

# **Arthropodenzönosen und ihre Habitatpräferenzen auf Kiesinseln in der Rhone im Pfywald (Schweiz, VS)**



## **Diplomarbeit**

der Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der  
Universität Bern

vorgelegt von

Pascal Reto Kämpfer

2004

Leiter der Arbeit:

Prof. Dr. Jürg Zettel

Zoologisches Institut, Abteilung Synökologie, Bern

# Inhalt

<b>1</b>	<b>Zusammenfassung</b> .....	<b>4</b>
<b>2</b>	<b>Einleitung</b> .....	<b>5</b>
<b>3</b>	<b>Material und Methoden</b> .....	<b>7</b>
3.1	Untersuchungsgebiet und Habitattypen .....	7
3.2	Erfassung der Habitatparameter .....	8
3.3	Handaufsammlungen.....	8
3.4	Artbestimmung und Auswertung.....	9
<b>4</b>	<b>Resultate</b> .....	<b>10</b>
4.1	Substratzusammensetzung und Feuchte der Habitattypen .....	10
4.2	Tagesverlauf der Temperaturen .....	11
4.3	Carabidae: Dominanzstruktur, Einnischung und Phänologie .....	11
4.3.1	Dominanzstruktur und Diversität der Carabiden an den Ufertypen..	12
4.3.2	Einnischung der Carabidae .....	13
4.3.2.1	Eurytope Arten.....	13
4.3.2.2	Stenotope Arten.....	13
4.3.3	Phänologie und Fortpflanzungsstrategien .....	14
4.4	Ripicole Spinnen und ihre Habitatpräferenzen.....	15
4.5	Formicidae .....	16
4.6	Saldidae .....	16
4.7	Caelifera .....	16
4.8	Besiedlungsdichte und Verteilung der Arthropoden auf die Habitattypen	17
4.9	Die Arthropoden-Zönosen der Habitattypen .....	17
<b>5</b>	<b>Diskussion</b> .....	<b>19</b>
5.1	Zustand der ripicolen Uferfauna im Pfywald .....	19
5.2	Habitatpräferenzen ausgewählter Uferarthropoden .....	20
5.2.1	Carabidae .....	20
5.2.2	Araneae .....	21
5.2.3	<i>Formica selysi</i> .....	22
5.2.4	Caelifera .....	23
5.3	Anpassungen an den dynamischen Lebensraum .....	23
<b>6</b>	<b>Dank</b> .....	<b>25</b>

<b>7</b>	<b>Literatur .....</b>	<b>26</b>
<b>8</b>	<b>Tabellen .....</b>	<b>32</b>
<b>9</b>	<b>Abbildungen .....</b>	<b>36</b>

# 1 Zusammenfassung

In der Flussaue im Gebiet des Pfynwaldes wurde auf zwei verschiedenen alten Schotterinseln mit 938 flächenbezogenen Handaufsammlungen eine Bestandesaufnahme der Uferarthropoden durchgeführt, um eine Basis für Vergleiche mit den Biozönosen an natürlichen Alpenflüssen zu liefern.

Dazu wurden die Inseln je in drei uferferne und drei an Ufer grenzende Habitattypen unterteilt, die sich hinsichtlich der Zusammensetzung der Korngrößen, der Schichtung und der Feuchtigkeit des Sediments, sowie in den Strömungsverhältnissen an der Uferlinie unterschieden. Mittels genauer Kartierung und Auswertung in einem GIS-Programm konnten für viele Arten kleinräumige Habitatpräferenzen aufgedeckt werden.

In einer CCA-Analyse konnten vier Gruppierungen von Arthropoden unterschieden werden, welche sich in der Substratpräferenz (Schotter oder Feinsubstrat) und in der Bevorzugung von feuchten und gemässigten bzw. trockenen und heißen Standorten unterschieden. Die beiden Inseln zeigten unterschiedliche Besiedlungsstrukturen. Auf der jüngeren Insel war die Besiedlungsdichte ufernah am höchsten, während die Arthropoden auf der älteren Insel gleichmässiger verteilt waren und von der Ameise *Formica selysi* dominiert wurden.

Die Zusammensetzung der Lebensgemeinschaften lassen den Schluss zu, dass die Rhone auf diesem Abschnitt noch typische Merkmale eines besonnten, grobschotterigen Alpenflusses in einem naturnahen Zustand besitzt.

1580 Individuen aus 27 Carabidenarten konnten erfasst werden. Die verschiedenen Ufertypen waren dabei von unterschiedlichen Carabidenzönosen besiedelt. Stenotope Verteilungen zeigten *Bembidion complanatum*, *B. fulvipes*, *B. decorum*, *B. distinguendum*, *Nebria picicornis* und *Lionychus quadrillum*. An allen Ufertypen kamen *B. andreae*, *B. femoratum* und *Tachys sexstriatus* vor.

Bei den gefundenen Spinnen gehörten 455 adulte Individuen zu 20 Arten aus 10 Familien. Die beiden häufigsten Spinnen waren die Lycosiden *Pardosa wagleri* und *P. torrentum*. Diese beiden Arten zeigten eine scharfe Trennung ihrer Habitate: Während *P. wagleri* die feuchten direkten Uferzonen bewohnte, fand sich *P. torrentum* auf den trockenen Inselplateaus und in den Genisten.

Die dominierende Art der Uferwanzen war *Macrosaldula variabilis*, welche stenotop feuchtes Feinsediment unter Geröll an den Uferlinien besiedelte.

3 der 7 gefundenen Heuschreckenarten sind in der Schweiz vom Aussterben bedroht und haben ihren natürlichen Lebensraum im Uferbereich von dynamischen Alpenflüssen: *Tetrix tuerki*, *Chorthippus pullus* und *Sphingonotus caeruleus*.

## 2 Einleitung

Unter natürlichen Bedingungen bilden Alpenflüsse weite Flussauen mit grossen vegetationsfreien Schotterflächen. In diesen Umlagerungsstrecken ist der Fluss verzweigt und ändert häufig seinen Verlauf. Gelegentliche Hochwasserereignisse führen zu einer hohen räumlich-zeitlichen Dynamik, die unter den Ökosystemen einzigartig ist (Tockner et al. in press). Ausgewogene Erosions- und Sedimentationsprozesse gestalten ein immer wieder neu zusammengesetztes Mosaik aus verschiedenartigen Habitaten unterschiedlichen Alters (Bonn et al. 1997, Heidt et al. 1998). Die bei Hochwasser neu entstehenden Inseln und Schotterbänke werden von einer charakteristischen epigäischen Fauna besiedelt, die sich hauptsächlich aus Vertretern der Laufkäfer (Carabidae), Spinnen (Araneae), Ameisen (Formicidae) und Kurzflügelkäfern (Staphylinidae) zusammensetzt (Plachter 1986). Diese Pionierarten zeigen verschiedene Anpassungen in Physiologie und Verhalten, um in diesem dynamischen Lebensraum überleben und neu geschaffene Uferstrukturen rasch besiedeln zu können (Adis & Junk 2002, Plachter & Reich 1998, Bonn 2000). Die meisten dieser Arten leben räuberisch und nutzen das hohe Nahrungsangebot an limnischen Organismen und verdrifteten Arthropoden entlang der Uferlinie (Hering & Plachter 1997, Manderbach & Reich 1995).

Dynamische Flusslandschaften sind jedoch in Europa selten geworden. Menschliche Eingriffe wie Begradigungen zur Landgewinnung, Eindämmungen zum Hochwasserschutz, sowie Stauwehre zur Stromproduktion veränderten das Abflussregime und den Geschiebehalt und damit die Gerinne- und Auenmorphologie. Als Folge davon verschwanden viele typische Uferarten (Manderbach & Reich 1995).

Eine der wenigen übriggebliebenen wilden Flussstrecken in der Schweiz liegt im Wallis, im seit 1997 unter Naturschutz gestellten Gebiet des Pfywaldes zwischen Susten und Sierre. Die Dämme sind bis zu 300 m voneinander entfernt und die Rhone kann trotz unnatürlichem Abflussregime und der beinahe Trockenlegung im Winter auf einigen Kilometern die Flusslandschaft modellieren und umgestalten. Durch die mehrfache Ableitung von Wasser zu Kraftwerken wurde die Schleppekraft der Rhone derart reduziert, dass die vermehrte Schotterablagerung das Rhonebett überhöhte (Müller 1998). Während den letzten Extremhochwassern 1993 und 2000

kam es zum Dambruch und der partiellen Überschwemmung des Rottensandes, einem in der Schweiz einzigartigen Trockensteppengebiet. Seit 1994 wurden mit gezielten Forschungsarbeiten die Auswirkungen von Überschwemmungsereignissen auf Grabwespen (Zehnder & Zettel 1999), Wildbienen (Löffel et al. 1999, Jaun 2000), Ameisen (Grossrieder & Zettel 1999, Keller & Zettel 2001), Wanzen (Witschi & Zettel 2002, Joris 2002) und Heuschrecken (Müller & Zettel 1999, Wunder 2001, Grichting 2002, Mühlheim 2002, Freivogel 2003, Urech 2003) in den Trockensteppen im Rottensand untersucht. Diese Arbeiten dienen dazu, ein taugliches Habitatmanagement zu entwickeln im Hinblick auf die Revitalisierung dieses Flussabschnitts gemäss dem Massnahmenplan des Hochwasserschutzkonzepts.

