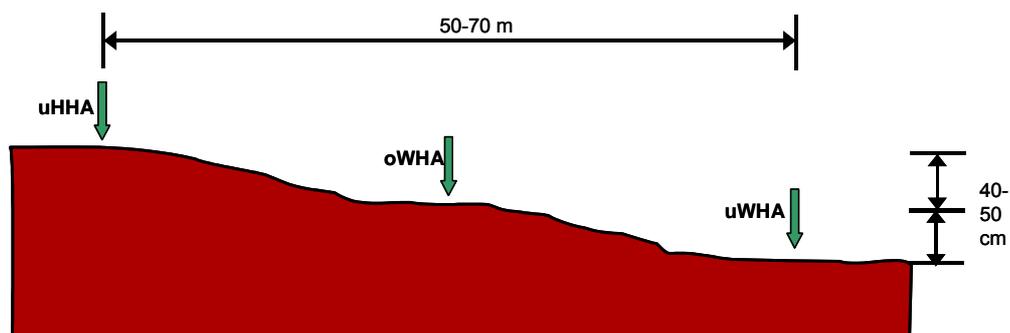


Abb. 10: Schematisches Diagramm des Transektes des Auenstufengradienten aus den Untersuchungen zur zeitlichen Dynamik der Jahre 2002 und 2003.

sporadisch (v.a. junge *Acer*-Keimlinge u.ä.). Ab August war in Leopoldshafen auch *Ranunculus repens* und *Persicaria dubia* und in Rastatt *Erigeron* sp. und *Phalaris arundinacea* sporadisch zu finden.

Im Jahr 2003 veränderte sich die Bodenvegetation aufgrund der Trockenheit besonders in den unteren Weichholzaunen stark. In Leopoldshafen war bereits in Mai der *Carex acuta*-Teppich stark angewachsen (dichter und höher) und der Boden war mit Keimlingen unbekannter Art übersät (60% Bodenbedeckung). Ab Juli war diese Fläche außerdem mit *Persicaria dubia* stark zugewachsen. Außerdem kamen *Myosotis palustris*, *Lysimachia nummularia* und *Stellaria* spec. vereinzelt vor. Die obere Weichholzaue war gegenüber dem Vorjahr zusätzlich stark mit *Persicaria dubia* bewachsen und *Aegopodium podagraria* und *Galium aparine* waren außerdem zu finden. In der oberen Hartholzaue wuchsen gegenüber dem Vorjahr zusätzlich *Lysimachia nummularia*, *Urtica dioica* und *Polygonatum multiflorum*. In Rastatt fing die Vegetationsveränderung erst ab Juli 2003 in der unteren Weichholzaue an. Hier breitete sich *Carex acuta* stärker aus und *Persicaria dubia* fing an, die ehemals vegetationsfreien Gebiete stark zu bewachsen.

Die Böden der Hartholzaunen und oberen Weichholzaunen stellten allochthone Vegen, die der unteren Weichholzaunen Auenregosole dar. Besonders in den unteren Weichholzaunen wurde bei hohem Rheinpegel (z.B. am 15.07.2002) Grundwasser bereits in 9-12 cm Tiefe angetroffen. Verglebung war hier in 10-12 cm Tiefe zu erkennen. Im Frühjahr 2003 war 2-3 cm frisches Sediment (vom Vorjahr und den Winter-Überschwemmungen) in der unteren Weichholzaue deutlich zu erkennen. Im Verlauf des Jahres 2003 trocknete der Boden der unteren Weichholzaunen stärker aus, bildete eine zunehmende Krümelstruktur und glich in den oberen 3-4 cm den Auenparabraunböden der höher liegenden Flächen. Die Humusform war auf allen Flächen Feuchtmull. Nur auf den Hartholzflächen war eine dünne Humusauflage (L-Horizont) v.a. im Herbst vorhanden. Die unteren Weichholzflächen wurden bei einem Pegelstand von ca. 5,20 m (Pegel Maxau) überflutet, die oberen Weichholzflächen bei ca. 5,60 m und die unteren Hartholzflächen aufgrund geomorphologischer Hindernisse bei ca. 6,20 m. Aufgrund eines verlangsamten Zu- bzw. Abflusses von Überflutungswasser in Leopoldshafen, wurden Überschwemmungen bzw. Trockenfallen der Flächen um ca. 12-36 Stunden verzögert.

2.2. Geländearbeit (Probenahmeschema)

Die Geländearbeit bestand weitgehend aus der Entnahme von Bodenstichproben zur Charakterisierung der endogäischen Insektengemeinschaften. Bei spezifischen Fragestellungen wurde weiterhin die Vegetation kartiert und abiotische Bodenparameter aufgenommen.

Bei den Untersuchungen zur **kleinräumigen Horizontalverteilung** wurde die Fläche der Hartholzaue am 19.10.2001 und die der Weichholzaue zwei Wochen später am 26.10.2001 beprobt. In beiden Gebieten wurde eine möglichst repräsentative 10 × 10 m Fläche (= 100 m²) abgesteckt und ein 1 m Raster darauf gelegt (s. Abb. 3). An jedem Rasterpunkt (d.h.

bei jedem Quadratmeter der 100 m²) wurde eine Bodenprobe von 6,4 cm Ø und 5 cm Tiefe entnommen (insgesamt 100 Proben pro Fläche). Neben jeder Entnahmestelle wurde bei der Probenahme zeitgleich die Bodentemperatur in 5 cm Tiefe gemessen. In jeder Fläche wurden Vegetation und liegendes Totholz kartiert. Ein strukturreiches geomorphologisches Feinrelief war an beiden Flächen nicht vorhanden, so dass sich eine Kartierung erübrigte.

Zur Untersuchung der **Vertikalverteilung** wurden die zwei Auenstufen an zwei verschiedenen Terminen beprobt, wobei alle Untersuchungen im Frühjahr/Frühsummer *vor* den jährlichen Schneeschmelz-Überflutungen stattfanden. Die Beprobung der Hartholzauen fand zuerst am 28.06.2001 und die der Weichholzauen danach am 03.03.2003 statt. Auf allen Flächen wurden jeweils 11 (Hartholzauen) bzw. 10 Proben (Weichholzauen) (à 6,4 cm Ø) mit einer Tiefe von 10 cm entnommen. Die Anordnung der Stichproben folgte einem Zickzack-Muster (1,5 m breit, ca. 10 m lang) ca. parallel zur nächstgelegenen Wasserlinie. Jede Probe wurde in vier 2,5 cm Schichten unterteilt und diese Schichten wurden im weiteren Verlauf jeweils als getrennte Probe behandelt. Bei der Vertikalverteilung wurden die Bodentemperaturen in 2, 4, 5, 7 und 9,5 cm Tiefe gemessen.

Die Probenahme zur **Regenerationsdynamik** fand auf allen Flächen meist im zweiwöchigen Rhythmus statt. Auf allen Flächen wurde ein ca. 10 m langes Transekt parallel zur Geländemorphologie (= Wasserlinie) gelegt und bei jedem Probenahme-Termin jeweils 15 Bodenproben (6,4 cm Ø und 5 cm Tiefe; ca. 75 cm Abstand) im Zick-Zack-Muster (wie oben) entnommen. Neben jedem Probenahmepunkt wurde die Bodentemperatur in ca. 8 cm Tiefe gemessen.

Im Jahr 2001 (nur Weichholzauen) wurden am 10.08., 24.08. und 06.09. Proben gezogen (Abb. 11A). Aufgrund eines überraschenden Wiederanstiegs des Rheinpegels waren die Flächen ab Mitte September wieder überflutet. Nach Rückgang der Überflutungen wurde dann anschließend am 01.10.2001 nochmals geprobt, um direkte Auswirkungen der Überflutungen zu erkennen.

Im Jahr 2002 begann die Probenahme nach Abfluss der Alpenschneeschmelz-Hochwasser am 01.07.2002 (obere Weichholzauen) bzw. 15.07.2002 (untere Weichholzauen) und fand wieder im Zwei-Wochen Rhythmus statt (Abb. 11B). Im Jahr 2002 ereigneten sich mehrere, z.T. kurze Hochwasserereignisse am Oberrhein. Insbesondere wurden die Untersuchungsflächen Mitte August von einer 2-wöchigen Hochwasserwelle betroffen, so dass eine Probenahme ausfallen musste. Danach wurden zusätzlich ab dem 24.08.2002 die Flächen der unteren Hartholzauen aufgenommen, während die unteren Weichholzflächen sich fast ständig unter Wasser befanden. Die Flächen waren Ende September 3-7 Tage lang erneut vom Hochwasser betroffen.

Im Jahr 2003 fand aus Gründen der Vergleichbarkeit eine erste Probenahme *vor* der jährlichen Schneeschmelz am 03.05.2003 statt. Da in den Jahren 2001 und 2002 das Erststadium der Gemeinschaften nach Hochwassereinfluss erfasst wurde, begannen die anschließenden Untersuchungen zur Regenerationsdynamik in diesem Jahr am 14.07.2003 ca. vier Wochen nach Abfluss der geringen Schnee-Schmelzhochwasser (Abb. 11C).

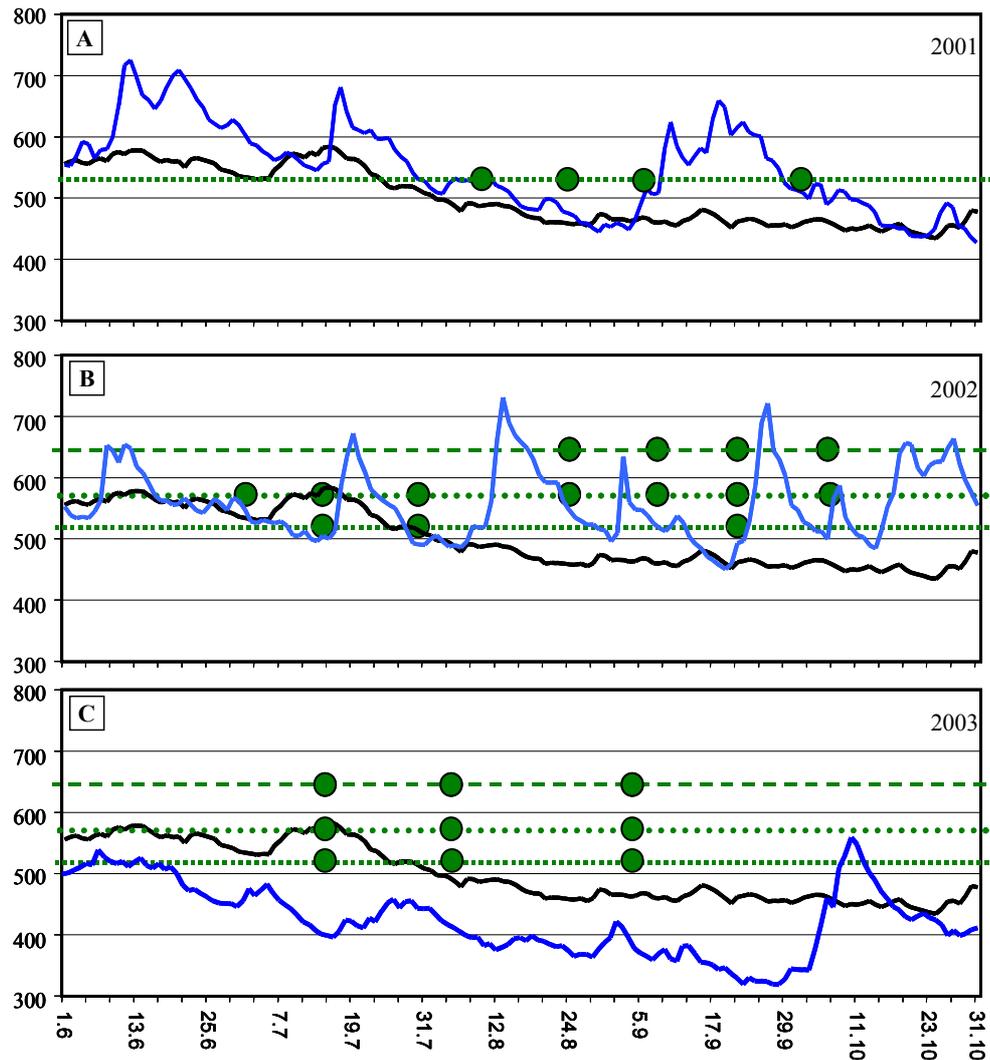


Abb. 11A-C: Zeitpunkte der Probenahmen zur Regenerationsdynamik im Vergleich zum Überflutungsgeschehen des jeweiligen Jahres (dargestellt durch die Pegelstände, Pegel Maxau). Pegel in m. *Schwarze Pegelkurve*: Mittelwerte der Jahre 1990-2000; *Senkrechte gestrichelte Linien*: ungefähre Pegelstände, bei denen die Flächen der unteren Weichholzaue, oberen Weichholzaue bzw. unteren Hartholzaue (jeweils von unten nach oben) überflutet wurden; *Grüne Punkte*: Probenahme in der jeweiligen Auenstufe. Im Jahre 2003 wurde außerdem am 03.05.2003 vor der jährlichen Überschwemmung auf allen Flächen beprobt.

Aufgrund der starken Trockenheit in diesem Jahr wurden die Zeitintervalle zwischen den Probenahmen etwas gestreckt. Die zweite Probenahme nach dem „Hochwasser“ wurde nach ca. drei Wochen am 04.08.2003 und die dritte Probenahme ca. vier Wochen später am 03.09.2003 durchgeführt.

Bei allen Untersuchungen wurden die Bodenstichproben einzeln in Transportdosen verpackt und gekühlt ins Labor zur Weiterverarbeitung gebracht.

2.3. Laborarbeit

Im Labor wurden die Bodenstichproben zunächst gewogen (s.u., „Bodenfeuchte“) und anschließend in einem High-Gradient Extraktor nach MACFADYEN (1961) möglichst intakt und invertiert (d.h. mit der Probeoberseite nach unten) platziert. Im Extraktor wurden die Bodenproben zwischen einem Heiz- und einem Kühlraum positioniert und somit einem Wärmegradienten ausgesetzt. Da Bodentiere unter Trockenheit und Wärme nach unten flüchten (positive Geotaxis), wurden sie durch langsame Erwärmung und Austrocknung der Proben von oben (d.h. der invertierten Stichprobeunterseite) aus dem Boden aktiv ausgetrieben. Die Tiere wurden dabei probenspezifisch in Auffangbehälter in einem Fixierungs- und Konservationsmittel gesammelt (von-Törne-Gemisch: 50%iges Isopropanol mit 3% Eisessig und 0,3% Formalin: DUNGER & FIEDLER 2000). Die Extraktionsdauer belief sich auf 10-14 Tage und endete bei 55°C (Probenoberkante)/40°C (Probenunterkante) und völliger Trockenheit der Bodenproben (Abb. 12).

Nach Beenden der Extraktion wurde das Extraktionsgut jeder Probe in 70%iges Ethanol überführt und drei Wochen zur Konservierung der Bodentiere gelagert. Anschließend wurden bei den einzelnen Proben die Collembola von Resterde und anderen Tieren getrennt, quantifiziert und, aufgrund ihrer geringen Größe (≤ 2 mm), als mikroskopische Präparate zur Artdetermination in Milchsäure (zur Aufhellung) eingebettet. Die Artbestimmung jedes Individuums fand unter dem Interferenz-Mikroskop bei 400-1000-facher Vergrößerung statt. Die Determination folgte den Werken von GISIN (1960), FJELLBERG (1980, 1998), POMORSKI (1990), ZIMDARS & DUNGER (1994), BRETTFELD (1999) und POTAPOV (2002) u.a.. Die Anzahl der Individuen jeder Art aus jeder Probe stellten dann die Rohdatenbasis dar, aus der die weitere Analysen folgten.

Die Bodenfeuchte jeder Probe wurde graviometrisch (vor und nach der Extraktion)

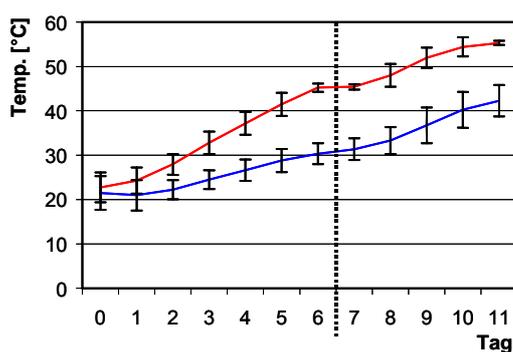


Abb. 12: Durchschnittlicher Temperaturenverlauf der Macfadyen-Extraktion der Bodentiere. *Rote Kurve*: Heizraum (invertierte Probenoberseite); *Blaue Kurve*: Kühlraum (invertierte Probenunterseite). Nach ca. 5 Tagen wurde ein Temperaturgradient an den Proben von ca. 15°C erreicht. *Gestrichelte senkrechte Linie*: Einleitung der verstärkten Austrocknungsphase.

ermittelt. Stichproben ergaben Unterschiede bei der Trocknung im Extraktor (bei 55°C) gegenüber einer standardisierten Trocknung (bei 104°C) lediglich im Promille Bereich, so dass die Extraktorwerte als ausreichend für die Kennzeichnung der Bodenfeuchte erachtet wurden. Nach der Extraktion wurde bei den Untersuchungen zur Horizontalverteilung bei jeder (nun getrockneten) Bodenprobe außerdem der pH-Wert ermittelt (elektrolytisch mittels Glaselektrode; pro Probe 10 g Mischerde in 25 ml CaCl₂-Lösung) sowie der Gehalt an C, N, und S gemessen (in einem Vario El CNS-Analysator der Firma Elementar Analysensysteme GmbH; der Wert jeder Probe aus dem Mittelwert von drei

Replikaten á 10-30 mg Boden). Da die weiteren Untersuchungen lediglich die vertikale Verteilung bzw. zeitliche Dynamiken der Artengemeinschaften ohne kausale Grundlagenerklärung charakterisieren sollten, wurde außer Bodentemperaturen und Bodenfeuchten auf weitere bodenkundliche Analysen verzichtet.

2.4. Datenanalyse

2.4.1. Allgemeine Erfassung der Freiland-Gemeinschaften

Zunächst wurden für alle Untersuchungsflächen und Termine die Gesamtartenzahlen ermittelt und aus den Individuen der jeweiligen Proben die durchschnittlichen Individuendichten (in Ind./m²) nach der Formel

$$\text{Individuen/m}^2 = x/[(\pi*0,032^2)*n]$$

berechnet, wobei x die Anzahl der Individuen und n Anzahl der Proben pro Fläche/Termin darstellen. Da Bodenorganismen im Gelände nicht normal-verteilt vorkommen (und die Daten somit die Voraussetzungen für parametrische Statistik nicht erfüllen), wurden bei der Überprüfungen signifikanter Unterschiede zwischen den Artenzahlen und Individuendichten einzelner Flächen, Tiefen oder Termine (s.u.) immer nicht-parametrischen Varianzanalysen (ANOVAs) eingesetzt. Hierzu wurden die Rohdaten „Individuen/Probe“ bzw. „Arten/Probe“ einem modifizierten Friedman-Test für Mehrfachbesetzung (= Proben) pro Zelle (= Fläche/Termin) (ZAR 1999; SCHÖPS & RUSSELL, in Vorb.) unterzogen. Diese Varianzanalyse basiert auf Rängen der Daten (statt auf Absolutwerten) und auf der χ^2 statt der F-Verteilung. Mit lediglich einem Block pro Gruppe (z.B. einem Termin pro Fläche) reduziert sich dieser Test auf den Kuskal-Wallis Test. Ein dem Tukey-Test ähnlicher post-hoc Mehrfachvergleich für diese nicht-parametrische ANOVA überprüfte anschließend signifikante Unterschiede zwischen spezifischen Flächen, Tiefen bzw. Termine.

Um die erfassten Gemeinschaften allgemein zu charakterisieren, wurde für alle Flächen zunächst die Gemeinschaftskomposition (= beteiligte Arten) zusammengestellt. Anschließend wurde dann für alle Flächen der relative Anteil jeder Art an der Gesamtgemeinschaft (= Dominanz) sowie die Erfassungsfrequenz der einzelnen Arten (= Konstanz; die relative Anzahl der Proben, in denen eine Art erfasst wurde) ermittelt. Die Gemeinschaftsstruktur wurde dann anhand der Arten in der Reihenfolge ihrer Dominanz ermittelt.

2.4.2. Horizontalverteilung

Um zu erkennen, ob die Mehrheit der vorkommenden Arten mit den 100 Proben tatsächlich erfasst wurde, erfolgte für jede Fläche zuerst die Berechnung einer Arten-Akkumulationskurve (auch fälschlicherweise Arten-Areal-Kurve genannt). Da die Steigung solcher Kurven von der Reihenfolge der addierten Proben abhängt, wurde bei beiden Flächen die Reihenfolge der Proben 20 mal randomisiert und die Akkumulation der Artenzahl bei zunehmender Probezahl (ausgehend von einer Probe) für jede der 20

zufälligen Reihenfolgen ermittelt. Die Kurven wurden anschließend mit den Durchschnittswerten und Standardabweichungen der 20 Akkumulationsberechnungen jeder Fläche gezeichnet. Für die Erzeugung zufälliger Reihenfolgen bzw. die zufällige Auswahl aus den 100 Proben (s.u.) wurde ein Zufallsgenerator verwendet (eigene Programmierung mit Visual Basic). Die Anzahl tatsächlich vorkommender Arten wurde weiterhin für jede Fläche durch Extrapolation der erfassten Daten mit dem Jackknife-Verfahren erster Ordnung geschätzt (CODWELL & CODDINGTON 1994, s. auch WAGNER & WILDI 2002). Dabei wird die Anzahl tatsächlich vorhandener Arten (S) durch den Formel:

$$S = S_{\text{obs}} + (r_1 * ((n-1)/n))$$

geschätzt, wobei S_{obs} die beobachtete (= erfasste) Anzahl Arten, r_1 die Anzahl der Arten, die nur in einer Probe gefunden wurden, und n die Anzahl der Proben darstellen.

Die erfassten Arten der Gemeinschaften wurden für beide Flächen anhand der Dominanz-

Tabelle 1: Verwendete Dominanz- bzw. Konstanzklassen für die Einteilung der Arten der Gemeinschaft. Dominanz in % der Gesamtgemeinschaft; Konstanz in % Proben.

Dominanz		Konstanz	
eudominant	≥ 30%	Eukonstant	75-100%
dominant	≥ 10%	Konstant	50-75%
subdominant	≥ 5%	Akzessorisch	25-50%
rezedent	≥ 1%	Akzidentiell	0-25%
subrezedent	< 1%		

und Konstanzwerte in eudominant, dominant, subdominant usw. (für Dominanz: STÖCKER & BERGMANN 1977) bzw. als eukonstant, konstant, akzessorisch oder akzidentiell (für Konstanz: BALOGH 1958) klassifiziert (Tabelle 1). Diese Klassifizierungen wurden dazu verwendet, die einzelnen Arten in

quantitativen Gruppen der jeweiligen Gemeinschaft einzuordnen (Hauptarten, Charakterarten, Begleitarten, Nebenarten, seltene Arten; Tabelle 2). Diese Datengrundlage stellte dann die Basis für die weitere Auswertung dar.

Tabelle 2: In den Analysen verwendete quantitativen Gruppen. Kriterien der Gruppenbildung sind in der rechten Spalte wiedergegeben.

Hauptarten	> 5% Dominanz
Charakterarten	> 1% Dominanz und/oder > 25% Konstanz
Begleitarten	> 0,2% Dominanz und/oder > 5% Konstanz
Nebenarten	mehr als 1 oder 2 Individuen
seltene Arten	nur 1-2 Individuen oder nur in 1-2 Proben

2.4.2.1. Ermittlung der nötigen Stichprobenanzahl für Monitoringprogramme

Für die gebildeten quantitativen Gruppen (= Teilgemeinschaften) wurden für beide Flächen wieder Artenakkumulationskurven wie oben berechnet. Die verschiedenen Kurven einer Fläche stellen somit die Artenakkumulation jeweils unter Ausschluss eines weiteren Teils der Gemeinschaften (des Teils mit der jeweils geringeren Abundanz) dar. Anhand der Akkumulationskurven wurde dann die Probeanzahl ermittelt, mit der 90% der angegebenen Artengruppe erfasst wäre.

Da die so ermittelte Probeanzahl einen theoretischen Wert darstellt, wurde anhand der erfassten Freilanddaten der Erfassungsgrad der Arten bei der ermittelten Probeanzahl simuliert. Dabei mussten die Begrenzungen von Monitoringprogrammen berücksichtigt

werden und von vornherein angenommen werden, dass nicht jede vorkommende Art erfasst werden kann. Ausgehend von der 90% Marke der Akkumulationskurven für die Charakter- plus Nebenarten (s. Ergebnisse) wurde der Erfassungsgrad mit 20, 10 und 5 Proben simuliert. Dazu wurde für jede der beiden Flächen aus den 100 Proben 20, 10 und 5 Proben in jeweils 20 Wiederholungen zufällig ausgewählt (s.o.) und die erfassten Gemeinschaften wie oben für jede Wiederholung erneut charakterisiert (insgesamt 120 Simulationen). Für jede Simulation wurde dann der Anteil der Arten jeder quantitativen Gruppe ermittelt, die dabei erfasst wurde (relativ zu den Ergebnissen aus 100 Proben). Aus den jeweils 20 Wiederholungen der drei Proben wurden dann pro Fläche die Mittelwerte, Standardabweichungen und Varianzen des relativen Anteils jeder Gruppe berechnet und die Spannbreite der Daten mittels Boxplots mit dem Programm SPSS (v. 10) visualisiert. Unterschiede in dem Erfassungsgrad der drei Probenanzahlen wurden mit einem nicht-parametrischen Kuskal-Wallis Test auf Signifikanz geprüft. Die gleichen Analysen wurden mit der durch die Simulationen erfassten Dichten durchgeführt.

2.4.2.2. Verteilung von Stichproben im Gelände

Die erfasste Datengrundlage wurde außerdem auf räumliche Verteilungszusammenhänge überprüft, um Hinweise für die Stichprobenverteilung in Monitoringprogrammen geben zu können. Um Zusammenhänge zwischen den Arten und Bodenfaktoren zu erkennen, wurden zunächst nicht-parametrische Spearman Korrelationen zwischen den einzelnen Arten und Bodentemperatur, Feuchte, pH, [C], [N] und C/N-Verhältnis mit SPSS (v. 10) berechnet.

Um Hinweise für die genaue Placierung von Stichproben im Gelände geben zu können, wurde dann die Verteilung der erfassten Arten auf den zwei Untersuchungsflächen in Abhängigkeit von den Geländestrukturen mittels Verteilungskarten charakterisiert. Alle Kartendarstellungen erfolgten per GIS Interpolation der einzelnen Datenpunkte mit dem Programm ArcView Spatial Analyst (v. 3.5) hergestellt. Die Verteilung der Holzgewächse sowie Totholz innerhalb der Untersuchungsflächen wurde ebenfalls kartiert und als Kartengrundlage verwendet. Weiterhin wurde die Verteilung der Bodenfaktoren (Temperatur, Feuchte, pH, [C], [N], C/N-Verhältnis) kartiert, um dies zum Vergleich nutzen zu können. Dann wurden für jede Untersuchungsfläche Verteilungskarten der Individuendichten insgesamt, der Gesamtartenzahlen sowie der Individuendichten der einzelnen Arten erzeugt und mit den Vegetationsstrukturen und Bodenwerten verglichen.

Unabhängig von der Verteilung der quantitativen Gruppen (Gruppierung der Arten nach deren quantitativen Einteilung innerhalb der Gemeinschaftsstruktur) wurde auch die Möglichkeit zusammenhängender Verteilungen verschiedener autökologischer Artengruppen geprüft. Dafür mussten zunächst andere, eher ökologische Gruppierungen ermittelt werden (ökologisch isovalente Artengruppen sensu WEIGMANN 1997). Aufgrund des weiten Vorkommens einzelner Collembolenarten lassen sich isovalente Gruppen allerdings aus der (oft wenig) bekannten Autökologie der einzelnen Arten („a priori“) für einzelne Habitattypen nicht immer sinnvoll bilden. Deshalb wurden verschiedene analytische Verfahren angewandt, um in den untersuchten Flächen ähnlich reagierende (=

verteilte) Arten zu erkennen („a posteriori“ Gruppenbildung). Dazu wurden für beide Flächen verschiedene multivariate Analysen (Hauptkomponentenanalyse [PCA], Korrespondenzanalysen [CCA, DCCA]) der Individuendichten der Arten mit dem Programm CANOCO (V.4, Centre für Biometry Wageningen) durchgeführt. Die PCA-Analyse zeigte die statistisch signifikantesten Eigenwerte, so dass diese bei der weiteren Auswertung verwendet wurden. Zusätzlich wurden die nicht-parametrischen (aufgrund der nicht-normalen Verteilung von Boden-Lebensgemeinschaften) Spearmann-Korrelationen der Abundanzen der einzelnen Arten miteinander verrechnet und eine Cluster-Analyse („nearest-neighbour“ Methode: PIELOU 1984) der daraus resultierenden Korrelationsmatrix durchgeführt. Die Korrelationen wurden mit dem Programm SPSS (V. 10) und die Cluster-Analyse mit MVSP (V. 3.13b, Kovach Computing) ausgeführt. Aus den Artengruppierungen, die aus diesen Analysen zu erkennen waren, wurden anschließend ökologisch zusammenhängende Artengruppen für die zwei Flächen gebildet. Aus den gemeinsamen (aufsummierten) Individuendichten der Arten dieser Gruppen wurden schließlich wiederum Verteilungskarten erzeugt und mit den Vegetationsstrukturen und Bodenwerten verglichen.

Um den Minimalabstand von Proben zu ermitteln, die für die Erfassung eines möglichst großen Artenspektrums nötig ist, wurde zuerst der Artenwechsel zwischen den einzelnen Proben (Art-, „Turnover“) charakterisiert. Dabei wurde für beide Flächen die Veränderung des Artenbestandes zwischen jedem Probenpaar mit einem Abstand von 1, 2, 3, ... bzw. 13 m voneinander mit der Formel

$$T = (J+E)/(S_1+S_2)$$

berechnet (MÜHLENBERG 1993). Dabei stellt J die Anzahl der Arten, die von Probe 1 zu Probe 2 dazukommen; E die Anzahl der Arten, die von Probe 1 zu Probe 2 verschwinden; sowie S_1 und S_2 die Gesamtartenzahl von Probe 1 bzw. Probe 2 dar. Hieraus wurden dann der Mittelwert und die Standardabweichungen von T für alle Proben mit einem Abstand von 1, 2, 3, ... und 13 m gebildet. Die Mittelwerte aller Abstände wurden anschließend anhand graphischer Darstellung miteinander vergleichen, um Veränderungen in Abhängigkeit von der Entfernung zu erkennen.

Um zu überprüfen, ob Stichproben sich gegenseitig beeinflussen (z.B. durch Ausbreitung von Individuen aus Aggregationen) bzw. ab welchem Abstand sie wirklich voneinander unabhängig sind, wurden außerdem geostatistische Methoden angewandt. Hierbei wurden die Autokorrelationswerte aller Probenpaare mit einem Abstand von 1, 2, 3, ... bzw. 13 m mittels des statistischen Semi-Varianz-Werts $\gamma(h)$ mit der Formel

$$\gamma(h) = (1/2n(h)) + \sum [x(s_i) - x(s_{i+h})]^2$$

berechnet (ROSSI et al. 1992; LIEBHOLD et al. 1993). Dabei stellt $n(h)$ die Anzahl der Probenpaare des jeweiligen Abstands h , $x(s_i)$ die Individuendichte der erste Probe des Paares und $x(s_{i+h})$ die Individuendichte der zweiten Probe des Paares dar. Die $\gamma(h)$ -Werte für die einzelnen Probenabstände wurden dann graphisch dargestellt (Variogram). Das Variogram erlaubt die Erkennung von räumlichen Abhängigkeiten zwischen Proben. Bei

starker Abhängigkeit ist die Semivarianz zwischen Probenpaaren niedrig und steigt bei zunehmender Entfernung (abnehmende Autokorrelation; Abb. 13). Erreicht die Kurve des Variogramms eine Asymptote (= „Sill“), beschreibt diese Asymptote die Gesamtvarianz der Daten. Der Minimumwert der Kurve (Y-Achsenschnitt; = „Nugget“) stellt die Varianz dar, die auf Beprobungsfehler zurückzuführen ist bzw. unterhalb der untersuchten räumlichen Skala liegt. Der Bereich zwischen Sill und Nugget kennzeichnet somit die räumlich strukturierte Varianz der Population.

2.4.3. Vertikalverteilung

Um die Vertikalverteilung der Gemeinschaften zu charakterisieren, wurde die Unterschiedlichkeit ihrer Verteilung in den verschiedenen Schichten charakterisiert. Dafür wurden für jede Probefläche die Differenzen der Gesamtindividuedichten, Gesamtartenzahlen sowie der Individuedichten der einzelnen Arten in den einzelnen Schichten mittels der oben genannten nicht-parametrischen ANOVA auf statistischer Signifikanz überprüft.

2.4.4. Regenerationsdynamik

Zunächst wurde die Entwicklung der Gesamtgemeinschaften charakterisiert. Dafür wurde für jede Fläche in jedem Jahr die Gesamt-Individuedichten und Gesamt-Artenzahlen der Gemeinschaften von Termin zu Termin verglichen und etwaige zeitliche Unterschiede auf statistische Signifikanz überprüft. Insbesondere in den Jahren 2002 und 2003 wurden außerdem räumliche Unterschiede dieser Parameter zwischen den einzelnen Auenstufen statistisch geprüft.

Um den Gemeinschaftsaufbau der Zoozönosen nach Hochwasserereignissen zu erkennen, wurde für jede Fläche und jeden Termin die Artenzusammensetzung (= Gemeinschaftskomposition) sowie die Gemeinschaftsstrukturen ermittelt. Für letzteres wurden wie bei der Horizontalverteilung für jede Fläche/Termin die relative Abundanz (=

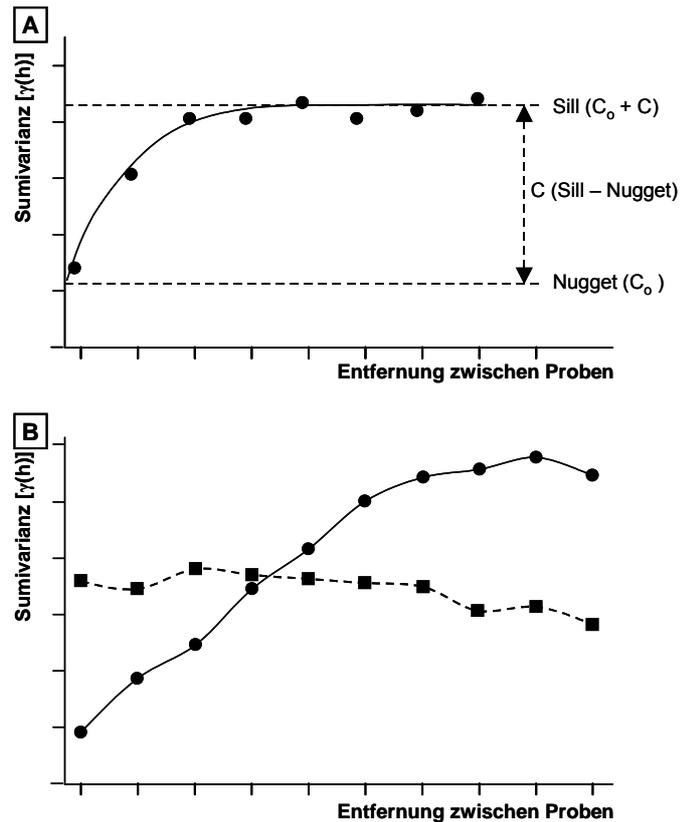


Abb. 13: Beispiele eines Variogramms. **A:** Schematisches Variogramm (aus ETTEMA & WARDLE 2002). **B:** Beispiele von räumlich abhängigen Datenverteilungen (*durchgezogene Linie*) bzw. zufälligen (= unabhängigen) Verteilungen (*gestrichelte Linie*; aus ROSSI et al. 1992). Für weitere Erklärungen, s. Text.

Dominanz) jeder Art errechnet und diese in Beziehung zueinander gesetzt. Collembolengemeinschaften sind allerdings verhältnismäßig artenreich und die Individuendichten einzelner Arten unterliegen natürlichen Schwankungen in Raum und Zeit. Dadurch können die Verhältnisse zwischen den Arten von Fläche zur Fläche sowie von Termin zum Termin z.T. variabel sein, was das Erkennen von zeitlichen bzw. räumlichen Mustern erschwert („Datenrauschen“). Dies war besonders in den Jahren 2002 und 2003 ausgeprägt, wo - neben der zeitlichen Charakterisierung - die räumlichen Unterschiede zwischen verschiedenen Auenstufen gleichzeitig untersucht wurden. Muster der Aufbau-Dynamiken lassen sich jedoch klarer erkennen, wenn ähnlich reagierende Arten innerhalb der Gemeinschaften („isovalente Arten“) gruppiert werden (s.o. „Horizontalverteilung“; vgl. WEIGMANN 1997).

Hierzu wurde wie oben (Horizontalverteilung) zunächst eine multivariate Korrespondenzanalyse der Individuendichten aller Arten der zwei Standorte mit dem Programm CANOCO (V.4) durchgeführt. Dabei floss von den Umweltdaten lediglich die Auenstufe der einzelnen Untersuchungsflächen in die Berechnungen ein. Weiterhin wurde ebenfalls eine Clusteranalyse der (Spearman) Korrelationsmatrix der Individuendichten der Arten untereinander (Spearman Korrelationen, SPSS v. 10) mit der „nearest-neighbour“ Methode mit dem Programm MSVP durchgeführt. Als Datengrundlage für beide Analysen dienten die Abundanzen aller Arten per Probe (alle 405 Proben des Jahres 2002), wobei seltene Arten (= diejenigen, die mit weniger als fünf Individuen registriert wurden) aus der Analysen ausgeschlossen wurden. Weiterhin wurde das ausschließliche oder signifikant höhere Auftreten einzelner Arten bei einzelnen Terminen bzw. Flächen überprüft. Signifikanz wurde wie oben anhand der nicht-parametrischen ANOVA für Mehrfachbesetzung pro Zelle nach Friedman (s.o.) ermittelt. Mithilfe der z.T. verschiedenen Gruppierungen, die bei den einzelnen Analysen zutage kamen, wurde anschließend allgemeine isovalente Artengruppen für die weitere Datenanalyse definiert. Der Gemeinschaftsaufbau nach den Hochwasserereignissen wurde dann für jede Fläche und Termin anhand der definierten Artengruppen neu analysiert. Dabei wurden pro Fläche und Termin die Individuendichten der in den einzelnen Gruppen beteiligten Arten aufsummiert. Wie bei den einzelnen Arten (s. oben) wurde dann die (jetzt kumulativen) relativen Abundanzen (= Dominanz) der einzelnen Gruppen berechnet und in Beziehung zueinander gesetzt. Die Darstellung der Gemeinschaftsstrukturen der Zoozöosen erfolgte für jede Fläche und Termin (der Jahren 2002 und 2003) anhand dieser Artengruppen, statt die einzelnen Arten anzugeben. Signifikante Unterschiede zwischen den Flächen bzw. im zeitlichen Verlauf wurden schließlich für die einzelnen Gruppen anhand der nicht-parametrischen ANOVA wie oben überprüft.

3. Ergebnisse

3.1. Erfasste Collembola

Durch den kompletten Projektzeitraum wurden auf allen Untersuchungsflächen insgesamt 1187 einzelne Stichproben genommen und bearbeitet. Dabei wurden genau 40.676 Individuen erfasst und determiniert. Die Individuen gehörten zu 91 Collembolenarten aus 15 Familien.

Die in den vorliegenden Untersuchungen erfassten Taxa werden nachfolgend systematisch geordnet aufgelistet. Die Systematik folgt u.a. den Werken von ARBEA & JORDANA (1991), BRETTFELD (1999), HOPKINS (1997) sowie FJELLBERG (1998). Es wurden bei den Collembola nur eindeutige Arten und nicht „Taxa“ gezählt. Das bedeutet, dass juvenile Individuen, die nicht eindeutig bis zur Art determiniert werden konnten, nur dann als getrennte „Art“ gezählt wurden, wenn z.B. keine andere Art der Gattung registriert wurde.

Ordnung Arthropleona

Überfamilie Poduromorpha

Familie **Poduridae**

Podura aquatica Linnaeus, 1758

Familie **Hypogasturidae**

Willemia anophthalma Börner, 1901

Xenylla boernerii Axelson, 1905

Xenylla grisea Axelson, 1900

Xenylla maritima Tullberg, 1869

Familie **Neanuridae**

Unterfamilie Friesinae

Friesea claviseta Axelson, 1900

Friesea mirabilis (Tullberg, 1871)

Friesea truncata Cassagnau, 1958

Unterfamilie Neanurinae

Endonura tetraphthalma (Stach, 1929)

Lathriopyga spec.

Neanura muscorum (Templeton, 1835)

Unterfamilie Pseudachorutinae

Anurida granaria (Nicolet, 1847)

Anurida tullbergii Schött, 1891

Anurida uniformis Gisin, 1953

Micranurida pygmaea Börner, 1901

Pseudachorutes subcrassus Tullberg, 1871

Familie **Odontellidae**

Xenyllodes armatus Axelson, 1903

Familie **Onychiuridae**

Unterfamilie Onychiurinae

Archaphorura serratotuberculata (Stach, 1933)

Onychiuroides granulatus (Stach, 1930)
Onychiurus spinularius Gisin, 1952
Protaphorura armata (Tullberg, 1869)
Protaphorura aurantiaca (Ridley, 1880)
Protaphorura subuliginata (Gisin, 1956)
Spinonychiurus edinensis (Bagnall, 1935)
Supraphorura furcifera (Börner, 1901)

Unterfamilie Tullberginae

Mesaphorura hylophila Rusek, 1982
Mesaphorura italica (Rusek, 1971)
Mesaphorura krausbaueri Börner, 1901
Mesaphorura macrochaeta Rusek, 1976
Mesaphorura simoni Jordana & Arbea, 1994
Mesaphorura tenuisensillata Rusek, 1974
Metaphorura affinis (Börner, 1902)
Neotullbergia crassicuspis (Gisin, 1944)
Neotullbergia ramicuspis (Gisin, 1953)
Neotullbergia tricuspis (Börner, 1902)
Paratullbergia callipygos (Börner, 1902)
Stenaphorurella denisi (Bagnall, 1935)
Stenaphorurella quadrispina (Börner, 1901)

Überfamilie Entomobryomorpha

Familie **Entomobryidae**

Unterfamilie Entomobryinae

Entomobrya muscorum (Nicolet, 1841)
Entomobrya nivalis (Linnaeus, 1758)
Lepidocyrtus cf. *flexicollis* Gisin, 1965
Lepidocyrtus curvicollis Bourlet, 1839
Lepidocyrtus cyaneus Tullberg, 1871
Lepidocyrtus lignorum (Fabricius, 1781)
Pseudosinella spec. (0+0 Ommen)
Pseudosinella alba (Packard, 1873)
Willowsia nigromaculata (Lubbock, 1873)

Unterfamilie Orchesellinae

Heteromurus nitidus (Tempelton, 1835)
Orchesella cincta (Linnaeus, 1758)
Orchesella multifasciata Stscherb., 1898

Familie **Isotomidae**

Cryptopygus thermophilus (Axelson, 1900)
Folsomia candida Willem, 1902
Folsomia cf. *inoculata* Stach, 1947
Folsomia manolachei Bagnall, 1939
Folsomia quadrioculata (Tullberg, 1871)
Folsomides parvulus Stach, 1922
Isotoma anglicana Lubbock, 1862
Isotoma viridis Bourlet, 1839
Isotomiella minor (Schäffer, 1896)
Isotomodes productus (Axelson, 1906)

Isotomodes sexsetosus Gama, 1963
Isotomurus antennalis Bagnall, 1940
Isotomurus cf. *fucicolus* (Schött, 1893)
Isotomurus palustris (Müller, 1776)
Isotomurus plumosus Bagnall, 1940
cf. *Mucrosomia garetti* (Bagnall, 1939)
Parisotoma notabilis (Schäffer, 1896)
Proisotoma cf. *dottrensi* Gisin, 1952
Proisotoma minima Absolon, 1901
Proisotoma minuta (Tullberg, 1871)

Familie **Tomoceridae**

Pogonognathellus flavescens (Tullberg, 1871)
Tomocerus minor (Lubbock, 1862)
Tomocerus vulgaris (Tullberg, 1871)

Ordnung **Neelipleona**

Familie **Neelidae**

Megalothorax minimus Willem, 1900

Ordnung **Symphyleona**

Familie **Arrhopalitidae**

Arrhopalites acanthophthalmus Gisin, 1958
Arrhopalites baccetti Dallai, 1969
Arrhopalites caecus (Tullberg, 1871)
Arrhopalites terricola Gisin, 1958
Arrhopalites ulehlovae Rusek, 1970

Familie **Bourletiellidae**

Bourletiella spec. (Juv.)
Deuterosminthurus bicinctus (Koch, 1840)

Familie **Dicyrtomidae**

Dicyrtoma fusca (Lubbock, 1873)
Dicyrtomina minuta (Fabricius, 1783)

Familie **Katiannidae**

Sminthurinus aureus (Lubbock, 1862)
Sminthurinus cf. *lawrencei* Gisin, 1963

Familie **Sminthuridae**

Sminthurus nigromaculatus (Tullberg, 1872)

Familie **Sminthurididae**

Sminthurides aquaticus (Bourlet, 1843)
Sminthurides malmgreni (Tullberg, 1876)
Sminthurides parvulus (Krausbauer, 1898)
Sminthurides signatus (Krausbauer, 1898)
Sphaeridia pumilis (Krausbauer, 1898)

Obwohl hierbei keine unbeschriebenen (= „neuen“) Arten während der Untersuchungen registriert wurden, könnten mehrere seltene Arten bzw. Erstbefunde für Deutschland nachgewiesen werden (Tab. 3).