Das Ziel der vorliegenden Arbeit war die Erfassung der epigäischen Uferfauna, sowie ihre Einnischung in spezifische Habitattypen aufzuzeigen. Dieses aktuelle Inventar der Umlagerungsstrecke der Rhone liefert die Basis für vergleichende Untersuchungen mit anderen Alpenflüssen.

## 3 Material und Methoden

### 3.1 Untersuchungsgebiet und Habitattypen

Das Untersuchungsgebiet liegt im Pfywald zwischen Susten und Sierre auf einer Höhe von ca. 550 m. Auf einer Distanz von 7 km überwindet die Rhone ein Gefälle von rund 80 m. Das Abflussregime der Rhone ist stark beeinflusst durch die Ableitungen zu Wasserkraftwerken und Stauseen. Im Winter fließt auf dieser Strecke nur eine geringe Restwassermenge, gespeisen von der Dala unterhalb der Staustufe Susten. Bis in den Spätsommer steigt die Abflussmenge durch die Schneeschmelze im Einzugsgebiet kontinuierlich an. Zusätzlich sind infolge der Stromproduktion jeweils tägliche Wasserstandsschwankungen von etwa 0.5 m vorhanden. Unterhalb von Susten wird tagsüber ein Teil des Wassers in den Kanal zum Kraftwerk Chippis abgeleitet. Die restliche Abflussmenge ergibt im Rhonebett über die Mittagszeit einen Sunk und erreicht in der Nacht die Hochwasserspitze (Schwall).

In diesem Gebiet untersuchten wir zwei grosse Schotterbänke mit Inselcharakter (Abb. 1). Sie wurden je in drei uferferne und drei an Ufer grenzende Zonen eingeteilt (Abb. 2 + 3, Tab. 1), die sich hinsichtlich Substratzusammensetzung, Feuchtigkeit und Ufernähe, und bei den Ufertypen in der Strömungsgeschwindigkeit des Wassers unterschieden. Es wurden nur Standorte mit keiner oder nur spärlicher Vegetation beprobt. In Tab. 1 werden die Zonen charakterisiert. Die ältere Insel R liegt in einer Ausbuchtung in der Nähe der Einmündung des Russenbrunnens am Nordufer der Rhone (Abb. 4, Tab. 1). Sie ist durch eine breite vorgelagerte Schotterbank vom Hauptarm getrennt. Unter dieser sickert Wasser durch, das sich in den Zwischenarm (R-UZ) und in das Sandufer (R-SU) entleert, welche die Insel umgeben. Die dritte Uferzone liegt an der Spitze der Insel an einem bis zu 2 m tiefen Rückstaubecken (R-UR). Der Inselkörper ist unterteilt in ein schmales Zwischenplateau (ZP) und ein langes Hochplateau (HP) mit Genisten (GE)(= angeschwemmtes Totholz). Das Zwischenplateau (ZP) ist ein Uferrelikt, das vor Jahren im Strömungsschatten der Inselspitze gebildet wurde.

Die später entstandene Insel K liegt ca. 1000 m flussabwärts am Südufer unmittelbar vor dem Kieswerk Pfy (Abb. 5). Sie wird eingegrenzt von einem Hauptarm, der einen Prallhang (US) ausbildet, einem einmündenden Seitenarm mit flachem Ufer (UF), sowie von einem flachen Rückstaubecken mit sandigem

Ufer (SU). Der Inselkörper besitzt auch die drei Zonen ZP, HP und GE. Beide Inseln sind wegen den starken Pegelschwankungen im Jahresverlauf nur im Sommer und vorwiegend nachts beidseitig von Wasserläufen umschlossen.

### 3.2 Erfassung der Habitatparameter

Für die kontinuierliche Temperaturmessung wurden auf beiden Inseln je zwei Logger LITE auf den Hochplateaus installiert. Pro Logger waren je zwei Messzellen an der Oberfläche und in 5 cm Tiefe platziert. Vom Frühling bis Herbst 2003 wurden die Temperaturen kontinuierlich jede halbe Stunde registriert. Bei jeder Probestelle wurde direkt nach der Aufsammlung die Temperatur an der Oberfläche und in 5 cm Tiefe gemessen.

Die Bodenfeuchte wurde grob in nass, feucht und trocken unterteilt, da bis auf die feuchten Uferstreifen alle Habitattypen staubtrocken waren.

Für jede Probestelle wurde die Substratzusammensetzung charakterisiert. Dazu wurden 20%-Klassen den folgenden Korngrößen zugeordnet: Geröll ( $\varnothing > 63$  mm), Grobkies ( $\varnothing 20 - 63$  mm), Mittel-Feinkies ( $\varnothing 2 - 20$  mm), Sand ( $\varnothing < 2$  mm) (Korngrössendefinition aus Scheffer & Schachtschabel 2002).

### 3.3 Handaufsammlungen

Der Arthropodenfang mit Barberfallen musste nach einem kurzen Vorversuch eingestellt werden, da der häufig starke Wind in der Talsohle die Becher innert kurzer Zeit mit Feinsand füllte. Die Erfassung der epigäischen Uferfauna erfolgte daher mit flächenbezogenen Handaufsammlungen. Die Fehlerquellen dieser Sammelmethode liegen in der Geschicklichkeit des Sammelnden und der Mobilität und Dichte der Arthropoden (Nelles & Gerken 1990). Dennoch sind flächenbezogene Handaufsammlungen geeignet, um den Bestand von adulten Arthropoden zu ermitteln (Andersen 1995). In einer jeweils zufällig ausgewählten Fläche von 80 x 80 cm (0.64 m<sup>2</sup>) innerhalb einer der definierten Zonen wurden alle locker aufliegenden Steine angehoben oder entfernt und das Feinsubstrat aufgelockert. Nach der Beprobung wurden die Probestellen wieder in einen möglichst ursprünglichen Zustand gebracht. Diese Flächengröße wurde zum einen gewählt, damit aus einer knienden Position die gesamte Fläche dauernd überschaubar war und alle fliehenden Tiere mit dem Exhaustor abgefangen werden konnten, zum anderen waren viele Geniststandorte kleiner als 1 m<sup>2</sup>. Die Probeflächen wurden während 10 min abgesucht, was völlig ausreichte, da



durchschnittlich nur wenige Individuen gefunden wurden. Die gefangenen und nicht vor Ort eindeutig bestimmbar Tiere wurden in Alkohol konserviert, die anderen wieder freigelassen und protokolliert. Alle Probestellen wurden auf einem vergrösserten Luftbild genau kartiert (Abb. 2 + 3). Überlappende Punkte sind die Folge der Überlagerung aller Sammlerperioden. Während einer Sammlerperiode wurde nie zweimal am selben Punkt gesammelt. Durch die geringe Grösse einzelner Habitattypen waren sich überschneidende Probestellen aber nicht zu vermeiden. Ein Ausdünnungseffekt durch Wegfangen kann in diesem Ökosystem vernachlässigt werden, da durch die hohe Mobilität der Uferarthropoden ständige Neubesiedlungen erfolgen (Bonn & Helling 1997, Bonn 2000) und nur kleinflächig gesammelt wurde. Zudem lagen jeweils mindestens drei Wochen zwischen den Sammlerperioden.

Die Feldarbeit verteilte sich auf vier Sammlerperioden (Periode 1: 14.04.-27.04.03; Periode 2: 17.05.-30.05.03; Periode 3: 20.06.-02.07.03; Periode 4: 05.08.-20.08.03). Je Periode wurden pro Zone 15 – 20 Beprobungen durchgeführt, was für beide Inseln total 938 Aufsammlungen ergab. Da nicht jede Zone gleich häufig besammelt wurde, wurden die mittleren Individuendichten pro m<sup>2</sup> berechnet.

### **3.4 Artbestimmung und Auswertung**

Die Bestimmung der Carabiden erfolgte nach Freude et al. (1976). Die Ameisen wurden nach Seifert (1996) bestimmt. C. Kropf vom Naturhistorischen Museum Bern übernahm die Bestimmung der Spinnen, J. Zettel diejenige der Wanzen nach Péricart (1990) und der Heuschrecken.

Die Verbreitungskarten wurden von U. Zettel mit Hilfe eines GIS-Programms (Idrisi 32.2) erstellt. Die dafür verwendeten Luftfotos stammen von J. Brinon (Sion).

Zur besseren Vergleichbarkeit sind die Carabiden in den folgenden Abb. 8 bis 13 in der gleichen Reihenfolge und nicht nach absteigender Dominanz angeordnet (Dominanzwerteklassen nach Mühlenberg 1989). Da nicht jede Zone gleich häufig besammelt wurde, sind anstelle der Fangzahlen jeweils die mittleren Individuendichten pro m<sup>2</sup> angegeben.

Die kanonische Korrespondenz-Analyse (CCA) wurde mit dem Programm MVSP Version 3.1 (Kovach Computing Services 2001) gerechnet.

## 4 Resultate

### 4.1 Substratzusammensetzung und Feuchte der Habitattypen

Der Aufbau der beiden untersuchten Inseln bestand aus einem heterogenen Gemisch aus Ablagerungen aller Korngrößen von Geröll bis Feinsand. Abb. 6 zeigt die Mittelwerte der Substratfraktionen pro Habitattyp. Der grösste Geröll- und Grobkiesanteil (ca. 75%) fand sich am Steilufer K-US und am Ufer des Rückstaubereichs R-UR. Die lockere Schichtung der Geröll- und Grobkiesanteile bildete ein hohlraumreiches, vernetztes Substrat, welches Uferarthropoden als Versteckmöglichkeit diente. Der feinere Kies- und Sandanteil war am K-US feucht und am R-UR nass bis feucht.

Das Flachufer K-UF und das Ufer des Zwischenarms R-UZ besaßen eine andere Substratkonsistenz: Durch die geringe Strömung im Uferbereich waren hier die Geröll- und Grobkiesanteile eingebettet in kompakte Sandflächen, wodurch nur in dicht gelagerten Grobkiesstellen einige wenige Hohlräume übrigblieben. Die sandigen Stellen waren bei beiden Habitattypen feucht.

Auch die beiden dauerfeuchten und stellenweise nassen Sandufer (K-SU, R-SU) boten kaum Versteckmöglichkeiten. Diese beschränkten sich auf angeschwemmte Zweige, erodierte Kanten um vereinzelte Grasbüschel und von kleinen Sickerquellen gebildete Erosionsrinnen.

Der an die Sandufer angrenzende Habitattyp des Zwischenplateaus (K-ZP, R-ZP) zeigte auf beiden Inseln eine ähnliche Substratkonsistenz: Wenig Geröll und viel Grobkies waren locker eingelagert in eine Mischung aus Mittel-/Feinkies und Sand. Die Mittel-/Feinkiesfraktion verhinderte die Bildung von kompakten Sandflächen, da bei Regen der Sand immer wieder ausgewaschen wurde. Das an der Oberfläche liegende Kiesgemisch bildete deshalb in dieser trockenen Zone ein kleinporiges, vernetztes Hohlraumsystem.

Die Hochplateaus beider Inseln (K-HP, R-HP) bildeten die flachen höchsten Erhebungen. Hier waren die Geröll- und Grobkiesfraktionen vollständig eingebettet in von Regen und Wind verbackenen staubtrockenen Sandflächen. Die wenigen Hohlräume bildeten sich in von den grossen Temperaturschwankungen aufgerissenen Sandspalten um grössere Geröllbrocken.

Umso reicher an schutzbringenden Hohlräumen waren dafür die alten, während der letzten Überschwemmung im Jahr 1993 auf der Insel R und im Herbst 2000

auf der Insel K auf dem Hochplateau abgelagerten Geniste (R-GE, K-GE). Diese locker geschichteten Haufen aus dürrem, ast- bis stammdickem Totholz waren jeweils eingerahmt von kleinen Sanddünen.

## 4.2 Tagesverlauf der Temperaturen

Die Temperaturkurven zeigten im Tagesverlauf hohe Amplituden und deutliche Unterschiede zwischen den Habitattypen. Als Beispiel ist der Temperaturverlauf am 12. August 2003 auf der Insel K dargestellt (Abb. 7), wo zwei Temperaturlogger auf dem Hochplateau platziert waren. Für die verschiedenen Habitattypen sind die Einzelmessungen an den Probestellen abgebildet.

Die wasserfernen, trockenen Habitate (K-HP, K-ZP und K-GE) erhitzen sich an der Oberfläche bei sonnigem Wetter regelmässig auf über 50° C, wobei die täglichen Maxima in diesen Zonen jeweils am frühen Nachmittag bei Windstille erreicht wurden. Mit dem am späteren Nachmittag aufkommenden Oberflächenwind kühlten diese aber rasch wieder ab. Die höchsten Werte wurden im Genist gemessen, da diese Strukturen wie ein Windfang funktionierten und so den Kühleffekt des Windes minimierten.

Im Gegensatz dazu erwärmten sich die wassernahen, dauerfeuchten Habitattypen (K-SU, K-UF und K-US) wesentlich langsamer und erreichten mit 30 – 35° C viel tiefere Höchsttemperaturen. Sie kühlten gegen Abend langsamer aus, wegen der Pufferung durch die im Bodenwasser gespeicherten Wärme. Die tiefen Temperaturen des K-US waren zum einen bedingt durch die Nordexposition des Ufers, zum anderen durch die unmittelbare Nähe der 7 – 8 °C kalten Rhone, was zu einer markanten Abkühlung der Luft führte, die dem Steilufer entlang strich.

## 4.3 Carabidae: Dominanzstruktur, Einnischung und Phänologie

Total wurden 1580 Individuen aus 27 Arten gefunden (Tab. 2). 14 Arten waren durch weniger als vier Funde vertreten und wurden deshalb in den folgenden Auswertungen nicht berücksichtigt. Die fünf häufigsten Arten (*Asaphidion caraboides*, *Bembidion complanatum*, *B. fulvipes*, *B. distinguendum*, *B. andreae*) stellten über 75% aller Carabiden. Uferbesiedelnde Laufkäferarten sind klein bis sehr klein: Die grösste häufig gefundene Art war *Nebria picicornis* (12 – 16 mm Körperlänge), der kleinste Laufkäfer war *Lionychus quadrillum* (3 – 4 mm). Die Vertreter der Gattung *Bembidion* waren 5 – 9 mm gross.

### 4.3.1 Dominanzstruktur und Diversität der Carabiden an den Ufertypen

Die Carabidenzönosen wurden dominiert von wenigen stenotopen Arten.

Im individuenreichsten Habitat, dem **Steilufer K-US** (Abb. 8)(9.0 Ind./m<sup>2</sup>) waren *B. complanatum* (37%), *B. fulvipes* (28%), *B. distinguendum* (15%) eudominant und *Nebria picicornis* (6%) dominant vertreten. Subdominant waren *B. andreae*, *B. fasciolatum* und *B. femoratum*.

Am angrenzenden **Flachufer K-UF** (Abb. 9)(4.0 Ind./m<sup>2</sup>) zeigten fünf Arten Eudominanz (*B. fulvipes* 19%, *B. fasciolatum* 18%, *B. distinguendum* 14%, *N. picicornis* 14% und *A. caraboides* 10%).

Daneben waren *B. andreae* (7%), *B. complanatum* (7%) und *B. femoratum* (5%) dominant vertreten.

Am **Ufer des Zwischenarms R-UZ** (Abb. 10)(2.6 Ind./m<sup>2</sup>) waren *B. distinguendum* (36%), *B. andreae* (21%), *A. caraboides* (12%) und *Tachys sexstriatus* (10%) eudominant und *N. picicornis* (7%) dominant.

Am **Ufer des Rückstaubereichs R-UR** (Abb. 11) waren nur wenige Carabiden zu finden (1.7 Ind./m<sup>2</sup>). Eudominant waren *N. picicornis* (26%), *B. distinguendum* (24%), *B. andreae* (11%) und *B. decorum* (11%).

Die **Sandufer** beider Inseln zeigten extreme Dominanzverhältnisse, indem auf dem **R-SU** (Abb. 12) 78% und **K-SU** (Abb. 13) 55% aller Carabidae zur Art *A. caraboides* gehörten. Daneben waren auf **R-SU** (7.7 Ind./m<sup>2</sup>) noch *B. andreae* (9%) und *B. pygmaeum* (7%) dominant, sowie *B. azurescens* und *B. femoratum* subdominant vertreten. Beim **K-SU** (4.4 Ind./m<sup>2</sup>) waren neben *A. caraboides* noch *B. andreae* (26%) und *B. femoratum* (12%) eudominant und *B. azurescens* subdominant.

Für die sechs Ufertypen wurden die Diversitätsindices der Carabidenzönosen nach Shannon-Wiener ermittelt. Die höchsten Diversitätswerte erreichten die Carabidenzönosen am Flachufer K-UF ( $H_s = 2.1$ ), am Ufer des Rückstaubereichs R-UR ( $H_s = 2.0$ ) und am Ufer des Zwischenarms R-UZ ( $H_s = 1.9$ ). Die Carabidenzönose am Steilufer K-US wurde dominiert von drei Arten, so dass der Diversitätsindex  $H_s$  nur 1.7 betrug. Die Sandufer beider Inseln zeigten noch deutlich geringere Diversitätswerte –  $H_s$  (R-SU) = 0.8,  $H_s$  (K-SU) = 1.2 – was auf die extreme Eudominanz von *A. caraboides* zurückzuführen ist.

### 4.3.2 Einnischung der Carabidae

Die meisten gefundenen Laufkäferarten kamen hauptsächlich auf einem bis wenigen Ufertypen vor.

Tab. 2 zeigt grau unterlegt die bevorzugten Habitattypen der häufigen Arten. Zwischenplateau ZP und Hochplateau HP wurden pro Insel zusammengefasst, da nur wenige Individuen in diesen Habitattypen gefunden wurden. In den Genisten (GE) wurde kein einziger Carabide gefangen. Im Folgenden sind die Habitatpräferenzen der häufigeren Arten auf Verbreitungskarten dargestellt. Für Arten, die auf beiden Inseln häufig waren, wurde jeweils nur die Insel mit der höheren Fangzahl abgebildet.