Tabelle 3: Für Deutschland seltene Arten bzw. Erstbefunde, die im Verlauf der Untersuchungen nachgewiesen wurden.

Art	Selten	Erstbefund
<i>Arrhopalites acanthophthalmus</i>	×	
<i>Arrhopalites baccetti</i>	×	
<i>Arrhopalites ulehlovae</i>	×	(einzige Standort in BRD)
<i>Sminthurinus lawrencei</i>		×
<i>Sminthurides parvulus</i>		
<i>Spinonychiurus edinensis</i>		×
<i>Neotullbergia crassiscuspis</i>	×	
<i>Neotullbergia ramicuspis</i>	×	
<i>Neotullbergia tricuspis</i>	×	
<i>Folsomia inoculata</i>	×	
<i>Mucrosomia garetti</i>	×	
<i>Proisotoma dottrensi</i>		×

3.2. Horizontalverteilung

3.2.1. Allgemeine Ergebnisse

Bei den Untersuchungen der Horizontalverteilung wurden insgesamt 42 Arten mit 7813 Individuen erfasst. In der Hartholzaue wurden 35 Arten in Individuendichten von insgesamt ca. 11.000 Ind./m² und in der Weichholzaue 21 Arten bei knapp 13.300 Ind./m² registriert (Abb. 14). Aufgrund der großen Variabilität der Daten (Varianzindex: WHA: 25,6; HHA: 10,9) waren die Individuendichten der zwei Flächen nach üblichen statistischen Tests nicht signifikant unterschiedlich (Friedman-Test: $\chi_r^2 = 0,221$; Mann-Whitney U-Test: $U = 4807,5$; bei beiden Tests, $P = 0,638$). Unter Berücksichtigung der Spannweite der Daten (und somit der Auswirkung von Extremwerten) sind die Individuendichten in der Weichholzaue leicht signifikant größer als in der Hartholzaue (Moses Extrem Test: Spannweite [getrimmt] = 169, $P = 0,041$). Demgegenüber waren die

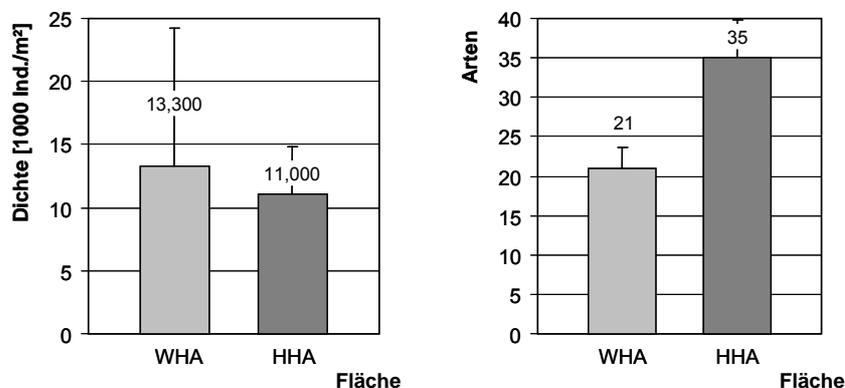


Abb. 14: Durchschnittliche Individuendichte und Artenzahlen der zwei zur Charakterisierung der Horizontalverteilung untersuchten Flächen.

Artenzahlen (Arten/Probe) der zwei Flächen hochsignifikant verschieden (Friedman-Test: $\chi_r^2 = 37,394$; Mann-Whitney U-Test: $U = 2523,0$; bei beiden Tests, $P < 0,001$).

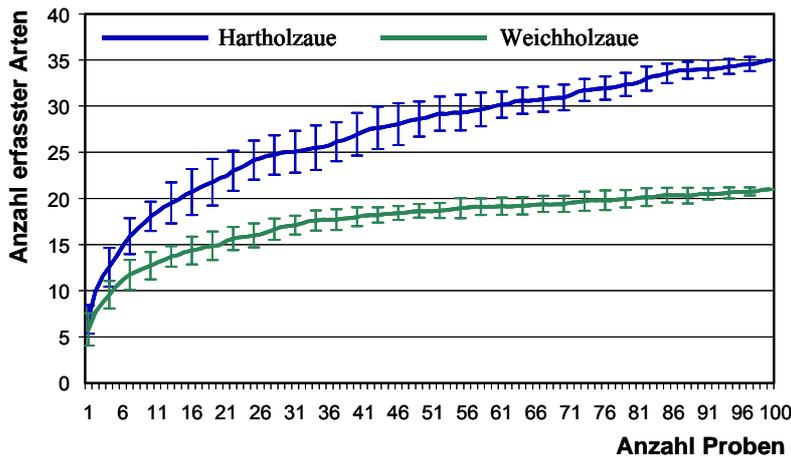


Abb. 15: Artenakkumulationskurven aus den 100 Proben der zwei Untersuchungsflächen zur Horizontalverteilung.

Die Artenakkumulationskurve für alle erfassten Arten der Weichholzaue nähert sich einer Asymptote, während die Kurve für die Hartholzaue auch nach 100 Proben noch ansteigt (Abb. 15). Demnach wurde in der Weichholzaue der Grossteil aller Arten erfasst, während in der Hartholzaue viele (vermutlich seltene, s.u.) Arten selbst nach 100 Proben *nicht* registriert wurden. Dies wurde durch das Jackknife erster Ordnung bestätigt, wonach in der Weichholzaue 26 „tatsächlich“ vorkommende Arten (Jackknife Statistik: 25,95) und in der Hartholzaue 48 Arten (Jackknife Statistik: 47,87) geschätzt wurden. Demzufolge wurden in der Weichholzaue schätzungsweise 81% der vorkommenden Arten und in der Hartholzaue lediglich 73% der vorkommenden Arten mit 100 Proben erfasst.

Auf beiden Fläche stellte die euryöke, in Auenhabitaten weit verbreitete *Isotomiella minor* die häufigste Art dar (Abb. 16, 17). Sie wurde weiterhin auf beiden Flächen in über 90% der Proben festgestellt. In der Weichholzaue kam sie jedoch in vergleichsweise stark erhöhten Individuendichten vor (8.300 Ind./m² gegenüber 2.300 Ind./m² in der Hartholzaue; $\chi^2 = 22,866$, $P < 0,001$). Besonders in der Weichholzaue wurde die Art z.T. stark aggregiert vorgefunden, so dass einige Proben sehr viele Individuen enthielten (Varianzindex WHA: 28,65; HHA: 5,26; s.u. „Verteilung“). Dadurch zeigte die Gemeinschaft der Weichholzaue eine sehr schiefe Dominanzstruktur (Abb. 16), während diejenige der Hartholzaue eine ausgeglichene Struktur aufwies (Abb. 17). Die Individuen-Daten der Weichholzaue wies entsprechend eine stark schiefe Verteilung im Vergleich zu derjenigen der Hartholzaue auf (Schiefe

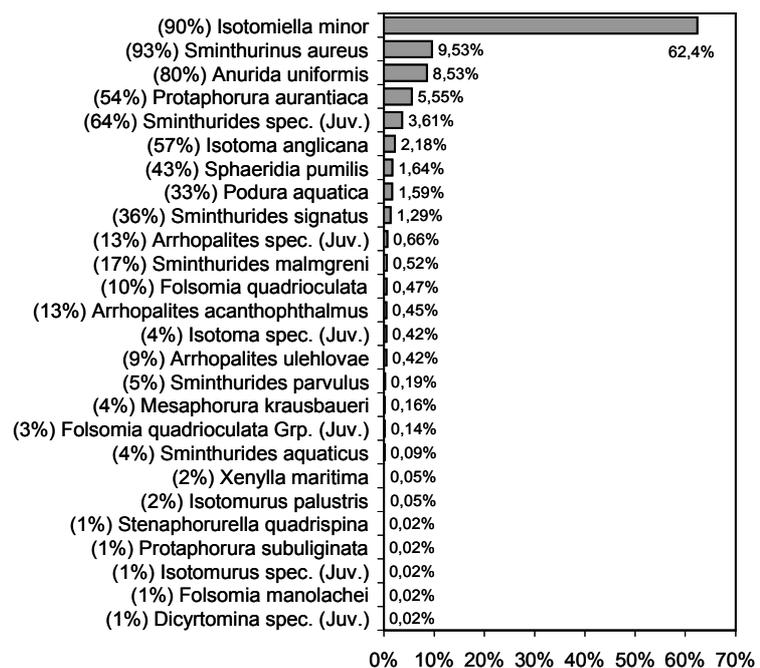


Abb. 16: Erfasste Collembolengemeinschaft der Untersuchungsfläche der Weichholzaue.

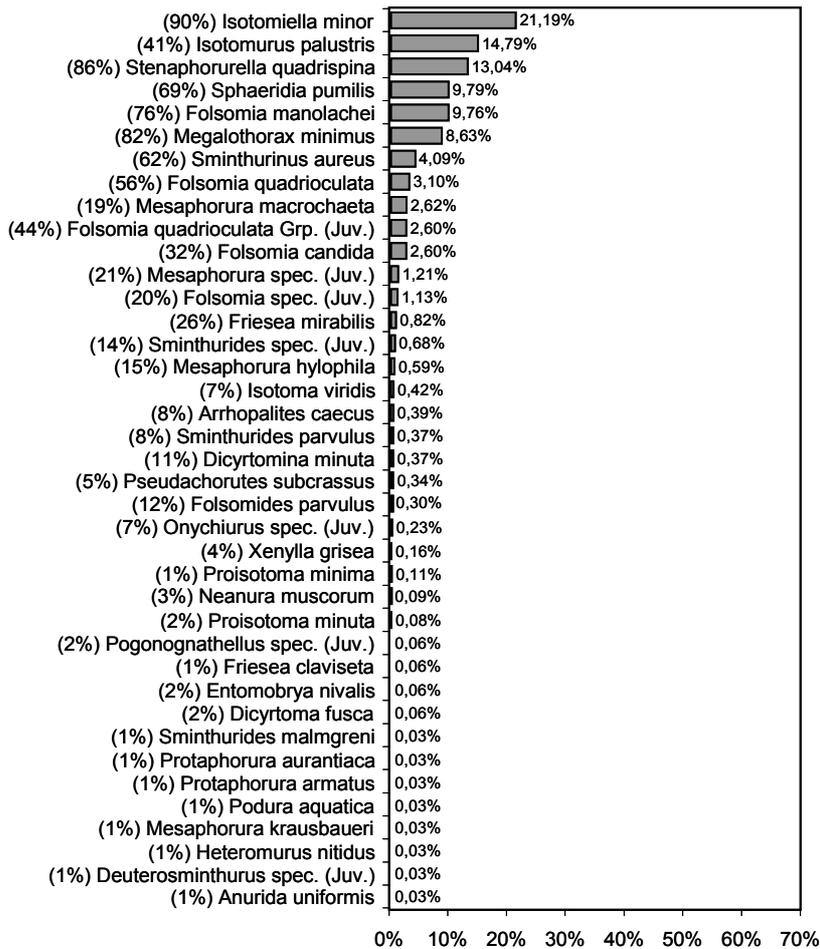


Abb. 17: Erfasste Collembolengemeinschaft der Untersuchungsfläche der Hartholzaue.

Megalothorax minimus).

Lediglich 14 der 42 insgesamt nachgewiesenen Arten kamen auf beiden Flächen vor. Entsprechend niedrig war die Gesamt-Artenähnlichkeit zwischen den beiden Flächen (Jaccard-Index: 33,3%). Während diese gemeinsame Arten zwei Drittel (66,7%) der in der Weichholzfläche vorgefundenen Arten darstellen, machten sie nur 40,0% der in der Hartholzaue vorkommende Arten aus. Somit stellt die Artenzusammensetzung der Weichholzaue z.T. lediglich eine Teilmenge der in den Auen auftretenden Arten dar, während in der Hartholzaue zusätzliche Arten auftreten. Trotz dieser Ähnlichkeit waren die dominanten Arten und damit die Gemeinschaftsstrukturen der beiden Flächen unterschiedlich (vgl. Abb. 16 und 17). Die Dominanzähnlichkeit zwischen den beiden Untersuchungsflächen war entsprechend sehr gering (Renkonen-Index: 14,5%).

3.2.2. Erfassungsgrad und notwendige Stichprobenanzahl

3.2.2.1. Quantitative Gruppen

Die Arten der in Abb. 16 und 17 dargestellten Gemeinschaften wurden anhand der im Kapitel Material und Methoden aufgeführten Kriterien in verschiedene quantitative Gruppen eingeteilt (Tab. 4). Diese Gruppen stellen lediglich eine Aufteilung der erfassten Gemeinschaften für die weiteren Analysen dar und beinhalten zunächst keine allgemeinen

WHA: 1,424; HHA: 0,890). Die sonstigen dominanten und konstanten Arten der Weichholzaue stellen solche Arten dar, die in häufig überfluteten Flächen weit verbreitet sind (*Sminthurinus aureus*, *Anurida uniformis*, *Protaphorura aurantiaca*, *Sminthurides* Arten usw.). Demgegenüber repräsentieren die in der Hartholzfläche dominant und konstant vorkommenden Arten solche, die verstärkt in weniger überfluteten Auenwaldhabitaten auftreten (z.B. *Stenaphorurella quadrispina*, *Folsomia manolachei*,

ökologischen Aussagen bzgl. des Gemeinschaftsaufbaus in Auenhabitaten. Auf beiden Flächen wurden sechs Hauptarten erfasst und auch die Anzahl der Charakterarten war auf beiden Flächen mit 9 (WHA) bzw. 11 (HHA) Arten ähnlich. Die größten Unterschiede in den Gemeinschaften der zwei Untersuchungsflächen traten in den Gruppen mit Arten niedrigerer Abundanzen auf. Die Hartholzaue wies v.a. deutlich mehr Begleitarten und „seltene“ Arten auf (Tab. 4). Dadurch wird ersichtlich, dass die erhöhten Artenzahlen auf dieser Fläche v.a. auf Arten zurückzuführen sind, die in niedrigeren Individuenzahlen auftraten.

Tabelle 4: Einteilung der erfassten Arten in die verschiedenen quantitativen Gruppen (= Teilgemeinschaften) der jeweiligen Untersuchungsfläche zur Horizontalverteilung.

Gruppe		Hartholzaue	Weichholzaue
Charakterarten	Hauptarten	<i>Isotomiella minor</i> <i>Isotomurus palustris</i> <i>Stenaphorurella quadrispina</i> <i>Sphaeridia pumilis</i> <i>Folsomia manolachei</i> <i>Megalothorax minimus</i>	<i>Isotomiella minor</i> <i>Sminthurinus aureus</i> <i>Anurida uniformis</i> <i>Protaphorura aurantiaca</i> <i>Sminthurides spec. (Juv.)</i> <i>Isotoma anglicana</i>
		<i>Sminthurinus aureus</i> <i>Folsomia quadrioculata</i> <i>Folsomia candida</i> <i>Mesaphorura macrochaeta</i> <i>Friesea mirabilis</i>	<i>Sphaeridia pumilis</i> <i>Podura aquatica</i> <i>Sminthurides signatus</i>
	Begleitarten	<i>Sminthurides spec. (Juv.)</i> <i>Mesaphorura hylophila</i> <i>Isotoma viridis</i> <i>Folsomides parvulus</i> <i>Dicyrtomina minuta</i> <i>Sminthurides parvulus</i> <i>Arrhopalites caecus</i> <i>Pseudachorutes subcrassus</i> <i>Onychiurus spec. (Juv.)</i>	<i>Sminthurides malmgreni</i> <i>Folsomia quadrioculata</i> <i>Arrhopalites acanthophthalmus</i> <i>Arrhopalites ulehlovae</i> <i>Sminthurides parvulus</i>
	Nebenarten	<i>Xenylla grisea</i> <i>Proisotoma minima</i> <i>Neanura muscorum</i> <i>Proisotoma minuta</i>	<i>Mesaphorura krausbaueri</i> <i>Sminthurides aquaticus</i> <i>Isotomurus palustris</i>
	Singlets & Doubletons	<i>Dicyrtoma fusca</i> <i>Entomobrya nivalis</i> <i>Friesea claviseta</i> <i>Pogonognathellus spec. (Juv.)</i> <i>Anurida uniformis</i> <i>Deuterostminthurus spec. (Juv.)</i> <i>Heteromurus nitidus</i> <i>Mesaphorura krausbaueri</i> <i>Podura aquatica</i> <i>Protaphorura armata</i> <i>Protaphorura aurantiaca</i> <i>Sminthurides malmgreni</i>	<i>Xenylla maritima</i> <i>Dicyrtomina spec. (Juv.)</i> <i>Folsomia manolachei</i> <i>Protaphorura subuliginata</i> <i>Stenaphorurella quadrispina</i>

Anhand dieser Aufteilung der Gemeinschaften konnte mittels Artenakkumulationskurven der Erfassungsgrad der verschiedenen quantitativen Gruppen abgeschätzt werden (Abb. 18). Außerdem wurde anhand der Akkumulationskurven die Stichprobenanzahl ermittelt, die für die Erfassung von 90% der jeweiligen Artengruppe notwendig wäre. Demnach wären in der Hartholzaue 74 Stichproben theoretisch notwendig gewesen, um 90% aller Arten, die mit 100 Proben registriert wurden, zu erfassen (Abb. 18A). Sollten 90% der 45 vermutlich vorkommenden Arten, die mit dem Jackknife erster Ordnung geschätzt wurden, erfasst werden, wären noch über 100 Stichproben nötig. Werden die seltenen Arten, die mit nur 1 oder 2 Individuen in den 100 Proben vorkamen, nicht berücksichtigt, erhält die Akkumulationskurve einen asymptotischen Verlauf. Daraus wird ersichtlich, dass die mit

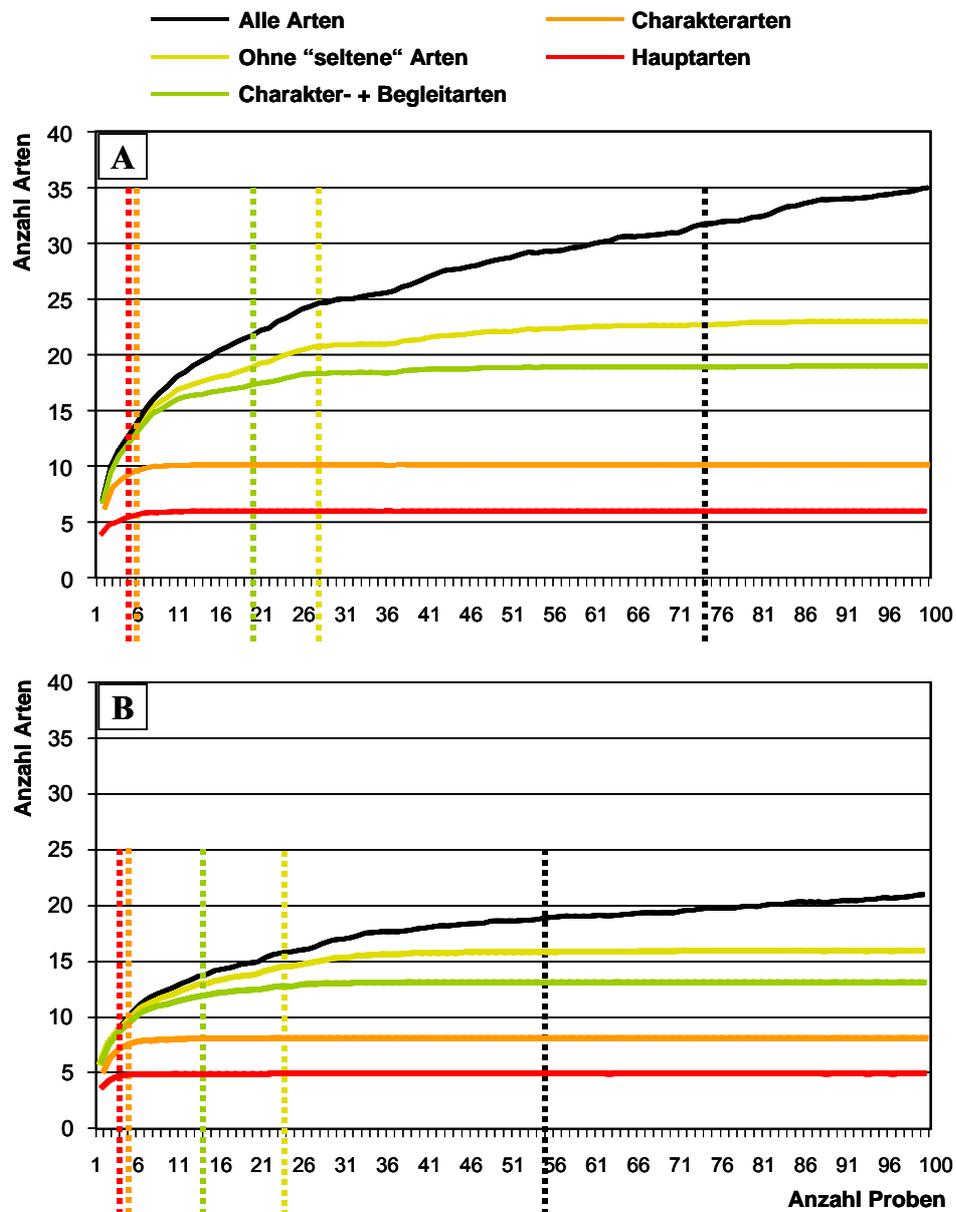


Abb. 18: Artenakkumulationskurven für die komplette Gemeinschaft (*obere, schwarze Linien*) sowie verschiedener Teile (= quantitative Gruppen) der Gemeinschaften (*farbige Linien*). **A:** Ergebnisse aus der Hartholzaue; **B:** aus der Weichholzaue. *Senkrechte, gestrichelte Linien:* Anzahl der Proben, bei der 90% der Arten der jeweiligen Gruppe erfasst wurden.

100 Proben *nicht* registrierten Arten v.a. „seltene“ Arten darstellen, die sonst in nur 1-2 Ind. bzw. in 1-2 Proben erfasst würden. Auch alle weiteren Kurven (bei jeweiliger Reduktion auf zunehmend „wichtigere“ quantitative Gruppen) erreichten ebenfalls eine Asymptote, die entsprechend bei jeweils geringeren Artenzahlen einpendelten. Somit wird deutlich, dass alle Charakter-, Begleit- und Nebenarten mit 100 Proben ausreichend erfasst wurden.

Wenn die „seltenen“ Arten nicht in der Auswertung einfließen, wären in der Hartholzau lediglich 28 Proben für die Erfassung von 90% aller übrigen Arten notwendig (Abb. 18A). Dies reduziert sich weiter auf 20 Proben, wenn nur die Charakter- und Begleitarten betrachtet werden. Schließlich müssten lediglich 6 bzw. 5 Stichproben genommen werden, wenn nur die Charakter- bzw. Hauptarten erfasst werden sollten.

Wie bei der Hartholzau verliefen alle Akkumulationskurven der Weichholzaun-Gemeinschaft asymptotisch, wenn die „seltenen“ Arten nicht einbezogen wurden. Dadurch wird wieder bestätigt, dass die selbst bei hohen Probenzahlen nicht erfassten Arten solche sind, die in sehr geringen Abundanzen vorkommen. Nach der Artenakkumulationskurve wären in der Weichholzaun theoretisch 55 Stichproben notwendig, um 90% aller bei 100 Proben registrierten Arten zu erfassen (Abb. 18B). Dies reduziert sich auf 24 Proben, wenn die „seltenen“ Arten nicht betrachtet werden. Um 90% der Charakterarten und Begleitarten zu erfassen, müssten theoretisch 14 Stichproben genommen werden. Schließlich wären lediglich 5 bzw. 4 Proben notwendig, wenn nur die Charakter- bzw. Hauptarten berücksichtigt werden.

Nach den Aussagen der Akkumulationskurven sind maximal 20 Proben notwendig, um die für Monitoringprogramme wichtigen Charakter- und Begleitarten zu erfassen. Daher wurden 20 Proben als Maximalwert bei den Simulationen zur Überprüfung der Erfassungseffizienz verschiedener Stichprobenzahlen eingesetzt.

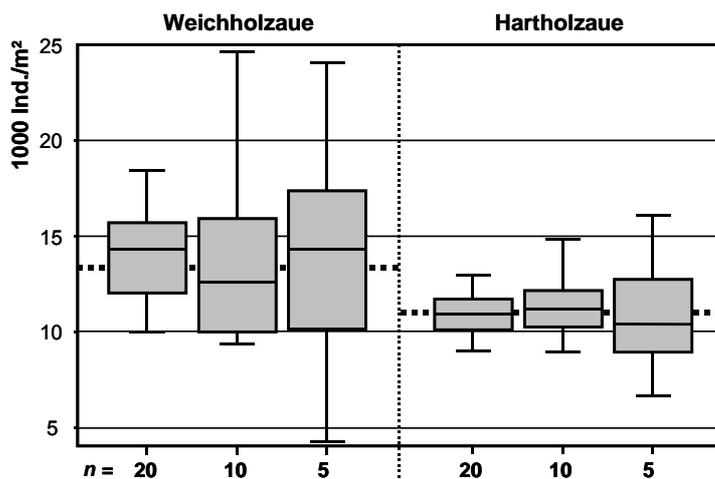


Abb. 19: Boxplot-Diagramme der Individuendichten, die bei den jeweils 20 Simulationen jeder Probenzahl (5, 10 und 20 Proben) erfasst wurden. *Mittellinie des Boxplots*: Durchschnittliche Mittelwerte aller Simulationen; *obere Rand des Box*: oberste 25% der jeweiligen Simulationsergebnisse; *untere Rand des Box*: untere 25% der Ergebnisse; *Fehlerlinien*: jeweilige Minimum- und Maximumwerte.

effizienz verschiedener Stichprobenzahlen eingesetzt. Da diese Probenzahl für Monitoringprogramme trotzdem als kaum finanzierbar zu betrachten ist, wurden die Simulationen ebenfalls mit 10 und 5 Stichproben durchgeführt.

In der erfassten Individuendichte wurden bei beiden Untersuchungsflächen keine signifikanten Unterschiede zwischen den verschiedenen Stichprobenzahlen der Simulationen verzeichnet (WHA: $\chi^2 = 0,683$, $P = 0,711$; HHA:

$\chi^2 = 1,590$, $P = 0,452$; Abb. 19). Die Durchschnittswerte bewegten sich immer um die Dichten, die mit 100 Proben registriert wurden. Obwohl die durchschnittlichen Individuendichten der Hartholzaue immer kleiner als in der Weichholzaue ausfielen, erhöhte sich die Variabilität der registrierten Dichten bei abnehmender Stichprobenzahl stark (Varianzindex [WHA]: $n = 20$: 0,45, $n = 10$: 1,25; $n = 5$: 1,88; [HHA]: $n = 20$: 0,10, $n = 10$: 0,19; $n = 5$: 0,67). Bei nur fünf Proben gingen aufgrund dieser Variabilität u.U. (je nach Simulation) sogar alle Dichteunterschiede zwischen den zwei Flächen verloren.

Bezüglich der quantitativen Artengruppen wurde in den Simulationen mit 5, 10 und 20 Proben bei beiden Untersuchungsflächen in allen Wiederholungen 100% der Hauptarten erfasst (außer jeweils einem „Ausreißer“ bei 5 Proben; Abb. 20). Dementsprechend bestand kein signifikanter Unterschied zwischen den Ergebnissen der verschiedenen Stichprobenzahlen (HHA: $\chi^2 = 2,000$, $P = 0,368$; WHA: $\chi^2 = 4,069$, $P = 0,131$). Bei 10 und 20 Proben wurden auch alle Charakterarten erfasst. Lediglich bei fünf Proben wurden signifikant weniger als 100% dieser Arten registriert (HHA: $\chi^2 = 10,060$, $P = 0,007$; WHA: $\chi^2 = 14,838$, $P = 0,001$), im Durchschnitt jedoch immer noch über 90% der Charakterarten (93,1±9,5% bzw. 95,0±8,9% in der Weich- bzw. Hartholzaue). Signifikante Unterschiede zwischen den Erfassungsgraden aller Stichprobenanzahlen ergaben sich auf beiden Flächen erst nach Einbeziehung der Begleitarten, wobei bei niedrigerer Stichprobenzahl immer signifikant kleinere Anteile der Arten erfasst wurden (Abb. 20). Weiterhin nahm die Variabilität der Daten (= Streuungen der Resultate bei den einzelnen Wiederholungen) mit weniger Proben zu, d.h. mit geringerer Probenanzahl wurden zunehmend kleinere und unterschiedlichere Ausschnitte der vorhandenen Gemeinschaft registriert. Nur bei 20 Stichproben wurden im Durchschnitt mehr als 90% der Charakter- und Begleitarten registriert (95,8±5,3% und 94,2±5,4% in der Weichholz- bzw. Hartholzaue). Mit geringerer Stichprobenzahl wurde stets ein hochsignifikant kleinerer Anteil dieser Arten erfasst (HHA: $\chi^2 = 44,779$, $P < 0,001$; WHA: $\chi^2 = 36,753$, $P < 0,001$). Bei 10 Proben wurden noch über 80% (86,9±6,2% bzw. 82,4±7,1%) und bei fünf Proben nur 75,4±10,2% bzw. 67,6±9,1% dieser Arten erfasst. Werden auch die Nebenarten einbezogen, blieb der Anteil immer unter 90% (bei 20, 10 und 5 Stichproben: 89,1±7,3% bzw. 85,4±6,0%, 76,3±7,5% bzw. 72,0±7,3% und 64,4±8,6% bzw. 58,0±7,5% in der Weichholz- bzw. Hartholzaue). Die Unterschiede zwischen den Ergebnissen der verschiedenen Stichprobenanzahlen waren ebenfalls hochsignifikant (HHA: $\chi^2 = 45,042$, $P < 0,001$; WHA: $\chi^2 = 38,758$, $P < 0,001$). Wenn alle der bei 100 Stichproben nachgewiesenen Arten berücksichtigt werden, dann wurden bei den Simulationen im Durchschnitt höchstens 75% der Arten mit 20 Stichproben erfasst (75,7±7,2% bzw. 64,3±5,4%). Mit weniger Stichproben wurden jeweils hochsignifikant kleinere Anteile der Arten registriert (HHA: $\chi^2 = 48,762$, $P < 0,001$; WHA: $\chi^2 = 44,152$, $P < 0,001$), wobei mit fünf Proben z.T. lediglich unter 50% der Arten festgestellt wurden (51,2±7,7% bzw. 40,1±4,8%). Darüber hinaus muss bedacht werden, dass auch bei 100 Stichproben nicht alle vorkommenden Arten erfasst wurden (s.o.).

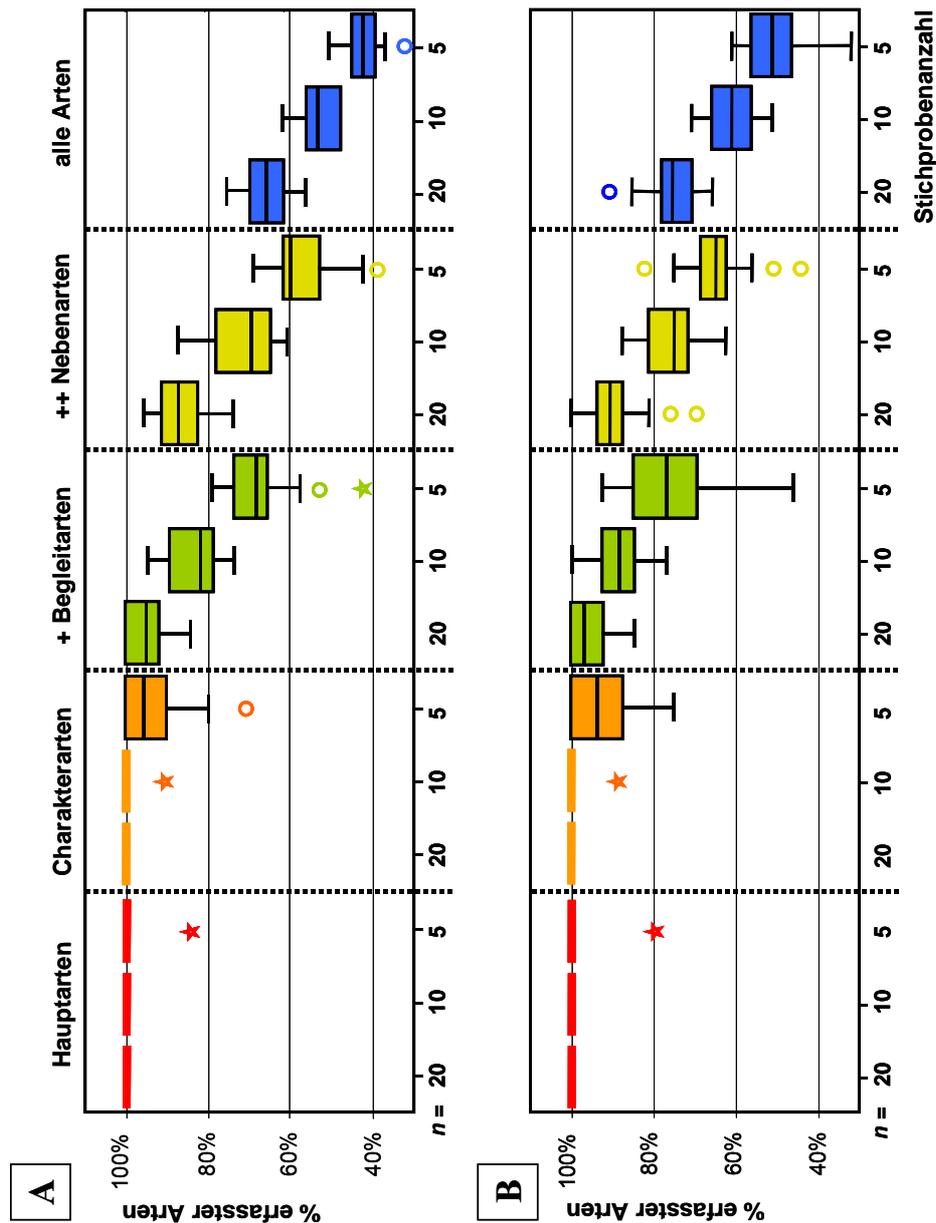


Abb. 20: Erfassungsgrad der jeweiligen Teilgemeinschaft (= quantitativen Gruppe) bzw. der kompletten Gemeinschaft (in Prozent der mit 100 Proben erfassten Arten). Boxplot-Diagramme der Simulationsergebnisse für drei Probenzahlen (5, 10 und 20 Proben). **A:** Simulation der Daten aus der Hartholzau; **B:** aus der Weichholzaue. Boxplots wie im Abb. 19.

3.2.2.2. Qualitative Gruppen

Durch die verschiedenen Analysen konnten deutliche Zusammenhänge in der Freiland-Verteilung vieler Arten erkannt werden. Beispielsweise zeigte die Clusteranalyse der Weichholz-Daten zwei deutliche Gruppen von Arten (Abb. 21). Mit hochsignifikanten Korrelationen ($P < 0,001$) gruppieren sich vier euryöke, aber in Weichholzaunen häufig vorkommende Arten (*A. uniformis*, *I. minor*, *S. aureus* und *S. pumilis*; rechts in Abb. 21). Zum anderen gruppieren sich als hygrophil bekannte Arten (*Sminthurides*-Arten und *Podura aquatica*; links in Abb. 21). Die Korrelationskoeffizienten dieser Arten waren zwar etwas niedriger, aber immer noch signifikant ($r^2 > 0,330$: $P < 0,001$; $r^2 > 0,300$: $P < 0,01$;

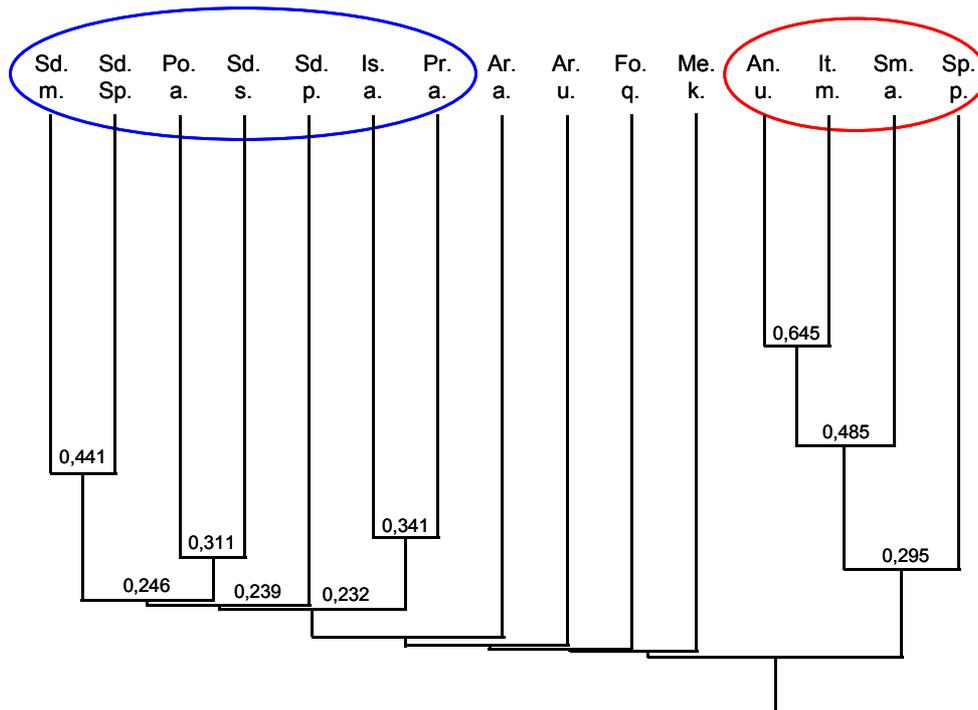


Abb. 21: Clusterdiagramm der Korrelationsmatrix der Abundanzen der Arten, die in der Weichholzaue erfasst wurden.

$r^2 > 0,200$; $P < 0,05$). Zu dieser letzten Gruppe kamen schließlich zwei in Auen bekannte Arten hinzu (*P. aurantiaca* und *I. anglicana*). Insbesondere diese zwei Arten korrelierten stark negativ (P meist $< 0,001$) zu der ersten Gruppe (rechts im Diagramm). Zwischen den zwei Hauptgruppen reihten sich Arten an, die in Auen häufiger vorkommen, aber nasse Böden oft meiden. Sie korrelierten stärker mit der zweiten Gruppe (links im Bild), die Koeffizienten waren jedoch nicht signifikant.

Die Hauptkomponentenanalyse der Weichholz-Daten bestätigte diese Gruppierungen (Abb. 22). Im dabei entstandenen Biplot-Diagramm wies insbesondere Achse 1 einen sehr hohen Eigenwert auf (0,968) und „erklärte“ damit bereits 98,3% der Variation der Daten.

Die zweite Achse zeigte notwendigerweise nur noch einen Eigenwert von 0,013, was die weiteren 0,6% der Variation erbringt, so dass die beiden Achsen zusammen 98,9% der Variation berücksichtigen.

Rechts im Diagramm (Abb. 22) gruppieren sich die Arten der

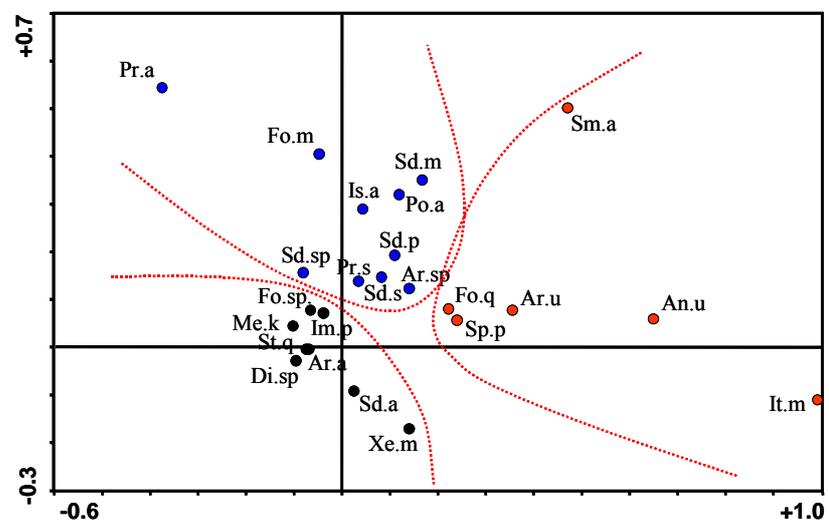


Abb. 22: Resultate der Hauptkomponentenanalyse der Abundanzen der Arten, die in der Weichholzaue erfasst wurden.

euryöken Gruppe der Clusteranalyse. Zu dieser Gruppe kamen Arten wie *F. quadrioculata* und *A. ulehlovae* hinzu, die sich in der Clusteranalyse zwischen den zwei Hauptgruppen einreihen. Die Arten der hygrophilen Gruppe häuften sich links oben im Biplot-Diagramm. Links unten ordnete sich eine Reihe weiterer Arten wie *M. krausbaueri* und *A. acanthophthalmus*, die sich in der Clusteranalyse zwischen den zwei Hauptgruppen einreihen.

Bei der Clusteranalyse der Hartholz-Daten fielen die Korrelationskoeffizienten zwischen den Arten etwas höher aus als bei den Weichholz-Arten (Abb. 23). Die dabei entstandenen Gruppierungen waren jedoch nicht so deutlich voneinander getrennt als bei der Weichholzaue. Nichtsdestotrotz konnten klare Gruppen erkannt werden. Links im Diagramm (Abb. 23) gruppierten sich Arten, die v.a. aus höheren Auenstufen bekannt sind (*Folsomia* arten, *M. minimus* sowie wieder die euryöke *I. minor*). Neben dieser Gruppe ordnete sich eine weitere klare Gruppe von Waldarten zusammen (*D. minuta*, *P. subcrassis*, *M. hylophila*, *S. pumilis* u.a.). Die Korrelationskoeffizienten innerhalb dieser zwei Gruppen waren alle signifikant ($P < 0,01$). Weitere Arten reihten sich lediglich nach und nach an diese Gruppen. Allerdings befanden sich dort weitere deutliche Gruppen (z.B. mit *F. candida*, *F. mirabilis* und *F. parvulus*), die signifikant miteinander korrelierten ($P < 0,01$).

Wie bei der Weichholzaue erbrachte die Hauptkomponentenanalyse der Hartholz-Gemeinschaft ebenfalls deutlich zusammenhängende Gruppen hervor (Abb. 24). Auch hier wies die erste Achse des Biplot-Diagramms einen hohen Eigenwert auf (0,694) und erklärte 70,1% der Variation der Daten. Die zweite Achse besaß einen Eigenwert von 0,147 (13,9% der Variation). Zusammen berücksichtigten die beiden Achsen des Biplots 84,0% der Variation der Hartholzaunen-Daten. Rechts oben im Diagramm ordneten sich v.a. die Arten zusammen, die die zweite Gruppe

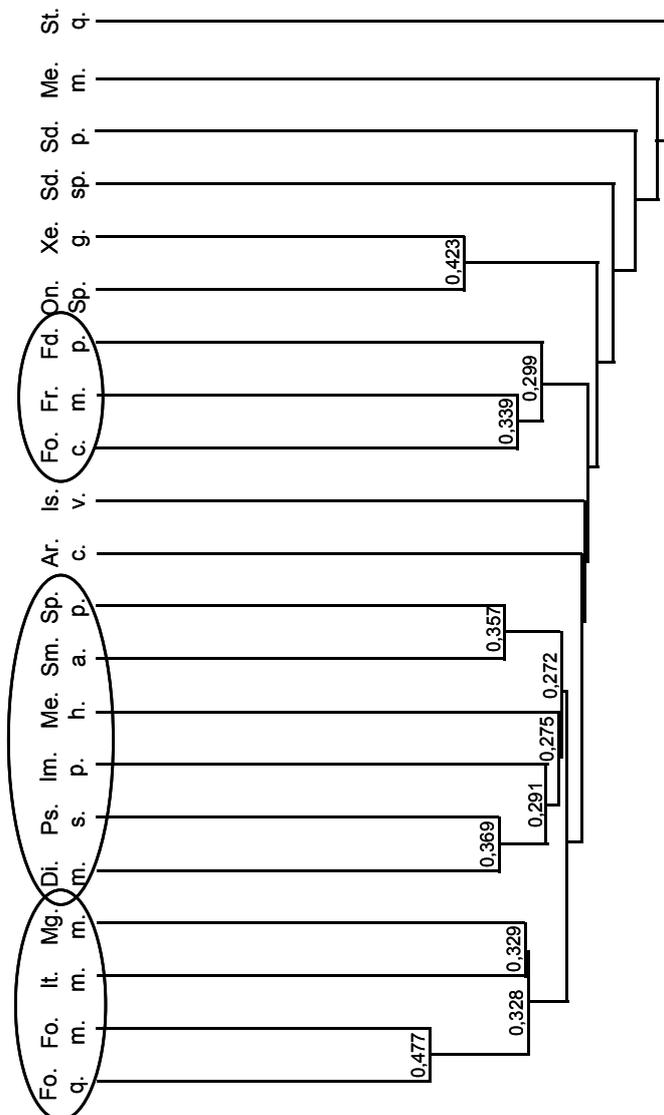


Abb. 23: Clusterdiagramm der Korrelationsmatrix der Abundanzen der Arten, die in der Hartholzaue erfasst wurden.