#### 4.3.2.1 Eurytope Arten

***Bembidion andreae*** als typische Art von Sand- und Kiesufern war an allen sechs Ufertypen regelmässig vorhanden, zeigte aber die grösste Dichte an den Sandufern (K-SU, R-SU) beider Inseln (Abb. 14). An den grobschotterigen Ufern hielt sich diese Art bevorzugt an Stellen mit mehrheitlich feinem Substrat auf (z.B. R-UZ)(Abb. 15).

***B. femoratum*** zeigte ein sehr ähnliches eurytopes Verteilungsmuster, jedoch in geringerer Dichte (Abb. 16).

***Tachys sexstriatus*** kam auf beiden Inseln verstreut vor (Tab. 2, Abb. 17), nicht aber am Steilufer (K-US).

#### 4.3.2.2 Stenotope Arten

***B. distinguendum*** (Abb. 18 + 19) und ***Nebria picicornis*** (0.2 – 0.55 Ind./m<sup>2</sup>) (Abb. 20) bewohnten die sterilen, unbewachsenen Kies- und Schotterufer beider Inseln, waren aber an den Sandufern nicht zu finden. Beide Arten waren auf allen 4 Schotterufern dominant bis eudominant vertreten, *B. distinguendum* mit einer Frequenz von 57%.

***B. fasciolatum*** (Abb. 21) bevorzugte die Schotterufer K-UF (0.75 Ind./m<sup>2</sup>) und K-US (0.34 Ind./m<sup>2</sup>) der Insel K.

***B. fulvipes*** (Abb. 22) wurde auch fast ausschliesslich auf den Schotterufern K-US (2.5 Ind./m<sup>2</sup>) und K-UF (0.8 Ind./m<sup>2</sup>) gefunden. Obwohl nach der roten Liste potentiell gefährdet, war *B. fulvipes* die dritthäufigste Art.

Die Verteilung von ***B. complanatum*** (Abb. 23) beschränkte sich fast ausschliesslich auf das Steilufer K-US (3.4 Ind./m<sup>2</sup>).

Von *B. decorum* (Abb. 24) wurden nur 14 Individuen gefangen. Die Verteilung zeigte jedoch sehr schön die Bevorzugung von Ufern langsam fliessender oder stehender Gewässer. So wurden die meisten Individuen am Ufer des Rückstaubereichs R-UR und am Ufer des Zwischenarms R-UZ gefunden.

*Asaphidion caraboides* war der mit Abstand häufigste Carabide. Diese auffällige Art wurde mehrheitlich an den dauerfeuchten Sandufern SU beider Inseln und dort in hoher Dichte gefunden (Abb. 25), oder aber in kleinen Sandbuchten des R-UZ und K-UF. Am R-SU trat *A. caraboides* mit durchschnittlich 6 bis maximal 15 Individuen pro m<sup>2</sup> auf. Diese Art zeigte keine Sommeraktivitätspause und war während allen Sammelperioden häufig zu finden.

*B. pygmaeum* hielt sich fast ausschliesslich auf dem feuchten Sandufer R-SU und Feinsandstellen auf dem Zwischenplateau R-ZP auf (Abb. 26). Diese Art wurde oft in kleinen Gruppen gefunden.

*Lionychus quadrillum* bevorzugte als einzige Art die höher gelegenen, trockenen und voll besonnten Standorte mit Feinkies und Sand (Abb. 27). Alle 28 Individuen dieser Art wurden auf den Hochplateaus HP und Zwischenplateaus ZP beider Inseln gefunden.

### 4.3.3 Phänologie und Fortpflanzungsstrategien

Die Carabiden der Uferfauna zeigen als r-Strategen zwei unterschiedliche Fortpflanzungsstrategien. Die Frühlingsfortpflanzler unterscheiden sich von den Herbstfortpflanzern in ihrer Phänologie. Die meisten Arten der Gattung *Bembidion* sind Imaginalüberwinterer mit Frühjahrsfortpflanzung. Die Abundanzen dieser Arten waren denn auch im April am höchsten. Nach einer Abnahme im Mai stiegen die Abundanzen Ende Juni bei den meisten Arten wieder an durch das Schlüpfen der nächsten Generation. Völlig anders verhielt es sich mit *B. distinguendum* und *B. fasciolatum*. Nach hohen Dichten im April nahm ihre Häufigkeit im Mai ab und im Juni und August wurden nur noch vereinzelte Exemplare gefangen (Abb. 28).

Eine andere Fortpflanzungsstrategie besitzen die grosse *Nebria picicornis* und der kleine *Lionychus quadrillum*. Diese beiden Arten pflanzen sich im Herbst fort und überwintern als Larve. Die ersten frisch geschlüpften Imagines von *N. picicornis* wurden Ende April gefunden. Nach einem Abundanzmaximum im Mai nahm die Dichte wieder ab. *L. quadrillum* erschien Ende Mai, im Juni wurden die meisten Individuen gefangen und im August nur noch wenige.

#### 4.4 Ripicole Spinnen und ihre Habitatpräferenzen

Total 455 (42%) der insgesamt 1074 gefangenen Spinnen waren adult. Diese verteilten sich auf 20 Arten aus 10 Familien (Tab. 3), wobei 16 Arten nur durch weniger als sechs Individuen vertreten waren. Die grau unterlegten Felder in Tab. 3 zeigen die bevorzugten Habitattypen der häufigeren Arten. Die häufigsten Arten waren *Pardosa wagleri* und *P. torrentum* aus der Familie der Lycosidae. Daneben waren noch die Salticide *Heliophanus patagiatus* und die Linyphiide *Oedothorax retusus* zahlreich vertreten. Die artenreichsten Habitattypen waren das Zwischenufer R-UZ und das Zwischenplateau R-ZP mit je 12 Arten. Die Familie der Linyphiidae war am artenreichsten vertreten mit 9 Arten. 11 Arten waren nur auf der Insel R vorhanden, darunter 6 der 9 Linyphiiden-Arten.

***O. retusus*** ist euryök verbreitet und sehr häufig. Auf der Insel R wurde diese Art an feuchten Sandstellen an allen Ufertypen mit geringer Strömung (R-UZ, R-UR und R-SU), sowie auf dem Zwischenplateau R-ZP gefunden (Abb. 29). Auf der Insel K bevorzugte *O. retusus* das Sandufer K-SU.

***P. wagleri*** (Abb. 30) besiedelte hauptsächlich die grobschotterigen Uferzonen beider Inseln. Über 60% aller Individuen wurden auf der Insel K gefangen. Am Steilufer K-US (1.3 Ind./m<sup>2</sup>) und Flachufer K-UF (0.5 Ind./m<sup>2</sup>) erreichte *P. wagleri* eine Eudominanz von über 90%. Auf der Insel R war sie noch mit 75% am R-UR und 50% am R-UZ eudominant.

***P. torrentum*** mied die grobschotterigen Ufertypen und hielt sich bevorzugt in den Genisten GE, Zwischenplateaus ZP und Sandufern SU beider Inseln auf (Abb. 31). 85% aller adulten Individuen wurden auf der Insel R gefunden. Im Genist R-GE war *P. torrentum* mit 88% eudominant (1.0 Ind./m<sup>2</sup>). Im individuenreichsten Habitat R-ZP wies sie eine Eudominanz von 66% und eine durchschnittliche Individuendichte von 1.2 Ind./m<sup>2</sup> auf. Die Vorkommen der beiden Lycosiden überschneiden sich kaum. Nur an drei Probestellen im R-UZ wurden beide Arten gleichzeitig gefunden.

Die Salticide ***H. patagiatus*** wurde, mit einer Ausnahme, nur auf der Insel R gefunden. Sie bevorzugte die uferfernen, heißen und trockenen Habitate R-ZP und R-HP (Abb. 32); im letzteren war sie die einzige regelmässig auftretende Spinne.

#### 4.5 Formicidae

Die Arthropodengemeinschaft wurde auf allen uferfernen Habitaten von *Formica selysi* dominiert. Diese Pionierart baut ihre Nester in offenen vegetationsarmen Schotterflächen. Von gesamthaft 3129 Individuen wurden 2527 (80%) auf der Insel R gefangen (Tab. 4). Auf dem Zwischenplateau R-ZP und im Genist R-GE erreichte sie eine durchschnittliche Individuendichte von über 16 Ind./m<sup>2</sup> (Abb. 33). Auf dem Hochplateau R-HP betrug die Dichte 8 Ind./m<sup>2</sup>, in den Uferzonen noch 2 – 4 Ind./m<sup>2</sup>. Die wenigen gefundenen Nester lagen alle auf dem Hochplateau R-HP und im Genist R-GE. Im Frühling fand die Hauptaktivität von *F. selysi* in den uferfernen Habitaten statt. Im Spätsommer dehnte sich das Fouragiergebiet vermehrt bis an die Uferlinien aus und die Individuendichten auf dem Hochplateau R-HP und im Genist R-GE nahmen ab.

Die zweite Ameisenart *Manica rubida* wurde mehrheitlich als Einzelindividuen in den Uferhabitaten der Insel R gefunden (Abb. 34). Die Probestellen mit einigen Individuen auf dem Hochplateau R-HP und im Genist R-GE waren gleichzeitig Neststandorte.

#### 4.6 Saldidae

189 (41%) der 460 gefundenen Uferwanzen (Saldidae) waren adult (Tab. 5). Davon gehörten 186 Individuen zur Art *Macrosaldula variabilis*. Sie hielten sich fast ausschliesslich auf kleinsten Sandstellen unter Geröll an strömungsarmen Buchten direkt an der Wasserkante auf (R-UR, R-UZ, R-SU und K-UF)(Abb. 35). 90% der Individuen wurden auf der Insel R gefunden, wo ihre Verteilung am Ufer des Rückstaus R-UR geklumpt war mit durchschnittlich 2.4 Ind./m<sup>2</sup>. Auch die Nymphen dieser Art hielten sich bevorzugt an diesen Uferlinien auf. Die ersten adulten Exemplare wurden Mitte Mai gefunden.

Von *Saldula c-album* wurden nur zwei adulte Exemplare und von *S. xanthochila* nur ein Individuum gefunden. 80% aller Jungtiere der Gattung *Saldula* hielten sich am Sandufer K-SU auf.

#### 4.7 Caelifera

Insgesamt wurden 20 adulte Kurzfühlerschrecken (Caelifera) aus 7 Arten und 2 Familien gefangen (Tab. 6). Alle sechs Individuen von *Oedipoda caerulescens* wurden im Genist K-GE der Insel K gefunden. Die zwei Individuen von *Chorthippus*



*pullus* wurden im Genist R-GE der Insel R gefangen. Dieser Standort ist nur etwa 50 m entfernt von dem einen der eng begrenzten Reliktvorkommen im Pfywald (Freivogel 2003). Alle fünf Fundorte von *Tetrix tuerki* lagen, entsprechend den Habitatansprüchen, im schmalen dauerfeuchten Sandufer R-SU der Insel R.

#### 4.8 Besiedlungsdichte und Verteilung der Arthropoden auf die Habitattypen

Die Hochplateaus beider Inseln K-HP und R-HP waren sowohl die individuen- und artenärmsten Standorte. Neben der omnipräsenten *F. selysi* bevorzugten nur gerade der Carabide *Lionychus quadrillum* und die Salticide *Heliophanus patagiatus* diesen Habitattyp.

Die höchste Besiedlungsdichte auf der Insel K (Abb. 36) (14 Ind./m<sup>2</sup>) wies das Steilufer K-US auf. Auf den beiden anderen Ufertypen K-UF und K-SU waren die mittleren Dichten 8 Ind./m<sup>2</sup>. Alle drei Ufertypen wurden dominiert von jeweils wenigen Carabidenarten und der Lycoside *Pardosa wagleri*. In den uferfernen, trockenen Habitaten wurden deutlich geringere Dichten erreicht. Auf 20% aller Probestellen auf K-ZP und 16% auf K-HP wurden keine Arthropoden gefunden. Diese dünn besiedelten Zonen wurden dominiert von *Formica selysi* und in geringerem Mass von 84 juvenilen Spinnen der Gattung *Pardosa*.

Die ältere Insel R zeigte ein völlig anderes Bild (Abb. 37): Die Gesamtdichte war hier deutlich höher. Die mittlere Besiedlungsdichte war an den grobschotterigen Ufern mit 13 Ind./m<sup>2</sup> am R-UZ und 10 Ind./m<sup>2</sup> am R-UR ähnlich hoch wie auf den vergleichbaren der Insel K. Am R-UZ waren alle häufigen Arthropodengruppen etwa gleich stark vertreten. Am R-UR dominierte *Macrosaldula variabilis*, auf dem Sandufer R-SU *Asaphidion caraboides*. Im Gegensatz zur Insel K zeigten auf der Insel R die uferfernen Habitate R-ZP (21 Ind./m<sup>2</sup>) und R-GE (19 Ind./m<sup>2</sup>) die höchsten Besiedlungsdichten, dominiert von *F. selysi*, *Pardosa torrentum* und juvenilen *Pardosa*.

#### 4.9 Die Arthropoden-Zönosen der Habitattypen

Zur Klärung des Einflusses von einzelnen Habitatfaktoren auf die Muster von Artengemeinschaften wurde eine kanonische Korrespondenz-Analyse (CCA) durchgeführt (Abb. 38). Die beiden Hauptachsen erklären zusammen 64.3% der Gesamtvariabilität zwischen den Arthropoden-zönosen der Habitattypen (Achse 1: 38.9%). Die dritte, nicht abgebildete Achse beschreibt weitere 15.2% der

Variabilität. Nahe beieinander liegende Arthropodenarten zeigen ähnliche Habitatpräferenzen. Nahe zusammen liegende Habitattypen beherbergen ähnliche Arthropodenzönosen. Aufgrund der Anordnung im Biplot der CCA lassen sich vier Gruppen von Arthropodengemeinschaften unterscheiden (Abb. 38: 1 – 4):

1) Die Arthropodenzönose der uferfernen, vegetationsfreien Rohböden (ZP, HP und GE). Die bestimmenden Habitatparameter sind ausgesprochene Trockenheit und hohe Temperaturen. Die Temperaturpfeile stehen stellvertretend für die Trockenheit. Die wichtigsten und häufigsten Arthropoden waren *Formica selysi*, *Pardosa torrentum*, *Heliophanus patagiatus* und *Lionychus quadrillum*.

2) Diese Gruppe lebt stenotop auf dauerfeuchten bis wenig feuchten, flächigen Feinsedimentstellen (K-SU, R-SU). Die charakteristischen Arten waren *Asaphidion caraboides*, *Bembidion pygmaeum* und *B. azurescens*.

3) Die Arthropodenzönose der locker geschichteten, grobschotterigen Uferhabitate (K-US, K-UF) wird beeinflusst durch das vernetzte Hohlraumsystem in der grobkörnigen Substratfraktion und durch den Kontakt mit Wasser an der Uferlinie. Diese Gruppe beinhaltet die eigentlichen stenotopen Uferarten an Schotterbänken alpiner Flüsse. Sie kann noch untergliedert werden in eine stenotope Gruppe mit *Bembidion distinguendum*, *B. fasciolatum*, *Nebria picicornis* und *Pardosa wagleri*, und in extrem stenotope Arten (*Bembidion complanatum*, *B. fulvipes*) am Steilufer K-US.

4) Die letzte Zönose umfasste eurytope, aber hygrophile Uferarten ohne spezielle Bindung an einen Substrattyp: *Bembidion andreae*, *B. femoratum*, *Oedothorax retusus*, *Manica rubida* und *Macrosaldula variabilis*.

## 5 Diskussion

### 5.1 Zustand der ripicolen Uferfauna im Pfywald

Umlagerungsstrecken natürlich fliessender alpiner Flüsse sind stetigen Veränderungen unterworfen. Durch die gelegentlichen Hochwasserereignisse beträgt die Lebensdauer von Schotterbänken und Inseln oft nur wenige Monate bis Jahre (Tockner et al. in press). Die Flussaue der Rhone im Pfywald ist geprägt durch menschliche Eingriffe. Dämme zu beiden Seiten lassen der Rhone nur begrenzten Raum für starke Veränderungen der Flussmorphologie. Die Abflussdynamik ist stark reduziert durch Wasserentnahme für Kraftwerke, und im Winter trocknet das Flussbett weitgehend aus. Grosse Geschiebeumlagerungen finden nur noch bei seltenen, extremen Hochwasserereignissen statt, zuletzt in den Jahren 1993 und 2000.

Die Schotterbänke und -inseln sind heterogene Lebensräume: Unterschiede in der Zusammensetzung der Korngrößen, der Schichtung und der Feuchtigkeit des Sediments, in den Strömungsverhältnissen an der Uferlinie, sowie unterschiedliche Oberflächentemperaturen und Einstrahlungsverhältnisse führen zu einem Mosaik von kleinräumigen Habitaten (Plachter 1986, Bonn & Kleinwächter 1999). Dieses Habitatmosaik ermöglicht es vielen Arten in Flussaunen zu koexistieren (Tockner et al. in press).