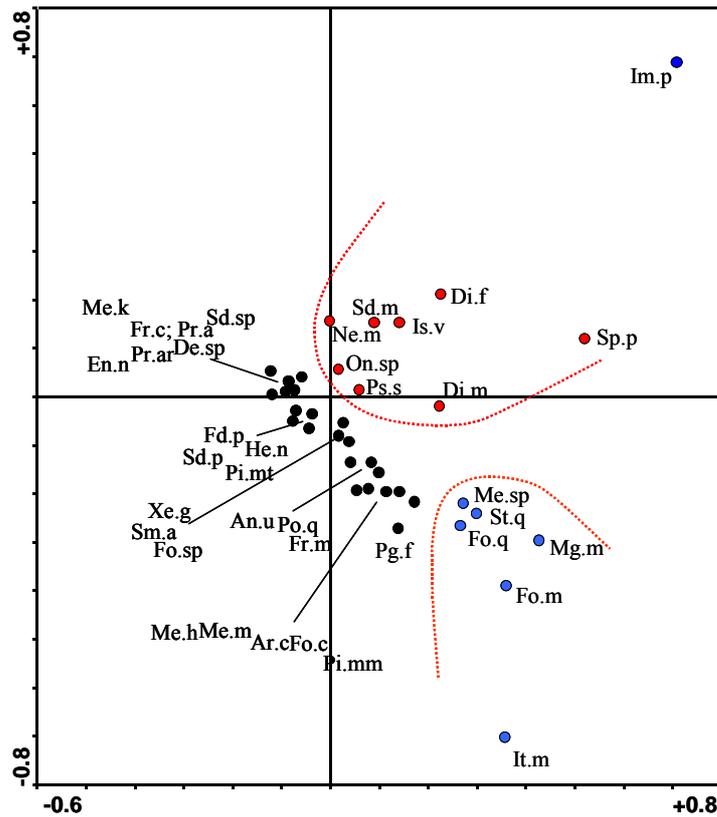


Abb. 24: Resultate der Hauptkomponentenanalyse der Abundanzen der Arten, die in der Hartholzaue erfasst wurden.

enthaltenen, statistisch signifikanten Gruppen).

Anhand dieser Analysen konnten anschließend Artengruppen gebildet werden, die im Gelände vermutlich zusammenhängend vorkamen („ökologische,“ qualitative Gruppen; Tab. 5). Da keine direkten kausalen Zusammenhänge mit Umweltparametern über diese Analysen aufgezeigt werden können, werden diese Gruppen lediglich jeweils A, B und C benannt, um Missverständnissen vorzubeugen. Die Gruppenbezeichnungen (A, B, C) spiegeln hier nur die Reihenfolge der Deutlichkeit wieder, mit der die Gruppen in den Analysen gebildet wurden. Nichtsdestotrotz können v.a. bei den Gruppen der Weichholzaue aus der Autökologie der beteiligten Arten ökologische Zusammenhänge erkannt werden. Die Gruppe A bildete sich aus hygrophilen Arten, während die Gruppe B aus meist euryöken, aber hygrotoleranten Arten besteht. Obwohl die verschiedenen Gruppen nicht alle festgestellten Arten beinhalten (66,7% der Arten der Weichholzaue und 51,4% der Arten der Hartholzaue), berücksichtigen sie 98% (WHA) bzw. 96% (HHA) der erfassten Individuen. Die hierbei nicht berücksichtigten Arten sind somit alles seltene Arten, bei denen aufgrund ihrer sehr geringen Individuendichten keine Zusammenhänge mittels der statistischen Analysen erkannt werden konnten.

im Clusterdiagramm bildeten. Ausnahmen ergaben sich jedoch, z.B. bei *S. aureus* oder *M. hylophila*, die zu der losen Gruppe links unten im Biplot-Diagramm gehörten. Die erste Gruppe der Clusteranalyse reihte sich v.a. rechts unten im Diagramm der Hauptkomponentenanalyse. Hierzu gesellten sich weitere Arten, wie z.B. juvenile *Mesophorura*. Eine lose Gruppe sehr vieler Arten sammelte sich anschließend zusammen links unten im Diagramm. Hierzu gehörten die meisten Arten, die sich nach und nach in der Clusteranalyse mit niedrigeren Korrelationskoeffizienten einreihen (jedoch einschließlich der darin

Tabelle 5: Einteilung der erfassten Arten der jeweiligen Untersuchungsfläche zur Horizontalverteilung in die verschiedenen qualitativen (= ökologischen) Teilgemeinschaften (= Gruppen).

Grp.	Weichholzaue	Hartholzaue
A	<i>Sminthurides malmgreni</i> <i>Sminthurides spec. (juv.)</i> <i>Podura aquatica</i> <i>Sminthurides signatus</i> <i>Sminthurides parvulus</i> <i>Isotoma anglicana</i> <i>Protaphorura aurantiaca</i>	<i>Folsomia quadrioculata</i> <i>Folsomia manolachei</i> <i>Isotomiella minor</i> <i>Megalothorax minimus</i>
B	<i>Anurida uniformis</i> <i>Isotomiella minor</i> <i>Sminthurinus aureus</i> <i>Sphaeridia pumilis</i> <i>Folsomia quadrioculata</i> <i>Arrhopalites ulehlovae</i>	<i>Sminthurinus aureus</i> <i>Sphaeridia pumilis</i> <i>Dicyrtomina minuta</i> <i>Pseudachorutes subcrassus</i> <i>Isotomurus palustris</i> <i>Mesaphorura hylophila</i>
C	<i>Arrhopalites acanthophthalmus</i> <i>Mesaphorura krausbaueri</i>	<i>Folsomia candida</i> <i>Friesea mirabilis</i> <i>Folsomides parvulus</i> <i>Mesaphorura macrochaeta</i> <i>Sminthurides parvulus</i> <i>Stenaphorurella quadrispina</i> <i>Onychiurus spec. (Juv.)</i> <i>Xenylla grisea</i>

Die häufigste Gruppe auf beiden Fläche stellte die Gruppe B dar, da diese Gruppe oft den Hauptteil an dominanten (und somit häufigsten) Arten beinhaltet. Bei den Simulationen bewegten sich bei jeder Gruppe die Mittelwerte der einzelnen Ergebnisse immer um die tatsächlich erfasste Dominanz der Gruppe (Abb. 25, 26). Zwischen den verschiedenen Probenzahlen bestanden dadurch niemals signifikante quantitative Unterschiede (Tab. 6). Bei den verschiedenen Stichprobenanzahlen blieb die Zusammensetzung der Gemeinschaften (gemessen an den ökologisch unterschiedlichen Artengruppen) somit relativ gut erhalten. Allerdings gab es bei den unterschiedlichen Stichprobenzahlen

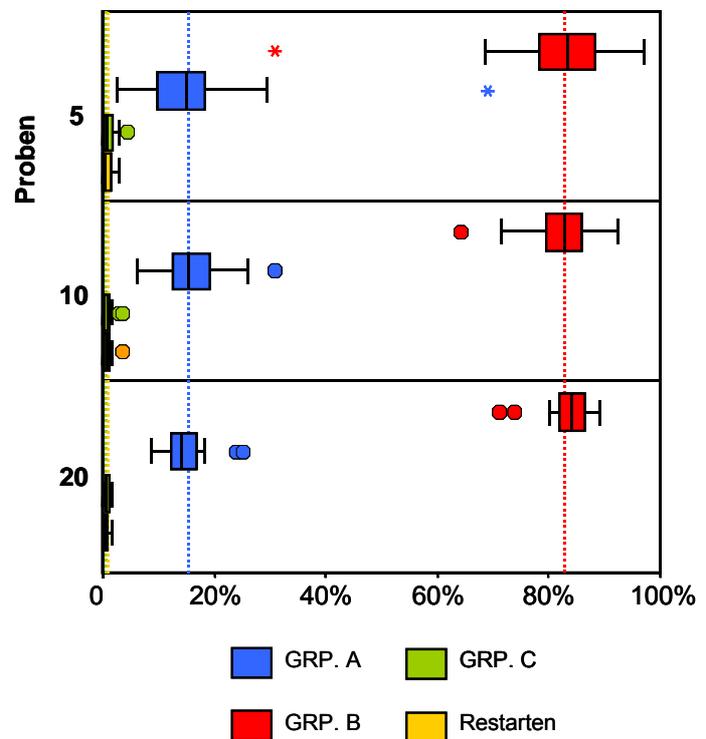


Abb. 25: Relative Anteile der verschiedenen qualitativen (= ökologischen) Artengruppen an der Gesamtgemeinschaft der Weichholzaue. Ergebnisse der Simulationen mit unterschiedlichen Probenzahlen (5, 10, 20). Boxplots wie im Abb. 19. Senkrechte, gestrichelte Linien: relativer Anteil der jeweiligen Gruppe, der mit 100 Proben erfasst wurden.

große Unterschiede in der Variabilität der Ergebnisse der einzelnen Simulationen (Abb. 25, 26). Die Varianzindices der Simulationsergebnisse war bei fünf Stichproben z.T. um 10-fach höher als bei 20 Stichproben (Tab. 6). Die Unterschiede zwischen 10 und 20 Stichproben waren hierbei erheblich geringer und die Varianzkoeffizienten lagen schon ab 10 Stichproben meistens unter 2%.

Tabelle 6: Ergebnisse der statistischen Analysen der Simulationsergebnisse im Hinblick auf die ökologischen Gruppen (Teilgemeinschaften). Jeweils die oberen zwei Zeilen jeder Fläche: Ergebnisse der Varianzanalyse; drei weitere Zeilen: Varianzkoeffizienten der jeweiligen 20 Simulationsergebnisse.

Weichholzaue				
	Grp. A	Grp. B	Grp. C	Restarten
Anova (χ^2)	0,324	0,780	0,044	1,905
<i>P</i>	0,850	0,677	0,978	0,386
5 Proben	10,73%	2,29%	1,21%	1,04%
10 Proben	2,34%	0,56%	0,83%	0,67%
20 Proben	1,13%	0,24%	0,23%	0,28%
Hartholzaue				
	Grp. A	Grp. B	Grp. C	Restarten
Anova (χ^2)	0,140	0,307	0,437	0,572
<i>P</i>	0,932	0,858	0,804	0,751
5 Proben	3,51%	0,90%	2,37%	1,08%
10 Proben	2,36%	1,17%	1,34%	0,34%
20 Proben	1,11%	0,88%	0,63%	0,23%

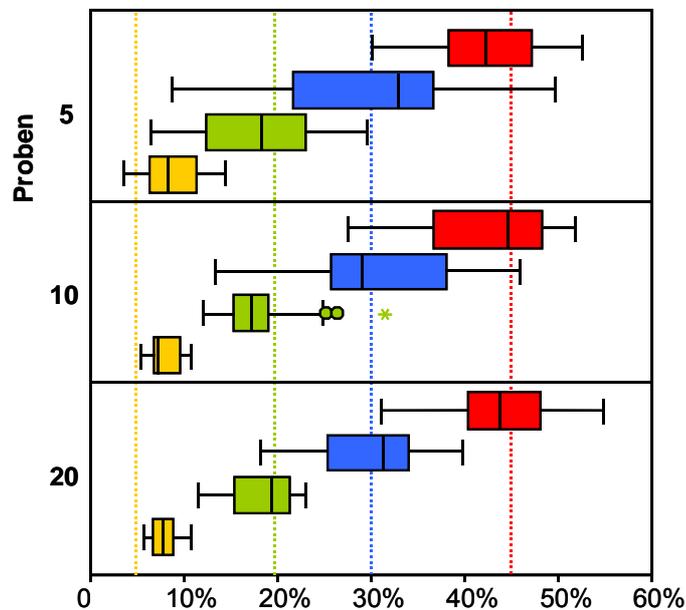


Abb. 26: Relative Anteile der qualitativen Artengruppen an der Gesamtgemeinschaft der Hartholzaue. Ergebnisse der Simulationen mit unterschiedlichen Probenzahlen (5, 10, 20). Boxplots wie im Abb. 19. *Senkrechte, gestrichelte Linien*: relativer Anteil der jeweiligen Gruppe, der mit 100 Proben erfasst wurde. Legende wie in Abb. 25.

3.2.3. Verteilung von Stichproben im Gelände

3.2.3.1. Probenabstand

Die Artenveränderung von Probe zu Probe war im Durchschnitt fast immer zwischen 30 und 50% (Abb. 27). In der Hartholzaue lag die Veränderungsrate immer zwischen 40 und 50%, mit einem leichten Maximum bei Probenabständen zwischen 4 und 7 m. Aufgrund der hohen Variabilität dieser Werte (S.D.: 11-16%), waren die Unterschiede jedoch nicht signifikant. Die Artenveränderung in der Weichholzaue waren unterschiedlicher ($32 \pm 15\%$ bis $46\% \pm 21\%$), mit einem leichten Maximum bei einem Abstand von 10 m. Die Unterschiede waren jedoch hier ebenfalls nicht signifikant.

Die Semi-Varianzwerte für den Para-

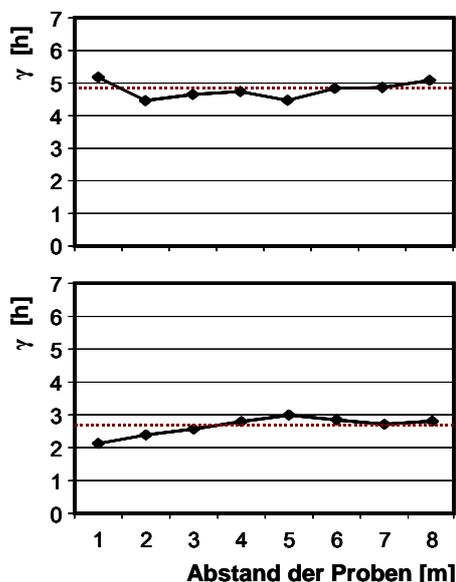


Abb. 28: Semivarianzen der Arten pro Probe in Abhängigkeit vom Abstand der Proben (= Variogramm). *Oben:* Hartholzaue; *unten:* Weichholzaue. Erklärung des Variogramms, s. Material und Methoden. *Waagerechte, gestrichelte Linie:* Gesamtvarianz der Artenzahlen aller Proben.

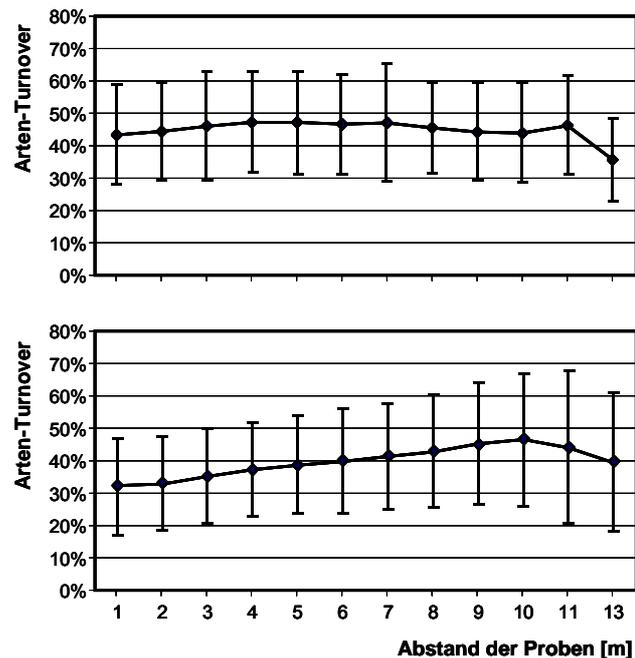


Abb. 27: Durchschnittliche Veränderung des Artenbesatzes von Probe zu Probe (= „Artenturnover“; in Prozent der vorhandenen Arten) in Abhängigkeit vom Abstand der Proben. *Oben:* Hartholzaue; *unten:* Weichholzaue.

meter Arten/Probe (Abb. 28) zeigten in beiden Flächen keine deutliche Abhängigkeit vom Probenabstand, so dass der Abstand von 1 m schon als unabhängig angesehen werden kann. Auch die Semi-Varianzen für Individuen/Probe in der Hartholzfläche zeigten keinen Anstieg mit zunehmendem Abstand (Abb. 29). Lediglich für Ind./Probe in der Weichholzaue zeigten die Semi-Varianzen ein deutliches Maximum ab 5-6 m Probenabstand. Dies lag jedoch an der Individuendichte der häufigsten Art, *I. minor* (s.u.).

Bei den einzelnen Arten zeigten in der Weichholzaue lediglich die Dichten von *I. minor* eine Abhängigkeit vom Abstand (Abb. 30A). Wie bei den Gesamtdichten wurde hier ein Maximum der Semi-Varianzen bei ca. 6 m festgestellt. Bei den anderen Arten wurde keine eindeutige Abhängigkeit vom Abstand festgestellt (Abb. 30). Die Semi-Varianzen bewegten sich stets um den

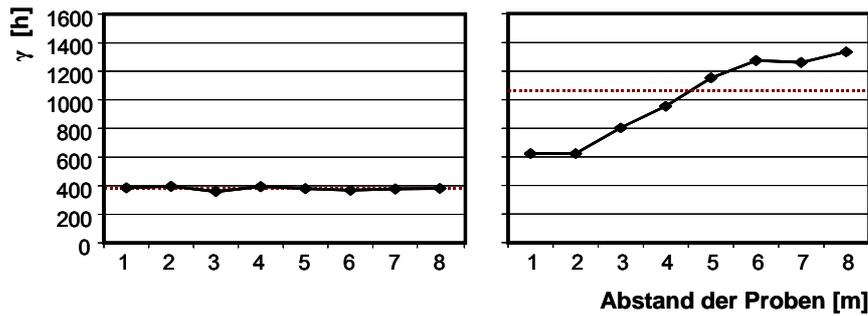


Abb. 29: Semivarianzen der Gesamtindividuen pro Probe in Abhängigkeit vom Abstand der Proben (= Variogramm). *Oben*: Hartholzaue; *unten*: Weichholzaue. Erklärung des Variogramms, s. Material und Methoden. *Waagerechte, gestrichelte Linie*: Gesamtvarianz der Individuenzahlen aller Proben.

Mittelwert der Gesamtvarianzen der Dichten. Lediglich bei *P. aurantiacus* wurden steigende Semi-Varianzen mit zunehmendem Abstand festgestellt. Die Unterschiede waren jedoch gering, und

ein Maximum wurde bei den hier analysierten Abständen nicht erreicht. Dadurch wurde hier vermutlich ein Landschafts- und kein kleinräumlicher Gradient erfasst.

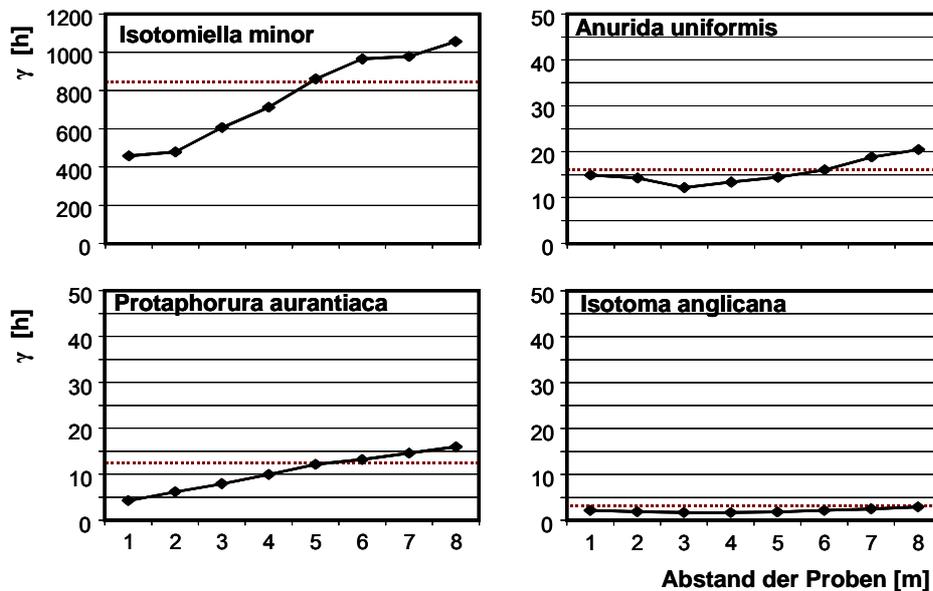


Abb. 30: Semivarianzen der Individuen pro Probe einzelner Arten der Weichholzaue in Abhängigkeit vom Abstand der Proben (= Variogramm). *Waagerechte, gestrichelte Linie*: Gesamtvarianz der Individuenzahlen aller Proben.

In der Hartholzaue war ebenfalls lediglich bei *I. minor* eine Abhängigkeit der Dichten vom Abstand erkennbar, dessen Maximum bei ca. 4 m lag (Abb. 31). Bei den anderen Arten konnte wie in der Weichholzaue keine eindeutige Abhängigkeit determiniert werden. Bei manchen Arten lagen die Semi-Varianzwerte sogar unter den durchschnittliche Varianzen der Dichte, so z.B. bei *I. palustris* oder *M. macrochaeta*.

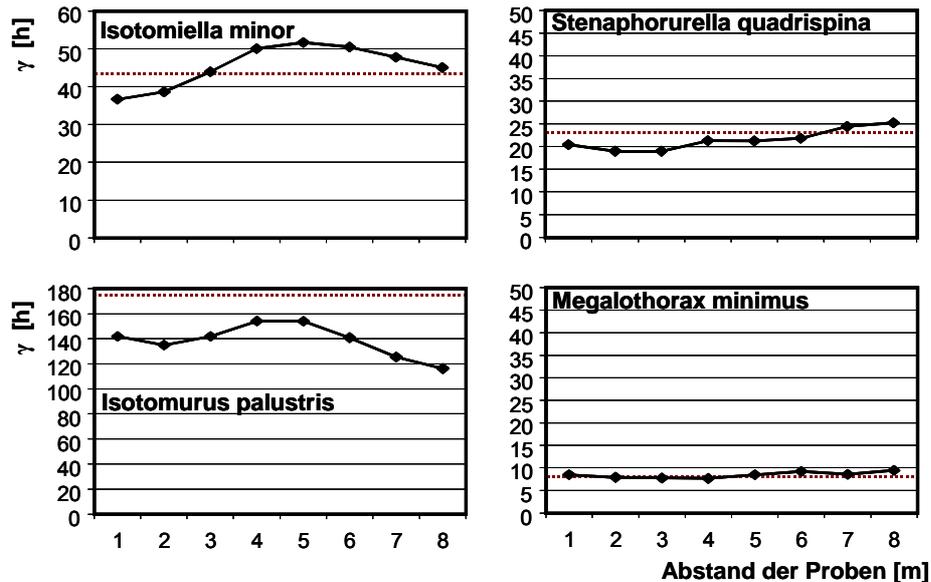


Abb. 31: Semivarianzen der Individuen pro Probe einzelner Arten der Hartholzaue in Abhängigkeit vom Abstand der Proben (= Variogramm). *Waagerechte, gestrichelte Linie*: Gesamtvarianz der Individuenzahlen aller Proben.

3.2.3.2. Ermittlung der Verteilungsmuster von Stichproben

3.2.3.2.1. Abiotische Parameter

Auf beiden Flächen waren keine Zusammenhänge zwischen den abiotischen Parametern und der Vegetation oder Geomorphologie zu erkennen (Abb. 32, 33). Die Bodentemperaturen waren trotz des zweiwöchigen Unterschieds zwischen den Entnahmen der Proben auf beiden Fläche sehr ähnlich (Tab. 3-1) und zeigten eher leicht steigende Temperaturen im Verlauf der Messungen (d.h. im Tagesablauf, von links oben bis rechts unten in den Verteilungskarten, Abb. 32A, 33A). Die Weichholzaue wies erwartungsgemäß höhere Bodenfeuchten als die Hartholzaue auf (Tab. 7). Während in der Weichholzaue kein deutlicher räumlicher Gradient bei der Bodenfeuchte festzustellen war, nahmen die Bodenfeuchten in der Hartholzaue von der Peripherie zur Mitte der Versuchsfläche ab (Abb. 32B, 33B). Eine makroskopisch erkennbare Ursache für diese Verteilung war jedoch nicht zu erkennen. Es muss jedoch beachtet werden, dass die Bodenfeuchtemessungen lediglich momentane und keine durchschnittlichen Werte darstellten.

Tabelle 7: Abiotische Bodenparameter der zwei zur Charakterisierung der Horizontalverteilung untersuchten Flächen.

	WHA		HHA	
	Mittelwert	Bereich	Mittelwert	Bereich
Temp. [°C]	13,4 ± 0,2	13,2 - 14,1	13,4 ± 0,1	13,1 - 14,1
Feuchte [%]	57,9 ± 4,8	40,4 - 67,9	27,3 ± 7,8	19,5 - 48,1
pH	6,74 ± 0,16	6,20 - 7,06	7,04 ± 0,08	6,87 - 7,39
C [%]	13,54 ± 2,70	7,73 - 19,63	7,08 ± 1,38	5,25 - 17,99
N [%]	1,02 ± 0,20	0,49 - 1,47	0,39 ± 0,08	0,25 - 0,85
C/N	13,2 ± 0,7	12,0 - 16,0	18,0 ± 1,0	16,0 - 21,9

Die pH Werte bewegten sich um neutrale Werte auf beiden Flächen und waren auf der Weichholzfläche etwas niedriger (Tab. 7).

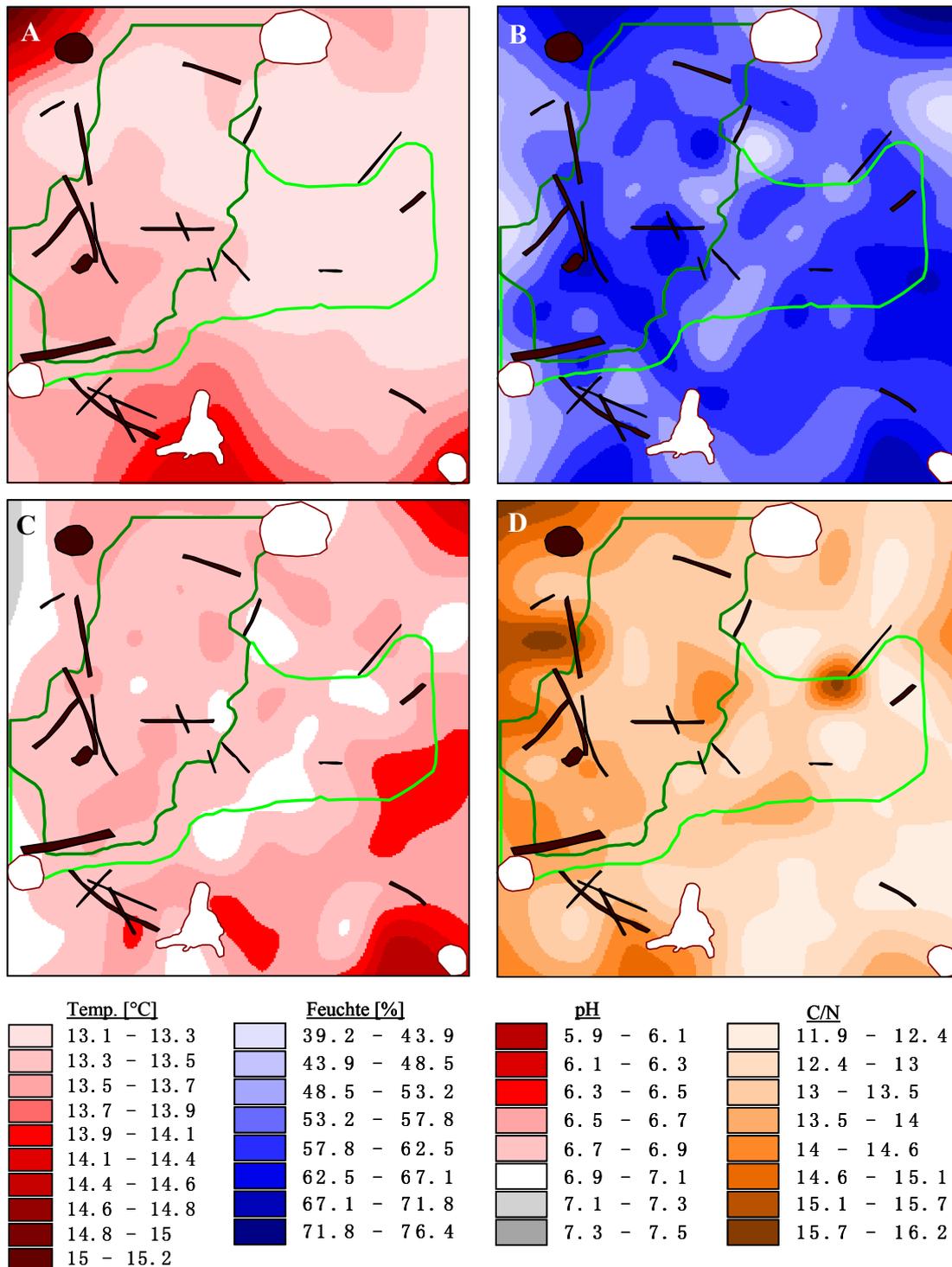


Abb. 32: Verteilungskarten der abiotischen Bodenparameter der Weichholzaue. **A:** Temperatur; **B:** Bodenfeuchte; **C:** pH; **D:** C/N-Verhältnis. Für Erklärungen der Vegetationszeichnungen (z.T. nur als Umrisse), s. Material und Methoden.

Während auf der Hartholzfläche kein Gradient zu erkennen war, zeigte die Weichholzfläche eine Tendenz zu niedrigeren pH-Werten auf der zur Wasserlinie orientierten Seite (rechts in den Verteilungskarten; Abb. 32C, 33C). Auf beiden Flächen waren die C- und N-Gehalte miteinander hoch korreliert (WHA; $\rho = 0,958$, $P < 0,001$; HHA: $\rho = 0,868$, $P < 0,001$). Im Allgemeinen waren die Gehalte an C und insbesondere

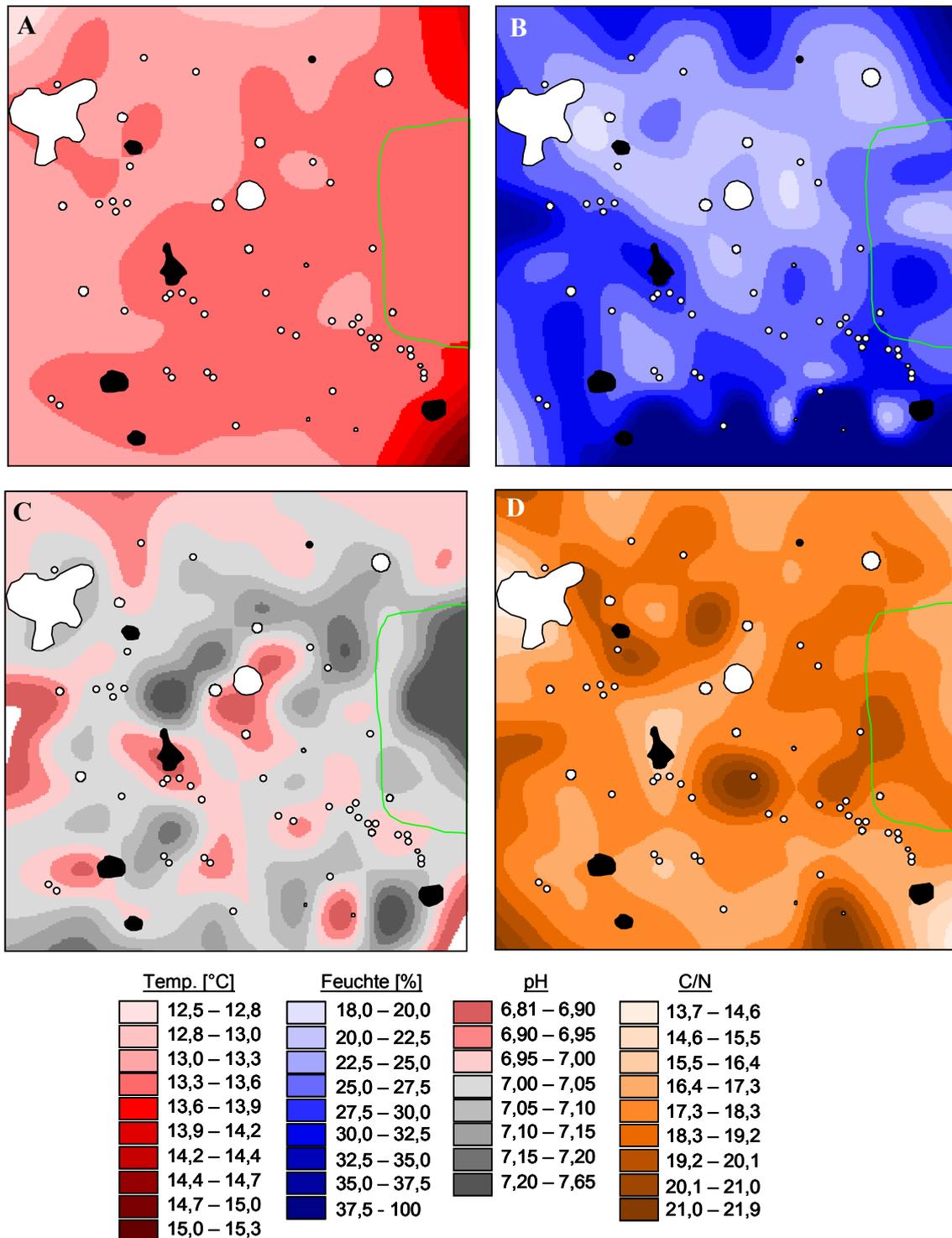


Abb. 33: Verteilungskarten der abiotischen Bodenparameter der Hartholzau. Wie Abb. 32.

N in der Weichholzau höher (Tab. 7). In der Weichholzau wurde auch eine Tendenz zur niedrigeren C/N-Werten in Richtung der wasser-orientierten Seite der Versuchsfläche festgestellt (Abb. 32D). pH und C/N-Verhältnis waren in der Weichholzau miteinander korreliert ($\rho = 0,401$, $P < 0,001$). In der Hartholzau war kein Gradient in den C/N-Werten festzustellen (Abb. 33D).

3.2.3.2.2. Collembola

In den Verteilungen der Individuendichten insgesamt bzw. der Artenzahlen und der Vegetation waren auf beiden Flächen keine Zusammenhänge erkennbar (Abb. 34). Die höchsten Artenzahlen in der Weichholzaue wurden z.T. unter dem *Carex*-Rasen gefunden, ohne dass ein durchgehender Gradient festzustellen war. Lediglich in der Weichholzaue

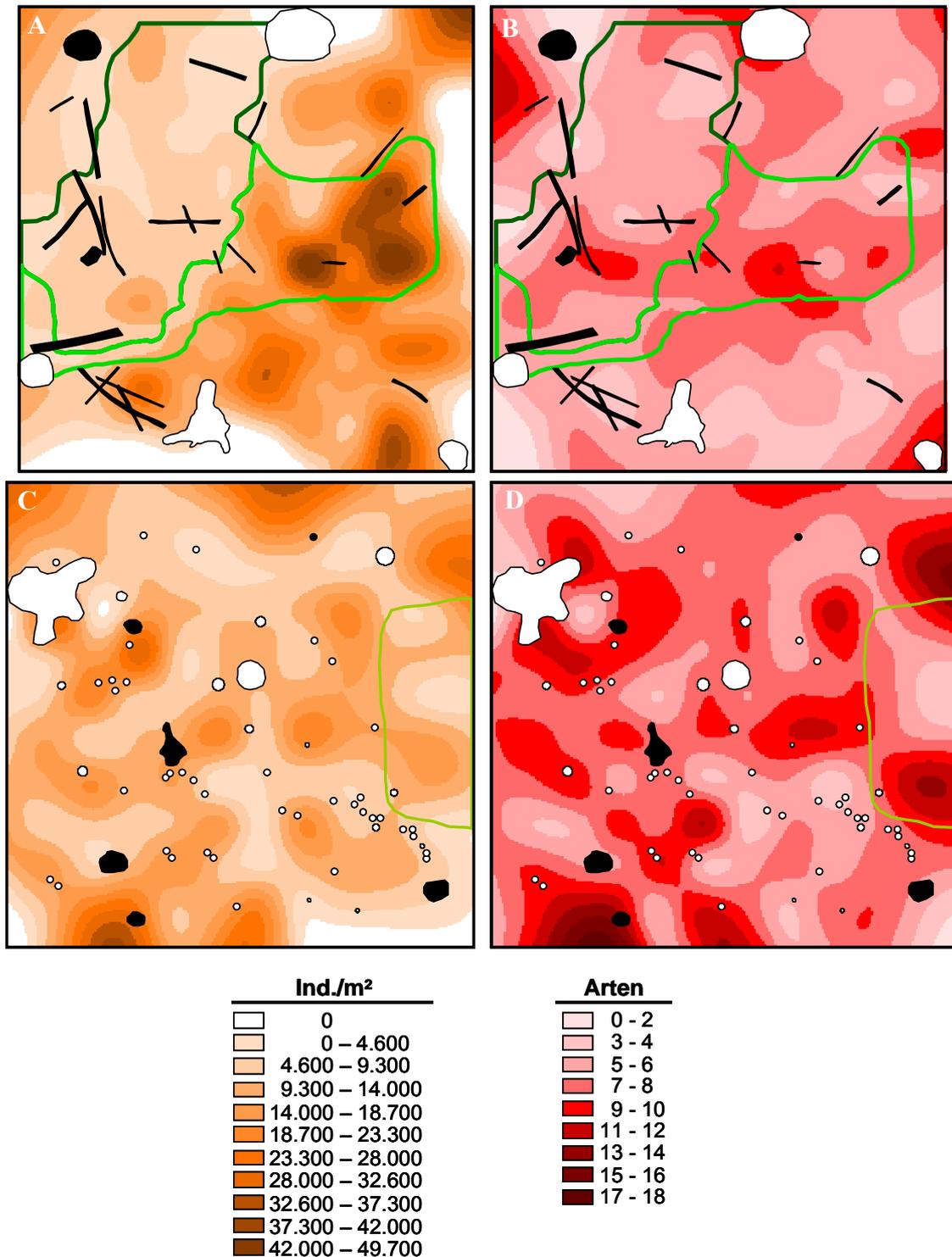


Abb. 34: Verteilungskarten der erfassten Gesamtindividuendichten (*links*) und Artenzahlen (*rechts*). *Oben*: Weichholzaue; *unten*: Hartholzaue. Für Erklärungen der Vegetationszeichnungen (z.T. nur als Umrisse), s. Material und Methoden.

fiel eine abgestufte Verteilung auf, wobei die Gesamt-Individuendichten zum Wasser hin (rechts im Bild) etwas erhöht waren (Abb. 34C). Diese folgten jedoch meist den Dichten der häufigsten Arten (v.a. *I. minor*, s.u.). Die Gesamtdichten zeigten auch entsprechend signifikante Korrelationen zu C/N ($\text{Rho} = -0,465$, $P < 0,001$) und pH ($\text{rho} = -0,263$, $P = 0,004$), die eine ähnliche Verteilung aufwiesen. Bei den Artenzahlen war kein deutlicher Gradient zu erkennen. Zentren höherer Individuendichten und Artenzahlen waren in der Hartholzaue „zufällig“ (d.h. ohne erkennbaren Zusammenhang) über die Versuchsfläche zerstreut.

Im Gegensatz zu diesen meist nur wenig ausgeprägten Gradienten waren z.T. deutliche Verteilungszusammenhänge *innerhalb* der Collembolengemeinschaften zu erkennen. In der Hartholzaue entsprach die Verteilung der Artenzahlen weitgehend derjenigen der Individuendichten, so dass eine gute Übereinstimmung zwischen Zentren hoher Individuendichte und hoher Artenzahl vorhanden war (Abb. 34A, B). Zusammenhänge mit Vegetation oder Geomorphologie waren hierbei jedoch makroskopisch nicht festzustellen. Demgegenüber waren in der Weichholzaue die Verteilungen der Individuenzahlen und Artenzahlen weitgehend unabhängig voneinander. Die Evenness-Werte der Gemeinschaften folgten diesen Verteilungen (Abb. 35). In der Weichholzaue waren die Gemeinschaften am ausgeglichensten (= hohe Evenness-Werte) auf der dem Wasser entgegengesetzten Seite der Fläche. D.h. niedrige Evenness-Werte waren v.a. dort zu finden, wo hohe Individuendichten (von meist einzelnen Arten) auftraten. Die Evenness-Werte der Hartholz-Gemeinschaften waren musterartig verteilt.

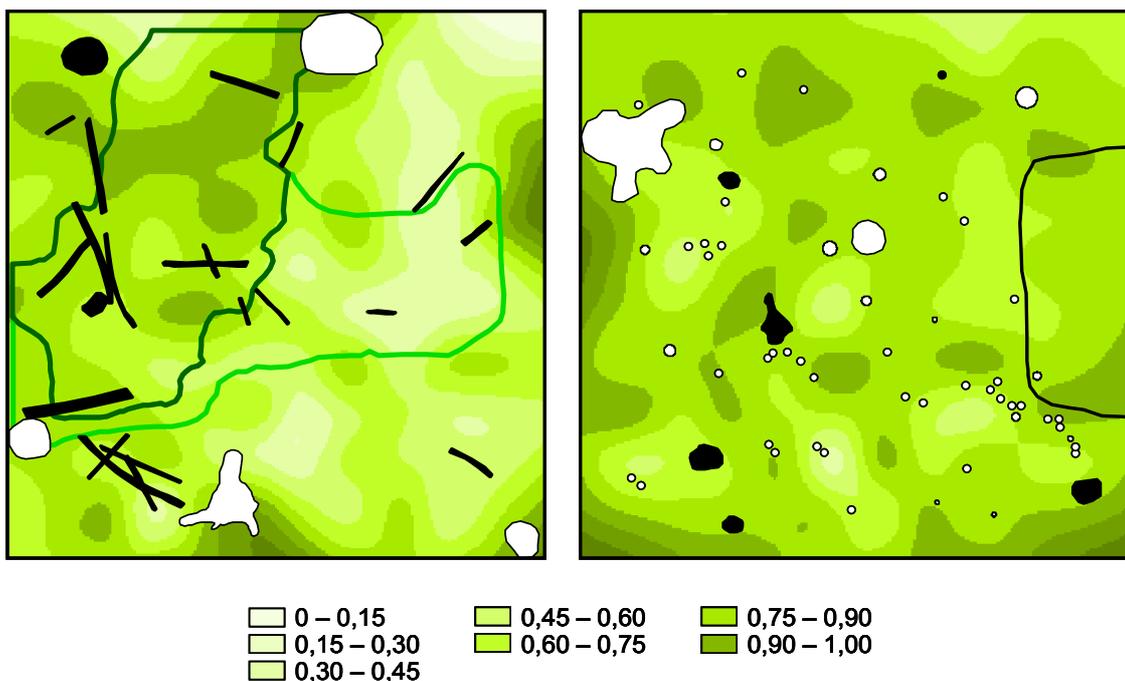


Abb. 35: Verteilungskarten der in der einzelnen Proben erfassten Evenness der Gemeinschaften. *Rechts*: Weichholzaue; *links*: Hartholzaue. Für Erklärungen der Vegetationszeichnungen (z.T. nur als Umrisse), s. Material und Methoden.

Auf beiden Untersuchungsflächen zeigten auch die Verteilungen der einzelnen Arten keine deutliche Abhängigkeit von vegetativen oder gelände-geomorphologischen Strukturen. Lediglich in der Weichholzaue waren Zusammenhänge in der Verteilung der einzelnen Arten und der Orientierung der Versuchsfläche in der Landschaft festzustellen. Die höchsten Dichten der drei häufigsten Arten wurden beispielsweise in der westlichen Hälfte der Fläche vorgefunden (zur Wasserlinie hin rechts im Abb. 36A-C). Die Abundanzen dieser Arten korrelierten auch hoch signifikant miteinander (Tab. 8). Sie korrelierten ebenfalls stark negativ mit dem C/N-Verhältnis ($\rho = -0,417$ bis $-0,529$, P immer

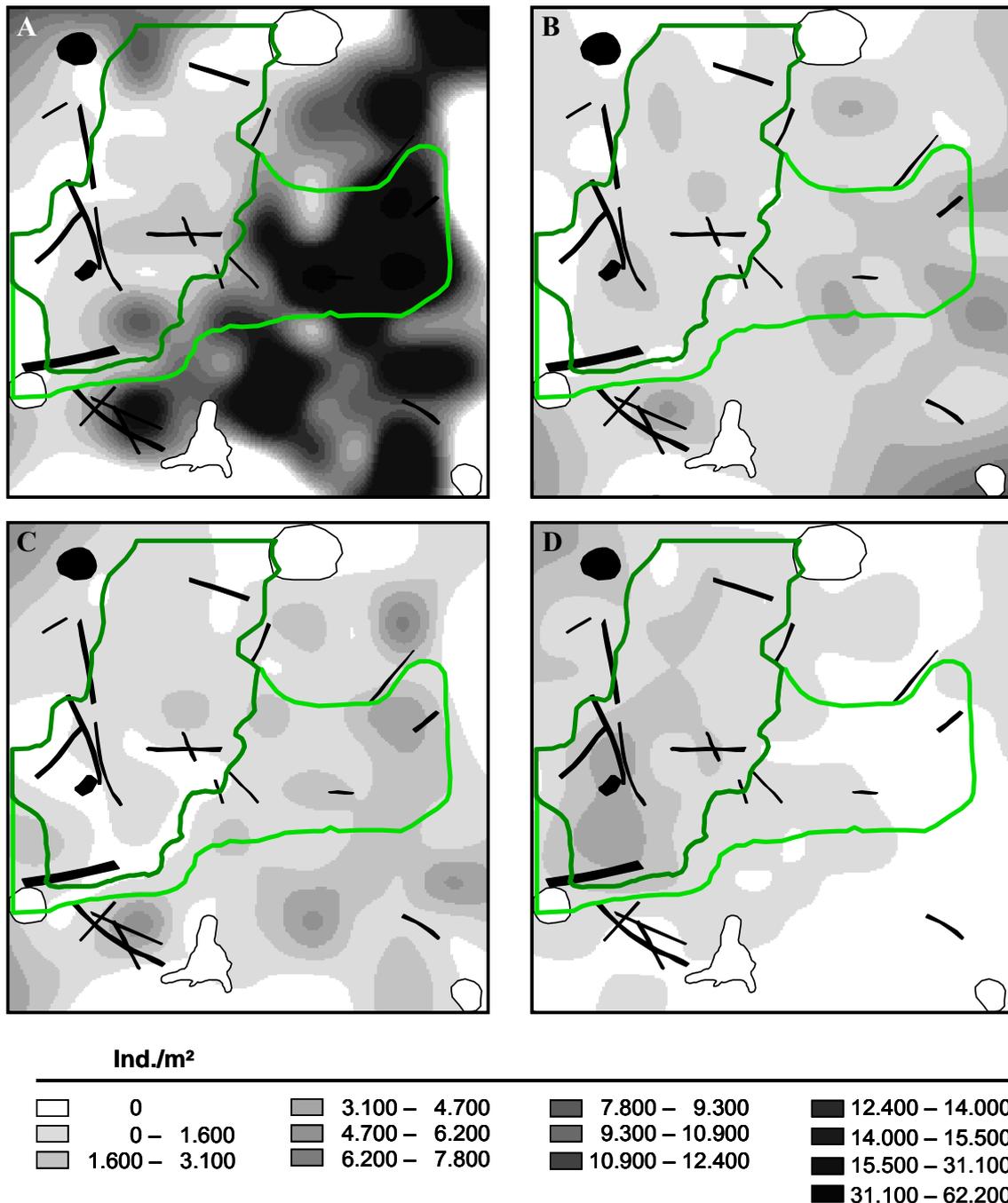


Abb. 36: Verteilungskarten der Individuendichten einiger Hauptarten der Weichholzaue. **A:** *I. minor*; **B:** *S. aureus*; **C:** *A. uniformis*; **D:** *P. aurantiaca*. Für Erklärungen der Vegetationszeichnungen (z.T. nur als Umrisse), s. Material und Methoden.

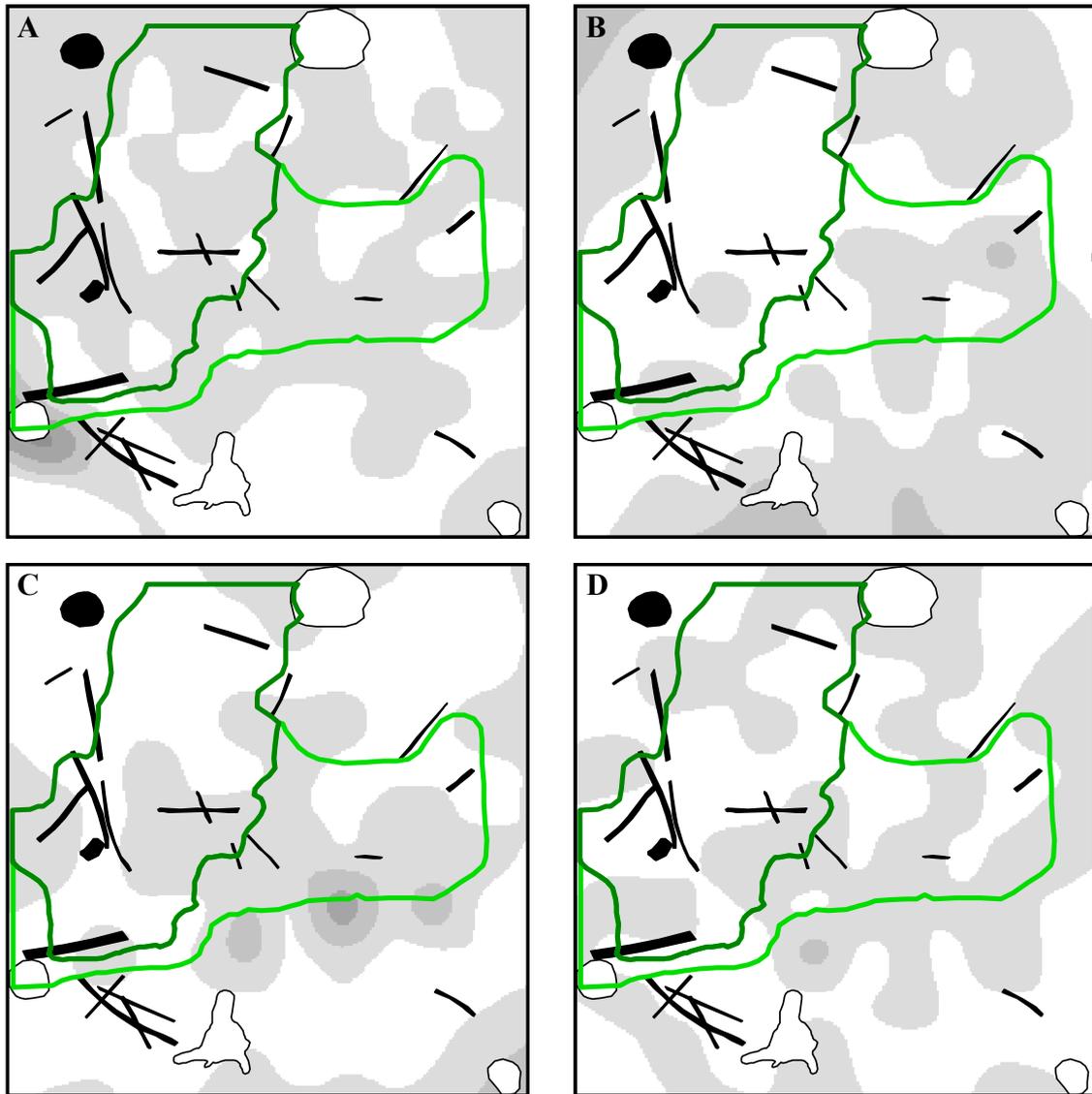


Abb. 37: Verteilungskarten der Individuendichten weitere Charakterarten der Weichholzzaue: **A:** *I. anglicana*; **B:** *S. pumilis*; **C:** *P. aquatica*; **D:** *S. signatus*. Legende wie in Abb. 36.

< 0,001), dessen Verteilung ein ähnliches aber umgekehrtes Bild zeigte.

Zwei weitere Hauptarten (*P. aurantiaca* und *I. anglicana*) zeigten eine zu den drei häufigsten Arten genau entgegengesetzte Verteilung, mit ihren höchsten Dichten in der wasser-abgewandten Hälfte der Fläche (= zum Wald hin, links in Abb. 36D und 37A). Die Dichten dieser Arten korrelierten ebenfalls signifikant miteinander und die Dichten von *P. aurantiaca* korrelierten stark negativ mit den Dichten der ersten drei Arten (Tab. 8). *P. aurantiaca* korrelierte auch stark positiv mit dem C/N-Verhältnis ($\rho = 0,604$; $P < 0,001$).

Die restlichen Charakterarten weisen deutlich niedrigere Abundanzen und nur einzelne Bereiche erhöhter Dichten auf (Abb. 37). Während *S. pumilis* ihre stärkste Verbreitung wie die drei häufigsten Arten ebenfalls in der wasser-zugewandten Seite der Fläche aufwies (Abb. 37B), zeigten außer *I. anglicana* (s.o.) die restlichen Arten keine deutlichen Verteilungsmuster.

Tabelle 8: Spearman Korrelationen der Arten der Weichholzauefläche miteinander. Korreliert wurden die Individuendichten. Gezeigt sind v.a. Arten, die signifikante Korrelationen von $\rho > 0,300$ miteinander aufwiesen.

	<i>I. minor</i>	<i>S. aureus</i>	<i>A. uniformis</i>
<i>S. aureus</i>	0,485 (<0,001)	--	
<i>A. uniformis</i>	0,654 (<0,001)	0,427 (<0,001)	--
<i>P. aurantiaca</i>	-0,599 (<0,001)	-0,417 (<0,001)	-0,477 (<0,001)
<i>I. anglicana</i>			0,341 (<0,001)
	<i>Sds. sp. (Juv.)</i>	<i>S. malmgreni</i>	<i>P. aquatica</i>
<i>S. malmgreni</i>	0,441 (<0,001)	--	
<i>P. aquatica</i>		0,246 (0,007)	--
<i>S. parvulus</i>			0,239 (0,008)
<i>S. signatus</i>			0,311 (0,001)

lungsgradienten (Abb. 37C, D). Bei allen diesen Arten wurden keine signifikanten Korrelationen mit abiotischen Bodenparametern festgestellt.

Die Begleitarten zeigten sehr fleckenartige Verteilungsmuster in ihren Verbreitungen und meist niedrige Abundanzen pro Probe, so dass ihre Verteilungen eher durch

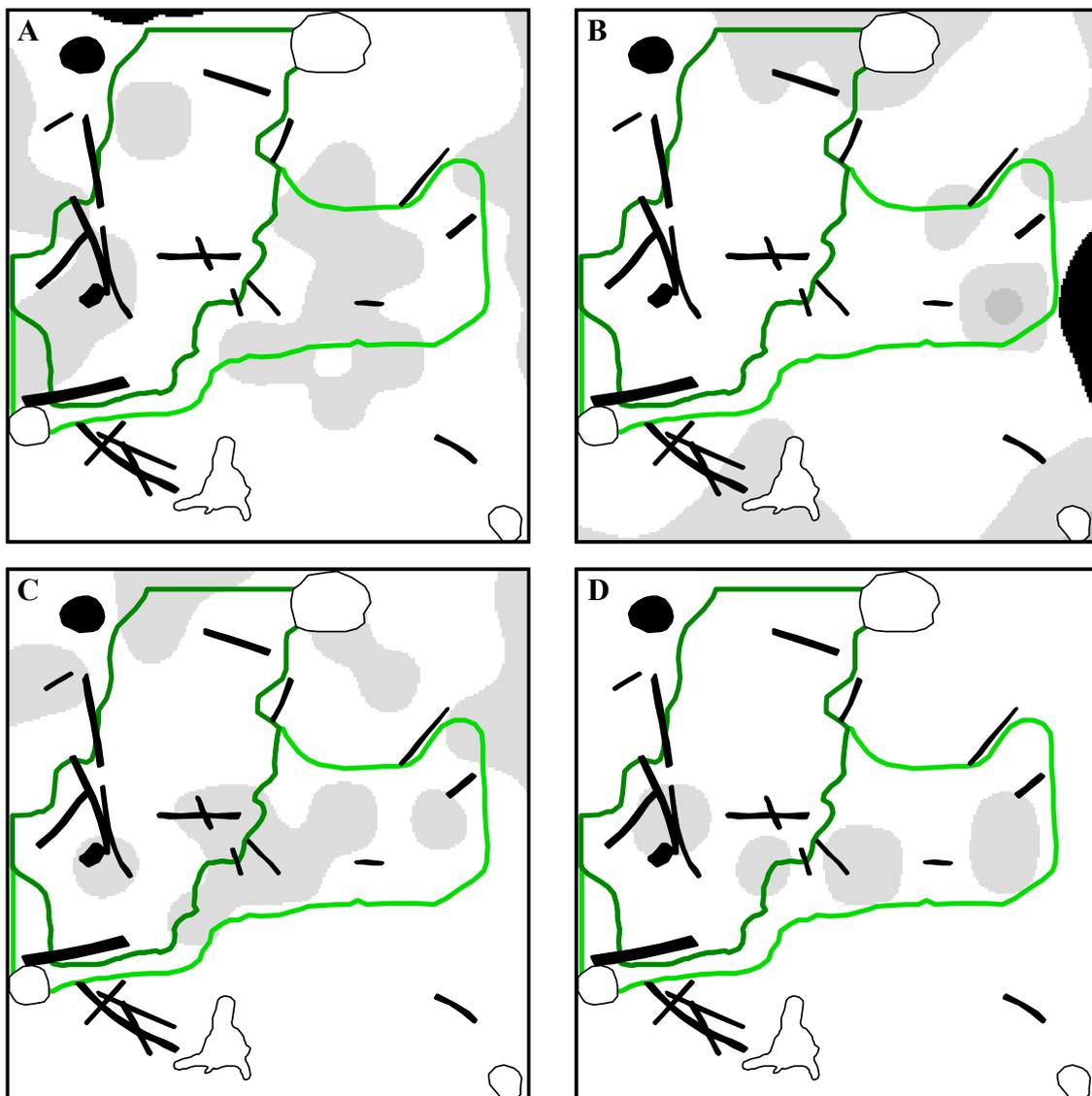


Abb. 38: Verteilungskarten der Individuendichten einiger Begleitarten der Weichholzaue. **A:** *S. malmgreni*; **B:** *F. quadrioculata*; **C:** *A. acanthophthalmus*; **D:** *S. parvulus*. Legende wie in Abb. 36.

Präsenz/Absenz als durch Dichteunterschiede gekennzeichnet waren (Abb. 38). Ihr Auftreten lässt keine deutlichen Gradienten erkennen. Interessant ist der Tatsache, dass die Dichten der hygrophilen *P. aquatica* und der *Sminthurides* Arten miteinander korrelierten (Tab. 8), obwohl ihre Verteilungen keine makroskopisch erkennbaren Zusammenhänge mit Geländestrukturen oder -gradienten zeigten.

Die Verteilungen der Arten der Hartholzaue zeigten nicht so deutliche Zusammenhänge, weder mit Geländestrukturen noch untereinander. Die vier häufigsten Hauptarten weisen voneinander relativ unabhängige Verteilungen auf (Abb. 39). Es wurden hierbei weder Korrelationen miteinander noch mit abiotischen Bodenparametern festgestellt. Lediglich

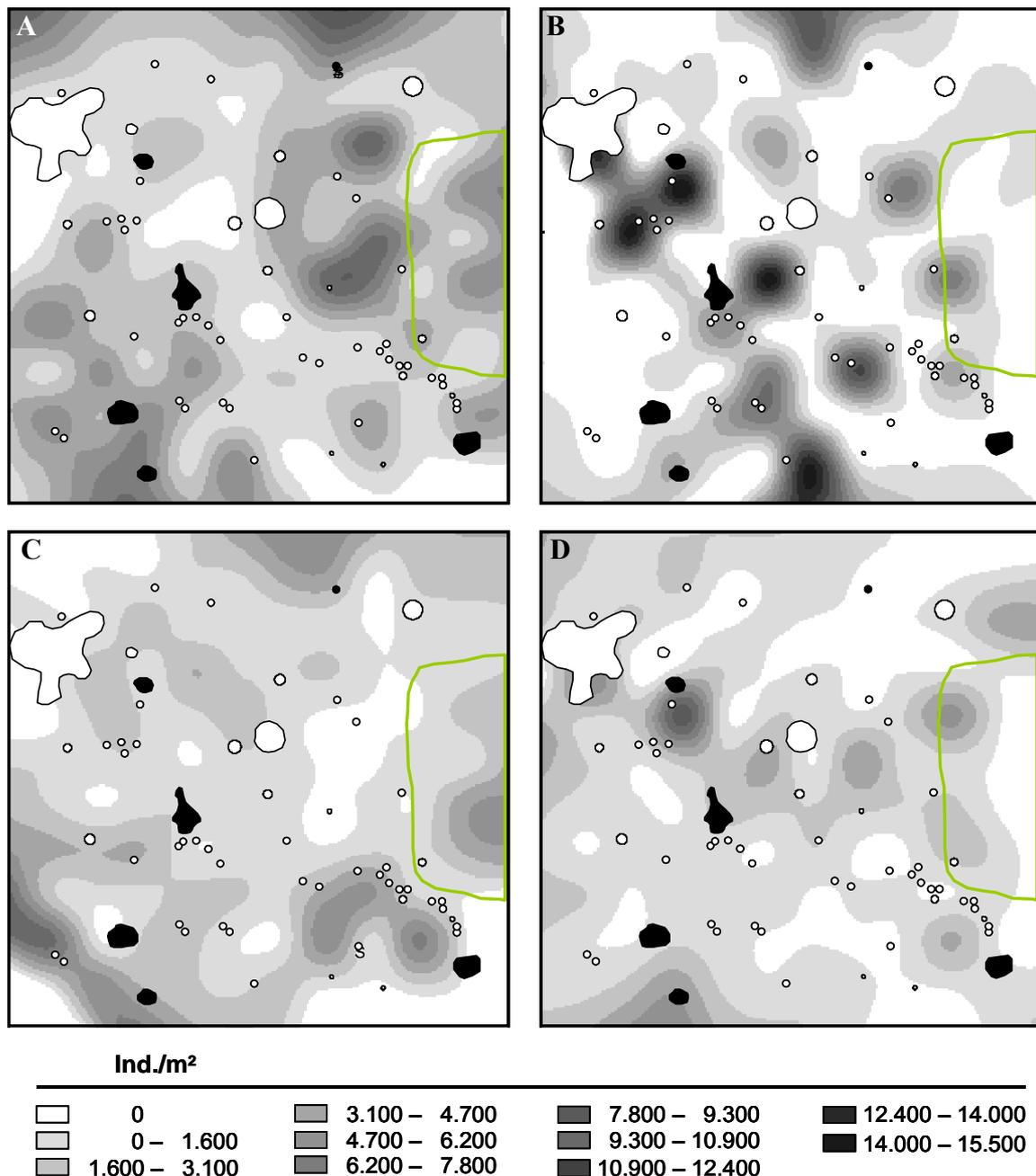


Abb. 39: Verteilungskarten der Individuendichten einiger Hauptarten der Hartholzaue. **A:** *I. minor*; **B:** *I. palustris*; **C:** *S. quadrispini*; **D:** *S. pumilis*. Für Erklärungen der Vegetationszeichnungen (z.T. nur als Umrisse), s. Material und Methoden.

Tabelle 9: Spearmann Korrelationen der Arten der Hartholzauefläche miteinander. Angaben wie in Tab. 8.

	<i>I. minor</i>	<i>F. manolachei</i>
<i>M. minimus</i>	0,329 (<0,001)	
<i>F. manolachei</i>	0,328 (<0,001)	--
<i>F. quadrioc.</i>		0,477 (<0,001)

gleichmäßig über die Fläche verteilt vor.

I. minor zeigte Ähnlichkeiten in der Verteilung mit zwei weiteren Hauptarten (*M. minimus* und *F. manolachei*; Tab. 9). Während *I. palustris* starke, aber disjunkte Verteilungszentren (= Aggregationen) aufwies, kamen die anderen drei Arten vergleichsweise

Die restlichen Charakterarten der Hartholzaue zeigten ebenfalls relativ gleichmäßige Verteilungen ohne deutliche Verbreitungsschwerpunkte (Abb. 40). Dabei weisen die zwei *Folsomia* Arten miteinander wie auch z.T. mit *I. minor* ähnliche Verteilungen auf (Tab. 9). Sowohl *F. mirabilis* als auch die Begleitarten (Abb. 41) waren wie die Begleitarten der Weichholzaue durch niedrige Abundanzen pro Probe und musterartige, eher

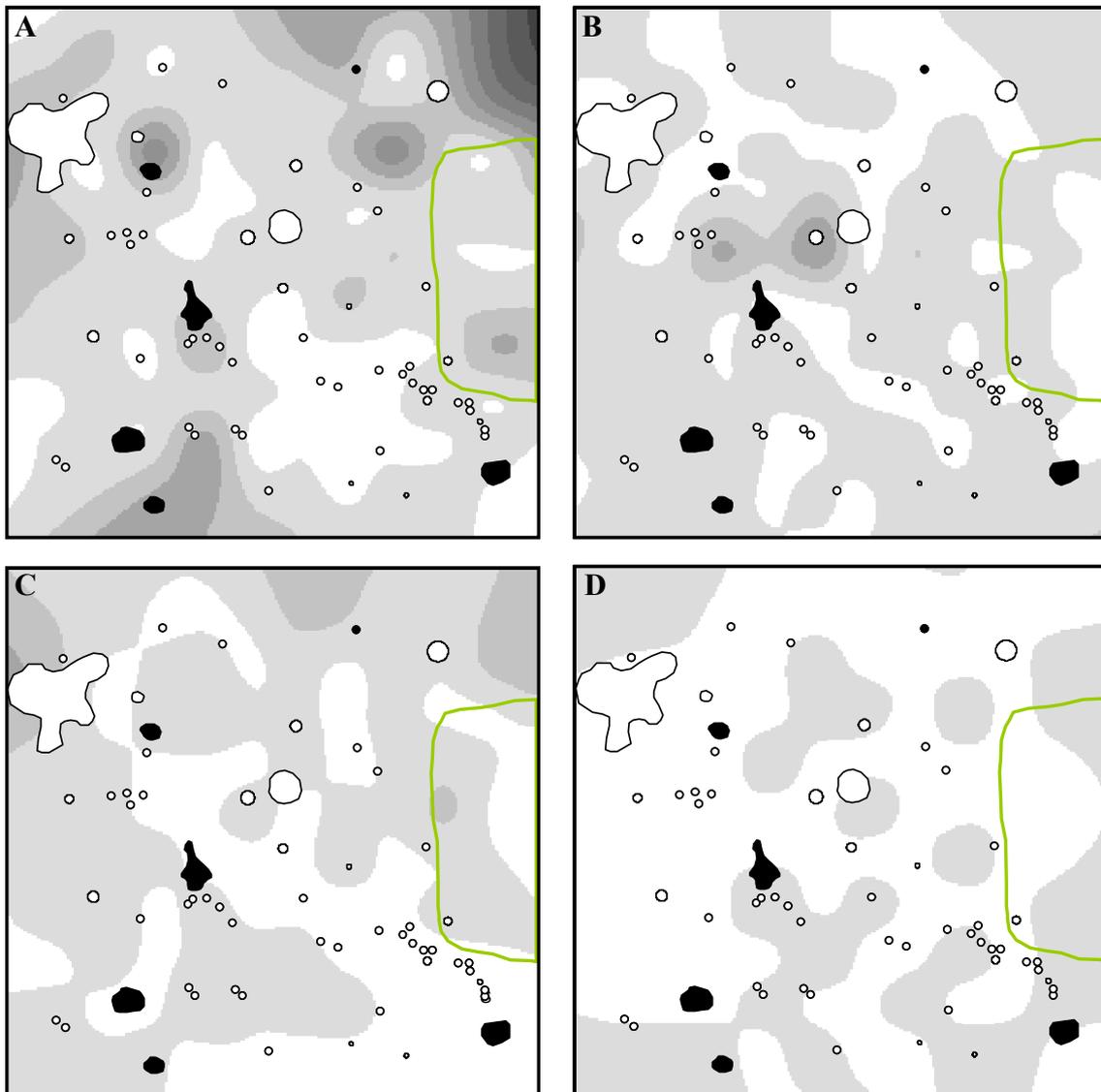


Abb. 40: Verteilungskarten der Individuendichten weitere Charakterarten der Hartholzaue: **A:** *F. manolachei*; **B:** *S. aureus*; **C:** *F. quadrioculata*; **D:** *F. mirabilis*. Legende wie in Abb. 39.

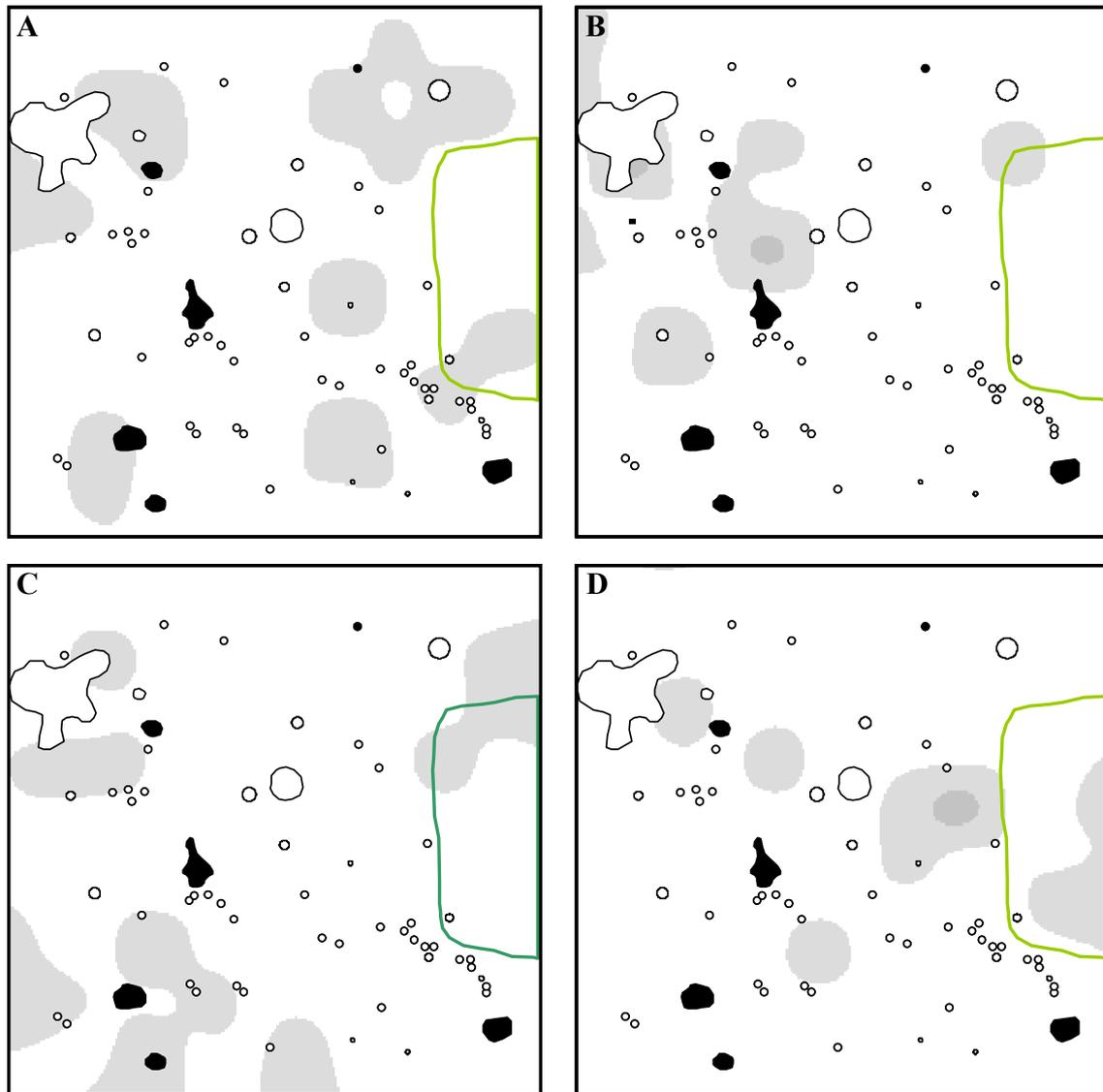


Abb. 41: Verteilungskarten der Individuendichten einiger Begleitarten der Hartholzau. **A:** *M. hylophila*, **B:** *I. viridis*, **C:** *D. minuta*, **D:** *A. caecus*. Legende wie in Abb. 39.

Präsenz/Absenz-Verteilungen charakterisiert. Ihre Verteilungen zeigten keine Zusammenhänge, weder miteinander, mit Geländestrukturen noch mit abiotischen Bodenparametern. Die restlichen Arten beider Untersuchungsflächen wiesen ebenfalls eine eher (zumindest makroskopisch) „zufällige“ Verteilung auf (Abb. 42).

Auf beiden Flächen waren die Verteilungen der ermittelten ökologischen Gruppen jeweils deutlich voneinander getrennt. In der Weichholzau waren die Artenzahlen der einzelnen ökologischen Gruppen gleichmäßiger als die Individuendichten verteilt. Gruppe B bestand v.a. aus hygrotoleranten Arten (s.o. und RUSSELL et al. 2002) und war eher zum wasserseitigen Teil der Fläche hin verteilt (rechts in Abb. 43B). Dies entspricht der Verteilung der Individuendichten insgesamt, da sie von denen von *I. minor* geprägt waren, die in dieser Gruppe vertreten war (wie auch *A. uniformis* und *S. aureus*). Entsprechend dieser Verteilung korrelierte die Gruppe stark negativ mit pH und C/N, aber auch schwach positiv mit Bodenfeuchte (Tab. 10). Demgegenüber folgte die Verteilung der Gruppe A

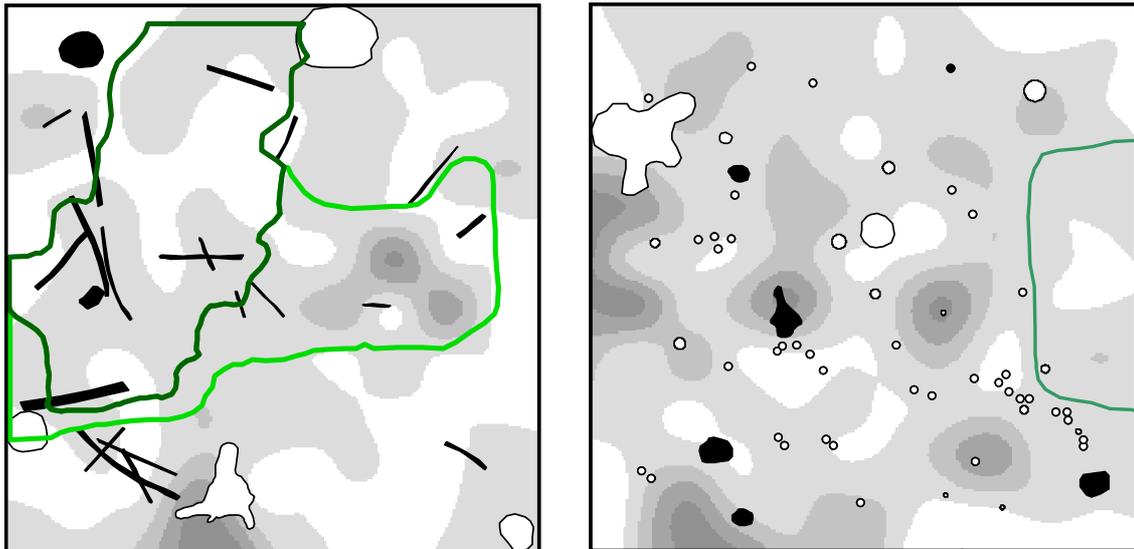


Abb. 42: Verteilungskarten der zusammengefassten Individuendichten der Restarten (= Nebenarten, „seltene“ Arten). *Links*: Weichholzaue; *rechts*: Hartholzaue. Für Erklärungen der Vegetationszeichnungen (z.T. nur als Umrisse), s. Material und Methoden. Legende wie in Abb. 39.

eher der Bodenvegetation und war stärker im wasser-abgewandten Teil der Fläche verbreitet (links in Abb. 43A). Die Verteilung dieser Gruppe korrelierte negativ mit derjenigen von Gruppe A ($\rho = -0,404$, $P < 0,001$) und positiv mit pH und C/N (Tab. 10). Diese Gruppe bestand u.a. aus hygrophilen Arten (*Sminthurides* Arten, *Podura aquatica*, *P. aurantiaca*, s.o. und RUSSELL et al. 2002). Allerdings bestand die Verteilung dieser Gruppe aus zwei Teilen: die stark hygrophilen Arten (*Sminthurides*, *Podura*) unter der Bodenvegetation und eher zum Wasser hin (rechts im Bild) verbreitet und Arten wie *P. aurantiaca* und *Isotoma viridis*, die eher in Richtung Wald (links im Bild) verteilt waren. Die Schwerpunkte der Verbreitung der Gruppe C befanden sich in Lücken der Verteilungen der anderen zwei Gruppen und waren ohne erkennbaren Zusammenhang mit Geländestrukturen (Abb. 43). Diese Gruppe korrelierte lediglich schwach mit dem pH-Wert (Tab. 10).

Tabelle 10: Spearman Korrelationen der Individuendichten der ökologischen Gruppen der Weichholzaunen mit abiotischen Bodenparameter.

	pH	C/N	Feuchte
Grp. A	0,257 (0,013)	0,455 (<0,001)	
Grp. B	-0,306 (0,002)	-0,559 (<0,001)	0,278 (0,003)
Grp. C	0,250 (0,012)		

Deutlich getrennte Verteilungen der verschiedenen ökologischen Gruppen waren auch in der Hartholzaue zu erkennen (Abb. 44). Hier waren die verschiedenen ökologischen Gruppen ebenfalls in Lücken zueinander verteilt, allerdings ohne erkennbaren Zusammenhang mit den Boden- oder Geländestrukturen. Lediglich die Gruppe C korrelierte schwach mit der Bodenfeuchte ($\rho = 0,257$, $P = 0,010$). Obwohl die Verbreitungen der drei Gruppen scheinbar deutlicher als in der Weichholzaue getrennt waren, ergaben sich keine signifikanten (auch keine negativen) Korrelationen zwischen den Gruppen.

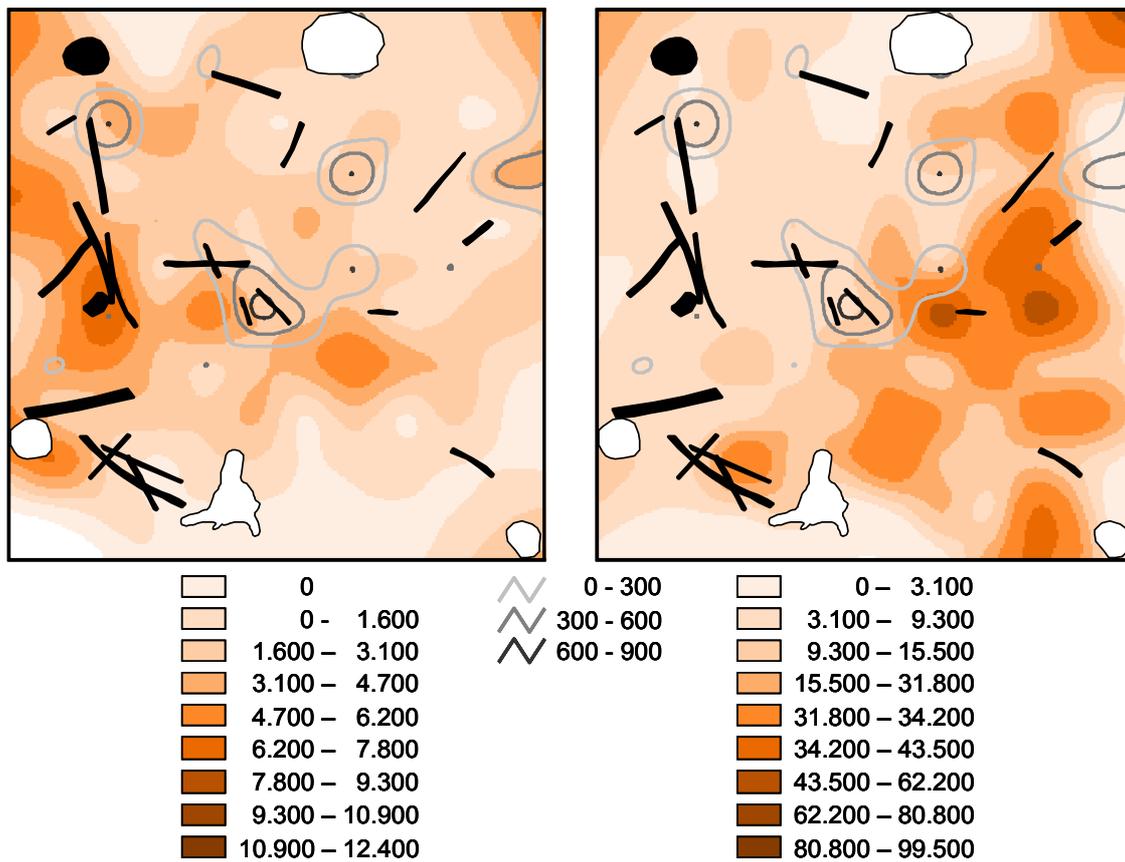


Abb. 43: Verteilungskarten der zusammengefassten Individuendichten der qualitativen (= „ökologischen“) Gruppen der Weichholzaue. *Links*: Ökologische Gruppen A und C; *rechts*: Ökologische Gruppen B und C.

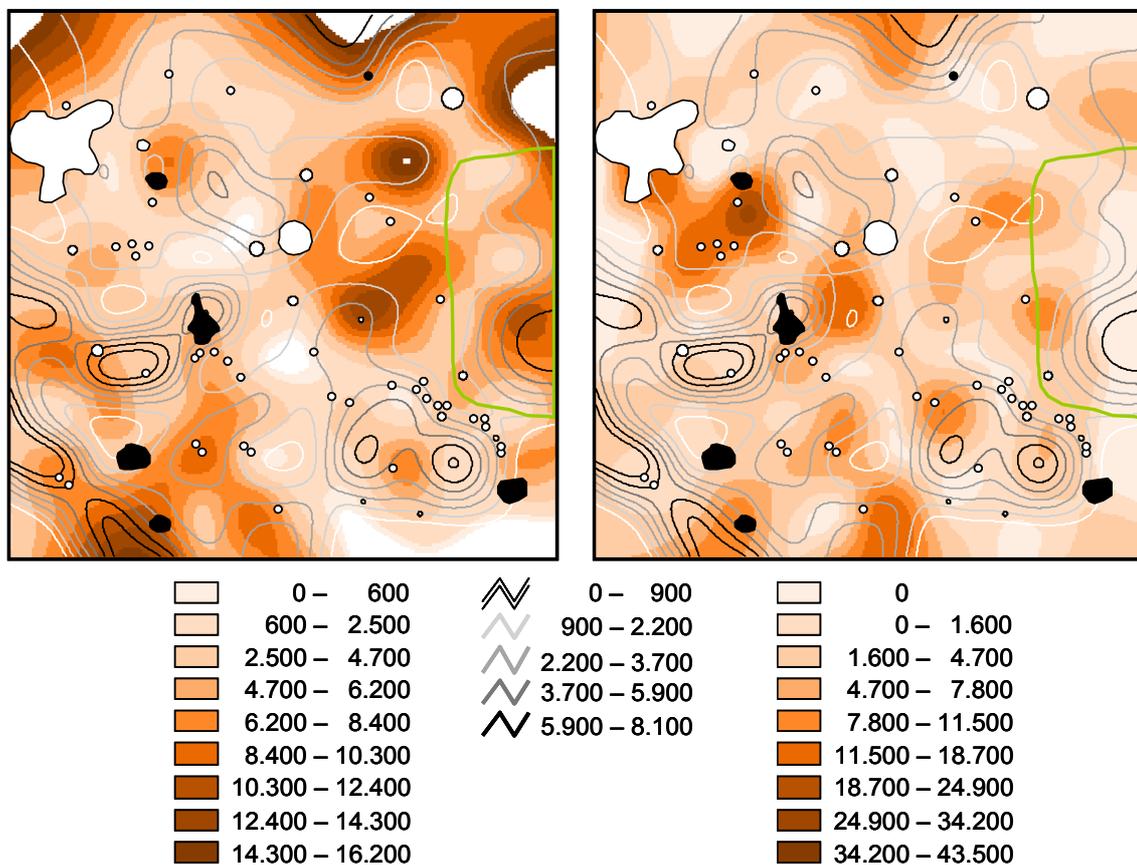


Abb. 44: Verteilungskarten der Individuendichten der qualitativen (= „ökologischen“) Gruppen der Weichholzaue. *Links*: Ökologische Gruppen A und C; *rechts*: Ökologische Gruppen B und C.

3.3. Vertikalverteilung

3.3.1. Erfasste Gemeinschaften

Die Untersuchungen zur Vertikalverteilung der Collembola erbrachten auf den vier Versuchsflächen insgesamt 2397 Individuen und 57 Arten. Dabei wurden in den Hartholzauen mit durchschnittlichen Dichten von 27.700 Ind./m² und 48 Arten individuen- und artenreichere Gemeinschaften als in der Weichholzauen (durchschnittlich 6.800 Ind./m², 20 Arten) festgestellt (Abb. 45).

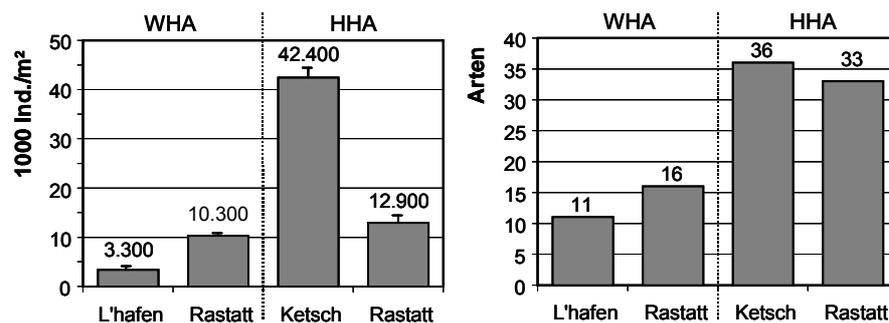


Abb. 45: Allgemeine biotische Parameter der Gemeinschaften aus den zur Charakterisierung der Vertikalverteilung untersuchten Flächen. *Links:* Individuendichten; *rechts:* Artenzahlen.

Die Weichholzauen wiesen insgesamt 439 Individuen und 20 Arten auf. Dabei wurden in Rastatt höhere Dichten und mehr Arten als in Leopoldshafen nachgewiesen (Abb 45). Auf beiden Flächen kamen typische Weichholzauen-Gemeinschaften vor. Die meisten Arten, die in Leopoldshafen nachgewiesen wurden (Abb. 46), wurden auch in Rastatt festgestellt (Abb. 47). In Leopoldshafen waren lediglich noch stark hygrophile Arten wie z.B. *P. aquatica* oder *S. malmgreni* nachzuweisen. In Rastatt wurden die vielen zusätzlichen Arten meist nur in wenigen Individuen vorgefunden. Die Artenähnlichkeit reflektiert diese gemeinsame Basis an Arten (Jaccard-Index: 35,0%). Die Gemeinschaft in Leopoldshafen war relativ ausgeglichen (Abb. 46). Demgegenüber kam in Rastatt eine Art (*I. minor*) in übermäßig hohen Dominanzen vor (Abb. 47), was die erhöhten Dichten auf dieser Fläche erklärt. Auf beiden Flächen dominierten ähnliche Arten, wenn auch z.T. in unterschiedlicher Reihenfolge. Die Dominanzähnlichkeit zwischen den beiden Flächen

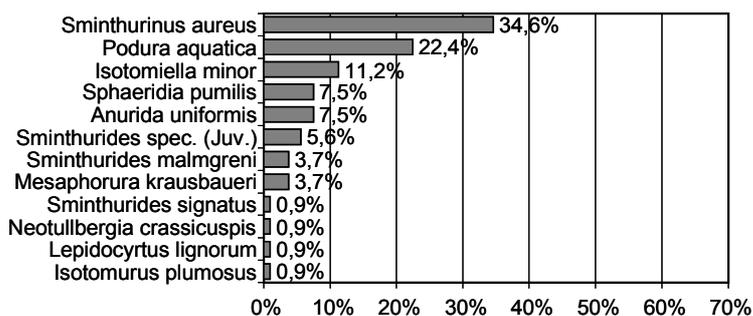


Abb. 46: Erfasste Gesamtgemeinschaft der Weichholzaue in Leopoldshafen. Zusammenfassung aller Tiefenschichten.

entsprach diesen Verhältnissen (Renkonen-Index: 36,3%).

Die Hartholzauen wiesen insgesamt 1958 Arten und 48 Arten auf. Die Artenzusammensetzung und Gemeinschaftsstruktur der Flächen der Hartholzaue

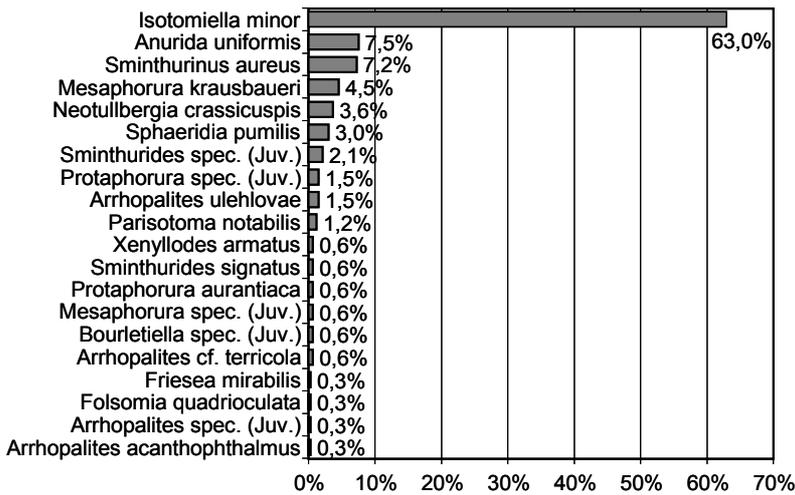


Abb. 47: Erfasste Gesamtgemeinschaft der Weichholzaue in Rastatt. Zusammenfassung aller Tiefenschichten.

unterschied sich deutlich von denen der Weichholzaue. Dementsprechend war die Artenähnlichkeit (19,3%) und

Dominanzähnlichkeit (25,6%) zwischen den Gemeinschaften der zwei Auenstufen sehr gering.

Die Hartholzauen in Ketsch wiesen individuenreicher Gemeinschaften auf als die in Rastatt (Abb. 45). Beiden Flächen zeigten ähnliche Artenzahlen (36 bzw. 33). Diese typischen Hartholzauen-Gemeinschaften waren relativ ausgeglichen (Abb. 48 und 49). Sie zeichneten sich im Vergleich zu den Gemeinschaften der Weichholzaunen durch eine relativ hohe Anzahl an Arten

geringer Abundanz aus. Auf beiden Flächen dominierten die gleichen Arten, wenngleich z.T. mit geringen Abweichungen in der Reihenfolge. Dementsprechend war die Dominanzähnlichkeit sehr hoch (Renkonen-Index: 55,1%). Trotz dieser Ähnlichkeit gab es Unterschiede in der Artenzusammensetzung der beiden Flächen, was sich in der niedrigeren Artenähnlichkeit wieder spiegelte (Jaccard-Index: 36,7%).