Im Rahmen dieser Arbeit wurde versucht, die beiden Inseln in Zonen zu unterteilen, die sich in den obengenannten Umweltparametern unterscheiden (Tab. 1). Dabei wurde in Kauf genommen, dass innerhalb einer Zone noch kleinräumigere Habitate unterschieden werden könnten. Die Resultate zeigen, dass die meisten Uferarthropoden nicht gleichmässig über die Schotterinseln verteilt sind, sondern nur einen bis wenige Habitattypen bevorzugen. In diesen artenarmen Lebensräumen erreichen die stenotop vorkommenden Arten oft hohe Dominanzen (Heidt et al. 1998). Die meisten der untersuchten Habitattypen zeigten starke Eudominanzen einzelner bis weniger stenotoper Uferarten. Sowohl die Artenzahlen, als auch die durchschnittlichen Individuendichten waren vergleichbar mit ähnlich degradierten Fliessgewässern aus dem Alpenraum (Manderbach & Reich 1995, Heidt et al. 1998), jedoch gering im Vergleich zum unverbauten Tagliamento (Italien). Das Ausmass der Degradation alpiner Flussaunen zeigt sich einerseits im Fehlen typischer Arten, andererseits in der Besiedlung durch

eurytope Arten (Plachter 1986). Die meisten der gefundenen Vertreter der Gattung *Bembidion* gehören nach Freude et al. (1976) zur ökologischen Gruppe alpiner bzw. montaner Arten an Flussufern. Auch die beiden Lycosiden *Pardosa wagleri* und *P. torrentum*, sowie die Ameise *Formica selysi* gehören zum typischen Artenspektrum in Umlagerungsstrecken alpiner Flüsse. Manderbach & Hering (2001) entwickelten eine Typologisierung der ripicolen Carabidenzönosen anhand zahlreicher Literaturdaten: danach weist die weitgehend intakte Carabidengesellschaft der Uferhabitats der untersuchten Rhoneinseln auf eine Alpenflussstrecke mit besonnten, grobschotterigen Uferstrukturen hin, die kaum oder nur teilweise durch Wasserkraftnutzung degradiert ist (Gesellschaftstypen 1 und 2 in Manderbach & Hering 2001). Trotz den Eingriffen in Morphologie und Abflussdynamik kann somit der Zustand der Flussaue der Rhone im Pfywald als noch einigermaßen natürlich betrachtet werden, was durch die Präsenz vieler stenotoper Arten belegt wird.

Dieser Zustand muss mindestens erhalten bleiben. Aufweitungen des Rhonebetts sind geplant, wodurch streckenweise eine grössere Dynamik in der Geschiebeumlagerung erreicht werden kann. Dadurch wird die nötige dynamische Habitatdiversität für die Pionier- und Uferarten gefördert.

## 5.2 Habitatpräferenzen ausgewählter Uferarthropoden

### 5.2.1 Carabidae

Die Ufertypen waren verschieden in der Zusammensetzung, Feuchtigkeit und Porosität des Substrats, sowie der Fließgeschwindigkeit der angrenzenden Wasserläufe, und wurden von unterschiedlichen Carabidenzönosen besiedelt. Die Dominanzstrukturen zeigten deutliche Unterschiede zwischen den Uferhabitaten. Der Einfluss des Substrates auf die Habitatwahl ist schon mehrfach beschrieben worden (Bonn & Ziesche 2000, Dörfer et al. 1995, Meissner 1984, Sowig 1986, Andersen 1978). Im folgenden soll die Einnischung ausgewählter Uferarthropoden im Untersuchungsgebiet mit Literaturdaten verglichen werden.

***Bembidion fulvipes*** ist eine alpine Art und stenotop an sterile Uferschotter gebunden. Die Art ist nach der Roten Liste der Schweiz (Marggi 1992, Duelli 1994) potentiell gefährdet und in Deutschland vom Aussterben bedroht (Lorenz 2003), wurde aber in hoher Dichte und Stetigkeit an den Schotterufern der Insel K gefunden.

**B. complanatum** ist eine montane stenotop-ripicole Art der schotterigen und kiesigen Flussufer (Marggi 1992). Im Untersuchungsgebiet war sie der häufigste *Bembidion*-Vertreter und besiedelte in hoher Dichte das Steilufer (K-US).

Marggi (1992) beschreibt **B. distinguendum** als seltene, montane Art an Sandufern grösserer Flüsse. Im Untersuchungsgebiet kam diese Art im Frühling sehr häufig vor und besiedelte stenotop alle grobschotterigen Ufertypen, war aber nie an den Sandufern anzutreffen; dieser Unterschied zu den Angaben von Marggi (1992) ist nicht erklärbar. Die starke Abnahme der Dichte deutet auf eine Sommeraktivitätspause oder auf einen Habitatwechsel hin. Die Art ist in Deutschland (Lorenz 2003) und in Österreich (Franz 1994) stark gefährdet.

**B. decorum** ist sehr häufig in kollinen Lagen, aber montan nur selten zu finden und bevorzugt vegetationslose, grobschotterige Uferzonen an Gewässern mit geringer Strömung (Marggi 1992, Heidt et al. 1998, Gerken et al. 1991). Trotz nur weniger Funde konnte dies bestätigt werden, da diese Art stenotop an den Ufern der Insel R mit geringer Strömung auftrat (R-UZ, R-UR).

**Nebria picicornis** ist nach Marggi (1992) eine stenotope Uferart und lebt im groben Schotter unmittelbar an der Uferlinie. Als grösster ripicoler Carabide nutzt *N. picicornis* die Hohlraumssysteme an locker geschichteten Schotterufern. Manderbach & Plachter (1997) geben als Schlupfzeitpunkt dieses Larvalüberwinterers den Juni an. Im Untersuchungsgebiet wurden die ersten frisch geschlüpften Imagines bereits Ende April gefunden und Ende Mai war die Dichte am höchsten. Diese Differenz könnte mit dem warmen Lokalklima des Zentralwallis erklärt werden.

**Asaphidion caraboides** bevorzugt feuchte Sand- bis Schluffufer in der montanen bis subalpinen Stufe (Nelles & Gerken 1990, Marggi 1992). Im Untersuchungsgebiet war diese Art stenotop in hoher Dichte auf den dauerfeuchten Sandufern und stellenweise auf sandigen Buchten der anderen Ufertypen vorhanden.

**Lionychus quadrillum** ist eine ripicole Art, bevorzugt aber erhöhte uferferne Feinsedimentstandorte, die trocken und voll besonnt sind (Bräunicke & Trautner 2002, Marggi 1992). Auf den untersuchten Inseln kam diese Art tatsächlich als einziger Carabide mehrmals auf den trockenen Hochplateaus vor.

### 5.2.2 Araneae

Die beiden häufigen Lycosiden trennten sich in ihren Habitatpräferenzen deutlich auf. **Pardosa wagleri** besiedelt nach Steinberger (1996) vegetationsfreie, feuchte

Schotterufer; Dröschmeister (1994) fand sie auch in Genisten dominant vor, beschreibt diesen Habitattyp aber nicht näher. Im Untersuchungsgebiet war sie häufig und fast ausschliesslich in den grobschotterigen Uferzonen vorhanden, wurde aber nie im Genist gefunden. Ein Grund dafür könnte sein, dass es alte, ausgedörrte Genisthaufen waren und sie auf dem uferfernen Hochplateau lagen. Frisch angeschwemmtes Holz war auf beiden Inseln nicht vorhanden. Ein weiterer Grund könnte die Konkurrenz von *P. torrentum* in den Genisten sein.

***P. torrentum*** wurde seit den Fünfzigerjahren des letzten Jahrhunderts kaum noch aus der Schweiz gemeldet (Kropf et al. 2000). Dieser Befund könnte einerseits am Rückgang von intakten Uferstrukturen an Fliessgewässern liegen, andererseits wurden Gewässerufer in der letzten Zeit kaum mehr arachnologisch bearbeitet. Nach Steinberger (1996) kommt die Art dominierend auf offenen Kiesflächen vor. Im Untersuchungsgebiet war *P. torrentum* häufig und dominierte die Geniststandorte (siehe auch Dröschmeister 1994) und die trockenen, uferfernen Kiesflächen. Sie war auch am Sandufer vorhanden, mied aber die feuchten Geröllufer.

Die beiden Salticiden *Heliophanus patagiatus* und *Sitticus distinguendus* werden als selten und gefährdet eingestuft (Bellmann 2001, C. Kropf pers. Mitteilung). ***H. patagiatus*** lebt auf warmen, trockenen Schotterkörpern (Maurer & Hänggi 1990, Dröschmeister 1994), was mit der Habitatpräferenz im Untersuchungsgebiet (R-HP, R-ZP) übereinstimmt. Sie ist nach Bellmann (2001) auf eine natürliche Flussdynamik angewiesen. ***S. distinguendus*** bewohnt feinsandige, offene Uferbereiche (Bellmann 2001).

### 5.2.3 *Formica selysi*

***Formica selysi*** dominiert die Schotterbänke an alpinen Flüssen (Lude et al. 1999) und ist in der Schweiz an den Flussauen des Unterengadins und des Mittelwallis bekannt (Kutter 1977). Im Untersuchungsgebiet war sie in allen uferfernen Habitaten der am regelmässigsten und auf der Insel R in hohen Dichten (bis 44 Ind./m<sup>2</sup>) vorkommende Vertreter der epigäischen Uferfauna. *F. selysi* zeigt ein aggressives Fouragierverhalten (Grossrieder & Zettel 1999) und konkurriert mit der ripicolen Carabidenfauna stark um Nahrungsressourcen (Hering 1995). Mit ihren hohen Dichten ist sie derart überlegen, dass viele Laufkäfer junge Habitate aufsuchen, die *F. selysi* nicht erreichen kann, oder an denen sie erst geringe Dichten aufweist (Plachter & Reich 1998).