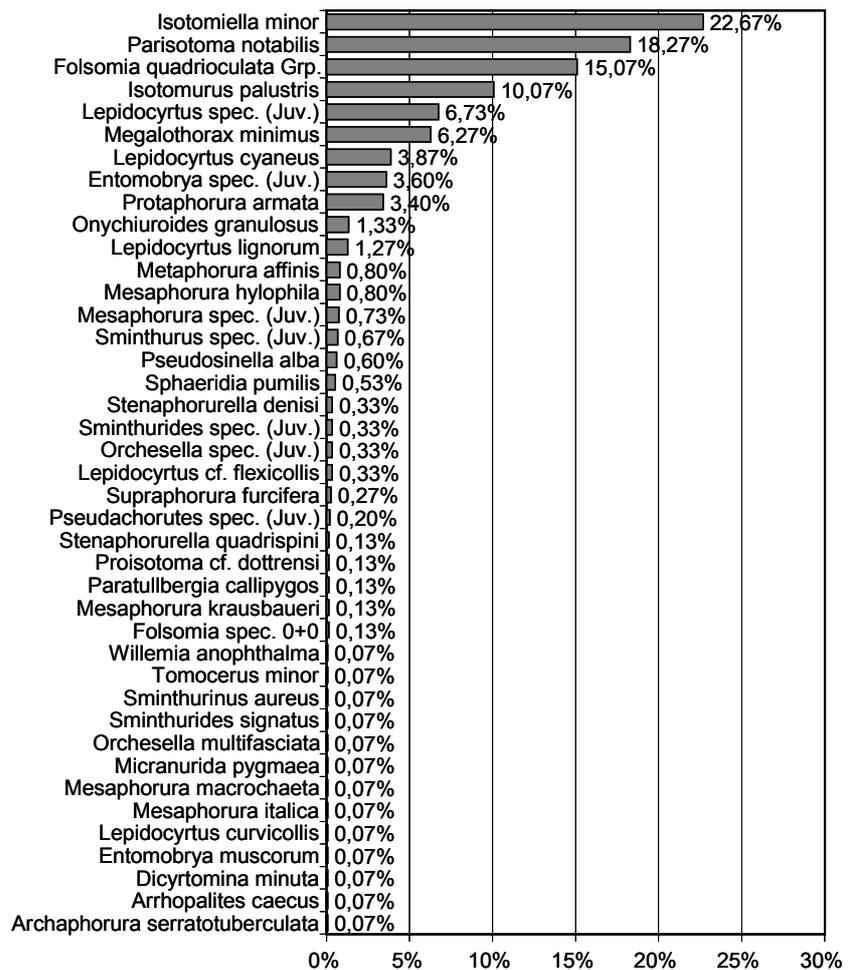


Abb. 48: Erfasste Gesamtgemeinschaft der Hartholzaue in Ketsch. Zusammenfassung aller Tiefenschichten.

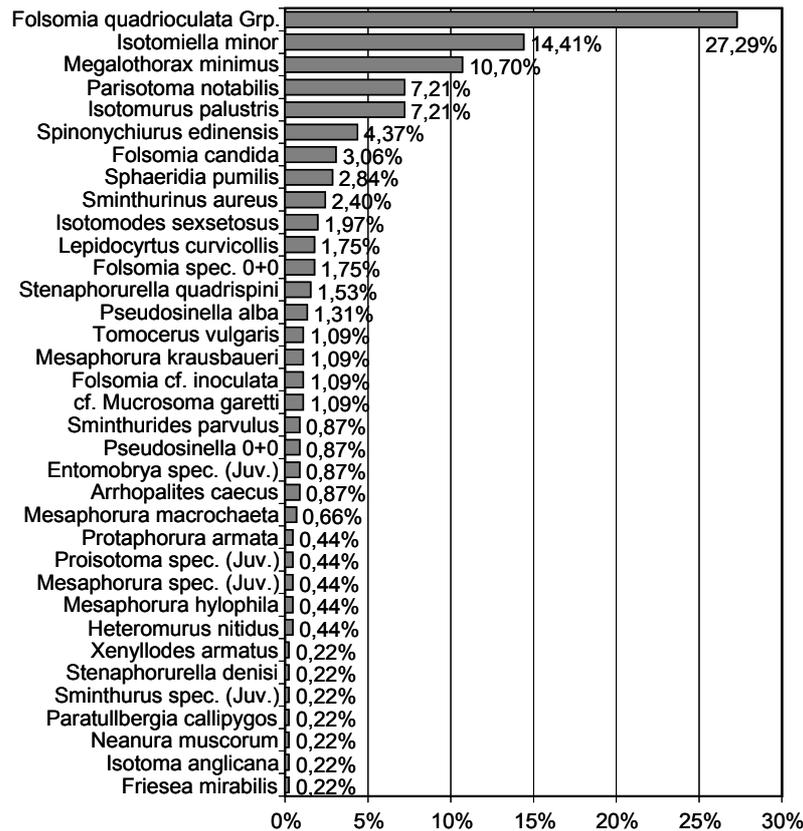


Abb. 49: Erfasste Gesamtgemeinschaft der Hartholzau in Rastatt. Zusammenfassung aller Tiefenschichten.

3.3.2. Verteilungsunterschiede

3.3.2.1. Abiotik

Deutliche Unterschiede in der Vertikalverteilung abiotischer Bodenparameter wurde nur bei der Bodentemperatur und -feuchte festgestellt. In der Weichholzaue waren diese besonders ausgeprägt (Abb. 50). Die Bodentemperatur zeigte dort mit der Tiefe signifikant abnehmende Temperaturen von bis zu vier Grad ($\chi^2 = 60,443$; $P < 0,001$). Dabei waren insbesondere die oberen zwei Schichten signifikant wärmer als die darunter liegenden Schichten (P meist $< 0,001$). Die Tiefenverteilung der Bodenfeuchte war nicht so ausgeprägt ($\chi^2 = 7,085$; $P < 0,069$) und zeigte hauptsächlich in Leopoldshafen signifikante Unterschiede ($\chi^2 = 8,332$; $P = 0,040$). Die Tiefe von 2,5 - 5,0 cm wies die höchste Feuchte

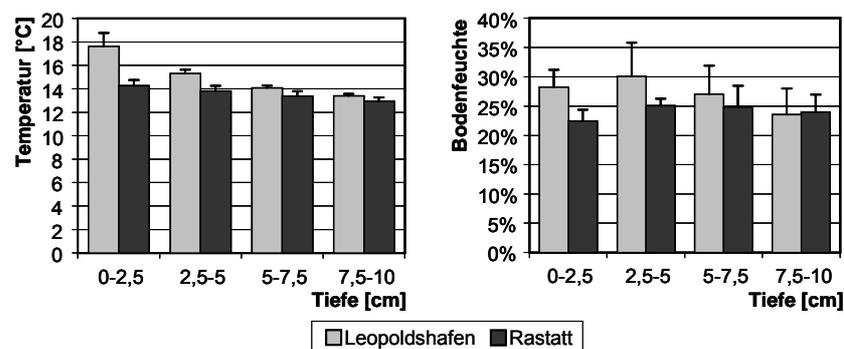


Abb. 50: Erfasste abiotische Bodenparameter der verschiedenen Tiefen aus der Weichholzaue. Links: Bodentemperatur; rechts: Bodenfeuchte.

auf und war damit signifikant feuchter als die Tiefe von 7,5 – 10,0cm ($P < 0,05$).

Die Bodentemperatur der Hartholzaue war höher und die Bodenfeuchte niedriger als die der Weichholzaue. Während die Bodentemperatur eher mit dem Zeitpunkt der Messungen zusammenhing, könnte die Bodenfeuchte durchaus auenstufenspezifische Unterschiede widerspiegeln. Die Unterschiede in den Werten der einzelnen Tiefen waren außerdem nicht so ausgeprägt wie die der Weichholzaue (Abb. 51). Die Temperaturen zeigten trotzdem signifikante Abnahmen mit zunehmender Tiefe ($\chi^2 = 54,660$; $P < 0,001$). V.a. die oberste zwei Tiefenstufen waren signifikant wärmer als die untersten fünf Zentimeter (P meist $< 0,001$). Die Bodenfeuchten wiesen nur eine Tendenz zur Abnahme mit der Tiefe ($\chi^2 = 6,438$; $P = 0,092$), und die Unterschiede waren nur in Ketsch signifikant ($\chi^2 = 9,039$; $P = 0,029$). Hier war v.a. die Schicht in 0 - 2,5 cm Tiefe feuchter als die in 7,5 - 10,0 cm ($P < 0,05$).

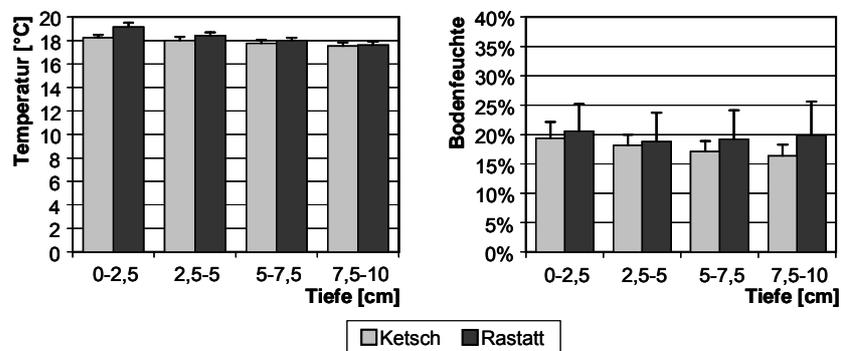


Abb. 51: Erfasste abiotische Bodenparameter der verschiedenen Tiefen aus der Hartholzaue. *Links*: Bodentemperatur; *rechts*: Bodenfeuchte.

3.3.2.2. Tiefenverteilung der Collembola

Die Gesamtgemeinschaften wiesen eine deutlich ausgeprägte Vertikalverteilung auf, wobei der Hauptteil der Individuen immer in den obersten 5 cm festgestellt wurde (Abb. 52). Die Flächen der Weichholzaue zeigten dabei etwas unterschiedliche Verteilungen. In Leopoldshafen kamen ca. 75% aller Individuen in den obersten 2,5 cm vor, während in allen anderen Tiefen signifikant weniger Individuen (meist unter 10%) registriert wurde

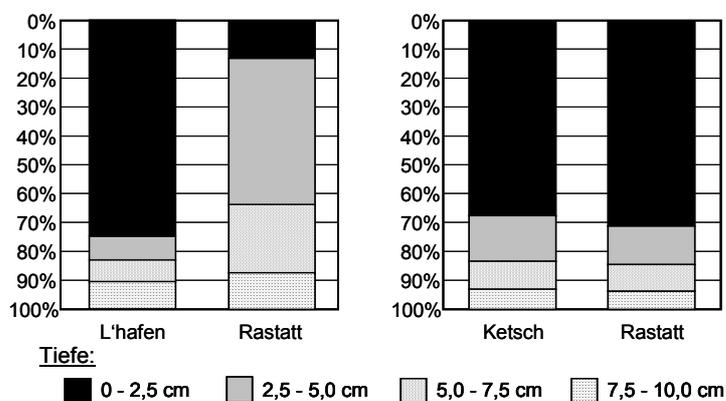


Abb. 52: Vertikalverteilung der Individuendichten der erfassten Gemeinschaften (in Prozent der Gesamtindividuen der Gemeinschaft). *Links*: Weichholzaue; *rechts*: Hartholzaue.

($\chi^2 = 23,172$; $P < 0,001$). In Rastatt befanden sich demgegenüber die Mehrheit der Individuen (etwas über 50%) in der Tiefe 2,5 – 5 cm und ca. 65% in den obersten 5 cm. In der Tiefe 2,5 – 5 cm wurden signifikant mehr Individuen nachgewiesen als in den darüber liegenden 2,5 cm und in der tiefsten

Schicht ($\chi^2 = 11,757$; $P = 0,008$). Die Vertikalverteilung der Collembolen der Hartholzauen war auf den beiden Untersuchungsstandorten sehr ähnlich, wenn auch auf verschiedenen Absolutniveaus. Obwohl in Ketsch fast die dreifache Individuendichte erfasst wurde als in Rastatt, waren die relativen Anteile in den verschiedenen Tiefenschichten auf den beiden Standorten jedoch annähernd identisch (Abb. 52). Ca. 70% aller Individuen wurden in den obersten 2,5 cm erfasst und über 80% in den obersten 5 cm. Die Unterschiede zwischen den verschiedenen Tiefen waren hochsignifikant, wobei in den Tiefen 0-2,5 cm und 2,5-5 cm signifikant mehr Individuen als in den zwei darunter liegenden Schichten ($\chi^2 = 39,718$; $P < 0,001$) vorkamen.

Auch in den Weichholzauen kam in den obersten 5 cm Boden der Hauptteil der einzelnen Arten ebenfalls in signifikant höheren Individuenzahlen vor (Abb. 53). *I. minor* wurde zwar in Leopoldshafen nur zur Hälfte (genau 50%) in diesen Bereich vorgefunden, in Rastatt aber zu ca. 65% in der Schicht 2,5 – 5 cm ($\chi^2 = 19,664$; $P < 0,001$). In Rastatt ist in dieser Schicht die erhöhte Gesamtdichte der Collembola v.a. auf dieser Art zurückzuführen. Andere Haupt- bzw. Charakterarten wurden aber nur bzw. hauptsächlich in den oberen 5 cm festgestellt, mit hochsignifikant mehr Individuen in den obersten 2,5 cm (z.B. *S. aureus*: $\chi^2 = 47,223$; $P < 0,001$, *P. aquatica*: $\chi^2 = 25,696$; $P < 0,001$, oder *S. pumilis*: $\chi^2 = 22,867$; $P < 0,001$; Abb. 53). Weitere Begleitarten wurden ebenfalls in den obersten 5 cm vorgefunden (z.B. *M. krausbaueri*: $\chi^2 = 5,188$; $P = 0,191$ oder *Sminthurides* spp.: $\chi^2 = 8,751$; $P = 0,033$). Die geringen bzw. fehlenden Signifikanzen sind auf die sehr geringen Individuenzahlen dieser Arten zurückzuführen.

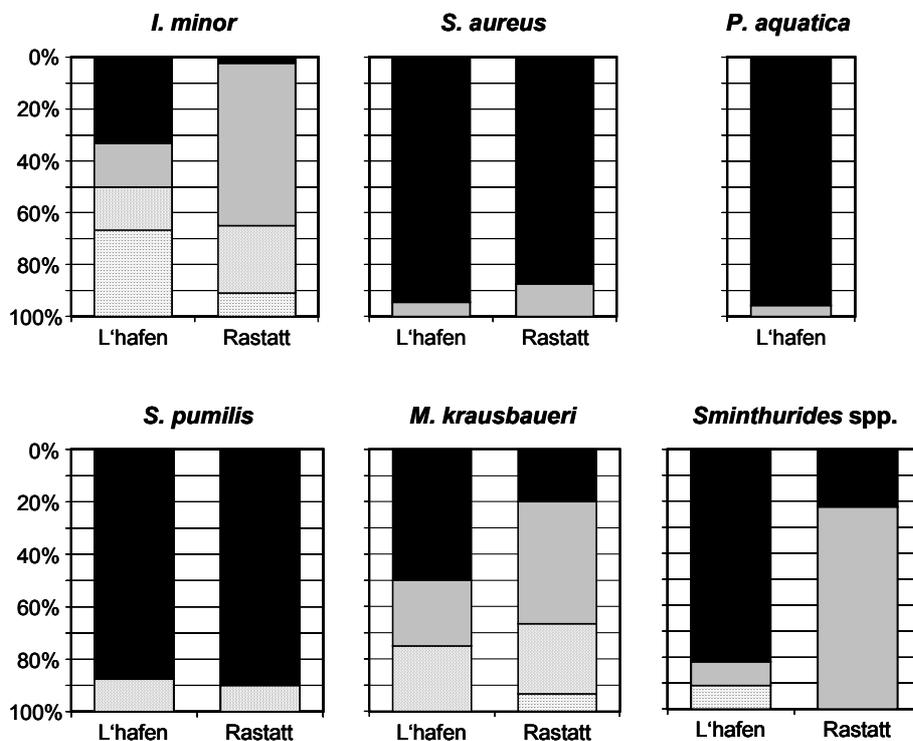


Abb. 53: Vertikalverteilung der Individuendichten einzelner Arten der Weichholzau (ep- u. hemiedaphische Arten). In Prozent der Gesamtindividuen-dichte der jeweiligen Art. Legende wie in Abb. 52.

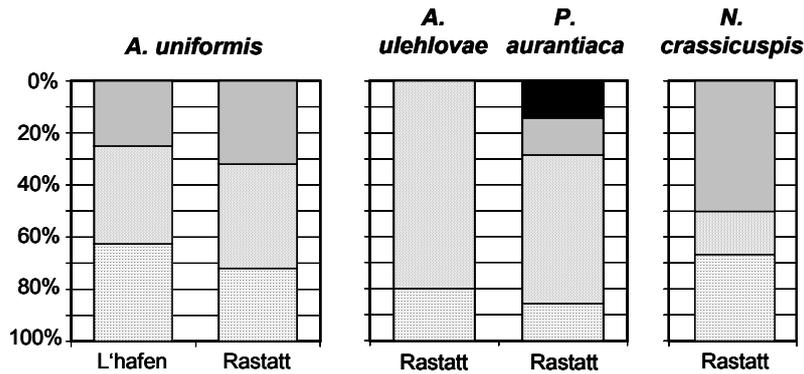


Abb. 54: Vertikalverteilung der Individuendichten weiterer Arten der Weichholzaue (euedaphische Arten). In Prozent der Gesamtindividuedichte der jeweiligen Art. Legende wie in 52.

Andere (wenige) Arten der Weichholzaunen wurden wiederum in tieferen Schichten in höheren Individuenzahlen festgestellt (4 in Leopoldshafen und 5 in Rastatt; vgl. Abb. 54). Wichtig hierbei war die Hauptart *A. uniformis*, die in signifikant höheren Zahlen v.a. in der

Schicht 5 – 7,5 cm vorkam ($\chi^2 = 11,336$; $P = 0,037$). Die anderen Arten wurden in zu geringen Zahlen festgestellt, um eine statistische Überprüfung der Ergebnisse zu erlauben. Die häufigsten dieser tiefer vorkommenden Arten wurden allerdings auch in den darüber liegenden Schichten (0 – 5 cm) nachgewiesen, wenn auch in geringeren Individuendichten. Nur einzelne Arten kamen ausschließlich unterhalb 5 cm vor. Dies betraf 3 der 16 Arten (19%) in Rastatt und 3 der 11 Arten in Leopoldshafen (immerhin 27%). In Rastatt kamen neben den in Abb. 54 gezeigten Arten auch noch *F. mirabilis* und *P. notabilis* vor. In Leopoldshafen waren dies noch *I. plumosus*, *L. lignorum* und *N. crassicuspis*. Auf beiden Flächen bezogen waren dies nur 4 der 33 Arten (12%). Alle diese Arten stellten lediglich Neben- und Restarten dar.

In den Hartholzauen wiesen die obersten 5 cm nahezu alle Charakter- und Begleitarten in signifikant höheren Individuenzahlen auf, meist sogar die obersten 2,5 cm (Abb. 55). *I. minor* wurde in Ketsch zu 50% in der Tiefe 0 – 2,5 cm und in beiden Flächen zu mindestens 75% in den obersten 5 cm registriert ($\chi^2 = 23,653$; $P < 0,001$). Mehr als 75% der meisten sonstigen Hauptarten wurden in den obersten 2,5 cm erfasst (*P. notabilis*: $\chi^2 = 26,101$; $P < 0,001$; *F. quadrioculata*: $\chi^2 = 45,658$; $P < 0,001$, *I. palustris*: $\chi^2 = 31,699$; $P < 0,001$; *M. minimus*: $\chi^2 = 17,760$; $P < 0,001$). Auch juvenile *Lepidocyrtus*-Arten wurden in signifikant höheren Individuenzahlen in den obersten 2,5 cm nachgewiesen ($\chi^2 = 19,799$; $P < 0,001$). Lediglich *S. edinensis* kam nur zu 50% in den obersten 5 cm vor, die meisten Individuen jedoch in 2,5 – 5 cm. Aufgrund der geringen Individuenzahl dieser Art (20 Ind.) waren die Ergebnisse jedoch statistisch nicht signifikant ($\chi^2 = 1,540$; $P = 0,673$). Die restlichen Begleitarten kamen ebenfalls v.a. in den obersten 5 cm vor (in Ketsch: *L. cyaneus*: $\chi^2 = 17,760$; $P < 0,001$, juvenile *Entomobrya*: $\chi^2 = 9,513$; $P = 0,023$ und *P. armata*: $\chi^2 = 9,908$; $P = 0,019$; aus Rastatt *F. candida* ausschließlich in 0 – 5 cm).

Wie in der Weichholzaue wurde ebenfalls in der Hartholzaue einige Arten in höheren Individuenzahlen in den Tiefen unter 5 cm festgestellt (Abb. 56). Sämtliche dieser Arten waren allerdings Neben- oder seltene Arten. Ihre erfassten Individuendichten waren entsprechend zu gering, um die Ergebnisse statistisch zu überprüfen. Manche dieser Arten wurden jedoch auch in den obersten 5 cm vorgefunden, wenn auch nur mit wenigen

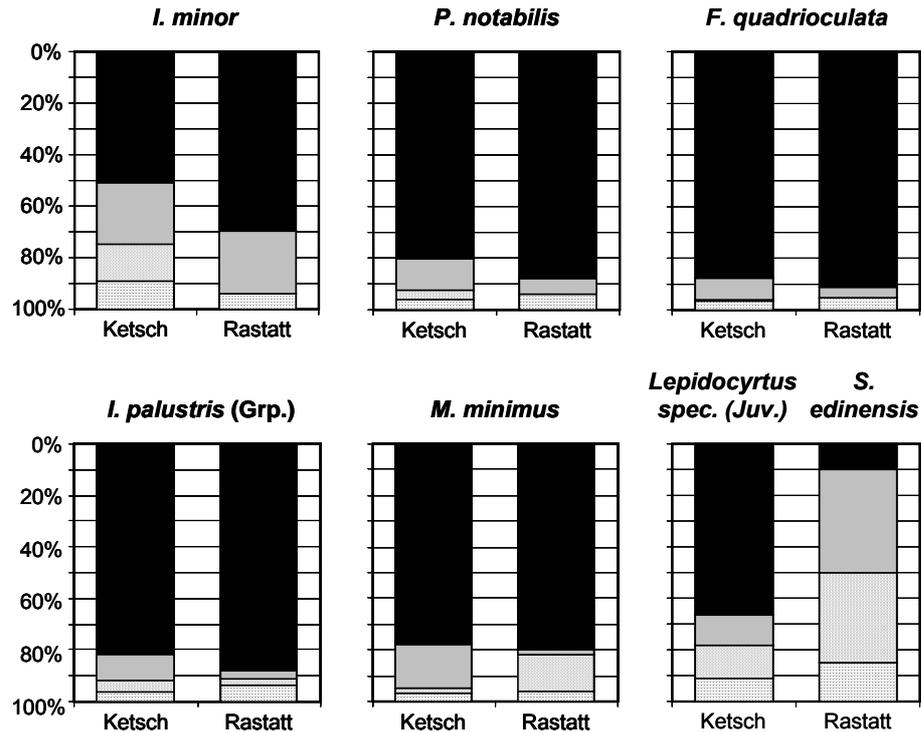


Abb. 55: Vertikalverteilung der Individuendichten einzelner Arten der Hartholzauze (ep- u. hemiedaphische Arten). In Prozent der Gesamtindividuedichte der jeweiligen Art. Legende wie in Abb. 52.

Individuen. Trotzdem kamen einige Arten ausschließlich in der Tiefe 5 – 10 cm vor. Dies betraf 5 Arten in Ketsch (*A. caecus*, *E. muscorum*, *M. italica*, *M. macrochaeta* und *P. callipygos*; 14% der gesamten Gemeinschaft). In Rastatt waren es 4 der 33 erfassten Arten (neben *L. curvicollis* auch *A. caecus*, *P. callipygos* und *Sminthurinus spec.*; 12% der Gemeinschaft). Bezogen auf beiden Hartholzauen-Flächen stellten diese Nebenarten 14% aller erfassten Arten.

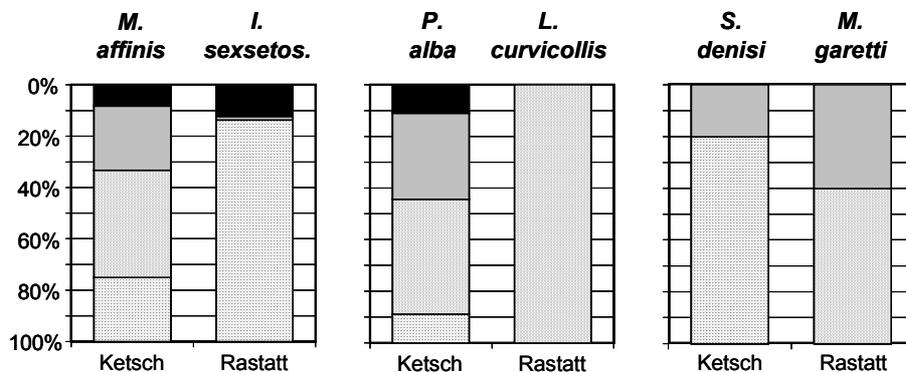


Abb. 56: Vertikalverteilung der Individuendichten weitere Arten der Hartholzauze (euedaphische Arten). In Prozent der Gesamtindividuedichte der jeweiligen Art. Legende wie in Abb. 52.

3.4. Regenerationsdynamik

3.4.1. Allgemeine Entwicklungen

3.4.1.1. 2001

Unter den Lebensraumbedingungen der Bodentiere änderten sich die hydrologischen Verhältnisse im Verlauf der Untersuchungen am stärksten (Abb. 57). Als Maß hierfür können die erfassten Bodenfeuchten gelten. Nach Abfluss der Überschwemmungswasser im Jahr 2001 nahmen hierbei die Werte im Verlauf der Untersuchungen auf allen Flächen ab (innerhalb eines Monats von ca. 43-49% bis auf ca. 37-41%). Nach dem erneuten Hochwasserereignis im September nahmen die Bodenfeuchten z.T. bis ca. 42-50% wieder stark zu.

Im Jahr 2001 wurden die Collembolen in Rastatt und Leopoldshafen kurz nach Abfluss des Hochwassers der Überschwemmungen in relativ niedrigen Individuendichten von ca. 4.500 Ind./m² erfasst (Abb. 58, links). Demgegenüber wurden in Ketsch 20.000 Ind./m² vorgefunden, die allerdings durch das starke Vorkommen von juvenilen Individuen einiger weniger Taxa (v.a. *Podura aquatica*) gekennzeichnet waren. Die Gesamtindividuedichte nahm, teilweise mit Ausnahme des Ketscher Standorts, bei den darauffolgenden Terminen signifikant zu ($\chi_r^2 = 15,544$; $P < 0,001$) und erreichte bis zum 06.09.2001 Individuendichten von 9.200 Ind./m² (Leopoldshafen) und 22.400 Ind./m² (Rastatt). Insbesondere die Dichten des dritten Termins (06.09.2001) waren durchschnittlich signifikant höher als die der ersten zwei Termine ($P < 0,01$ bzw. 0,001). Interessanterweise nahmen die Individuendichten auf der Ketscher Fläche besonders in den ersten zwei Wochen ab. Dies lag hauptsächlich an der Abnahme der obengenannten Taxa. Die Individuen der restlichen Collembola nahmen hier wie auf den anderen Standorten von

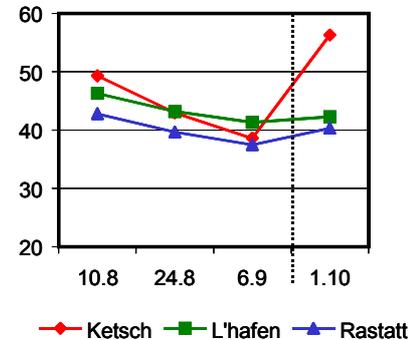


Abb. 57: Während der Untersuchungen zur Regenerationsdynamik erfasste Bodenfeuchten im Jahr 2001. Senkrechte, gestrichelte Linie stellt das Überflutungsereignis dar.

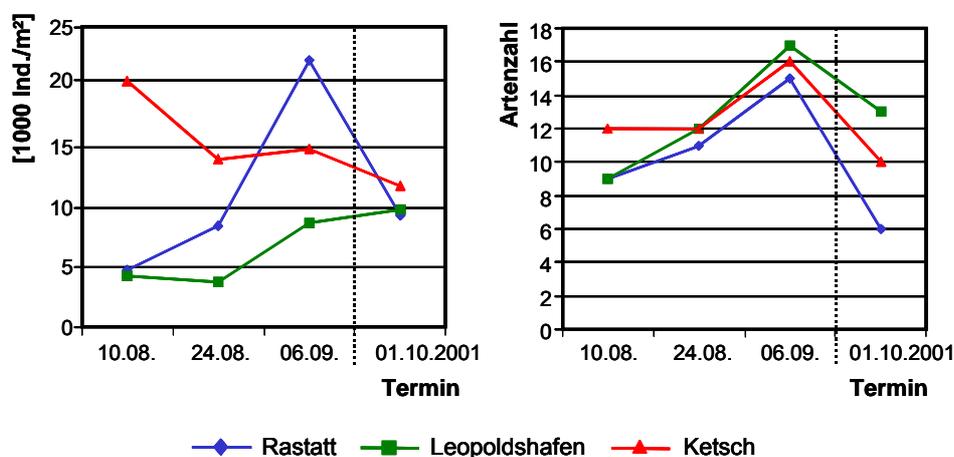


Abb. 58: Während der Untersuchungen zur Regenerationsdynamik erfasste Gesamtindividuedichten (links) und Artenzahlen (rechts) im Jahr 2001. Senkrechte, gestrichelte Linie stellt das Überflutungsereignis dar.

Termin zu Termin zu. Auf allen Flächen nahmen die Individuendichten nach den erneuten Überschwemmungen im September auf 9.400 bis 11.700 Ind./m² wieder deutlich und signifikant ab ($P < 0,05$).

Die Artenzahlen folgten einem ähnlichen Muster, wobei die unterschiedlichen Flächen noch stärkere Ähnlichkeiten miteinander aufwiesen (Abb. 58, rechts). Kurz nach Abfluss des Hochwassers wurden am 10.08.2001 zwischen 9 und 12 Arten vorgefunden. Mit der Zeit nahmen die Artenzahlen auf allen Flächen deutlich (bis 15-17 Arten) zu. Die Zunahmen waren signifikant ($\chi^2 = 38,757$; $P < 0,001$), insbesondere nach vier Wochen (am 06.09.). Nach dem erneuten Hochwasserereignis im September nahmen die Artenzahlen auf allen Flächen wieder signifikant ab ($P > 0,001$). Dabei wurden auf den Flächen in Rastatt und Ketsch sogar weniger Arten als am Anfang der Untersuchungen vorgefunden (6 bzw. 10 Arten am 01.10. gegenüber 9 bzw. 12 Arten am 10.08.).

Die Dynamik der einzelnen Arten war auf den verschiedenen Flächen z.T. unterschiedlich. Dies betraf v.a. die hygrophilen *Sminthurides* Arten und *P. aquatica*. Zusammen mit *S. pumilis* stellten diese Arten fast immer über 50% der erfassten Gemeinschaft dar. *P. aquatica* wurde in Rastatt überhaupt nicht nachgewiesen und war nur in Ketsch die

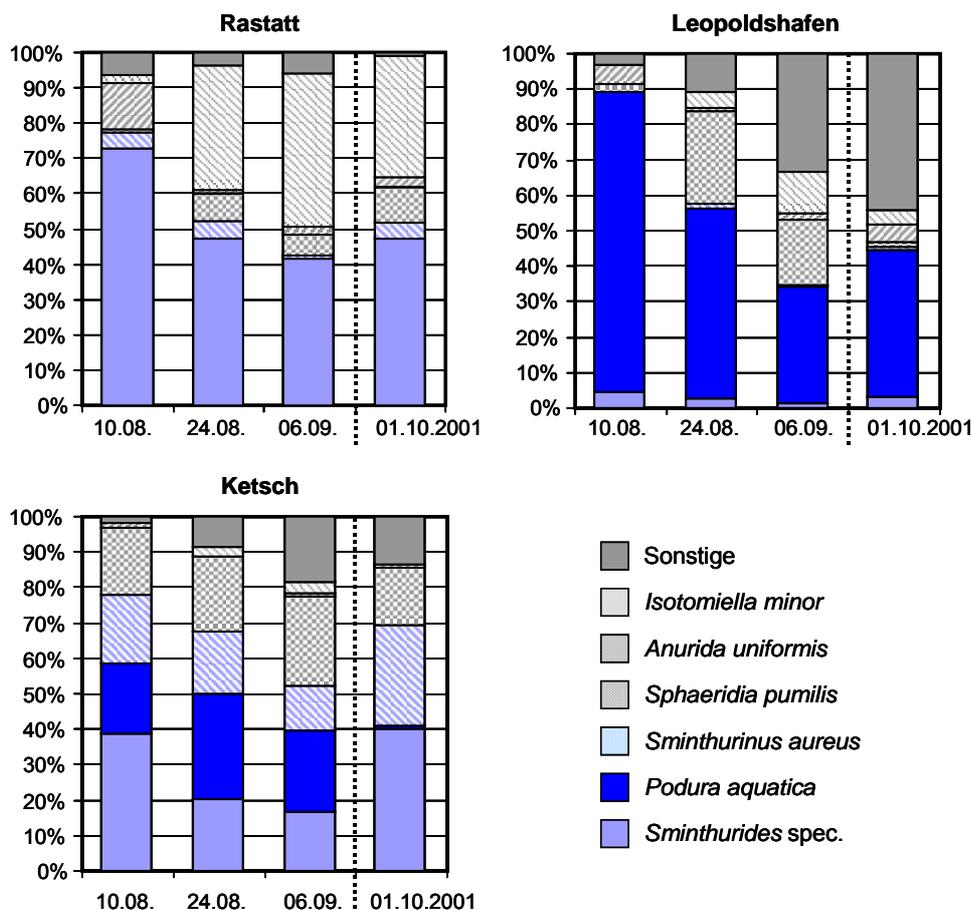


Abb. 59: Während der Untersuchungen zur Regenerationsdynamik erfasste Gemeinschaftsstrukturen (relative Anteile der einzelnen Arten an der Gesamtgemeinschaft) des Jahres 2001. Senkrechte, gestrichelte Linie stellt das Überflutungsereignis dar.

häufigste Art, besonders zu Beginn des Gemeinschaftsaufbaus. In Rastatt und Leopoldshafen waren demgegenüber die *Sminthurides* spp. dominant erfasst worden. Diese zwei Taxa zeigten unterschiedliche Populationsdynamiken auf den verschiedenen Untersuchungsstandorten. Insbesondere bei ihren relativen Anteilen in der Gesamtgemeinschaft sind allerdings deutliche Entwicklungstendenzen zu erkennen (Abb. 59A-C). Der Anteil dieser zwei Taxa nahm auf allen Flächen von August bis September deutlich ab. Arten wie *S. aureus* und *S. pumilis* zeigten wenige oder nur unregelmäßige Veränderungen ihrer relativen Anteile. Andere Arten wie z.B. *I. minor* oder *I. anglicana* (in „sonstige Arten“ in Abb. 59) zeigten demgegenüber einen umgekehrten quantitativen Verlauf. Ihre Individuendichten und damit auch ihre relativen Anteile an der Gemeinschaft nahmen von August bis Mitte September deutlich zu (Abb. 59). Diesen Austausch von Arten mit der Zeit war auf allen Flächen zu beobachten.

Obwohl die Individuendichte der Collembolen nach der Überschwemmung im September insgesamt signifikant abnahm (s.o.), nahmen die relativen Anteile der am Anfang der Untersuchungen stark dominanten Taxa hingegen wieder zu (v.a. *P. aquatica* und *Sminthurides* Arten; Abb. 59). Deren Dominanzen ähnelten z.T. denjenigen vom Anfang der Untersuchungen, ebenfalls kurz nach Überschwemmungen. Die relative Zusammensetzung der restlichen Gemeinschaft war gegenüber der des ersten Termins jedoch deutlich verschieden. Die Gemeinschaften behielten im Allgemeinen Strukturmerkmale des vorhergehenden Beprobungstermins vor der erneuten Überschwemmung. Dies lag an hoch gebliebenen Anteilen von z.B. *S. aureus*, *I. minor* oder anderen sonstigen Arten (Abb. 59).

3.4.1.2. 2002, 2003

Im Jahr 2002 fiel die Bodenfeuchte innerhalb der einzelnen Flächen aufgrund der häufigen Überschwemmungsgeschehen stabiler als im Jahr zuvor aus (Abb. 60, links). Lediglich im August und September wurde auf fast allen Flächen eine leicht abnehmende Feuchte festgestellt (von durchschnittlich 42,4% auf 39,0% in Leopoldshafen und von 42,2% auf 39,9% in Rastatt), die nach der erneuten Überschwemmung Ende September wieder anstieg (auf durchschnittlich 45,0% in Leopoldshafen und 47,1% in Rastatt). Im Mai 2003 wurden ähnliche Feuchten wie im Jahr zuvor verzeichnet, die allerdings im weiteren Jahresverlauf in Folge des trockenen Jahres stark sanken (Abb. 60, rechts). Zwischen den einzelnen Auenstufen wurden auch erwartungsgemäß Unterschiede im Feuchtehaushalt registriert, wobei die tieferen, häufiger überfluteten Flächen feuchtere Böden als die höheren Stufen zeigten. Die Unterschiede waren in Leopoldshafen stärker (2002 im Durchschnitt 66,4%, 45,8% und 39,3% in den uWHA, oWHA und uHHA) als in Rastatt (45,9%, 41,5% bzw. 40,7%) ausgeprägt. Trotz der allgemeinen Trockenheit und somit trockeneren Böden im Jahr 2003 blieben die Unterschiede zwischen den Stufen ähnlich bestehen (im Durchschnitt: Leopoldshafen: 44,7%, 32,7% bzw. 27,5%; Rastatt: 33,4%, 30,9% bzw. 29,6%).

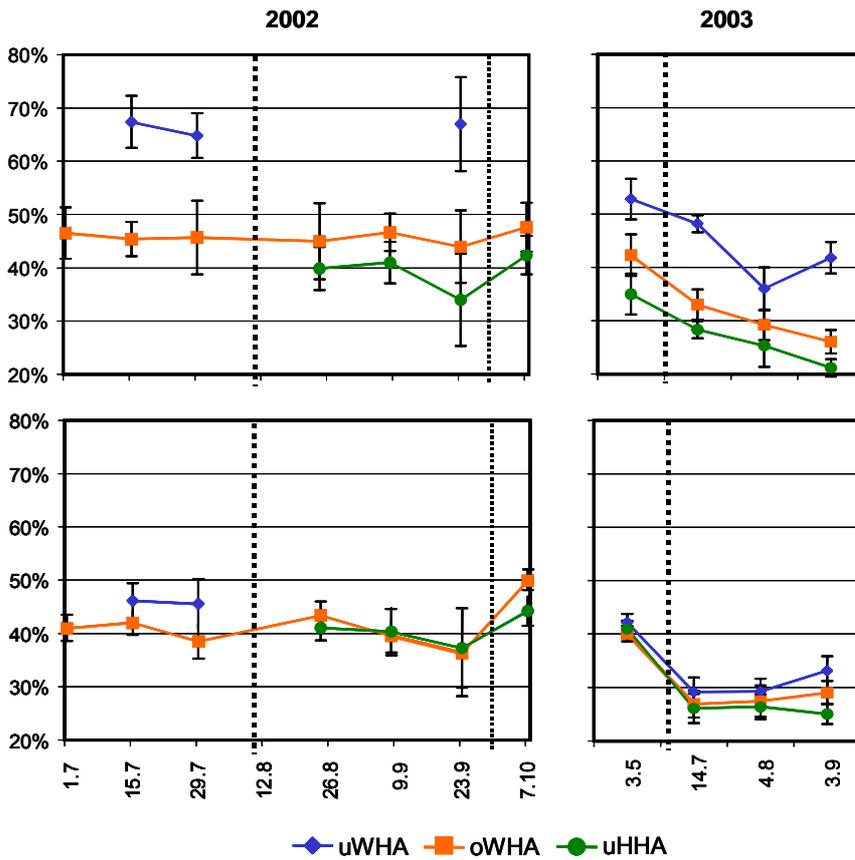


Abb. 60: Während der Untersuchungen zur Regenerationsdynamik erfasste Bodenfeuchten in den Jahren 2002 (links) und 2003 (rechts). Oben: Leopoldshafen; unten: Rastatt. Senkrechte, gestrichelte Linien stellen die Überflutungsereignisse während der Untersuchungen dar.

in den unteren Weichholzauen (durchschnittlich ca. 6.900 Ind./m² in Rastatt und 13.000 Ind./m² in Leopoldshafen) als in den höher liegenden Stufen (oWHA: 18.200 [RA] bzw. 8.900 Ind./m² [L'h]; uHHA: 9.800 [RA] bzw. 11.300 [L'h]). Außerdem wurden insgesamt mehr Individuen in den oberen Weichholzauen als in den unteren Hartholzauen erfasst ($P < 0,001$). Diese Unterschiede waren stärker in Rastatt ausgeprägt ($\chi_r^2 = 45,721$; $P < 0,001$), während die Differenzen zwischen den verschiedenen Stufen in Leopoldshafen statistisch nicht signifikant ausfielen ($\chi_r^2 = 0,959$; $P = 0,619$).

Zwischen den Terminen wurden im Jahr 2002 ebenfalls signifikante Unterschiede bei den

Bei den Gesamtindividuen dichten waren im Jahr 2002 aufgrund der häufigen Überschwemmungen lediglich allgemeine Tendenzen zu erkennen (Abb. 61, links).

Durchschnittlich auf allen Flächen und Terminen wurde Dichten von ca. 15.700 Ind./m² erfasst. Zwischen den verschiedenen Auenstufen wurden signifikante Unterschiede festgestellt ($\chi_r^2 = 11,628$; $P = 0,003$). Dabei gab es insgesamt signifikant weniger Individuen ($P < 0,01$)

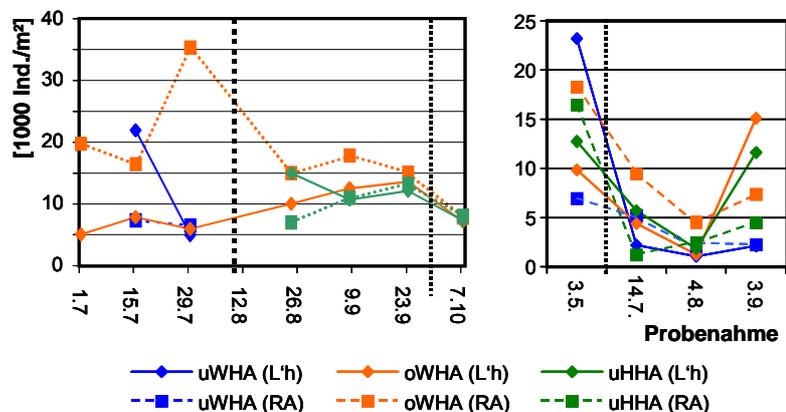


Abb. 61: Während der Untersuchungen zur Regenerationsdynamik erfasste Gesamtindividuen dichten in den Jahren 2002 (links) und 2003 (rechts). Senkrechte, gestrichelte Linien stellen die Überflutungsereignisse während der Untersuchungen dar.

Individuendichten festgestellt ($\chi_r^2 = 32,286$; $P < 0,001$; Abb. 61, links). Hierbei wurden allerdings v.a. abnehmende Individuendichten nach den Überflutungen, z.B. im August (von durchschnittlich 12.300-13.400 Ind./m² vor der Überschwemmung bis ca. 11.800 Ind./m² danach; $P < 0,05$) wie auch Ende September (von durchschnittlich 13.300 Ind./m² vor der Überschwemmung bis 7.600 Ind./m² im Durchschnitt danach; $P < 0,01$) registriert. Längere zeitliche Entwicklungen nach Überflutungsereignissen wurden lediglich in den unteren Weichholzaunen festgestellt, wo die Individuendichten (v.a. von wenigen hygrophilen Arten) signifikant abnahmen (von durchschnittlich 14.600 Ind./m² am 15.07. bis 5.700 Ind./m² am 29.07.; $\chi_r^2 = 10,443$; $P = 0,001$). Auf den anderen Flächen wurden entweder gegenläufige Entwicklungen zwischen den Standorten (z.B. im Juli) oder ähnlich verlaufende (z.B. steigende Individuendichten in den oberen Weichholz- und unteren Hartholzaunen in August/September von durchschnittlich 11.800 Ind./m² am 24.08. bis auf 13.500 Ind./m² am 23.09.), jedoch statistisch nicht signifikante Entwicklungen ($\chi_r^2 = 1,726$; $P = 0,414$) beobachtet.

Im darauffolgenden Jahr waren die Entwicklungen in den verschiedenen Untersuchungsflächen erheblich ähnlicher (Abb. 61, rechts). Zwischen den Auenstufen wurden ebenfalls signifikant geringere Individuendichten in den unteren Weichholzaunen (durchschnittlich 5.600 Ind./m²) als in den beiden höheren Stufen (oWHA: im Durchschnitt 8.800 Ind./m², uHHA: 7.000 Ind./m²; $\chi_r^2 = 12,237$; $P = 0,002$) gemessen. Diese Unterschiede waren in dem Jahr in beiden Standorten zu finden. Lediglich in Rastatt waren signifikante Unterschiede zwischen der oberen Weichholzaue (durchschnittlich 9.900 Ind./m²) und der unteren Hartholzaue (im Durchschnitt 6.100 Ind./m²) zu finden ($\chi_r^2 = 45,721$; $P < 0,001$).

Auch bei den einzelnen Terminen im Jahr 2003 gab es statistisch hochsignifikante Unterschiede in den Individuendichten ($\chi_r^2 = 127,326$; $P < 0,001$; Abb. 61, rechts). Bei anfänglichen relativ hohen Individuendichten vor den jährlichen Überschwemmungen (durchschnittlich 14.600 Ind./m² im Mai [6.900 – 23.200 Ind./m² auf den einzelnen Flächen]), nahmen die Dichten nach den Überschwemmungen stark und hochsignifikant ab (durchschnittlich 4.700 Ind./m² [1.200 – 9.500 Ind./m²]; $P < 0,001$). Solche signifikante Abnahmen waren auf allen Flächen und Standorten zu erkennen. Durch die Trockenheit nahmen die Dichten bis zum August noch weiterhin signifikant ab (auf im Durchschnitt 2.200 Ind./m² [1.100 – 4.500 Ind./m²]; $P < 0,01$). Lediglich auf den unteren Weichholzflächen waren die weiteren Abnahmen nicht signifikant. Auf den oberen Weichholz- und unteren Hartholzflächen nahmen die Dichten im September dann wieder etwas zu (auf durchschnittlich 7.200 Ind./m² [2.100 – 15.100 Ind./m²]; $P < 0,01$).

Bei den Artenzahlen wurde im Jahr 2002 deutlichere Zusammenhänge als bei den Individuendichten festgestellt (Abb. 62, links). Insgesamt wurden 47 Arten und bei den einzelnen Termine zwischen 7 und 23 Arten auf den verschiedenen Flächen nachgewiesen. Die Unterschiede zwischen den Auenstufen waren signifikant ($\chi_r^2 = 74,353$; $P < 0,001$), und zwar auf beiden Standorten. Dabei zeigten die unteren Weichholzaunen (durchschnittlich 9 bzw. 10,5 Arten in Leopoldshafen bzw. Rastatt) hochsignifikant

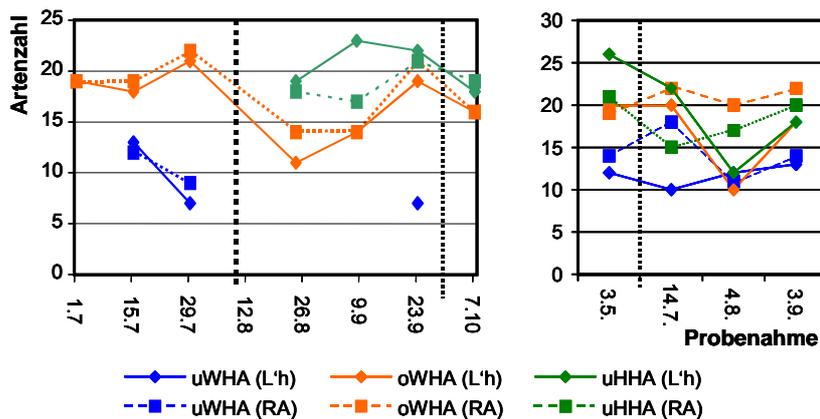


Abb. 62: Während der Untersuchungen zur Regenerationsdynamik erfassten Artenzahlen in den Jahren 2002 (*links*) und 2003 (*rechts*). *Senkrechte, gestrichelte Linien* stellen die Überflutungsereignisse während der Untersuchungen dar.

weniger Arten als die beiden anderen Auenstufen (oWHA: im Durchschnitt 16,9 [L'h] bzw. 17,9 [RA] Arten; uHHA: 20,5 [L'h] bzw. 18,8 [RA] Arten; $P < 0,001$). Ab dem 24.08. kamen ebenfalls signifikant mehr Arten in den unteren Hartholzauen als in den oberen Weichholzauen ($\chi_r^2 = 17,280$; $P < 0,001$) vor.

Zwischen den Terminen waren die Entwicklungen der Artenzahlen im Jahr 2002 deutlich und die Unterschiede statistisch signifikant ($\chi_r^2 = 38,349$; $P < 0,001$; Abb. 62, links). In der Zeit nach Überschwemmungen stiegen die Artenzahlen auf fast allen Flächen, z.B. im Juli in den oberen Weichholzauen von durchschnittlich 19 auf 21,5 Arten ($P < 0,01$) oder in den unteren Hartholzauen vom 24.8 bis 23.09 von durchschnittlich 15,5 bis auf 20,8 Arten ($\chi_r^2 = 26,887$; $P < 0,001$). Lediglich in den unteren Weichholzauen nahmen die durchschnittlichen Artenzahlen im Juli von 12,5 auf 8,0 ab ($P < 0,001$). Direkt nach Hochwasserereignissen waren regelmäßig abnehmende Artenzahlen zu erkennen. Diese waren allerdings lediglich in den oberen Weichholzauen nach der August-Überschwemmung statistisch signifikant ($\chi_r^2 = 29,297$; $P < 0,001$), wo die Artenzahlen von durchschnittlich 21,5 auf 12,5 abnahmen. Obwohl die Artenzahlen nach der Überflutung Ende September in den oberen Weichholz- und unteren Hartholzauen von durchschnittlich 20,8 Arten am 23.09. auf 17,3 Arten am 7.10. abnahmen, waren diese Unterschiede statistisch nicht signifikant ($\chi_r^2 = 1,983$; $P = 0,159$).

Obwohl die Verhältnisse in dem trockenen Jahr 2003 etwas unübersichtlicher waren (Abb. 62, rechts), waren z.T. ähnliche Phänomene festzustellen. Insgesamt wurden vergleichbare Artenzahlen nachgewiesen (mit 51 nur etwas mehr als im Jahr davor). Auch zwischen den einzelnen Auenstufen wurden signifikante Unterschiede im Artenreichtum registriert ($\chi_r^2 = 40,841$; $P < 0,001$). Wie im Jahr zuvor wurden in den unteren Weichholzauen mit durchschnittlich 13,0 signifikant weniger Arten als in den beiden höheren Stufen (jeweils durchschnittlich 18,9 Arten; $P < 0,001$ bzw. 0,05) festgestellt. Diese Unterschiede waren in beiden Standorte gleichermaßen vorhanden. Die Unterschiede zwischen den oberen Weichholz- und unteren Hartholzauen waren nicht signifikant.

Trotz der leicht unterschiedlichen Dynamiken der einzelnen Flächen (Abb. 62, rechts) waren, insgesamt betrachtet, signifikante Unterschiede zwischen den erfassten Artenzahlen

der einzelnen Termine zu erkennen ($\chi_r^2 = 70,722$; $P < 0,001$). V.a. zeigten die Flächen im Mai vor dem Rheinhochwasser höhere Artenzahlen (durchschnittlich 18,7) als im Juli nach der Überflutung (im Durchschnitt 17,8 Arten; $P < 0,001$). Die Artenzahlen nahmen danach weiter auf durchschnittlich 13,7 im August signifikant ab ($P < 0,01$), wonach sie im September wieder auf 17,5 signifikant stiegen ($P < 0,001$).

3.4.2. Identifizierung isovalenter Artengruppen

Bevor die zeitlichen Entwicklungen der Gemeinschafts-Kompositionen und -Strukturen in den einzelnen Auenstufen verglichen wurden, wurden verschiedene Analysen zur Identifizierung zusammenhängender Artengruppen durchgeführt. Hierbei zeigte die Korrespondenzanalyse deutliche Gruppierungen (Abb. 63). Die erste Achse dieser Analyse wies einen Eigenwert von 0,293 auf und berücksichtigte 56,8% der Variabilität der Daten. Sie korrelierte stark mit Bodenfeuchte ($\rho = 0,628$) sowie der unteren Weichholzaue (0,596) bzw. stark negativ mit der unteren Hartholzstufe (-0,417). Die zweite Achse wies einen Eigenwert von 0,244 auf und erklärte weitere 11,6% der Variabilität. Sie zeigte allerdings keine deutliche Korrelation mit den eingegebenen Umweltvariablen. Im Bi-Plot-Diagramm der Analyse waren drei deutliche Gruppen zu erkennen (Abb. 63). Rechts im Bild ordneten sich Arten zusammen, die v.a. in den unteren Weichholzaunen zu finden waren. Nahe des Ursprungs der ersten Achse und unten im Diagramm reihten sich Arten der oberen

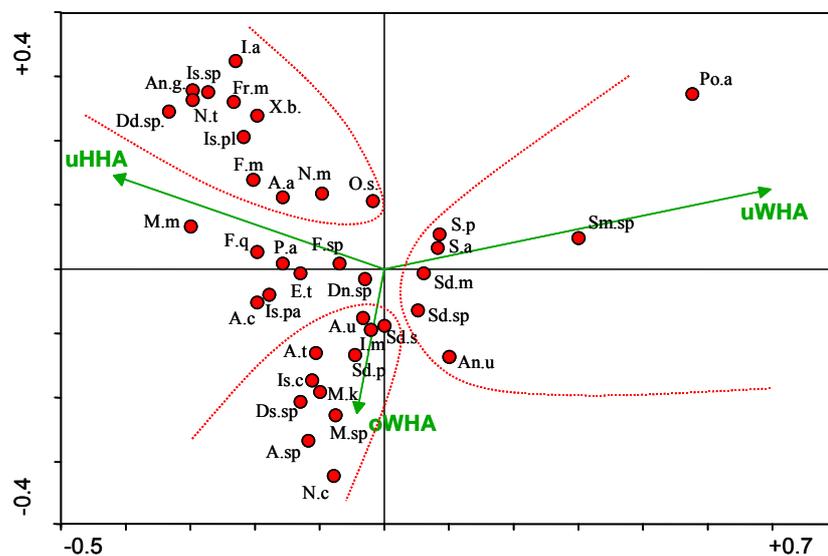


Abb. 63: Ergebnisse der Korrespondenzanalyse der Abundanzen der einzelnen Arten aus dem Jahr 2002 (aller Flächen und Standorte).

Weichholzaue ein. Links oben im Diagramm ordneten sich schließlich Arten der Hartholzaunen ein. Zwischen diesen letzten zwei Gruppen sind eine Reihe weiterer Arten zu finden, die eher in weniger feuchten Böden zu finden waren, z.T. unabhängig von der Auenstufe.

Auch die Clusteranalyse der Artenkorrelationen erbrachte deutliche Gruppierungen, wengleich die Korrelationen z.T. niedrig ausfielen (ρ zwischen ca. 0,325 und 0,110; Abb. 64). Ein erstes Cluster befindet sich links im Bild und besteht aus zwei Gruppen. Die erste umfasst weitgehend *Sminthurides* Arten und die zweite *S. aureus*, *S. pumilis* und *P. aquatica*. Alle diese Arten waren kurz nach Überschwemmungen bzw. in den tieferen Flächen zu finden. Die anderen Cluster befanden sich rechts im Diagramm und hängen

miteinander zusammen (Abb. 64). Sie bestehen aus Arten, die v.a. in den höheren Flächen bzw. erst mit Zeit nach Überflutungen zu finden waren. Zwischen diesen zwei Gruppen von Clustern reihen sich Arten ein, die auf mehreren Flächen, aber fast immer bei mittleren Feuchtebedingungen vorkamen.

Die statistischen Analysen der einzelnen Arten wiesen ebenfalls auf klaren Gruppierungen hin. Viele Arten kamen dabei schwerpunktmäßig in einzelnen Auenstufen vor. Durch eine gemeinsame Bevorzugung für spezifische Auenstufen konnten einzelnen Arten zu Gruppen zusammengefasst werden (Tab. 11). Dabei waren auch Arten vorhanden, deren Vorkommen schwerpunktmäßig in den beiden oberen Stufen (oWHA, uHHA) gleichermaßen verteilt war.

Anhand des zeitlichen Auftretens der einzelnen Arten konnten weitere Artengruppen zusammengefasst werden (Tab. 12). Dabei wurden Arten identifiziert, die frühzeitig nach

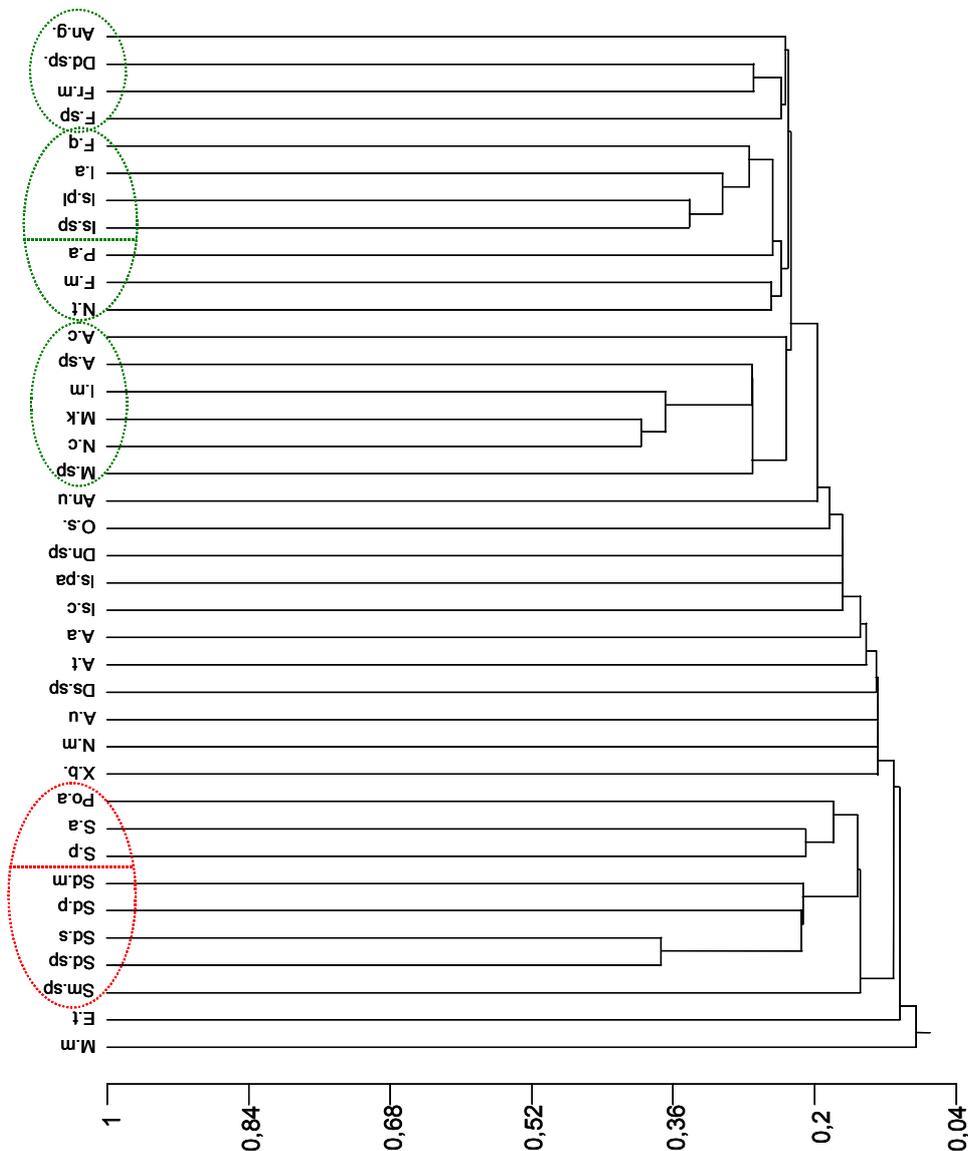


Abb. 64: Ergebnisse der Clusteranalyse der Korrelationsmatrix der Abundanzen der einzelnen Arten aus dem Jahr 2002 (aller Flächen und Standorte).

Tabelle 11: Ergebnisse der statistischen Analysen der räumlichen Verteilung der einzelnen Arten in den verschiedenen Auenstufen. Nur signifikante Ergebnisse sind angegeben. Bei Arten, die (fast) nur in einer Auenstufe vorkamen, wurde aufgrund der Null-Werte der sonstigen Stufen keine Varianzanalyse durchgeführt.

Art	χ^2	P	Post-hoc
uWHA			
<i>Deuterosminthurinus</i> sp.	(fast) nur uWHA		
<i>Podura aquatica</i>	62,978	<0,001	uWHA > oWHA > uHHA
oWHA			
<i>Arrhopalites acanthophthalmus</i>	(fast) nur oWHA		
<i>Arrhopalites</i> spec. (juv.)	(fast) nur oWHA		
<i>Arrhopalites terricola</i>	(fast) nur oWHA		
<i>Onychiurus spinolarius</i>	nur oWHA		
<i>Xenylla boernerii</i>	nur oWHA		
<i>Anurida uniformis</i>	22,803	< 0,001	oWHA > uWHA, uHHA ***
<i>Sminthurides malmgreni</i>	32,144	< 0,001	oWHA > uWHA, uHHA ***
<i>Sminthurides parvulus</i>	7,261	0,027	oWHA > uWHA, uHHA ***
<i>Sminthurides</i> spec. (juv.)	83,369	< 0,001	oWHA > uWHA, uHHA ***
<i>Sminthurinus aureus</i>	22,161	< 0,001	oWHA > uWHA, uHHA ***
obere Stufen (oWHA, uWHA)			
<i>Arrhopalites ulehlovae</i>	nur oWHA (+ uWHA)		
<i>Dicyrtomina</i> spec.	nur oWHA + uWHA		
<i>Folsomia quadrioculata</i> Grp. (Juv.)	nur oWHA + uWHA		
<i>Mesaphorura macrochaeta</i>	nur oWHA + uWHA		
<i>Isotomurus plumosus</i>	49,406	< 0,001	oWHA > uHHA > uWHA
<i>Isotomurus</i> spec. (juv.)	23,656	< 0,001	oWHA > uHHA > uWHA
<i>Mesaphorura krausbaueri</i>	36,379	< 0,001	oWHA > uHHA > uWHA
<i>Neotullbergia crassiscuspis</i>	6,969	0,030	oWHA > uHHA > uWHA
<i>Sminthurides signatus</i>	40,980	< 0,001	oWHA > uHHA > uWHA
<i>Protaphorura aurantiaca</i>	21,771	< 0,001	uHHA, oWHA > uWHA
<i>Isotoma anglicana</i>	76,741	< 0,001	uHHA, oWHA > uWHA
<i>Isotomiella minor</i>	16,082	< 0,001	uHHA, oWHA > uWHA
uHHA			
<i>Endonura tetrophthalmus</i>	(fast) nur uHHA		
<i>Neotullbergia tricuspis</i>	(fast) nur uHHA		
<i>Anurida granularia</i>	nur uHHA		
<i>Neanura muscorum</i>	nur uHHA		
<i>Folsomia quadrioculata</i>	47,045	< 0,001	uHHA > oWHA > uWHA
<i>Folsomia manolachei</i>	13,875	< 0,001	uHHA > oWHA > uWHA
<i>Isotomurus palustris</i>	25,640	< 0,001	uHHA > oWHA > uWHA
<i>Friesea trunacata</i>	15,298	< 0,001	uHHA > oWHA > uWHA
<i>Isotomurus fucicolis</i>	12,906	0,002	uHHA > oWHA, uWHA

den Hochwasserereignissen auftraten (Früharten, Abb. 65), sowie andere, die erst spät im Jahr bzw. mehrere Wochen bis Monate nach Überschwemmungen vorkamen (Spätarten; Abb. 67). Bei den Arten, die nach mittleren Zeitabständen vorgefunden wurden (Abb. 66), musste zwischen den erst mit einiger Zeit nach Hochwasserereignissen verstärkt auftretenden und den erst im Jahresverlauf verstärkt Populationen bildenden unterschieden werden (Tab. 12).

Tabelle 12: Ergebnisse der statistischen Analysen des zeitlichen Auftretens der einzelnen Arten. Nur signifikante Ergebnisse sind angegeben. Die Arten sind nach den Zeiten ihrer höchsten Dichten gruppiert.

Art	Xr ²	P	höchste Dichte
Früharten			
<i>Anurida uniformis</i>	17,849	0,007	01.07., 29.07.
<i>Arrhopalites</i> Arten	40,234	< 0,001	15.07.
<i>Isotomurus palustris</i>	30,999	< 0,001	01.07., 15.07.
<i>Podura aquaticus</i>	20,838	0,002	15.07.
<i>Sminthurides parvulus</i>	116,35	< 0,001	01.07.
4-8 Wochen nach Hochwasser			
<i>Isotomiella minor</i>	53,517	< 0,001	20.07., 08.09
<i>Sminthurides spec. (Juv.)</i>	116,35	< 0,001	15.07., 29.07.
<i>Isotomurus spec. (Juv.)</i>	17,924	0,006	15.07., 08.09., 23.09.
<i>Protaphorura aurantiaca</i>	55,837	< 0,001	15.07., 23.09.
<i>Sminthurides signatus</i>	33,565	< 0,001	29.07., 09.09.
Mittlere Arten im Jahresverlauf			
<i>Isotoma anglicana</i>	33,931	< 0,001	24.08.
<i>Mesaphorura krausbaueri</i>	34,999	< 0,001	29.07., 23.09.
<i>Mesaphorura spec. (Juv.)</i>	18,056	0,006	09.09.
<i>Sminthurinus aureus</i>	95,602	< 0,001	24.08., 23.09.
<i>Sphaeridia pumilis</i>	69,484	< 0,001	24.08.
Spätarten			
<i>Anurida granulosis</i>	nur ab 24.08		08.09.
<i>Folsomia quadrioculata</i>	38,418	< 0,001	23.09.
<i>Folsomia manolachei</i>	17,183	0,008	23.09.
<i>Friesea truncata</i>	8,528	n.s.	08.09., 7.10.
<i>Isotomurus plumosis</i>	35,990	< 0,001	23.09.
<i>Neotullbergia crassiscuspis</i>	14,806	0,021	08.09., 7.10.
<i>Neotullbergia tricuspis</i>	15,097	0,020	23.09.
<i>Sminthurides malmgreni</i>	36,433	< 0,001	7.10.

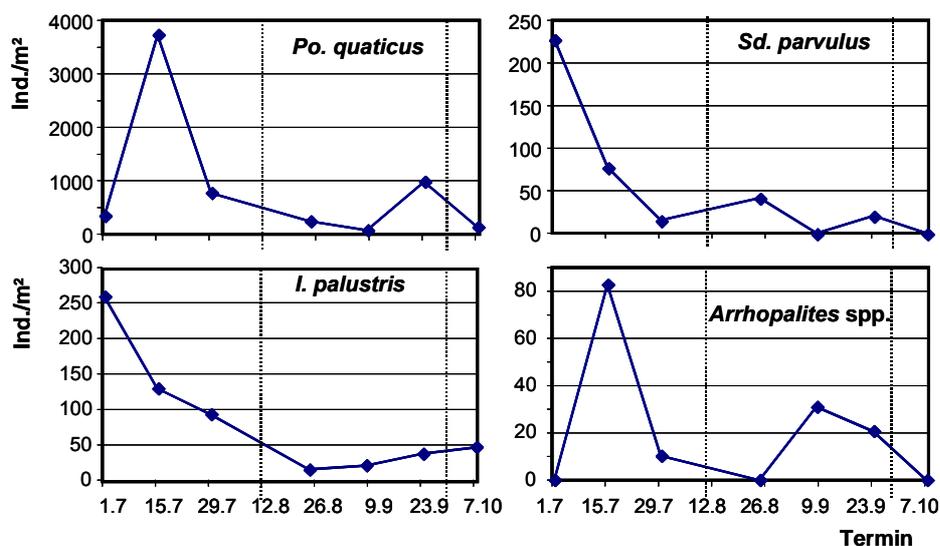


Abb. 65: Dynamik der Individuendichten von „Früharten“ im Jahr 2002 (ausgewählte Beispiele). Bitte die unterschiedlichen Skalen beachten. Senkrechte, gestrichelte Linien stellen die Überflutungsereignisse während der Untersuchungen dar.

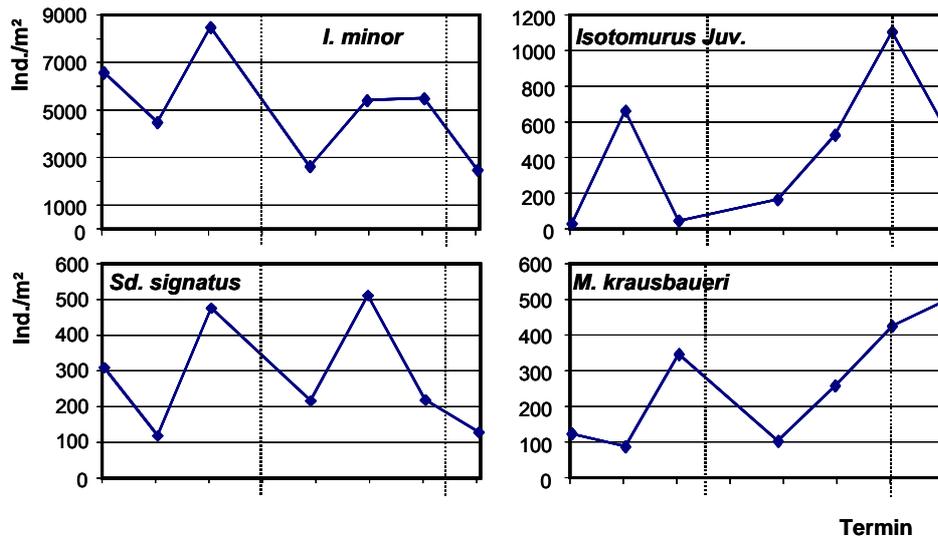


Abb. 66: Dynamik der Individuendichten von „mittleren Arten“ im Jahr 2002 (ausgewählte Beispiele). Bitte die unterschiedlichen Skalen beachten. *Senkrechte, gestrichelte Linien* stellen die Überflutungsereignisse während der Untersuchungen dar.

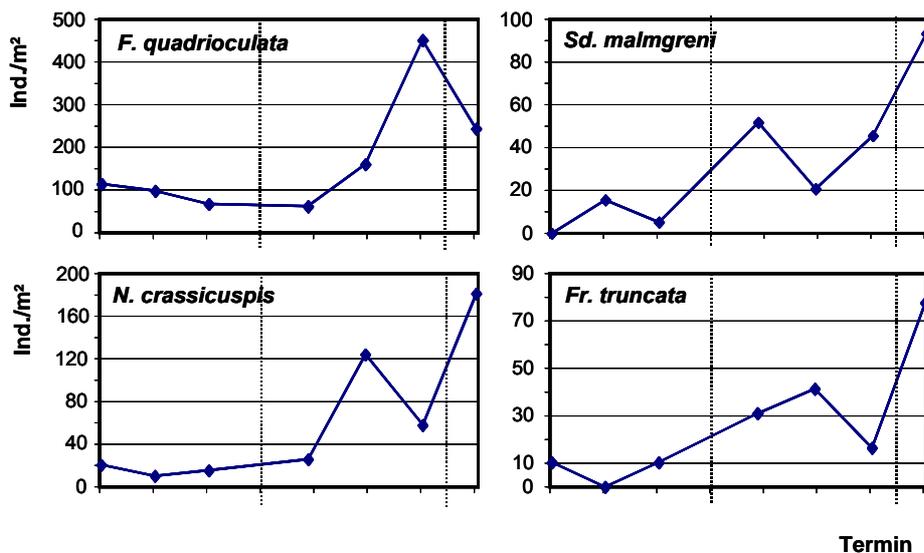


Abb. 67: Dynamik der Individuendichten von „Spätarten“ im Jahr 2002 (ausgewählte Beispiele). Bitte die unterschiedlichen Skalen beachten. *Senkrechte, gestrichelte Linien* stellen die Überflutungsereignisse während der Untersuchungen dar.

Mit Hilfe der Arten-Zusammenfassungen, die sich bei den einzelnen Analysen herausgestellt hatten, konnten schließlich einheitliche, zusammenhängende Artengruppen gebildet werden (Tab. 13). Die Benennung der Gruppen folgt v.a. ihren Verhältnissen im Gelände, aber auch z.T. ihrer bekannten Autökologie. Als erste wurden zwei eng verwandte Gruppen identifiziert: Die hygrophilen und hygotoleranten Arten. Die Arten beider Gruppen befanden sich in der gleichen Cluster in den CA- und Clusteranalysen. Die hygotoleranten Arten unterschieden sich v.a. in ihrem zusätzlichen Auftreten in höher liegenden Flächen und zu späteren Zeiten. Auch die bekannte Autökologie dieser Arten ist unterschiedlich (die hygotoleranten Taxa sind euryöke Arten, während die hygrophilen

Tabelle 13: Ökologische Artengruppen, die anhand der verschiedenen Analysen der Ergebnisse zur Regenerationsdynamik identifiziert wurden.

hygrophile Arten	mesophile Arten	höher vorkommende Arten
<i>Podura aquatica</i> <i>Sminthurides malmgreni</i> <i>Sminthurides parvulus</i> <i>Sminthurides signatus</i> <i>Sminthurides spec. Juv.</i>	<i>Arrhopalites acanthophthalma</i> <i>Arrhopalites caecus</i> <i>Arrhopalites cf. terricola</i> <i>Arrhopalites cf. ulehlovae</i> <i>Arrhopalites spec. Juv.</i> <i>Isotomurus cf. cassagnai</i> <i>Isotomurus palustris</i>	<i>Dicyrtomina spec. Juv.</i> <i>Folsomia quadrioculata</i> <i>Folsomia manolachei</i> <i>Folsomia quadrioculata Grp. (Juv.)</i> <i>Isotoma anglicana</i> <i>Mesaphorura macrochaeta</i>
hygotolerante Arten	<i>Isotomurus plumosus</i>	Feuchte meidende Arten
<i>Sminthurinus aureus</i> <i>Sminthurus spec. Juv.</i> <i>Sphaeridia pumilis</i>	<i>Isotomurus spec. Juv.</i> <i>Mesaphorura krausbaueri</i> <i>Mesaphorura spec. Juv.</i>	<i>Anurida granaria</i> <i>Dicyrtomidae Juv.</i> <i>Endonura tetrophthalma</i>
Generalisten	<i>Neotullbergia crassicuspis</i>	<i>Friesea truncata</i>
<i>Anurida uniformis</i> <i>Deuterosminthurus spec.</i> <i>Isotomiella minor</i> <i>Protaphorura aurantiaca</i> <i>Protaphorura spec. Juv.</i>	<i>Onychiurus spinularius</i> <i>Xenylla boernerii</i>	<i>Neanura muscorum</i> <i>Neotullbergia tricuspis</i>

Arten weitgehend Spezialisten sind). Als dritte Gruppe wurden Arten zusammengefasst, die sich bei den korrelativen Analysen oft zusammen mit Arten der oberen Weichholzaunen, jedoch meist in der Nähe der ersten Gruppen oder, wie bei der CA-Analyse, nahe dem Ursprung (als Zeichen einer weiten Verbreitung in den Flächen) einordneten. Gegenüber den nächsten Gruppen traten sie allerdings oft in großen Individuenzahlen sowie verstärkt in tieferen Flächen oder zu frühen Zeitpunkten auf. Da die Arten dieser Gruppe häufige weitverbreitete, euryöke Arten darstellen, wurde die Gruppe als „Generalisten“ bezeichnet. Aufgrund der sehr hohen Individuendichten der ebenfalls generalistischen *I. minor* wurde diese Art im folgenden getrennt betrachtet. Die nächste Gruppe („mesophile“ Arten) beinhaltet die meisten Arten, die jedoch durchweg in geringen Individuendichten vorkamen. In der Cluster-Analyse reihten sich die meisten dieser Arten zwischen den deutlichen Gruppen ein, und auch in der CA-Analyse ordneten sich die meisten Arten in mittleren Stellungen ein. Diese Arten zeigten in den statistischen Analysen eine Bevorzugung für die Flächen mittlerer Höhe und traten nach Überschwemmungsereignissen meist erst mit Verzögerung verstärkt auf. Die letzten zwei Gruppen reihten sich in der Clusteranalyse in den hinteren Gruppen bzw. in der CA-Analyse links oben ein. Sie zeigten somit ein zusammenhängendes Vorkommen. Die Gruppe der „höher vorkommenden“ Arten kam in höher liegende Flächen (oWHA und uHHA) sowie zu mittleren und späteren Zeiten vor. Demgegenüber kam die Gruppe der „Feuchte meidende“ Arten v.a. in den uHHA und zu späteren Zeiten vor.

3.4.3. Verteilung der Artengruppen

3.4.3.1. Räumliche Verteilung

Die verschiedenen Artengruppen zeigten unterschiedliche Vorkommen in den einzelnen Höhenstufen der Auen (Abb. 68). Die hygrophilen und hygrotoleranten Gruppen kamen z.B. individuenreich v.a. in den unteren Stufen vor ($\chi_r^2 = 110,690$; $P < 0,001$ bzw. $\chi_r^2 = 11,671$; $P = 0,003$). Die Generalisten (exklusive *I. minor*) zeigten demgegenüber keine Bevorzugung für eine einzelne Stufe ($\chi_r^2 = 2,075$; $P = 0,354$). *I. minor* wies allerdings unterschiedliche Verhältnisse an den zwei Standorten auf, mit signifikant höheren Individuendichten in der oWHA in Rastatt ($\chi_r^2 = 36,787$; $P < 0,001$), aber signifikant niedrigeren Dichten in der gleichen Stufe in Leopoldshafen ($\chi_r^2 = 65,465$; $P < 0,001$). Das stärkste Auftreten der mesophilen Gruppe ergab sich in der mittleren Höhenstufe (obere Weichholzflächen, $\chi_r^2 = 100,454$; $P < 0,001$), während die „höher vorkommenden“ Arten abgestufte Dichten aufwiesen (uHHA > oWHA > uWHA; $\chi_r^2 = 91,716$; $P < 0,001$). Demgegenüber kam die Feuchte-meidende Gruppe in der unteren Hartholzau in signifikant höheren Dichten als in den zwei tieferen Stufen vor ($\chi_r^2 = 70,977$; $P < 0,001$). Diese Unterschiede führten zu verschiedenen durchschnittlichen Gemeinschaftsstrukturen in den einzelnen Höhenstufen (Abb. 68). In den unteren Weichholzaunen beherrschten v.a. hygrophile, hygrotolerante Arten und Generalisten (inklusive *I. minor*) die Gemeinschaften. In den oberen Weichholzaunen nahmen die Anteile v.a. der hygrophilen Arten ab, während mesophile und höher vorkommende Arten in den Gemeinschaften zunahmen. Die Gemeinschaften der unteren Hartholzaunen zeigten schließlich ausgeglichenerere Strukturen, wobei oft alle Gruppen vertreten waren.

Im Jahr 2003 zeigten die einzelnen Gruppen ähnliche Verteilungen zwischen den Flächen, jedoch bei veränderten Verhältnissen innerhalb der Gemeinschaften (Abb. 69). Die hygrophilen und hygrotoleranten Arten wiesen wie im Vorjahr signifikant höhere Dichten

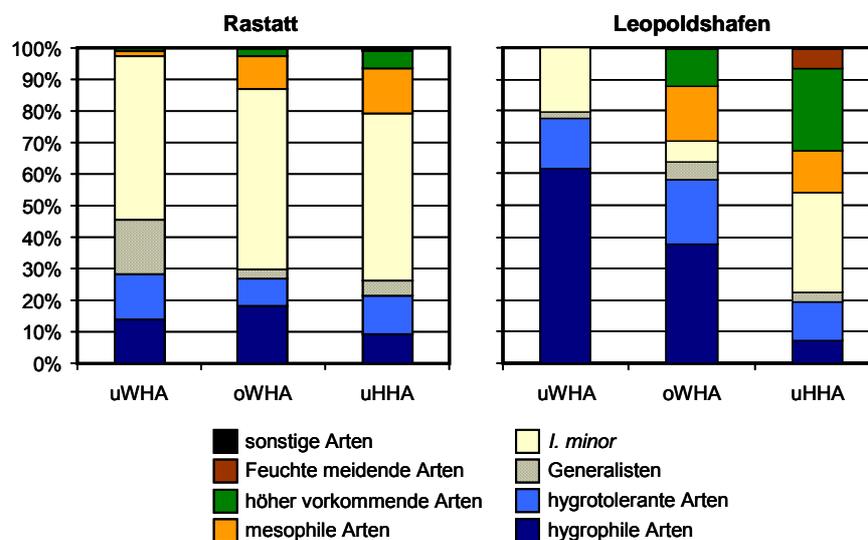


Abb. 68: Räumliche Unterschiede der mittleren Gemeinschaftsstrukturen in den verschiedenen Auenstufen im Jahr 2002. Gemeinschaftsstrukturen als Anteile der ermittelten ökologischen Gruppen an der Gesamtgemeinschaft.

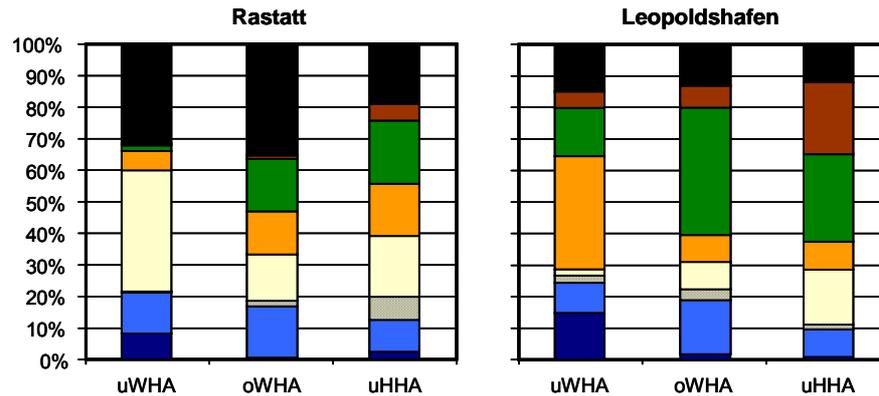


Abb. 69: Räumliche Unterschiede der mittleren Gemeinschaftsstrukturen in den verschiedenen Auenstufen im Jahr 2003. Gemeinschaftsstrukturen als Anteile der ermittelten ökologischen Gruppen an der Gesamtgemeinschaft.

in den unteren Weichholzauen auf ($\chi_r^2 = 50,712$; $P < 0,001$ bzw. $\chi_r^2 = 27,014$; $P < 0,001$). Im Jahr 2003 zeigten die Generalisten sowie *I. minor* allerdings signifikant höhere Individuenzahlen in den zwei oberen Stufen (oWHA, uHHA; $\chi_r^2 = 19,478$; $P < 0,001$ bzw. $\chi_r^2 = 20,917$; $P < 0,001$). Bei den mesophilen und höher vorkommenden Arten wurden ebenfalls signifikant höhere Dichten in diesen zwei Stufen vorgefunden ($\chi_r^2 = 29,119$; $P < 0,001$ bzw. $\chi_r^2 = 93,951$; $P < 0,001$). Die Feuchte-meidenden Arten wiesen im Gegensatz zu 2002 abgestuften Dichten auf (uHHA > oWHA > uWHA; $\chi_r^2 = 83,068$; $P < 0,001$). Somit zeigten v.a. die Gruppen, die im Jahr 2002 v.a. in den höchsten Flächen vorkamen, im Jahr 2003 eine verstärkte Ausbreitung in den oberen Weichholzauen. Dementsprechend änderten sich die Gemeinschaftsstrukturen im Jahr 2003. Während die hygrophilen und hygrotoleranten Arten sowie die Generalisten (inkl. *I. minor*) in geringeren Dichten und somit Anteilen als im Vorjahr vorkamen, nahmen die Anteile v.a. der höher vorkommenden und Feuchte-meidenden Arten wie auch die sonstigen Arten auf allen Flächen stark zu (Abb. 69).

3.4.3.2. Zeitliche Verteilung

Die einzelnen Gruppen zeigten auch ausgeprägte Jahresdynamiken. Beispielsweise wiesen sowohl die hygrophilen als auch die hygrotoleranten Arten im Jahr 2002 ihre höchsten Dichten kurz nach Hochwasserereignissen auf (z.B. am 01.07. wie auch 24.08. bzw. 08.09.; $\chi_r^2 = 95,175$; $P < 0,001$ bzw. $\chi_r^2 = 82,773$; $P < 0,001$; Abb. 70 und 71, jeweils links). Ihre Dichten nahmen danach meistens signifikant wieder ab ($P < 0,01 - 0,001$), was nach dem August-Hochwasser am ausgeprägtesten ausfiel. Im Jahr 2003 waren die Dichten dieser Arten lediglich im Mai relativ hoch (Abb. 70 und 71, rechts). Danach nahmen sie signifikant wieder ab ($\chi_r^2 = 147,887$; $P < 0,001$ bzw. $\chi_r^2 = 174,545$; $P < 0,001$). Im September erhöhten sich die Individuendichten v.a. der hygrophilen Arten in den unteren Weichholzauen wieder.

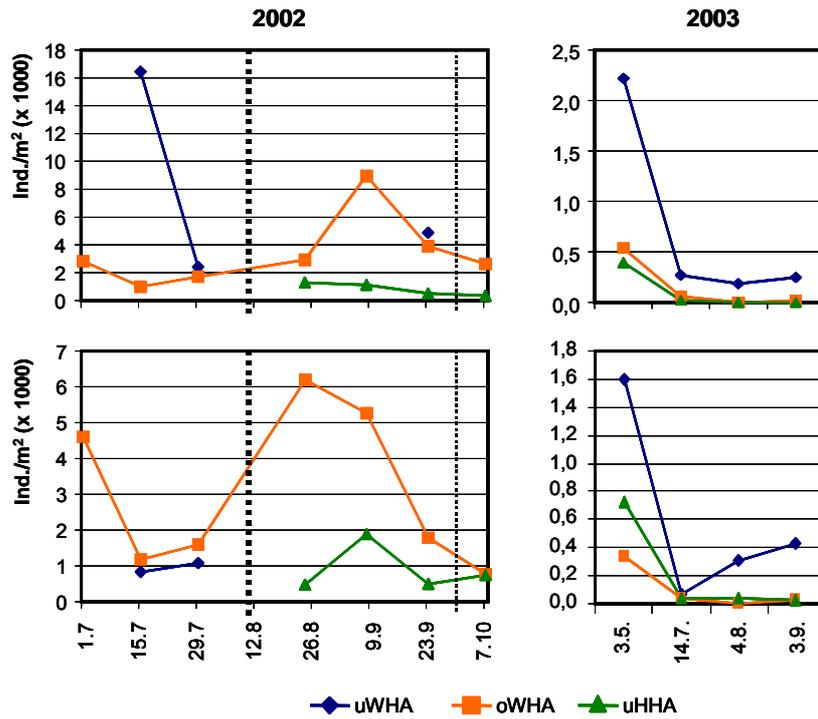


Abb. 70: Dynamiken der Individuendichten der **hygrophilen** Arten in den Jahren 2002 (*links*) und 2003 (*rechts*). *Oben*: Leopoldshafen; *unten*: Rastatt. *Senkrechte, gestrichelte Linien* stellen die Überflutungsereignisse während der Untersuchungen dar.

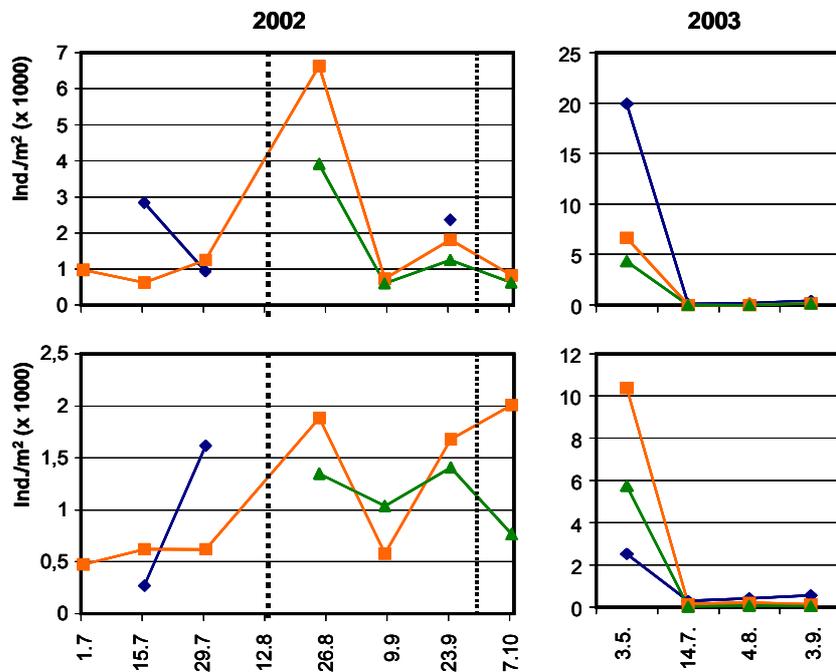


Abb. 71: Dynamiken der Individuendichten der **hygrotoleranten** Arten in den Jahren 2002 (*links*) und 2003 (*rechts*). *Oben*: Leopoldshafen; *unten*: Rastatt. *Senkrechte, gestrichelte Linien* stellen die Überflutungsereignisse während der Untersuchungen dar.

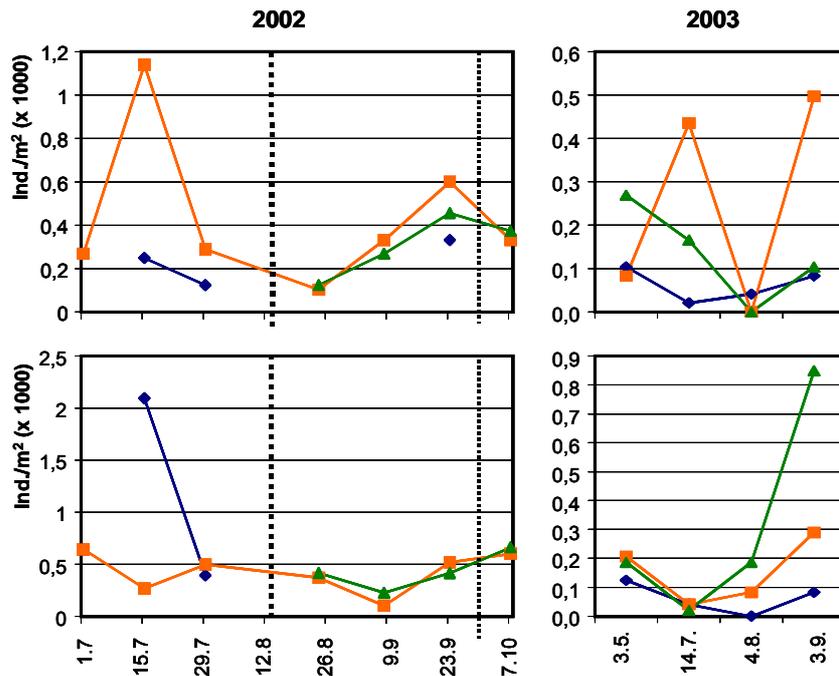


Abb. 72: Dynamiken der Individuendichten der **Generalisten** in den Jahren 2002 (links) und 2003 (rechts). *Oben*: Leopoldshafen; *unten*: Rastatt. *Senkrechte, gestrichelte Linien* stellen die Überflutungsereignisse während der Untersuchungen dar.