#### 5.2.4 Caelifera

*Tetrix tuerki* besiedelt stenotop schlickige bis sandige Flussufer mit geringer Vegetationsdeckung (Thorens & Nadig 1997). In ganz Mitteleuropa ist sie wegen Habitatverlusten vom Aussterben bedroht. In der Schweiz war sie 1997 nur noch von 9 Standorten an naturnahen Flüssen bekannt, davon lagen zwei im Zentralwallis. Daneben konnten noch zwei weitere vom Aussterben bedrohte Arten nachgewiesen werden, deren natürlicher Lebensraum der Uferbereich dynamischer Alpenflüsse ist: *Chorthippus pullus* und *Sphingonotus caeruleus*.

### 5.3 Anpassungen an den dynamischen Lebensraum

Flussauen sind geprägt durch eine hohe räumlich-zeitliche Dynamik ihrer Lebensräume (Tockner et al. in press). Um in solchen dynamischen Habitaten überleben und sie nutzen zu können, haben sich die ripicolen Uferarthropoden auf verschiedene Weise angepasst. Die meisten Pionierarten sind r-Strategen mit hohen Fortpflanzungsraten (Adis & Junk 2002, Weigmann & Wohlgemuth-von Reiche 1999). Die meisten Uferarthropoden leben räuberisch und ernähren sich von anderen Insekten und angeschwemmtem Aas, und ein zusätzliches Nahrungsangebot bilden die im Uferbereich schlüpfenden Wasserinsekten (Hering 1995, Hering & Plachter 1997). Dieses reiche Nahrungsangebot ermöglicht sehr hohe Individuendichten. Schatz et al. (2002) berichteten von 1 – 15 Spinnen (max. 198), 0.2 – 90 Laufkäfern (max. 374) und 0.3 – 50 Kurzflügelkäfern (max. 904) pro m<sup>2</sup> an Flussufern. Dabei ist zu berücksichtigen, dass es sich dabei fast ausschliesslich um kleine bis sehr kleine Arten handelt. Für die im Pfynwald vergleichsweise niedrigen Individuendichten kommen zwei Faktoren in Frage: Weil das Flussbett jeden Winter weitgehend trocken liegt, müssen die Uferbereiche jedes Jahr durch aquatische Insekten neu besiedelt werden, und die tiefen Wassertemperaturen (im Sommer zwischen 6 – 8 °C) bremsen die Biomasseproduktion im Uferbereich.

Die meisten klimatischen Faktoren unterliegen auf kleinem Raum steilen Gradienten. Im Uferbereich sind die Temperatur- und Feuchtigkeitskurven gedämpft, aber auf den zentralen Bereichen der Inseln werden hohe tägliche Schwankungen erreicht. Durch die trockene Oberfläche und die starke Sonneneinstrahlung sind die Oberflächentemperaturen auf vegetationsfreien Flächen tagsüber sehr hoch. Einige Uferarten sind deshalb nachts oder in der

Dämmerung aktiv und nutzen das Hohlraumsystem im Substrat als Rückzugsmöglichkeit. Auffallend viele Carabiden sind metallisch glänzend oder schwarz gefärbt, was den Verdunstungsverlust des Körpers minimieren soll (Nelles & Gerken 1990).

Uferarthropoden zeigen verschiedene Anpassungen, um einerseits Hochwasserereignissen auszuweichen und andererseits neu geschaffene Uferstrukturen rasch besiedeln zu können. Nach Kühnelt in Plachter (1986) besitzen neu entstandene Kiesbänke bereits nach etwa einem Monat die typische Fauna. Die meisten Carabiden an Uferstandorten sind flugfähig (Bonn & Helling 1997, den Boer 1970) und zeigen auch eine hohe Flugaktivität (Bonn 2000); daneben können die meisten auch gut schwimmen und sogar tauchen (Siepe 1994). Die Lycoside *Pardosa wagleri* kann über Wasserflächen laufen (Dröschmeister 1994). Linyphiiden wie *Oedothorax retusus* und andere kleine bzw. junge Spinnen können mittels Fadenflug (ballooning) aktiv Hochwasserereignissen ausweichen und passiv neue Uferstrukturen besiedeln (Bonn et al. 1997). Die Ameise *Formica selysi* kann einige Tage im überschwemmten Nest eingeschlossen überleben (Lude et al. 1999, Plachter & Reich 1998); zusätzlich kann sie Flosse bilden, indem sich etwa 100 Individuen gegenseitig verhaken und sich mit Königin und Brut treiben lassen, bis sie wieder ans Ufer gespült werden.



## 6 Dank

Herzlicher Dank gilt vorab dem Leiter dieser Arbeit, Jürg Zettel, der mich auch in schwierigen privaten Momenten unterstützte und zu motivieren vermochte. Auch möchte ich Ihm danken für die Bestimmung der Uferwanzen und Heuschrecken. Bei Ursula Zettel bedanke ich mich für die Entwicklung und Erstellung der GIS-Verbreitungskarten. Für die statistische Beratung danke ich Jean-Pierre Airoldi. Grosser Dank geht an Christian Kropf für die Bestimmung der Spinnen und an Werner Marggi für die Nachkontrolle der Carabiden. Bei Familie Elmiger bedanke ich mich für die Beherbergung. Zum Schluss danke ich meiner Familie und allen Freunden und Bekannten für ihre Unterstützung.

## 7 Literatur

- Adis, J., Junk, W.J. (2002): Terrestrial invertebrates inhabiting lowland river floodplains of Central Amazonia and Central Europe: a review. *Freshwater Biology* 47: 711-731.
- Andersen, J. (1978): The influence of the substratum on the habitat selection of *Bembidiini* (Col., Carabidae). *Norwegian Journal of Entomology* 25: 119-138.
- Andersen, J. (1995): A comparison of pitfall trapping and quadrat sampling of Carabidae (Coleoptera) on river banks. *Entomologica Fennica* 6: 65-77.
- Bellmann, H. (2001): *Kosmos-Atlas Spinnentiere Europas*. 2. Auflage. Franckh-Kosmos, Stuttgart.
- Boer, P.J. den (1970): On the significance of dispersal power for populations of Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). *Oecologia* 4: 1-28.
- Bonn, A. (2000): Flight activity of carabid beetles on a river margin in relation to fluctuating water levels. In: Brandmayr, P, Lövey, G.L., Brandmayr, T.Z., Casale, A., Taglianti, A.V. (Eds.): *Natural History and Applied Ecology of Carabid Beetles*. Pensoft, Sofia: 147-160.
- Bonn, A., Helling, B. (1997): Einfluss von schwankenden Wasserständen auf die Flugaktivität von Laufkäfern. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie* 11: 439-442.
- Bonn, A., Hagen, K, Helling, B. (1997): Einfluss des Überschwemmungsregimes auf die Laufkäfer- und Spinnengemeinschaften in Uferbereichen der mittleren Elbe und Weser. *Arbeitsberichte Landschaftsökologie Münster* 18: 177-191.
- Bonn, A., Kleinwächter, M. (1999): Microhabitat distribution of spider and ground beetle assemblages (Araneae, Carabidae) on frequently inundated river banks of the River Elbe. *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* 8: 109-123.
- Bonn, A., Ziesche, T. (2000): Auswirkung von Uferbaumassnahmen auf die Carabidenfauna eines Flusses. *Naturschutz und Landschaftsplanung* 32: 242-249.
- Bräunicke, M., Trautner, J. (2002): *Die Laufkäfer der Bodenseeufer. Indikatoren für naturschutzfachliche Bedeutung und Naturschutzziele*. Zürich, Bristol-Stiftung; Haupt, Bern

- Dörfer, K., Buschmann, M., Gerken, B. (1995): Carabidengemeinschaften (Coleoptera, Carabidae) im Einflussbereich wechselnder Wasserstände an der Oberweser. In: Boer den et al., Carabid beetles. Fischer, Stuttgart. 191-212.
- Dröschmeister, R. (1994): Die Spinnenfauna der Kies- und Schotterbänke des nordalpinen Wildbaches Halblech (Landkreis Ostallgäu). Berichte der Naturwissenschaftlichen Vereinigung Schwaben 98: 61-70.
- Duelli, P. (1994): Rote Listen der gefährdeten Tierarten in der Schweiz. BUWAL, Bern
- Franz, H. (1994): Rote Liste der in Österreich gefährdeten Käferarten (Coleoptera). In: Gepp, J. (Hrsg.): Rote Listen gefährdeter Tiere Österreichs. Bundesministerium für Gesundheits- und Umweltschutz, Wien.
- Freivogel, O. (2003): Der Kiesbankgrashüpfer *Chorthippus pullus* (Saltatoria, Acrididae) im Pfywald (Schweiz, VS): Populationsgrösse, Habitatqualität, und der Einfluss der Beschattung auf die Besiedlungsdichte. Diplomarbeit Universität Bern.
- Freude, H., Harde, K.W., Lohse, G.A. (1976): Die Käfer Mitteleuropas, Band 2, Adephtaga 1. Goecke & Evers, Krefeld.
- Gerken, B., Dörfer, K., Buschmann, M., Kamps-Schwob, S., Berthelmann, J., Gertenbach, D. (1991): Composition and distribution of carabid communities along rivers and ponds in the region of upper Weser (NW/NDS/FRG) with respect to protection and management of a floodplain ecosystem. Regulated Rivers: Research & Management 6: 313-320.
- Grichting S. (2001): Heuschrecken (Orthoptera) von Trockensteppen und extensiv bewirtschafteten Wiesen im Pfywald (VS, Schweiz). Diplomarbeit Univ. Bern.
- Grossrieder, M., Zettel, J. (1999): Auensukzession und Zonation im Rottensand (Pfywald, Kt. VS). III. Wiederbesiedlung einer Überschwemmungsfläche durch Ameisen (Hymenoptera, Formicidae). Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 72: 153-164.
- Heidt, E., Framenau, V., Hering, D., Manderbach, R. (1998): Die Spinnen- und Laufkäferfauna auf ufernahen Schotterbänken von Rhône, Ain (Frankreich) und Tagliamento (Italien) (Arachnida: Araneae; Coleoptera: Carabidae). Entomologische Zeitschrift 108 (4): 142-153.