Gegenüber diesen Gruppen zeigten die Generalisten (inklusive *I. minor*) im Jahr 2002 eine um ca. zwei Wochen verzögerte Dynamik (Abb. 72, 73). Diese Arten zeigten ihre höchsten Dichten meistens bis vier Wochen nach einem Hochwasserereignis (z.B. am 15./29.07).

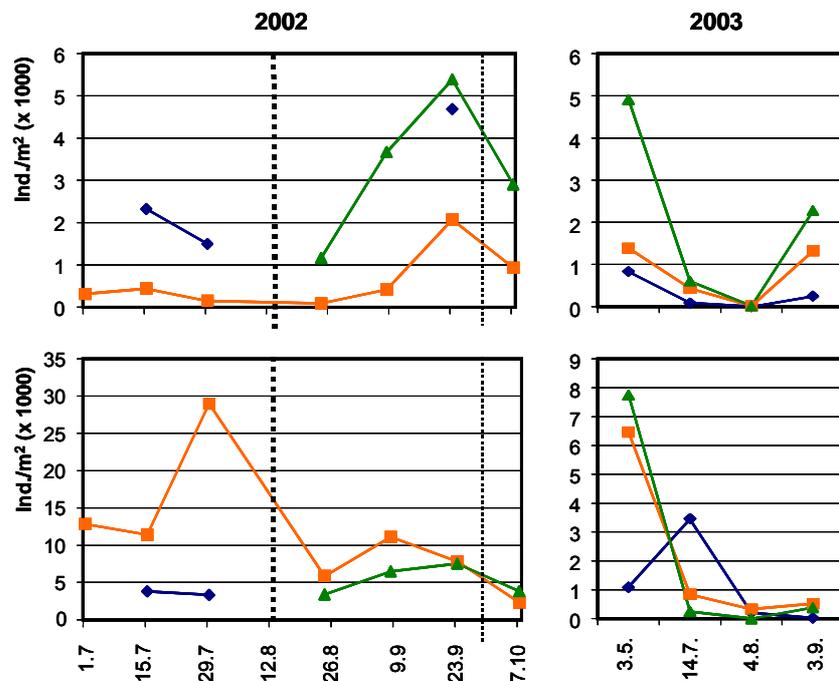


Abb. 73: Dynamiken der Individuendichten von *I. minor* in den Jahren 2002 (links) und 2003 (rechts). *Oben*: Leopoldshafen; *unten*: Rastatt. *Senkrechte, gestrichelte Linien* stellen die Überflutungsereignisse während der Untersuchungen dar.

oder 08./23.09.; $\chi_r^2 = 23,609$; $P < 0,001$ [Generalisten] bzw. $\chi_r^2 = 53,388$; $P < 0,001$ [*I. minor*]). Direkt nach (d.h. infolge) einer Überschwemmung reduzierten sich die Dichten dieser Arten meist signifikant (z.B. nach dem August- und September-Hochwasser; $P < 0,01 - 0,001$). Über die Zeit nahmen diese Arten jedoch meist langsam, aber signifikant wieder zu, wie dies besonders in Juli bei beiden Gruppen zu beobachten war ($\chi_r^2 = 18,160$; $P < 0,001$ [Generalisten] bzw. $\chi_r^2 = 52,083$; $P < 0,001$ [*I. minor*]). Im Jahr 2003 nahmen diese Arten ebenfalls im Sommer ab, mit signifikant niedrigeren durchschnittlichen Dichten in August ($\chi_r^2 = 24,653$; $P < 0,001$ bzw. $\chi_r^2 = 148,041$; $P < 0,001$). Die Reduktionen waren jedoch nicht so stark wie bei den hygrophilen und -toleranten Gruppen. In den zwei Standorten wurden bei den Generalisten (ohne *I. minor*) außerdem unterschiedliche Dynamiken verzeichnet: In Leopoldshafen wurden die niedrigsten Dichten im August ($\chi_r^2 = 17,169$; $P < 0,001$), in Rastatt jedoch im Juli beobachtet ($\chi_r^2 = 22,261$; $P < 0,001$). Bei beiden Artengruppen wurden wieder signifikante Erhöhungen der Dichten im September festgestellt ($P < 0,01$ bzw. $0,001$). Diese Zunahmen waren zudem stärker ausgeprägt als bei den Feuchte-liebenden Gruppen.

Die mesophilen Arten zeigten eine sehr regelmäßige Dynamik (Abb. 74). Während sie deutlich reduzierte Individuendichten nach jedem Hochwasser zeigten (so im Juli, August und wieder im September 2002), nahmen sie deutlich und signifikant nach vier bis sechs Wochen wieder zu ($\chi_r^2 = 64,631$; $P < 0,001$). Die Individuendichten dieser Gruppe waren außerdem in den zwei Standorten ausnahmsweise vergleichbar. Im Jahr 2003 wurden allerdings unterschiedliche Dynamiken beobachtet. Diese Gruppe zeigte nur in Rastatt durchschnittlich höhere Dichten im Mai ($\chi_r^2 = 12,192$; $P < 0,007$). Die niedrigsten Dichten

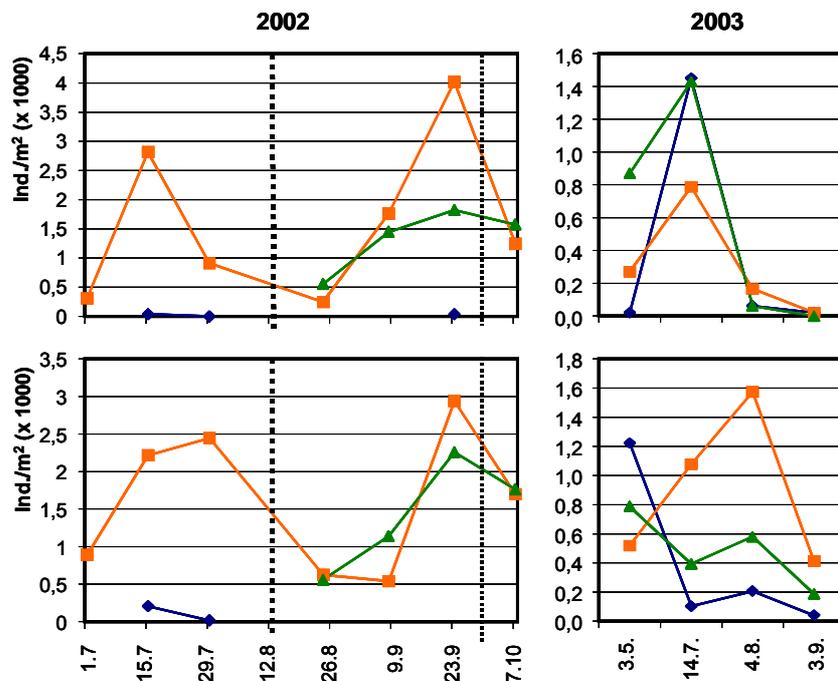


Abb. 74: Dynamiken der Individuendichten der **mesophilen** Arten in den Jahren 2002 (*links*) und 2003 (*rechts*). *Oben*: Leopoldshafen; *unten*: Rastatt. *Senkrechte, gestrichelte Linien* stellen die Überflutungsereignisse während der Untersuchungen dar.

wurden jedoch im Juli erfasst mit leichten Erhöhungen im August. Aufgrund der unterschiedlichen Tendenzen auf den verschiedenen Flächen in Rastatt waren diese Entwicklungen jedoch nicht signifikant ($P > 0,05$). In Leopoldshafen wurden die höchsten Dichten im Juli verzeichnet ($\chi_r^2 = 60,520$; $P < 0,001$), die dann signifikant wieder abnahmen ($P < 0,001$).

Die höher vorkommenden und Feuchte-meidenden Arten zeigten ähnliche Dynamiken (Abb. 75 und 76). Bei beiden Gruppen wurden im Jahr 2002 die höchsten Dichten erst über sechs Wochen nach Abfluss von Überschwemmungswasser vorgefunden ($\chi_r^2 = 12,452$; $P = 0,052$ bzw. $\chi_r^2 = 15,558$; $P = 0,016$). Während die Feuchte-meidende Arten diese Entwicklung erst im August/September aufwiesen (mit sehr niedrigen Dichten im Juli), war diese Dynamik bei den höher vorkommenden Arten auch im Juli zu beobachten. Die zwei Gruppen wiesen ähnliche Dynamiken im Jahr 2003 auf. Die Dichten blieben von Mai bis August relativ ähnlich bzw. mit nur geringen Erhöhungen, die dann jedoch im September stark und hochsignifikant zunahm ($\chi_r^2 = 40,415$; $P < 0,001$ bzw. $\chi_r^2 = 35,772$; $P < 0,001$).

3.4.4. Dynamik der Gemeinschaften

Die oben genannten Entwicklungen der einzelnen Gruppen führten zu deutlichen Veränderungen der Gemeinschaftsstrukturen im Jahresverlauf, die in den verschiedenen Auenstufen unterschiedlich ausgeprägt ausfielen. Im allgemeinen wiesen die Flächen direkt nach Überschwemmungen einfache Gemeinschaften auf, die einige Zeit nach dem

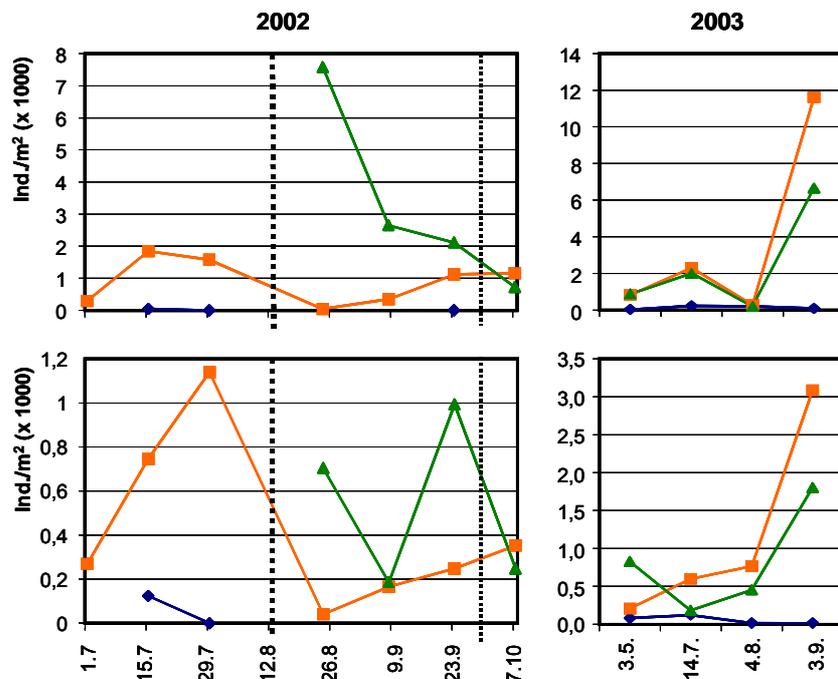


Abb. 75: Dynamiken der Individuendichten der „höher vorkommenden“ Arten in den Jahren 2002 (links) und 2003 (rechts). Oben: Leopoldshafen; unten: Rastatt. Senkrechte, gestrichelte Linien stellen die Überflutungsereignisse während der Untersuchungen dar.

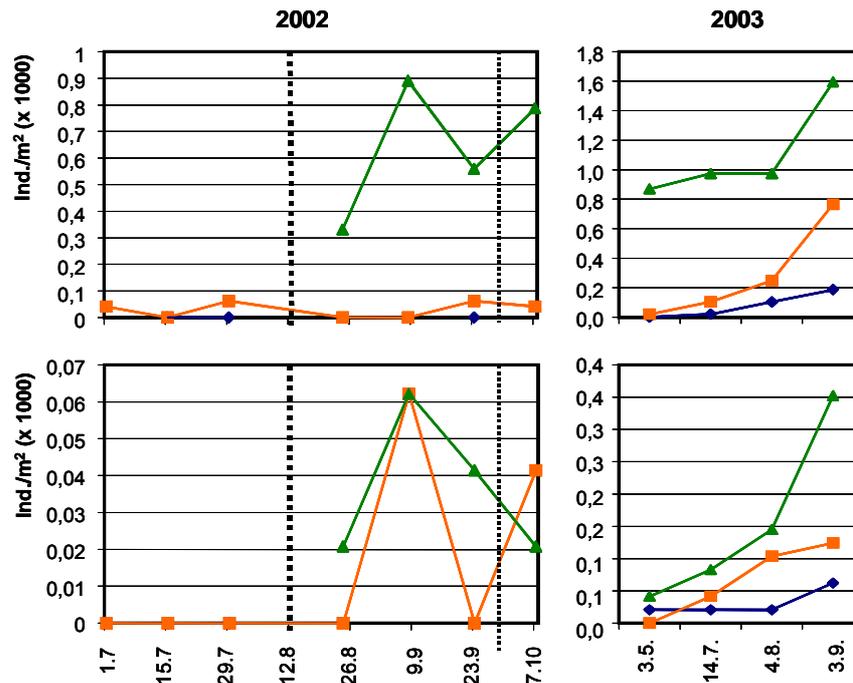


Abb. 76: Dynamiken der Individuendichten der „Feuchte meidenden“ Arten in den Jahren 2002 (links) und 2003 (rechts). Oben: Leopoldshafen; unten: Rastatt. Senkrechte, gestrichelte Linien stellen die Überflutungsereignisse während der Untersuchungen dar.

Trockenfallen der Flächen einen stetigen Aufbau und Diversifizierung der Gemeinschaften zeigten.

Frühstadien mit einfachen Gemeinschaftsstrukturen wurden insbesondere in den unteren Weichholzflächen im Jahr 2002 vorgefunden (Abb. 77). Die Gemeinschaften bestanden aus wenigen Arten, die v.a. zu den hygrophilen, hygrotoleranten und Generalisten-Gruppen gehörten und individuenreiche Populationen aufbauten. Während in Leopoldshafen v.a. *Sminthurides* Arten und *P. aquatica* (hygrophile Arten) die Gemeinschaften dominierten, war dies in Rastatt v.a. *I. minor*. Im Jahr 2003 wurden ähnliche Gemeinschaften lediglich im Mai vorgefunden. Im Sommer behielten diese Arten wesentliche, aber deutlich geringere Anteile an der Gemeinschaft, während z.B. mesophile und höher vorkommende Arten ihren Anteil vergrößerten. Im August und September 2003 kam schließlich als häufigste Gruppe die „sonstige Arten“ vor (v.a. epigäische, mobile Arten wie *Entomobrya*, *Lepidocyrtus*, *Orchesella* bzw. *Tomocerus* Arten)

In den oberen Weichholzlauen im Jahr 2002 herrschten ähnliche einfache Gemeinschaften lediglich kurz nach Überschwemmungsereignissen vor (z.B. am 1.7. oder 24.08.; Abb. 78). Auch hier war standortsspezifisch, ob hygrophile Arten oder Generalisten die absolut dominante Gruppe darstellten. Im Zeitverlauf nach Überschwemmungen nahmen die Anteile v.a. der hygrophilen und -toleranten Arten ab, während die Generalisten (besonders *I. minor*, wenn diese vorher stark vertreten war) oder auch mesophile und z.T. höher vorkommende Arten ihren Anteil verstärkten. Diese Arten nahmen nach erneuten Überschwemmungen z.T. drastisch ab. Lediglich nach der kürzeren Überflutung Ende Sep-

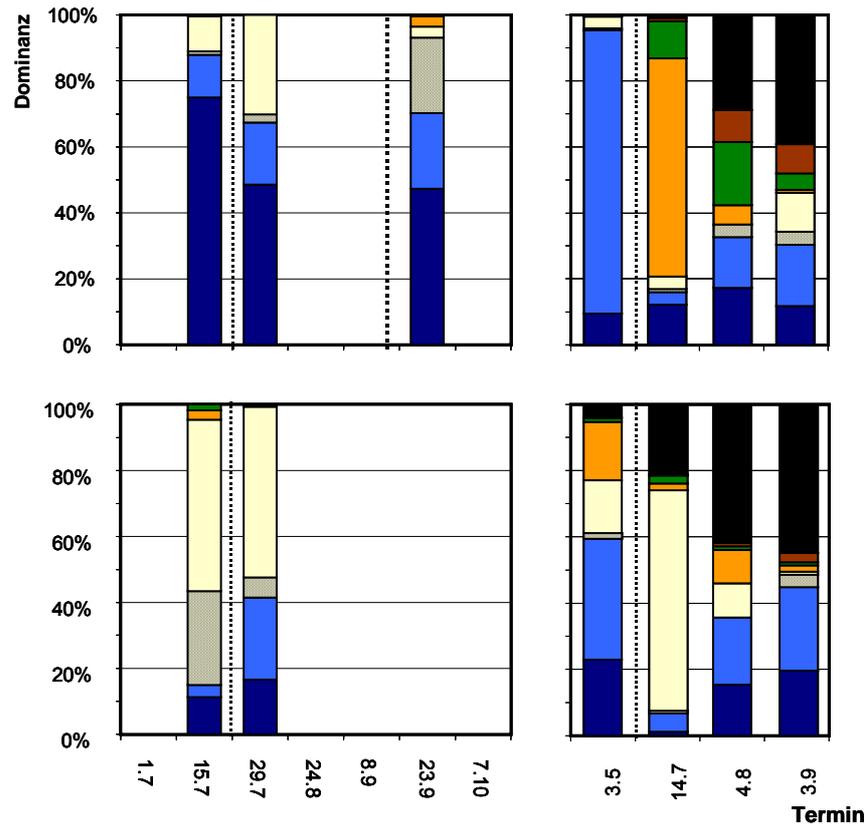


Abb. 77: Veränderung der erfassten Gemeinschaftsstrukturen der **unteren Weichholzaunen** in den Jahren 2002 (*links*) und 2003 (*rechts*). *Oben*: Leopoldshafen; *unten*: Rastatt. Gemeinschaftsstrukturen als Anteile der ökologischen Gruppen an der Gesamtgemeinschaft. *Senkrechte, gestrichelte Linien* stellen die Überflutungsereignisse während der Untersuchungen dar. Legende wie im Abb. 68.

tember behielten sie ihre Gemeinschaftsanteile z.T. bei. Im Jahr 2003 wurden Gemeinschaftsstrukturen im Mai erfasst, die denen vom September des Vorjahrs ähnelten. Hier herrschten v.a. hygrotolerante Arten sowie *I. minor* vor, während die hygrophilen Arten sehr individuenarm vorkamen. Im Sommer nahm der Anteil dieser Arten drastisch ab, während oft mesophile, höher vorkommende und Feuchte-meidende Arten die Gemeinschaften dominierten. Wie in den unteren Weichholzaunen dominierten besonders in Rastatt z.T. auch „sonstige Arten“, was neben den oben genannten epigäischen Arten (die in Leopoldshafen diese Gruppe ausschließlich bildeten) v.a. an den z.T. außerordentlich hohen Dichten der hemiedaphischen *X. armatus* lag.

In den unteren Hartholzaunen wurden im Jahr 2002 Gemeinschaftsstrukturen vorgefunden, wie sie in den oberen Weichholzaunen erst mehrere Wochen nach Überschwemmungen vorkamen (Abb. 79). Hygrophile und hygrotolerante Arten wurden zwar vorgefunden, aber in erheblich geringeren Anteilen. Stark dominierend kamen in beiden Standorte *I. minor*, aber auch mesophile und (besonders in Leopoldshafen) höher vorkommende Arten vor. Feuchte-meidende Arten wurden z.T. ausschließlich in den Gemeinschaften dieser Flächen nachgewiesen. Im Mai 2003 wurden zunächst ähnliche Gemeinschaftsstrukturen vorgefunden. Die Anteile von *I. minor* nahmen jedoch im Sommer stark ab. Ab August

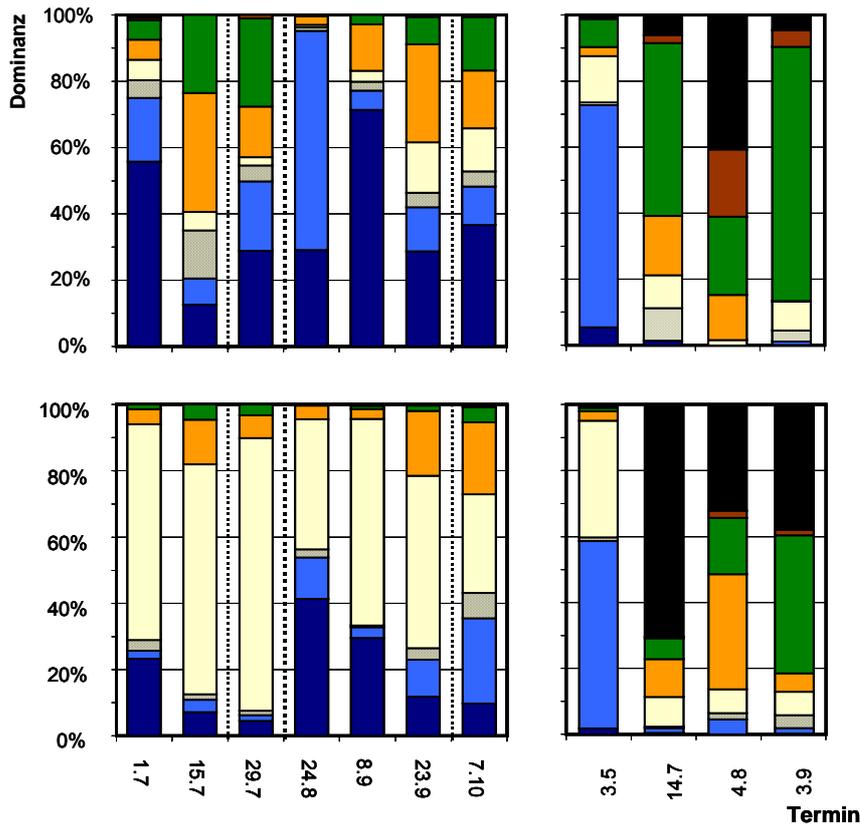


Abb. 78: Veränderung der erfassten Gemeinschaftsstrukturen der **oberen Weichholzaunen** in den Jahren 2002 (*links*) und 2003 (*rechts*). Wie im Abb. 77.

reduzierten sich ebenfalls die Anteile der mesophilen Arten. Stattdessen erhöhten sich die Anteile der höher vorkommenden und Feuchte-meidenden Arten z.T. drastisch. Auch die sonstigen Arten wurden in verstärkten Dominanzen v.a. im August (allerdings bei stark reduzierten Gesamt-abundanzen) vorgefunden, was an den leicht erhöhten Dichten der oben genannten epigäischen Arten lag.

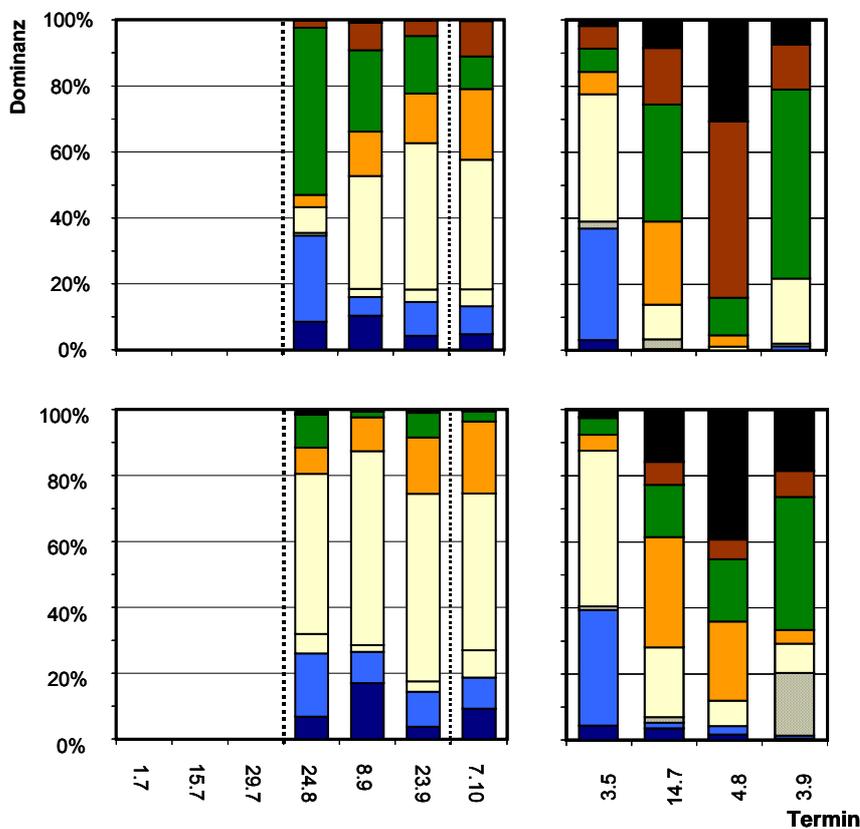


Abb. 79: Veränderung der erfassten Gemeinschaftsstrukturen der **unteren Hartholzaunen** in den Jahren 2002 (*links*) und 2003 (*rechts*). Wie im Abb. 77.

4. Diskussion

4.1. Standardisierung von Datenerhebungsprotokolle

Biologische Monitoringprogramme auf Bodendauerbeobachtungsflächen haben den Zweck, Veränderungen im Boden zu erkennen. Dazu werden erhobene Daten verschiedener Jahre oder Flächen verglichen. Solche Vergleiche setzen einheitliche Erhebungsmethoden der Daten im Gelände voraus. Standardisierte Geländeprotokolle für bodenbiologische Fragestellungen existieren z.Zt. jedoch nicht. Dieser Mangel wurde explizit als wichtigstes Defizit bei der Entwicklung von bodenbiologischen Monitoringsystemen genannt (WEEKS 1997). ISO Normen zur Feststellung der Bodenqualität sind zwar kürzlich erschienen (ISO 10381-1, 2002), sind jedoch auf den spezifischen Bedarf bodenbiologischer Fragestellungen nicht ganz übertragbar. Die Verwaltungsvorschriften für Probenahmen zur Bodenchemie und Bodenphysik (BBodSchV und Ba.-Wü. VwV-Bodenproben) sind auf die Erfassung von Bodenorganismen ebenfalls nicht anwendbar. Die vorliegenden Untersuchungen sind die erste Studien, die der Frage nach einer Standardisierung bodenbiologischer Geländemethoden nachgeht.

Eine der wichtigsten Fragen bei bodenbiologischen Erhebungen betrifft der **Anzahl notwendiger Stichproben**. Bodenorganismen kommen stark aggregiert vor (z.B. USHER 1975, SMITH and WALLACE 1976, FROMM et al. 1993, ETTEMA et al. 1998), was zu einer großen (auch kleinräumigen) Heterogenität und somit nicht-normalen Verteilung der Organismen führt. Aufgrund dieses Verteilungsmusters ist ein großer Stichprobenumfang notwendig, um aller Arten in ihren durchschnittlichen Individuendichte zu erfassen. Wissenschaftliche Arbeiten zur Horizontalverteilung von Bodenorganismen, aus denen Richtlinien zur notwendigen Stichprobenanzahl abgeleitet werden könnten, sind selten. Bisherige Studien haben meist versucht, diese Frage durch mathematische Modellierung zu beantworten. Dabei wurden hohe Stichprobenzahlen (zwischen 10 und 100) für die genaue Erfassung der Individuendichten gefordert (BRUCKNER et al. 2000, ECKSCHMITT 1993; 1998). Um *alle* Arten einer Gemeinschaft in ihrer genauen Individuendichte zu erfassen, wird an Stichproben sogar die 200- bis 500-fache Anzahl der vorkommenden Arten gefordert (ULLRICH 2001). Aufgrund des hohen Zeitaufwands zur Bearbeitung einzelner Proben (ca. 10 Stunden/Probe, DUNGER 1975) sind solche Probezahlen für routinemäßige Erhebungen auf Bodendauerbeobachtungsflächen (BDF) (und selbst für Grundlagenforschung) nicht praktikabel und v.a. nicht finanzierbar. Im vorliegenden Untersuchungen wird diese Frage zum ersten Mal durch genaue Erfassung der Geländebeziehungen.

Mit den erhöhten Probezahlen in den vorliegenden Untersuchungen wurde die nicht-normale Verteilung der Individuendichten deutlich, die zu einer sehr hohen Varianz der Daten führte. Diese Variabilität nahm in den Simulationen bei abnehmender Probezahl sogar stark zu. Deshalb sind Individuendichten selbst bei 20 Stichproben als verlässliche Kennparameter in Datenerhebungen auf BDF selten geeignet. Bei solchen Probezahlen bleibt die Gefahr eines Type-II Fehlers (nicht festgestellte Signifikanz der Daten bei

reellen Unterschieden) groß. Andererseits ist die Gefahr eines Type-I Fehlers (falsche statistische Signifikanz der Daten bei fehlenden reellen Unterschieden) noch gering, so dass signifikante, statistisch festgestellte Unterschiede anerkannt werden können. Es gibt zwar Sammelmethode, mit denen akzeptable statistische Konfidenzintervalle der Daten erzielt werden können (BRÜCKNER et al. 2000). Solche Methoden führen jedoch zum Verlust anderer Kenndaten (z.B. räumliche Verteilung). Sie sind zeitaufwendig und erfassen nach Angaben der Autoren (pers. Mitteilung) seltene Arten nicht besser als die hier angewandten Methoden.

Selbst bei 100 Stichproben wurden hier nicht alle Arten erfasst. Dies trifft besonders für die Hartholzaue. Die Erfassung der *gesamten* Artengemeinschaft solcher Indikatorengruppen ist deshalb bei routinemäßigen Monitoringprogrammen nicht möglich. Selbst bei höheren Probezahlen blieben allerdings v.a. individuenarme Arten unerfasst. Für die bioindikatorische Charakterisierung von Veränderungen innerhalb und zwischen BDF muss somit auf häufigere, sogenannte Charakterarten zurückgegriffen werden (DUNGER 1982, SCHICK & KREIMES 1993). Dabei wird die Erfassung der quantitativ wichtigsten Teile der Artengemeinschaften ausreichend bleiben müssen.

Bei allen Simulationen hier wurden die Hauptarten der Gemeinschaften selbst mit fünf Stichproben erfasst. Die Charakterarten waren weitgehend mit 5-10 Proben erfassbar. Haupt- und Charakterarten sind bei Bodengemeinschaften jedoch oft häufige, weit verbreitete Arten und sind oft nicht zur Flächendifferenzierung geeignet (vgl. WOLTERS 2001). Beispielsweise kamen über 30% der Charakterarten gemeinsam auf beiden untersuchten Flächen vor. Flächen- oder Zeitdifferenzierungen sind deshalb nur unter Einbeziehung der Begleitarten gesichert. Hierfür waren in den jetzigen Simulationen mindestens 10 Stichproben nötig. In Baden-Württemberg wurden in bodenbiologischen Monitoringuntersuchungen (z.B. im Rahmen des IRPs und ÖWKs) bislang 3 bis 5 Stichproben pro Fläche verwendet. Aufgrund der jetzt vorliegenden Ergebnisse muss bei diesen Stichprobenzahlen damit gerechnet werden, dass der damit erfasste Ausschnitt der Gemeinschaft zum Teil zufällig (= „Lotterie“) sein kann. Um gesicherte, vergleichbare Monitoringergebnisse zu erzielen ist es deshalb notwendig, diese Anzahl zukünftig stark zu erhöhen. Zehn Stichproben ist deshalb für Monitoringprogramme als Minimum anzusehen. Es ist zwar u.U. möglich, diese Anzahl etwas zu reduzieren, wenn mehrere Probetermine im Jahr stattfinden. Sie ist aber strikt einzuhalten, wenn nur an einem Termin im Jahr beprobt wird.

Eine standardisiertes Geländeprotokoll muss zweitens die **Verteilung der einzelnen Stichproben** innerhalb eines BDF ansprechen. In der vorliegenden Untersuchung wurde deshalb versucht, anhand der kleinräumlichen Horizontalverteilung der Artengemeinschaften Kriterien für die Stichprobenverteilung zu ermitteln. Solche Kriterien müssen bei Geländearbeiten leicht (= makroskopisch) erkennbare sein.

Innerhalb der hierfür untersuchten Flächen waren abiotischen Gradienten kaum vorhanden. Dies kann zwar als Bestätigung dafür aufgefasst werden, dass „homogene“, repräsentative Flächen für die jeweilige Auenstufe gewählt wurden. (Solche Kriterien sind üblich bei

Auswahlverfahren von BDF.) Sie lassen jedoch keine Kriterien für die Verteilung zu. Außerdem wurden auch keine starken, flächenspezifischen Korrelationen zwischen abiotischen Bodenfaktoren und allgemeinen biotischen Parametern einzelner Arten oder Artengruppen festgestellt. Wenn signifikante Korrelationen existierten (z.B. in der Weichholzaue), konnten diese *nicht* mit makroskopischen Gelände- oder Vegetationsstrukturen im Deckung gebracht werden. Somit lagen kausale Zusammenhänge (deren Aufklärung nicht Ziel des vorliegenden Projektes war) im Bodenbereich verborgen. Der Auswahl von Probenahmepunkten in BDF müssen jedoch notwendigerweise makroskopisch erkennbare Merkmale folgen.

Es wurden trotzdem Gradienten bei der Verteilung der Arten und Individuendichten entdeckt, insbesondere in der Weichholzaue. Zusammenhänge gab es weniger mit der Bodenvegetation oder Geländegeomorphologie, sondern eher mit der Orientierung der Fläche im Gelände (d.h. mit Landschaftsgradienten, z.B. zur Wasserlinie hin). Dies deutet auf einen klaren Einfluss der allgemeinen hydrologischen Verhältnisse der Flächen (und somit eher mit der Geländeorientierung = Landschaftsgradient) als einzelnen Faktoren hin. Deutliche, erklärable Unterschiede in der Verteilung entlang eines geomorphologischen und Vegetationsgradienten wurden aber auf einer räumlichen Skala von ca. 20-30 m, d.h. *zwischen* Untersuchungsflächen festgestellt. Dieser Gradient liegt jedoch außerhalb der räumlichen Ausdehnung der meisten DBF. Solche Gradienten wären nur dann zu berücksichtigen, wenn eine DBF am Rand ausgeprägter geomorphologische Strukturen liegen würde.

Innerhalb der Untersuchungsflächen folgten die verschiedenen Arten bzw. Artengruppen den Verteilungsgradienten nicht gleichermaßen, sondern zeigten artspezifische Unterschiede bzw. waren z.T. entgegengesetzt. Die einzelnen ökologischen Artengruppen zeigten außerdem sehr starke und deutliche Trennungen ihrer Verteilungen, die besonders in der Hartholzaue mit keinem Faktor erkennbar zusammenhing. Bei der Artenzusammensetzung der ökologischen Gruppen (der kleinräumlichen Horizontaleverteilung; vgl. jedoch unten bei „Regeneration“) gab es weiterhin wenig Zusammenhänge der bekannten Autökologie der einzelnen Arten (RUSSELL et al. 2002), die unterschiedliche Reaktionen der Gruppen auf Boden- oder Standortfaktoren vermuten ließen. Die erkannten Verteilungsunterschiede sprechen deshalb eher für makroskopisch nicht erkennbare, sehr kleinräumliche Konkurrenz zwischen den Gruppen oder für kryptische Verteilungsunterschiede der Mikroressourcen als für ökologische Bevorzugen grober Geländeparameter.

Für eine komplette biologische Charakterisierung einer BDF ist es wichtig, die verschiedenen Gruppen – seien es quantitative Gruppen innerhalb der Gemeinschaften oder ökologisch ähnlich reagierende Artengruppen – in ihren reellen Gemeinschaftsanteilen zu erfassen. Trotz der mangelnden Erkennbarkeit der Verteilungsgründe der Arten und Artengruppen muss die Stichprobenplatzierung im Gelände diese Verteilung berücksichtigen. Um ein möglichst breites Spektrum einer vorkommenden Artengemeinschaft zu erfassen, ist es bei Probenahmen deshalb

notwendig, die begrenzte Anzahl an Stichproben so zu platzieren, dass sie gleichmäßig verteilt sind und einen guten Querschnitt aller Strukturen, Flächenorientierungen und kryptische Bodenunterschiede repräsentieren. Hierzu stehen ISO-Normen für Stichproben-Verteilungsmuster zur Verfügung, die in Abhängigkeit der Geländemorphologie eine Gleichverteilung von Bodenstichproben gewährleisten (ISO 10381-1, 2002; Abb. 80). Bei kleinräumig nicht erkennbaren Verteilungskausalitäten wird empfohlen, diese Muster auch bei der Stichprobenverteilung von bodenbiologischen Proben anzuwenden. Das angewandte Muster muss allerdings an die jeweiligen BDF angepasst sowie frühzeitig und dauerhaft festgelegt werden.

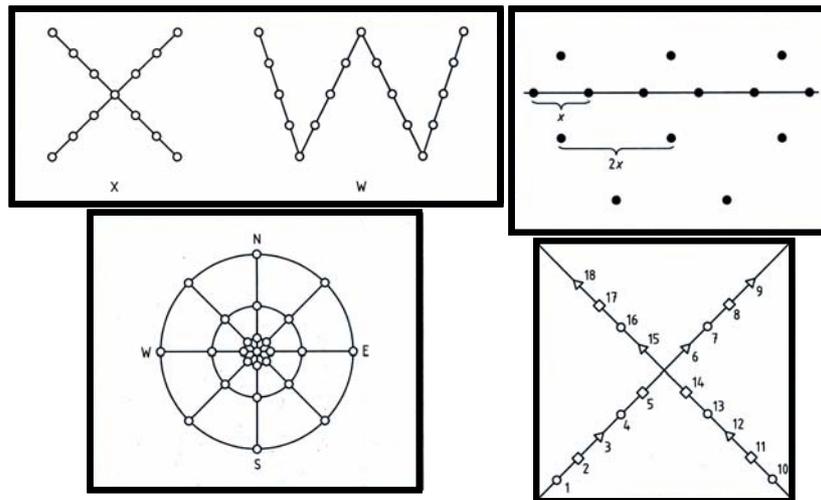


Abb. 80: Beispiele verschiedener Stichprobenverteilungen nach ISO 10381-1. Die Verteilungen sind an die Geländeverhältnisse (v.a. Geomorphologie) und Fragestellung bzw. Zeitrahmen angepasst.

Weiterhin ist wesentlich, dass im Gegensatz zu den Individuendichten in den hier untersuchten Flächen die Artenzahlen eher normalverteilt waren und weniger Punktkonzentrationen auf den Verteilungskarten zeigten. Die reinen Anwesenheiten der Arten waren somit gleichmäßiger verteilt. Weiterhin ist zu beachten, dass in beiden Untersuchungsflächen teilweise eine Tendenz zu abnehmenden Dichten und Artenzahlen in der direkten Nachbarschaft von Grobstrukturen, beispielsweise Bäumen, erkennbar war. In der Literatur ist der negative Einfluss des Stammabflusses auf Bodentiergemeinschaften bekannt (z.B. KOPESZKI 1988, 1992). Deshalb muss in Geländeprotokollen die Platzierung von Stichproben direkt an solchen Strukturen vermieden werden.

Ferner sind der **Abstand einzelner Stichproben** zueinander sowie die **Ausdehnung der beprobten Fläche** wichtige Kriterien bei Geländeprotokollen. Es ist sowohl sicherzustellen, dass alle Artengruppen erfasst werden als auch dass die verschiedenen Stichproben voneinander unabhängig bleiben, um zusammen einen repräsentativen Querschnitt einer vorkommenden Gemeinschaft nachweisen zu können. So waren die Verteilungen der einzelnen Arten und besonders Artengruppen durch die 100 m² Ausdehnung der Untersuchungsfläche oft deutlich getrennt. Verschiedene Artengruppen

kamen ohne erkennbare kausale Zusammenhänge (s.o.) verstärkt in verschiedenen Teilen der Untersuchungsfläche vor. Eine Beprobung in dieser Ausdehnung (100 m²) ist also notwendig, um einen repräsentativen Querschnitt der bodenbiologischen Verhältnisse einer BDF zu erfassen.

In den untersuchten Flächen war lediglich eine leichte, statistisch nicht signifikante Tendenz zum erhöhten Artenwechsel mit steigendem Abstand der Probenpaare zu erkennen. Weiter entfernte Probenpaare erfassten somit nicht deutlich unabhängige Teile der Gemeinschaft. Die Semivarianzwerte der meisten Arten als Zeichen der Autokorrelationen einzelner Proben zeigten bei der untersuchten räumlichen Skala (ab 1 m) ebenfalls selten eine deutliche Abhängigkeit vom Probenabstand. Auch die Artenzahlen wiesen keine Abhängigkeit vom Abstand der Proben auf. Alle Werte bewegten sich meist um die Gesamtvarianz der jeweiligen Abundanzen oder Artenzahlen. Dies deutet darauf hin, dass die Proben bereits ab einem Abstand von 1 m voneinander unabhängig waren (LIEBHOLD et al. 1993). Die Semivarianzwerte tendierten allerdings nicht gegen Null. Somit ist durchaus eine räumliche Abhängigkeit der Proben zu erwarten, die jedoch unter dem minimal untersuchten Abstand von 1 m lagen (ROSSI et al. 1992).

Lediglich die erfassten Dichten von *Isotomiella minor* zeigten eine deutliche Abhängigkeit vom Probenabstand, der in der Weichholzaue bei maximal 6 m und in der Hartholzaue bei ca. 4 m lagen. Da *I. minor* die häufigste Art darstellte, beeinflussten ihre Dichten die Semivarianzwerte der Gesamtindividuenichten. Die Verteilung dieser Art zeigte jedoch, dass sie in weiten Bereichen der Flächen sehr individuenreich vorkam. Sie war nicht durch starke Einzelaggregate (die es getrennt zu erfassen gälte) sondern durch Individuenreichtum in größeren Teilflächen gekennzeichnet. Dies muss als charakteristisches Habitatsmerkmal angesehen werden. Eine derartige Verteilung muss durch mehrere Proben in den Teilflächen registriert werden. Somit wäre ein Abstand von der Hälfte der maximalen Semivarianzwerte als optimal anzusehen (d.h. 2-3 m). Zusammengefasst bedeuten diese Ergebnisse, dass einen Minimalabstand von ca. 1 m meistens ausreichend ist, um eine Unabhängigkeit der einzelnen Proben zu gewährleisten. Die Verteilung aller Proben („Gesamtprobenstrecke“) muss allerdings deutlich über der maximalen Abstandsabhängigkeit von ca. 6 m liegen. Bei einer Untersuchungsfläche von 100 m² und 10 einzelnen Stichproben wäre ein notwendiger Abstand der einzelnen Proben von ca. 2-3 m zu empfehlen.

Als weiterer Punkt müssen Datenerhebungsprotokolle die **zu beprobenden Tiefen** ansprechen. Endogäische Bodengemeinschaften sind durch eine ausgeprägte Vertikalverteilung gekennzeichnet (LAMBERT 1973, DUNGER 1983, HÄGVAR 1983). Deshalb werden in der Grundlagenforschung Stichproben meist in mehreren Tiefen vorgenommen. Bei Monitoringprogrammen sind einerseits die notwendigen Beprobungstiefen für eine Charakterisierung der durchschnittlichen Gemeinschaftsverhältnisse von Bedeutung. Andererseits muss die Notwendigkeit, die Anzahl der Stichproben auf einer zu finanzierenden Anzahl zu reduzieren, berücksichtigt werden. Bei den hier untersuchten Tiefen wurden die Hauptteile der Gemeinschaften in 0-

5 cm Tiefe erfasst. Die festgestellten Unterschiede in der Artenzusammensetzung und Gemeinschaftsstrukturen zwischen den einzelnen Untersuchungsflächen erlauben außerdem eine Verallgemeinerung der Ergebnisse zur Vertikalverteilung. Die Ergebnisse spiegeln nicht spezifische Attribute einzelner Gemeinschaften bzw. Standorte wider, sondern sind als allgemeine Phänomene der untersuchten Standorte anzusehen.

Es wurden jedoch einzelne Arten in signifikant höheren Dichten oder sogar ausschließlich in tieferen Schichten unterhalb 5 cm gefunden. Bei einer Beprobung von nur 0-5 cm muss damit gerechnet werden, dass einige hauptsächlich euedaphische Formen nicht oder selten erfasst werden. In der vorliegenden Untersuchungen betrafen diese Arten v.a. Neben- und seltene Arten, die bei routinemäßigen Monitoringergebnissen aufgrund ihrer geringen Abundanzen und somit Bewertbarkeit (s.o.) eine untergeordnete Rolle spielen. Sie werden allerdings in anderen Untersuchungen für gewöhnlich in oberen Schichten zumindest als einzelne Individuen nachgewiesen (RUSEK 1984; GRIEGEL 2001; RUSSELL et al. 2002). Viele dieser Arten wurden besonders in den Regenerationsuntersuchungen des trockenen Jahres 2003 in den obersten 5 cm individuenreich vorgefunden. Solche Unterschiede in der Vertikalverteilung dieser Arten stellen jedoch deutliche Habitatsveränderungen dar. Ihr unterschiedliches Auftreten in den oberen 5 cm sind somit wichtige und auswertbare Monitoringergebnisse. Bei anderen Fragestellungen können solche Arten allerdings eine bedeutendere indikatorische Rolle spielen (z.B. in der Ökotoxikologie; z.B. BENGTTSSON & RUNDGREN 1988; FRAMPTON 1988; UFER et al. 1993). In Abhängigkeit von der jeweiligen Fragestellungen oder den Habitatstypen (z.B. Acker mit tieferen Pflugtiefen; z.B. HEISLER 1993; HEIMANN-DETLEFSEN ET AL. 1994; DITTMER & SCHRADER 1997) müssen die zu beprobenden Tiefen von Fall zu Fall entschieden werden.

Mit den abschließend aufzustellenden Kriterien kann eine repräsentative bioindikatorische Charakterisierung von BDF gesichert werden. Sie gelten allerdings nur für die angegebene räumliche Skala einer BDF. So bestanden bei der Untersuchungen zur Horizontalverteilung große Unterschiede zwischen den Gemeinschaften der Weich- und Hartholzauenflächen, die lediglich 250 m voneinander lagen. Die verschiedenen Auenstufen, die in den Untersuchungen zur zeitlichen Dynamik beprobt wurden und lediglich 20-30 m voneinander entfernt lagen, zeigten ebenfalls deutliche faunistische Unterschiede. Insbesondere Auenhabitate sind durch eine hohen Landschaftsheterogenität gekennzeichnet (BAYLEY 1995). Deshalb müssen bei Monitoringprogrammen in heterogenen Landschaften wie Auen solche Stufen durch getrennte BDF betrachtet werden, um eine Gesamthabitatscharakterisierung zu gewährleisten.

Zusammenfassend können für die Entnahme von Stichproben in BDF folgende Richtlinien formuliert werden.

- Aufgrund der erkannten Verteilungsmuster einzelner Arten und insbesondere der ökologischen Artengruppen scheinen für die Erfassung aller dieser Gruppen 100 m² als minimales Probenareal anzusehen.
- Der Stichprobenumfang beträgt mindestens 10 Parallelen.
- Anhand vorher festzulegender ISO-Norm Muster ist auf gleichmäßige Verteilung der Proben in einer Untersuchungsfläche zu achten.
 - Alle Gradienten sind gleichermaßen zu erfassen.
 - Ein Minimalabstand von 1 m von Grobstrukturen ist einhalten.
- Der Abstand der Proben sollte mindestens 1 m, optimal jedoch 2-3 m betragen.
- Die routinemäßige Beprobungstiefe muss mindestens 5 cm betragen. Eine Aufteilung in verschiedene Horizonte ist bei spezifischen Fragestellungen oder Habitatstypen notwendig.

4.2. Zeitliche Regenerationsdynamiken

Auenhabitats sind neben der hohen Habitatsheterogenität v.a. durch das regelmäßige Überflutungsgeschehen, d.h. die hohe zeitliche Variabilität, gekennzeichnet (JUNK et al. 1989). Entsprechend stellen Boden-Biozönosen in Auenhabitaten stark dynamische Systeme dar (FISCHER 1983, 1990; GAUER 1997; GRIEGEL 1999). Für Monitoringprogramme ist es deshalb unabdingbar, dass die Geländeerhebungen an das zeitliche Geschehen angepasst ist. Bei der Überwachung von bodenbiologischen Veränderungen können außerdem besondere Umweltereignisse Anlass zu unplanmäßigen Monitoringerhebungen geben. Finanzierungsbedingt müssen solche Erhebungen mit wenigen Probenahmeterminen auskommen. Die zeitliche Entwicklung von Boden-Biozönosen in Auenhabitaten ist z.Zt. jedoch nicht mit wenigen Geländeerhebungen interpretierbar, da die *genaue* zeitliche Dynamik von Bodenbiozönosen in europäischen Auenhabitaten noch nicht bekannt ist. Kurzfristigen Veränderungen sind mit den bestehenden Monitoringmethoden nicht *per se* unbeantwortbar, sondern es fehlen lediglich die notwendigen Hintergrundinformationen für die Interpretation der gewonnenen Daten. Die Erfassung und konzeptionelle Modellierung dieser Dynamiken im vorliegenden Projekt dient somit der erhöhten Auswertbarkeit zukünftiger bodenbiologischer Erhebungen in Auenhabitaten Baden-Württembergs.

Überflutungsereignisse ziehen eine starke Dynamik der Individuendichten und Artenzahlen nach sich. Direkt nach Überflutungsereignissen wurden im vorliegenden Untersuchungen niedrige bzw. reduzierte Individuendichten und Artenzahlen festgestellt, so dass eine generelle quantitative Reduktion der Gemeinschaften durch Überflutungen konstatiert werden kann (vgl. PALISSA 1955; BECK 1972; RUSEK 1984). Die festgestellten Individuendichten nach dem Rückgang der längeren Überflutungen des Frühjahrs und Frühsommers der Jahre 2001 und 2002 waren - obwohl niedrig (vgl. z.B. PETERSEN & LUXTON 1982) – jedoch nicht unerheblich. Die Böden waren nach den Überflutungen nicht völlig unbesiedelt. Dies betraf allerdings nur wenigen Arten, die fast alle hygrophil bzw.

hygotolerant sind und in nassen Auenhabitaten regelmäßig vorkommen (RUSSELL et al. 2002). Das Vorhandensein dieser Arten zusammen mit einem Konkurrenzangel erlaubte einen raschen Aufbau ihrer Populationen. Auch die erneuten Zunahmen dieser Arten nach späteren Überflutungen (z.B. Ende September 2001, August 2002) bestätigen ihre positiven Reaktionen auf sehr feuchte Bedingungen. Somit bestanden die ersten Sukzessionsstadien nur wenige Tage bis Wochen nach Abfluss des Überflutungswassers aus wenigen feuchteliebenden Arten, die z.T. individuenreich vorkamen. Die Gemeinschaftsstrukturen dieser ersten Stadien waren entsprechend einfach (Abb. 81A).

Welche dieser Arten die Gemeinschaft dominierte war auf den verschiedenen Standorten unterschiedlich und stellt somit ein flächenspezifisches Phänomen dar. Im Hinblick auf der Feststellung von Veränderungen verdeutlichen die Artunterschiede der einzelnen Standorte – besonders in den Erstsukzessionsstadien nach Hochwasserereignissen - die Notwendigkeit vorheriger Erhebungen der Istzustände in den einzelnen BDF. Die Erfassung von artgenauen Veränderungen kann somit nicht aus Ergebnissen anderer DBF extrapoliert werden. Nichtsdestotrotz waren fast alle dieser Arten an allen Standorte nachzuweisen, lediglich ihre absoluten Dominanzen in den Gemeinschaften waren standortspezifisch. Somit können sie gemeinsam als Erstbesiedler von Böden nach Überschwemmungen konstatiert werden, die in den ersten Sukzessionsstadien die Artengemeinschaft stark dominieren oder gar allein vorkommen. Dadurch sind Standortvergleiche mittels den durch Artengruppen dargestellten Gemeinschaftsstrukturen möglich.

Während die hygrophilen Arten direkt nach Hochwasserereignissen am individuenreichste vorkamen, wiesen die hygotoleranten Arten ihre höchsten Dichten oft kurz nach Überschwemmungsereignissen auf. Ihre Populationen zeigten danach oft Reduktionen nach zwei Wochen,

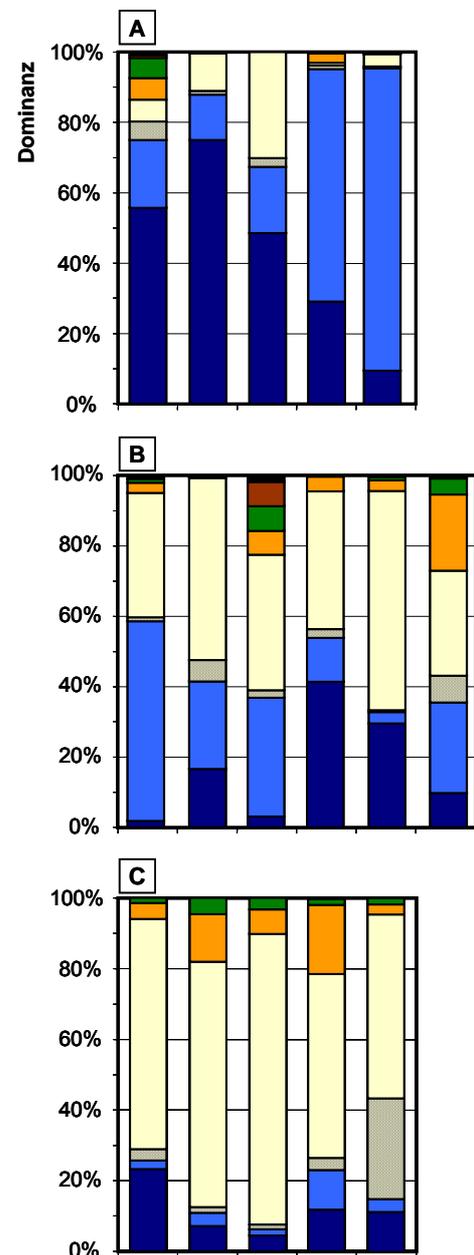


Abb. 81: Beispiele erster Sukzessionsphasen (Gemeinschaftsstrukturen anhand ökologischer Artengruppen) **A:** Gemeinschaftsstrukturen direkt nach Überschwemmungsereignissen. **B:** Gemischte Sukzessionsphasen (z.B. nach kurzen Überschwemmungen bzw. nach Überflutungen später im Jahr). **C:** Gemeinschaftsstrukturen wenige Wochen nach Überschwemmungen.

später allerdings eine erneute, signifikante Zunahme einen Monat nach einer Überflutung. Dies lag vermutlich an ihrer Populationsentwicklung nach Überflutungen, wobei viele juvenile Individuen direkt nach Hochwasserereignissen, adulte Individuen entsprechend einen Monat später auftraten.

Nur wenigen Wochen nach Hochwasserereignissen nahmen die Individuendichten und Artenzahlen meist deutlich zu. Allerdings waren die Individuendichten aufgrund der anfangs starken Populationsentwicklungen der hygrophilen Arten bzw. Populationsschwankungen der hygrotoleranten Arten besonders in der ersten Phasen der Regeneration oft stark variabel. Dies verdeutlicht wieder die problematische Verwendung von Individuendichten als Indikationsparameter (s.o.). Tendenzen der Dichtezunahmen waren trotzdem deutlich wahrnehmbar. Sie wurden besonders in späteren Sukzessionsphasen regelmäßiger und waren dann oft statistisch signifikant. Demgegenüber zeigten die Artenzahlen im Anschluss an Hochwasserereignisse fast immer statistisch signifikante Zunahmen während der Sukzession.

Trotz der allgemeinen Erhöhung der Individuenzahlen nahmen zwei bis drei Wochen nach Überschwemmungsereignissen die Abundanzen v.a. der hygrophilen Arten wieder ab. Die Dichtezunahmen wurden zunächst v.a. von Generalisten verursacht, die die frei gewordenen Nischen verstärkt besiedelten. Dies war bei der häufigsten Art, *I. minor*, besonders ausgeprägt. Die Gemeinschaftsstrukturen waren von besonders hohen Dominanzen dieser Artengruppe gekennzeichnet und sind als die zweite Sukzessionsphase wenige Wochen nach längeren Überschwemmungen anzusehen (Abb. 81C). Alle bisher genannte Gemeinschaften sind durch starke Dominanzen einzelner Arten und somit durch stark inhomogene Strukturen gekennzeichnet.

Nach kürzeren Überschwemmungen, besonders wenn *I. minor* oder andere Generalisten bereits individuenreiche Populationen aufgebaut hatten, konnte diese Artengruppe die Gemeinschaft auch Anfangs dominieren. Unter diesen Umständen, besonders wenn sie später im Jahr auftreten, können eher solche Gemeinschaftsstrukturen (Abb. 81C) als die zuerst genannten Sukzessionsstadien direkt nach Überflutungen anzutreffen sein. Durch die Förderung der hygrophilen und -toleranten Arten durch Hochwasser können auch Mischungen der zwei Gemeinschaftsstrukturen auftreten (Abb. 81B).

Nach spät im Jahr auftretenden Überflutungen ähnelte die *relative* Zusammensetzung der Gemeinschaft (trotz erneuter Zunahme der hygrophilen Erstbesiedler bei gleichzeitiger Abnahme der Dichten der Folgebesiedler) auch z.T. der direkt vorausgegangenen Probenahme statt der nach dem längeren Frühjahr-/Frühsommer-Hochwasser. Sie stellten somit spätere Sukzessionsstadien dar (s.u.; Abb. 81B ganz rechts). Dies kann einerseits an der Dauer der Überschwemmungsperioden liegen. Kurze Überflutungen üben weniger Einfluss auf die Artenzusammensetzung aus als langanhaltende (vgl. WINK 1971, BECK 1972). Darüber hinaus ist der Zeitpunkt der „Störungen“ von Bedeutung. Die Rekolonisation hängt vom vorhergehenden „Istzustand“ des Populationpools vorhandener Arten ab, der später im Jahr deutlich weiter entwickelt ist als zu Beginn der Vegetationszeit. Eine Störung später im Jahr hat eine deutlich weniger ausgeprägte

Auswirkung auf die Artenzusammensetzung als am Anfang der Vegetationszeit (TOWNSEND 2001).

Bei früheren Überschwemmungen nahm im weiteren Sukzessionsverlauf (nach drei bis sechs Wochen) die starke Dominanz dieser Erstbesiedler (insbesondere z.B. von *I. minor*)

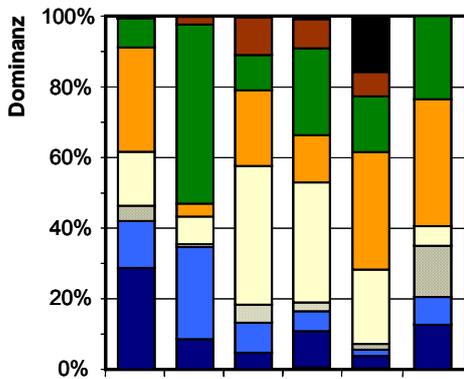


Abb. 82: Beispiele mittlerer Sukzessionsphasen (ca. einen Monat nach Überschwemmungsereignissen).

in der Gemeinschaft (und meist ihre Absolutzahl) ab. Gleichzeitig traten Folgebesiedler relativ rasch auf und ihre Populationen nahmen deutlich zu. Nach ca. einem Monat traten v.a. mesophile Arten verstärkt und nach 4-6 Wochen außerdem „höher vorkommende“ Arten in den Gemeinschaften auf. Die starken Eudominanzen einzelner Arten (v.a. der Erstbesiedler) nahmen ab, so dass die Dominanzstruktur der Gemeinschaften in dieser Zeit ausgeglichener wurde und ihre Diversität zunahm (Abb. 82). Erst in diesen Stadien sind ausgeglichene Gemeinschaftsstrukturen mit flächenrepräsentativer Artenzusammensetzung, Artenreichtum und Individuendichten zu erwarten.

In den höher liegenden unteren Hartholzauen, die weniger von Hochwasserereignissen betroffen waren, nahmen Populationen von hygrophilen und hygrotoleranten Arten sowie Generalisten nach Hochwässern sehr rasch ab. Durch die schnelle Zunahme von mesophilen, „höher vorkommenden“ und feuchtemeidenden Arten wiesen die Gemeinschaften die ausgewogensten Gemeinschaftsstrukturen vier bis sechs Wochen nach Überschwemmungsereignissen auf (Abb. 83). Solche Phänomene waren auch in den Weichholzauen bei weniger Überflutungen oder mehrere Monate nach Hochwasserereignissen anzutreffen. Wenige Monate nach Hochwasserereignissen oder bei lediglich kürzeren Überschwemmungen können solche Gemeinschaften als späte Sukzessionsstadien angesehen werden.

Bei mangelnden Hochwasserereignissen wie im sehr trockenen Jahr 2003 änderten sich die Verhältnisse deutlich. Am auffälligsten waren die stark reduzierten Individuendichten und Artenzahlen in diesem Jahr. Dies betraf v.a. die Arten der ersten Sukzessionsstadien: hygrophile und hygrotolerante Arten sowie Generalisten. Obwohl im Mai diese Arten die Gemeinschaften aller Flächen dominierten, kamen sie im Sommer nur in relativ geringen Dichten vor. Am ausgeprägtesten wurde dies bei *I. minor* festgestellt, die im vorigen Jahr die häufigste Art

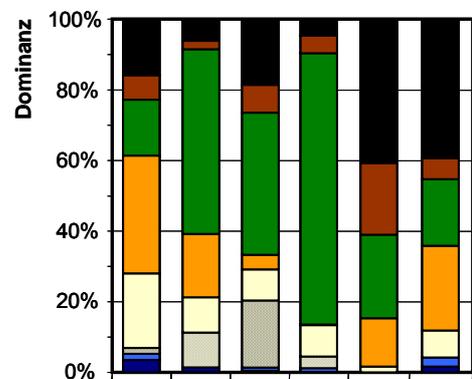


Abb. 83: Beispiele späterer Sukzessionsphasen (ca. 2 Monate nach Überflutungen bzw. in trockeneren Jahren).

darstellte und im Jahr 2003 dramatische Reduktionen ihrer Populationen erfuhr. Somit scheinen regelmäßige Überflutungen für die Entwicklung der Arten dieser frühen Sukzessionsstadien und somit der Aufrechterhaltung von an Hochwasser angepassten Gemeinschaften unabdingbar. Die Gemeinschaften, die sich in Ermangelung an Überflutungen entwickelten, waren trotz geringer Individuen- und Artenzahlen ausgewogen und stellten spätere Sukzessionsstadien dar (s. Abb. 83). Als besondere faunistische Auswirkung der Trockenheit ist das verstärkte Auftreten von mobilen, epigäischen Arten besonders in tiefer liegenden Flächen zu nennen. Diese durch der Trockenheit induzierten Entwicklungen sind bei Monitoringprogrammen insofern zu beachten, als dass sie zu überflutungsreichen Zeiten entgegengesetzte Dynamiken aufzeigen.

Die hier aufgestellten Entwicklungsdynamiken und Sukzessionsstadien (Abb. 81-83) sind als konzeptionelle Modelle im Sinne von „Assembly rules“ (DIAMOND 1975; DRAKE 1990) für Auenhabitats nach Überflutungen anzusehen. Sie gelten insbesondere für die untersuchten Auenstufen (untere Weichholz- bis untere Hartholzauen). Unterschiede hierzu sind in selten oder nur kurzzeitig überfluteten Hartholzauen zu erwarten. Obwohl sich spezifische Gemeinschaftsstrukturen für solche Stufen aus den hier erzielten Ergebnissen nur bedingt ableiten lassen, ist eine Extrapolation der Dynamiken durchaus möglich. Demnach wären geringe Reduktionen der Individuen- und Artenzahlen mit rascher Erholung der Gemeinschaften wie nach den kurzen Überschwemmungen im September 2001 und 2003 zu erwarten. Insgesamt sind die in den vorliegenden Untersuchungen aufgestellten Entwicklungsstadien als allgemeines Modelle der Dynamiken der Bodentiergemeinschaften anzusehen, mit denen zukünftige Erhebungen in BDF aus Auenhabitats Baden-Württembergs verglichen und interpretiert werden können.

Weiterhin können durch die festgestellten Entwicklungsdynamiken die optimalen Zeitpunkte für Datenerhebungen in BDF von Auenhabitats bestimmt werden. Da die ersten Sukzessionsstadien sehr transitorisch (nur wenige Wochen) sind, sind für die Feststellung durchschnittlicher Verhältnisse Monitoringerhebungen erst ca. einen Monat nach Hochwasserereignissen sinnvoll. Falls nur einmal im Jahr beprobt werden kann, ist darüber hinaus eine Erhebung in Spätsommer/Frühherbst (z.B. September) zu empfehlen, da zu dieser Zeit die stabilsten Gemeinschaften meistens festgestellt wurden. Optimal sind mehrmalige Probenahmen im Jahr, da dadurch die genauen Entwicklungsdynamiken festgestellt und somit naturnahe von naturfernen Entwicklungen unterschieden werden können. Hierzu sind Termine ca. drei und sechs Wochen nach Abfluss von Überschwemmungen sowie in Spätsommer/Frühherbst zu empfehlen.

5. Zusammenfassung

Die Bodenschutzgesetze des Bundes und des Landes sollen die Funktionen des Bodens nachhaltig sichern sowie schädliche Bodenveränderungen abwehren. In Baden-Württemberg wird eine Überwachung von Veränderungen gemäß § 2 Abs. 2 BodSchG BW auf Boden-Dauerbeobachtungsflächen (BDF) durchgeführt. Während die Erfassung von bodenphysikalischen und –chemischen Parametern obligatorisch ist, wurden bodenbiologische Parameter auf BDF bisher meist nur vereinzelt erfasst. Seit Jahren werden jedoch auf BDF des Integrierten Rheinprogramms bodenbiologische Untersuchungen – v.a. der endogäischen Insekten – sehr erfolgreich durchgeführt. Bodenorganismen sind allerdings kleinräumig auffallend heterogen verteilt. Um einen repräsentativen Ausschnitt der vorkommenden Lebensgemeinschaften für Monitoringzwecke zu erfassen, werden deshalb enorme Anforderungen an das Probenahmeschema auf BDF gestellt. Allerdings existieren für die Bodenbiologie zur Zeit keine standardisierten Erfassungsmethoden. Die kleinräumige Verteilungsheterogenität führt dazu, dass verschiedene Methoden unterschiedliche Resultate liefern können. Dies begrenzt die Vergleichbarkeit der Ergebnisse unterschiedlicher Jahre und unterschiedlicher BDF.

In den letzten Jahren werden kurzfristige Veränderungen auf BDF in Auenhabitats untersucht. Bei der Überwachung von bodenbiologischen Veränderungen können außerdem besondere Umweltereignisse zusätzliche, ungeplante Monitoringerhebungen nötig machen. Finanzierungsbedingt müssen solche Erhebungen allerdings in der Regel mit wenigen Probenahmeterminen auskommen. Boden-Biozönosen in Auenhabitats stellen jedoch extrem dynamische Systeme dar, deren zeitliche Entwicklung nicht mit einmaligen Geländeerhebungen erfassbar sind. Die weitgehend unbekannte starke Jahresdynamik der Organismen setzt somit der Kurzfristigkeit, in der Veränderungen festgestellt werden können, Grenzen.

Ziel des vorliegenden Projektes war deshalb, die Verteilung bodenbiologischer Indikatororganismen zu charakterisieren, um Richtlinien für Geländeprotokolle aufzustellen. Weiterhin wurden wichtige, bisher fehlende Informationen zur zeitlichen Entwicklungsdynamik bereitgestellt und damit ein konzeptionelles Modell der Jahresdynamik entwickelt, mit dem zukünftige Erhebungen auf den BDF verglichen und bewertet werden können. Für die unterschiedlichen Fragestellungen wurden verschiedene Teilprojekte durchgeführt.

Im ersten Projektteil wurden die horizontalen Verteilungsmuster bodenbiologischer Indikatororganismen charakterisiert. Dazu wurden auf zwei Flächen á 100 m² bioindikatorische Artengemeinschaften mit 100 Stichproben detailliert erfasst. Für verschiedene Teile der vorkommenden Artengemeinschaften wurden Artenakkumulationskurven erstellt und daraus die für ihre Erfassung notwendige Stichprobenanzahl ermittelt. Zur Überprüfung wurden Simulationen mit verschiedenen Stichprobenanzahlen durchgeführt und die dabei erfassten Teile der Gemeinschaften erneut

charakterisiert. Dabei stellte sich heraus, dass für eine Charakterisierung der für die Bioindikation wichtigsten Bodentiergruppen mindestens 10 Stichproben notwendig sind.

Weiterhin wurden die exakten Verteilungsmuster verschiedener Arten und Artengruppen nach Artenzahl und Individuendichte kartiert und auf Zusammenhänge analysiert. Obwohl deutliche Verteilungsunterschiede festgestellt wurden, konnten hierbei keine (für Geländeentscheidungen notwendige) makroskopisch erkennbaren Ursachen identifiziert werden. Deshalb wurden gleichmäßige Verteilungsmuster der Stichproben (nach ISO-Normen) vorgeschlagen. Außerdem wurden die unterschiedliche Artenerfassung einzelner Stichproben (= „Artenturnover“) sowie die Unabhängigkeit von Stichproben untereinander (= Autokorrelation) im Verhältnis zu ihrem Abstand zueinander überprüft. Es stellte sich dabei heraus, dass ein Minimalabstand der Stichproben von 1 m sowie ein optimaler Abstand von 2-3 m zu beachten sind.

In einem zweiten Projektteil wurde die Vertikalverteilung der Indikatorengemeinschaften in Hart- sowie Weichholzaunen erfasst. Über 80 % der Gesamtindividuen sowie der Individuen der häufigsten Arten wurden in den obersten 5 cm des Bodens nachgewiesen. Obwohl einige Arten vor allem in unter 5 cm Tiefe zu finden waren, wird für eine Charakterisierung der wichtigsten Bodentiergruppen in Auenhabitaten eine Beprobung der obersten 5 cm Boden als ausreichend erachtet.

Aus den verschiedenen Ergebnissen der horizontalen und vertikalen Verteilung der bodenbiologischen Indikatorarten wurden spezifische Richtlinien für die Datenerhebung in BDF vorgeschlagen. Die folgenden Richtlinien können als standardisierte Protokolle für die Geländearbeit innerhalb von Monitoringprogrammen gelten:

- ein Stichprobenumfang von mindestens 10 Parallelen;
- eine gleichmäßige Verteilung der Proben anhand von ISO-Norm Mustern;
- ein Abstand zwischen den Proben von mindestens 1 m, optimal jedoch 2-3 m;
- eine routinemäßige Beprobungstiefe von mindestens 5 cm.

In einem weiteren Projektteil wurden zwischen 2001 und 2003 die kurzfristigen Dynamiken bodenbiologischer Lebensgemeinschaften nach Überflutungsereignissen erfasst. Die Überschwemmungen reduzierten den Artenreichtum und die vorhandenen Individuendichten. Direkt nach Hochwasserereignissen wurden die Gemeinschaften von wenigen, hygrophilen Arten beherrscht. In nur wenigen Wochen nahmen Individuendichten und Artenzahlen rasch wieder zu. Nach 2-4 Wochen traten verstärkt Generalisten und mesophile Arten auf. Nach 4-6 Wochen besiedelten Feuchtigkeit meidende Arten die Flächen und die Gemeinschaften zeigten ihre höchste Diversität sowie die ausgeglichensten Strukturen. Die erfassten Dynamiken wurden als Modell für Entwicklungen nach Hochwasserereignissen aufgestellt und können als Leitbild für die Interpretation zukünftiger Erhebungen dienen. Außerdem wird aufgrund dieser Ergebnisse für zukünftige Monitoringerhebungen ein Untersuchungsbeginn von nicht unter vier Wochen nach dem Überschwemmungsereignis vorgeschlagen.

6. Literatur

- AG BODEN (1994): Bodenkundliche Kartieranleitung. Schweizbart'sche Verlagsbuchhandlung, Hannover, 392 S.
- ALBERS, D. (2001): Nahrungsnetz und Stoffdynamik auf extensiv bewirtschafteten Ackerflächen – die Untersuchungen stabiler Isotope ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) im Zersetzer-Subsystem. Cuvillier Verlag, Göttingen. 170 S.
- ANDERSON, J.M. (1988): Invertebrate-mediated transport processes in soils. – *Agric. Ecosystems Environ.* **24**. 5-19.
- ARBEA, J.I., R. JORDANA (1991): Colémbolos de Navarra (Norte de la Península Ibérica). I. Orden Poduromorpha (Collembola). *Publ. Der Biol. De al Univ. Navarra, Pamplona*, 149 S.
- BALOGH, J. (1958): Lebensgemeinschaften der Landtiere. Akademie, Berlin.
- BARDGETT, R.D., J.M. ANDERSON, V. BEHAN-PELLETIER, L. BRUSSARD, D.C. COLEMAN (2001): The influence of soil biodiversity on hydrological pathways and the transfer of materials between terrestrial and aquatic ecosystems. - *Ecosystems* **4**. 421-429.
- BAYLEY, P.B. (1995): Understanding large river-floodplain ecosystems. - *Bioscience* **45**. 153-158.
- BECK, L. (1972): Der Einfluß der jahresperiodischen Überflutungen auf den Massenwechsel der Bodenarthropoden im zentral-amazonischen Regenwaldgebiet. - *Pedobiologia* **12**. 133-148.
- BENGTSSON, G., S. RUNDGREN (1988): The Gusum case: a brass mill and the distribution of soil Collembola. - *Can. J. Zool.* **66**. 1518-1529.
- BRETFELD, G. (1999): Symphypleona. In: DUNGER, W. (ed.) *Synopses on Palaearctic Collembola*, Vol. 2. - *Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz* **71**. 1-318.
- BRUCKNER, A., G. BARTH, M. SCHEIBENGRAF (2000): Composite sampling enhances the confidence of soil microarthropod abundance and species richness estimates. - *Pedobiologia* **44**. 63-74.
- BVB FA „Biologische Bewertung von Böden“ (2004) Biologische Charakterisierung von Böden. Ansatz zur Bewertung des Bodens als Lebensraum für Bodenorganismen im Rahmen von Planungsprozessen. Bericht des BVBs an der LABO (im Druck).
- CODWELL, R.K., J.A. CODDINGTON (1994): Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. – *Philos. Trans. R. Soc. London B* **345**. 101-118.
- DIAMOND, J.M. (1975): Assembly of Species Communities. In: CODY, M.L., DIAMOND, J.M. (eds.) *Ecology and Evolution of Communities*. Belknap, Harvard, S. 342-444.
- DITTMER, S., S. SCHRADER (1997): Auswirkungen der Bodenbearbeitung und mechanischen Belastung im Ackerboden auf Collembolen und den Streuabbau. – *Mitt. Dtsch. Bodenkdl. Ges.* **85**. 477-480.

- DRAKE, J.A. (1990): Communities as assembled structures: do rules govern pattern? *TREE* **5**, 159-164.
- DUNGER, W. (1975): Aufklärung quantifizierbarer Zusammenhänge zwischen Standortfaktoren und Struktur in Ökosystemen sowie ausgewählter Probleme des Stoffhaushaltes. Forschungsbericht DAL, Halle, 55 S.
- DUNGER, W. (1982): Die Tiere als Leitformen für anthropogene Umweltveränderungen. - *Dechaniana Beihefte* **26**. 151-157.
- DUNGER, W. (1983): Tiere im Boden. 3. Auflage. Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt.
- DUNGER, W., H.J. FIEDLER (2000): Methoden der Bodenbiologie. Gustav Fischer, Stuttgart New York
- ECKSCHMITT, K. (1993): Über die räumliche Verteilung von Bodentiere. Zur ökologischen Interpretation der Aggregation und zur Probenstatistik. Diss. Univ. Bremen. 173 S.
- ECKSCHMITT, K. (1998): Population assessments of soil fauna: General criteria for the planning of sampling schemes. – *Appl. Soil Ecol.* **9**. 439-445.
- ETTEMA, C.H., D.A. WARDLE (2002): Spatial soil ecology. - *TREE* **17**. 177-183.
- ETTEMA, C.H. et al. (1998): Spatiotemporal distributions of bacterivorous nematodes and soil resources in a restored riparian wetland. - *Ecology* **79**. 2721-2734.
- FISCHER, S.G. (1983): Succession in streams. In: BARNES, J.R., G.W. MINSHALL (eds.) *Stream ecology: application and testing of general ecological theory*. Plenum, New York, pp. 7-27.
- FISCHER, S.G. (1990): Recovery processes in lotic ecosystems: limits of successional theory. – *Environm. Manag.* **14**. 725-736.
- FJELLBERG, A. (1980): Identification keys to Norwegian Collembola. - *Norw. Ent. Soc As*, S. 1-152.
- FJELLBERG, A. (1998): The Collembola of Fennoscandia and Denmark. Part I: Poduromorpha. – *Fauna Entom. Scand.* **35**. 1-183
- FRAMPTON, G. (1988): The effects of some commonly used foliar fungicides on Collembola in winter barley: laboratory and field studies. - *Ann. Appl. Biol.* **113**. 1-14
- FROMM; H. et al. (1993): The influence of soil type and cultivation system on the spatial distributions of the soil fauna and microorganisms and their interactions. - *Geoderma* **60**. 109-118.
- GAUER, U. (1997): Collembola in Central Amazon inundation forests - strategies for surviving floods. - *Pedobiologia* **41**. 69-73.
- GEFAÖ (1997): Untersuchungen über die Auswirkungen ökologischer Flutungen am Beispiel der Polder Altenheim. Bodenbiologische Untersuchungen. Unveröff. Gutachtung im Auftrages der LfU, Karlsruhe.
- GEFAÖ (2000): Bodenbiologische Untersuchungen, Polder Altenheim. Unveröff. Gutachtung im Auftrages der LfU, Karlsruhe.

- GEFAÖ (2001): Bodenbiologische Untersuchungen, Polder Altenheim. Unveröff. Gutachtung im Auftrages der LfU, Karlsruhe.
- GEFAÖ (2002): Endbericht: Bodenbiologische Untersuchungen, Polder Altenheim. Unveröff. Gutachtung im Auftrages der LfU, Karlsruhe.
- GHILAROV, M.S. (1978): Bodenwirbellose als Indikatoren des Bodenhaushaltes und von bodenbildenden Prozessen. - *Pedobiologia* **18**. 300-309.
- GISIN, H. (1960): Collembolafauna Europas. Musée d'Histoire Naturelle, Genève, 312 S.
- GRIEGEL, A. (1999): Räumliche Verteilung und jahreszeitliche Dynamik von Kleinarthropoden (Collembola, Gamasida) in den Auen des Unteren Odertals. – *Limn. Akt.* **9**. 229-240.
- GRIEGEL, A. (2001): Auswirkungen von Überflutungen auf die Zönosen der Collembolen und der Gamasiden (Insecta: Collembola, Acari: Gamasida) in der Flußaue des Unteren Odertals. Dissertation FU Berlin. Verlag dissertation.de, Berlin, 238 S.
- HÅGVAR, S. (1983): Collembola in Norwegian coniferous forests. II. Vertical distribution. - *Pedobiologia* **25**. 383-401.
- HEIMANN-DETFLESEN, D., S. THEISS, U. HEIMBACH (1994): Auswirkungen unterschiedlich intensiver Bewirtschaftungsintensitäten auf die Collembolenfauna des Ackerbodens. - *Mitt. a. d. Biol. Bundesanst.* **295**. 230-273.
- HEISLER, C. (1993): Einfluß von mechanischen Bodenbelastungen (Verdichtung) auf Raubmilben und Collembolen in landwirtschaftlich intensiv genutzten Flächen. - *Inf. Natursch. Landschaftspfl.* **6**. 209-219.
- HOPKIN, S. (1997): *Biology of the Springtails*. Oxford Univ. Press, Oxford New York Toyko, 330 S.
- ISO (International Standards Organisation) (2002): *Soil quality – Sampling. I. Guidance on the design of sampling programmes*. ISO Norm 10381-1. ISO, Geneva, 33. S.
- JOOSE E.G.N., H.A. VERHOEF (1974): On the aggregational habits of surface dwelling Collembola. - *Pedobiologia* **14**. 245-249.
- JUNK, W.J, P.B. BAYLEY, R.E. SPARKS (1989): The floodpulse concept in river-floodplain systems. - *Can. Spec. Publ. Fish. Aquatic Sci.* **106**. 110-127.
- KOPESZKI, H. (1988): Populationsdynamik und Indikatorwert der Boden-Mesofauna im Einflußbereich des sauren Buchen-Stammablaufes. – *Zool. Anz.* **221**. 368-378.
- KOPESZKI, H. (1992): Veränderungen der Mesofauna eines Buchenwaldes bei Säurebelastung. - *Pedobiologia* **36**. 295-305.
- LAMBERT, M.R.K. (1973): The vertical distribution of Collembola and their relationship to other arthropods in Irish woodland. - *Entom. Monthly Mag.* **108**. 240-247.
- LIEBHOLD, A.M., R.E. ROSSI, W.P. KEMP (1993): Geostatistics and geographic information systems in applied insect ecology. - *Annu. Rev. Entomol.* **38**. 303-327.
- MACFADYEN, A. (1961): Improved funnel-type extractors for soil arthropoda. - *J. Anim. Ecol.* **30**. 71-184.

- MÜHLENBERG, M. (1993): Freilandökologie. Quelle & Meyer, Heidelberg, 214 S.
- OBERRHEINAGENTUR (1996): Rahmenkonzept des Landes Baden-Württemberg zur Umsetzung des Integrierten Rheinprogramms. Materialien zum Integrierten Rheinprogramm, Bd. 7.
- PALISSA, A. (1955) Ökologische Untersuchungen an bodenbewohnenden Apterygoten im Gebiete des Süßen Sees bei Eisleben (Ein Beitrag zur Bodenzoologie). - Wissensch. Z. Ernst Moritz Arndt-Univ. Greifswald **5**. 465-488.
- PETERSEN, H., M. LUXTON (1982): A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. – Oikos **30**. 313-395.
- PIELOU, E.C. (1984): The Interpretation of Ecological Data. Wiley and Sons, New York, Chichester, Brisbane
- PLACHTER, H., M. REICH (1998): The significance of disturbance for populations and ecosystems in natural floodplains. – Proc. Int. Symp. River Restoration, S. 29-38.
- POMORSKI, R.J. (1990): Morphological-systematic studies on the variability of pseudocelli and some morphological characters in Onychiurus of the „armatus-Group“ (Collembola, Onychiuridae). – Ann. Zool. **43**. 535-575.
- POTAPOV, M. (2002): Isotomidae. In: DUNGER, W. (ed.) Synopses on Palaearctic Collembola, Vol. 2. - Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz **73**. 1-603.
- RÖMBKE, J., P. DREHER, L. BECK, W. HAMMEL, K. HUND, H. KNOCH, W. KÖRDEL, W. KRATZ, T. MOSER, S. PIEPER, A. RUF, S. WOAS (2000): Bodenbiologische Bodengüte-Klassen. - UBA-Text 6
- RÖMBKE, J., W. KALSCH (2000): Protokoll des International Fachgesprächs über „Ansätze für biologische Bewertungsstrategien und –konzepte im Bodenschutz“. Bundesministerium für Umwelt, Bonn, 63 S.
- ROSSI, R.E., D.J. MULLA, A.G. JOURNAL, E.H. FRANZ (1992): Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. - Ecol. Monogr. **62**. 277-314.
- RUSEK, J. (1984): Zur Bodenfauna in drei Typen von Überschwemmungswiesen in Süd-Mähren. Rozprawy Ceskoslovenske Akademie Ved. Rada matematickysh Prirodnich Ved **93**. 1-126.
- RUSSELL, D.J., D. NÄHRIG, H. SCHICK (2002): Reactions of soil Collembolan communities to inundation in floodplain ecosystems of the Upper Rhine valley. In: BROLL, G., W. MERBACH, E.-V. PFEIFFER (Eds.), Wetlands in Central Europe. Springer, Berlin Heidelberg New York, S. 35-70.
- SCHAU, S., M. FALCA (2000): The soil food web of two beech forests (*Fagus sylvatica*) of contrasting humus forms: stable isotope analysis of a macro- and mesofauna dominated community. - Oecologia **123**. 285-296.
- SCHICK, H., K. KREIMES (1993): Der Einsatz von Collembolen als Bioindikatoren. In: EHRBERGER, R. Bodenmesofauna und Naturschutz. Günter Runge, Cloppenburg, S. 309-323.

- SMITH, A.D.M., H.R. WALLACE (1976): Fluctuations in the distribution and numbers of *Helicotylenchus dihystera* in kikuyu turf (*Pennisetum clandestinum*). - *Nematologica* **22**. 145-152.
- STÖCKER, G., A. BERGMANN (1977): Ein Modell der Dominanzstruktur und seine Anwendung. 1. Modellbildung, Modellrealisierung, Dominanzklassen. - *Arch. Naturschutz u. Landschaftsforsch.*, Berlin **17**. 1-26.
- TOWNSEND, P.A. (2001): Relationships between vegetation patterns and hydroperiod on the Roanoke River floodplain, North Carolina. - *Plant Ecology* **156**. 43-58.
- UFER, A., F. SCHMIDER, G. ALBERTI (1993): Auswirkungen einer Bodenentseuchung auf die Population von Collembolen in Ackerbiozöosen. In: EHRENSBERGER, R. (Hrsg.) *Bodenmesofauna und Naturschutz*. Clipponburg: Runge S. 355-367
- ULRICH W. (2001): Models of relative abundance Distributions. I: Model fitting by stochastic models. - *Pol. J. Ecol.* **49**. 145-157.
- USHER, M. (1975): Some properties of the aggregation of soil arthropods: Cryptostigmata. - *Pedobiologia* **23**. 126-144.
- WAGNER, H.H., O. WILDI (2002): Realistic simulation of the effects of abundance distribution and spatial heterogeneity on non-parametric estimators of species richness. - *Ecoscience* **9**. 241-250.
- WEEKS, J.M. (1997): A demonstration of the feasibility of SoilPacs. Environmental Agency, Bristol, 180 S.
- WEIGMANN, G. (1997): Bioindication by means of isovalent species groups. - *Abh Ber Naturkundemus Görlitz* **69**. 59-65.
- WINK, U. (1971) *Bodenzoologische Untersuchungen*. A. Unter besonderer Berücksichtigung der Collembolen und Oribatiden. – *Bay. Landwirtsch. Jb. Sonderheft* **5**. 7-62.
- WOLTERS, V. (2001): Biodiversity of soil animals and its function. - *Eur. J. Soil. Biol.* **37**. 221-227.
- ZAR, J.H. (1999): *Biostatistical Analysis*, 4. Ed. Prentice Hall, Upper Saddle River. 663 S.
- ZIMDARS, B., W. DUNGER (1994): Tullberginae. In: DUNGER, W. (ed.) *Synopses on Palaearctic Collembola*, Vol. 2. - *Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz* **68**. 1-71.

7. Veröffentlichungen und Präsentationen

Teile der Ergebnisse des vorliegenden Projektes wurden bzw. werden in den folgenden Veröffentlichungen und Vorträgen präsentiert:

Veröffentlichungen:

RUSSELL, D.J., BLÜMEL, H. (2003): Bodenzoologisches Sampling Design in Monitoringprogrammen. *Mitteil. der AG Bodenmesofauna* **19**. 58-60.

RUSSELL, D.J., HAUTH, A., FOX, O. (im Druck): Community dynamics of soil collembola in floodplains of the Upper Rhine Valley. *Pedobiologia*.

RUSSELL, D.J., GRIEGEL, A. (eingereicht): Influence of variable inundation regimes on soil Collembola. *Pedobiologia*.

RUSSELL, D.J. (in Vorb.): Detectability of soil microarthropods and sampling design for soil-biological monitoring programmes. *Appl. Soil Biol.*

Tagungen u.ä.:

6th International Seminar on Apterygota. Siena, Italien, 13-17. Sept. 2002

19. Jahrestreffen der AG Bodenmesofauna. Wien 23.-25 April 2003

Landesanstalt für Umweltschutz, Karlsruhe. 4. März, 2004

XIth International Colloquium on Apterygota. Rouen, Frankreich, 5.-9. Sept. 2004

Anhang

In den verschiedenen Abbildungen verwendete Abkürzungen für die erfassten Arten.

Abkürzung	Art
An.u	<i>Anurida uniformis</i>
Ar.a	<i>Arrhopalites acanthophthalmus</i>
Ar.c	<i>Arrhopalites caecus</i>
Ar.sp	<i>Arrhopalites spec. (Juv.)</i>
Ar.u	<i>Arrhopalites ulehlovae</i>
De.sp	<i>Deuterosminthurus spec. (Juv.)</i>
Di.f	<i>Dicyrtoma fusca</i>
Di.m	<i>Dicyrtomina minuta</i>
Di.sp	<i>Dicyrtomina spec. (Juv.)</i>
En.n	<i>Entomobrya nivalis</i>
Fd.p	<i>Folsomides parvulus</i>
Fo.c	<i>Folsomia candida</i>
Fo.m	<i>Folsomia manolachei</i>
Fo.q	<i>Folsomia quadrioculata</i>
Fo.sp.	<i>Folsomia quadrioculata Grp. (Juv.)</i>
Fr.c	<i>Friesea claviseta</i>
Fr.m	<i>Friesea truncata/mirabilis</i>
He.n	<i>Heteromurus nitidus</i>
Im.p	<i>Isotomurus palustris</i>
Is.a	<i>Isotoma anglicana</i>
Is.v	<i>Isotoma viridis</i>
It.m	<i>Isotomiella minor</i>
Me.h	<i>Mesaphorura hylophila</i>
Me.k	<i>Mesaphorura krausbaueri</i>
Me.m	<i>Mesaphorura macrochaeta</i>
Mg.m	<i>Megalothorax minimus</i>
Ne.m	<i>Neanura muscorum</i>
On.sp	<i>Onychiurus spec. (Juv.)</i>
Pg.f	<i>Pogonognathellus spec. (Juv.)</i>
Pi.mm	<i>Proisotoma minima</i>
Pi.mt	<i>Proisotoma minuta</i>
Po.a	<i>Podura aquatica</i>
Pr.a	<i>Protaphorura aurantiaca</i>
Pr.ar	<i>Protaphorura armata</i>
Pr.s	<i>Protaphorura subuliginata</i>
Ps.s	<i>Pseudachorutes subcrassus</i>
Sd.a	<i>Sminthurides aquaticus</i>
Sd.m	<i>Sminthurides malmgreni</i>
Sd.p	<i>Sminthurides parvulus</i>
Sd.s	<i>Sminthurides signatus</i>
Sd.sp	<i>Sminthurides spec. (Juv.)</i>
Sm.a	<i>Sminthurinus aureus</i>
Sp.p	<i>Sphaeridia pumilis</i>
St.q	<i>Stenaphorurella quadrispina</i>
Xe.g	<i>Xenylla grisea</i>
Xe.m	<i>Xenylla maritima</i>