- Hering, D. (1995): Nahrung und Nahrungskonkurrenz von Laufkäfern und Ameisen in einer nordalpinen Wildflussaue. *Archiv für Hydrobiologie: Supplementum* 101: 439-453.
- Hering, D., Plachter, H. (1997): Riparian ground beetles (Coleoptera, Carabidae) preying on aquatic invertebrates: a feeding strategy in alpine floodplains. *Oecologia* 111: 261-270.
- Jaun A. (2000): Bedeutung von *Centaurea vallesiaca* (Jordan) als Pollenquelle für die drei Wildbienenarten *Anthophora bimaculata* (Panzer, 1798), *Anthidium laterale* (Latreille, 1809) und *Eucera dentata* (Germar, 1839) (Hymenoptera, Apidae) im Pfywald (VS, Schweiz). Diplomarbeit Univ. Bern.
- Joris C. (2002): True bugs (Heteroptera) of steppes and extensive meadows in the Pfywald (VS, Switzerland). Diplomarbeit Universität Bern.
- Keller, I. & Zettel, J. (2001): Contribution to the autecology of *Formica selysi* Bondroit, 1918 (Hymenoptera, Formicidae) in a mature steppe and a newly created alluvial zone at Pfywald (Switzerland): I. Feeding ecology. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 74: 183-193.
- Keller, I. & Zettel, J. (2001): Contribution to the autecology of *Formica selysi* Bondroit, 1918 (Hymenoptera, Formicidae) in a mature steppe and a newly created alluvial zone at Pfywald (Switzerland): II. Habitat use. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 74: 227-236.
- Kropf, C., Hänggi, A., Braunwalder, M. (2000): Zwei neue Spinnenarten für die Schweiz (Arachnida, Araneae). *Jahrbuch des Naturhistorischen Museums Bern* 13: 21-26.
- Kutter, H. (1977): Hymenoptera, Formicidae. *Insecta Helvetica* 6. Schweizerische Entomologische Gesellschaft, Zürich.
- Löffel K., Streich S., Westrich P., Zettel J. (1999): Auensukzession und Zonation im Rottensand (Pfywald, Kt. VS). II. Wiederbesiedlung einer Überschwemmungsfläche durch Wildbienen (Hymenoptera, Apidae). *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.* 72: 139-151.
- Lorenz, W.M.T. (2003): Rote Liste gefährdeter Lauf- und Sandlaufkäfer (Coleoptera Carabidae s.l.) Bayerns. *Bayrisches Landesamt für Umweltschutz* 166.

- Lude, A., Reich, M., Plachter, H. (1999): Life Strategies of Ants in Unpredictable Floodplain Habitats of Alpine Rivers (Hymenoptera: Formicidae). *Entomologica Generalis* 24: 75-91.
- Manderbach, R., Reich, M. (1995): Auswirkungen grosser Querbauwerke auf die Laufkäferzönosen (Coleoptera, Carabidae) von Umlagerungsstrecken der Oberen Isar. *Archiv für Hydrobiologie: Supplementum* 101: 573-588.
- Manderbach, R., Plachter, H. (1997): Lebensstrategie des Laufkäfers *Nebria picicornis* (FABR. 1801)(Coleoptera, Carabidae) an Fließgewässerufeln. *Beiträge zur Ökologie* 3: 17-27.
- Manderbach, R., Hering, D. (2001): Typology of riparian ground beetle communities (Coleoptera, Carabidae, *Bembidion* spec.) in Central Europe and adjacent areas. *Archiv für Hydrobiologie* 152: 583-608.
- Marggi, W. (1992): Faunistik der Sandlaufkäfer und Laufkäfer der Schweiz (Cicindelidae & Carabidae) Coleoptera. *Documenta Faunistica Helvetiae* 13.
- Maurer, R., Haenggi, A. (1990): Katalog der Schweizerischen Spinnen. *Documenta Faunistica Helvetiae* 12.
- Meissner, R.-G. (1984): Zur Biologie und Oekologie der ripicolen Carabiden *Bembidion femoratum* Sturm und *B. punctulatum* Drap. II. Die Substratbindung. *Zoologisches Jahrbuch für Systematik* 111: 369-383.
- Mühlenberg, M. (1989): Freilandökologie. UTB 595, 2. Auflage, Quelle & Meyer, Heidelberg.
- Mühlheim D. (2002): Survival and development of grasshoppers (Saltatoria) in the flood plain of the Rottensand at Pfynwald (CH). Diplomarbeit Universität Bern.
- Müller, P. (1998): Sukzession und Zonation im Rottensand (VS): Die Heuschreckenfauna (Saltatoria) im dritten Jahr nach der Überschwemmung. Diplomarbeit Universität Bern.
- Müller, P., Zettel, J. (1999): Auensukzession und Zonation im Rottensand (Pfynwald, Kt. VS). IV. Wiederbesiedlung einer Überschwemmungsfläche durch Heuschrecken (Saltatoria). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 72: 165-174.
- Nelles, U., Gerken, B. (1990): Zur Carabidenfauna (Coleoptera: Carabidae) einer südfranzösischen Auenlandschaft – zöologische Gliederung hochflutgeprägter Standorte und ihre aktuelle Gefährdung. *Acta Biologica Benrodis* 2: 39-56.

- Péricart, J. (1990): Hémiptères Saldidae et Leptopodidae d'Europe occidentale et du Maghreb. Faune de France 77: 1-238.
- Plachter, H. (1986): Die Fauna der Kies- und Schotterbänke dealpiner Flüsse und Empfehlungen für ihren Schutz. Berichte der Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege 10: 119-147.
- Plachter, H., Reich, M. (1998): The significance of disturbance for populations and ecosystems in natural floodplains. Proceedings of the International Symposium on River Restoraiton, May 26-27, 1998, Tokyo/Japan: 29-38.
- Schatz, I., Steinberger, K.-H., Kopf, T. (2002): Auswirkungen des Schwellbetriebes auf uferbewohnende Arthropoden (Araneae, Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae) am Inn im Vergleich zum Lech (Tirol, Österreich). Institut für Zoologie und Limnologie, Universität Innsbruck.
- Scheffer/Schachtschabel (1998): Lehrbuch der Bodenkunde. Enke, Stuttgart.
- Seifert, B. (1996): Ameisen beobachten, bestimmen. Naturbuch-Verlag, Augsburg.
- Siepe, A. (1994): Das „Flutverhalten“ von Laufkäfern (Coleoptera: Carabidae), ein Komplex von öko-ethologischen Anpassungen an das Leben in der periodisch überfluteten Aue – I: Das Schwimmverhalten. Zoologisches Jahrbuch der Systematik 121: 515-566.
- Sowig, P. (1986): Experimente zur Substratpräferenz und zur Frage der Konkurrenzverminderung uferbewohnender Laufkäfer (Coleoptera: Carabidae). Zoologisches Jahrbuch der Systematik 113: 55-77.
- Steinberger, K.-H. (1996): Die Spinnenfauna der Uferlebensräume des Lech (Nordtirol, Österreich). Berichte des naturwissenschaftlich-medizinischen Vereins Innsbruck 83: 187-210.
- Thorens, P., Nadig, A. (1997): Atlas de Distribution des Orthoptères de Suisse. Documenta Faunistica Helvetiae 16.
- Tockner, K., Paetzold, A., Karaus, U., Claret, C., Zettel, J. (in press): Ecology of braided rivers. In: Sambrook Smith, G.H., Best, J.L., Bristow, C., Petts, G.E. (Eds.): Braided Rivers. IAS Special Publication, Blackwell Science, Oxford.
- Urech R. (2003): Influence of spreading woody plants and surface cover on the distribution of *Calliptamus italicus* and *Oedipoda caerulescens* (Saltatoria, Caelifera) in a steppe habitat. Diplomarbeit Universität Bern.

- Weigmann, G., Wohlgemuth-von Reiche, D. (1999): Vergleichende Betrachtungen zu den Ueberlebensstrategien von Bodentieren im Ueberflutungsbereich von Tieflandauen. *Limnologie aktuell* 9: 229-240.
- Witschi F., Zettel, J. (2002): Auensukzession und Zonation im Rottensand (Pfywald, Kt. VS). V. Wiederbesiedlung einer Überschwemmungsfläche durch Wanzen (Heteroptera). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 75: 65-86.
- Wunder U.K. (2001): Einfluss von Habitatstrukturen auf das Vorkommen von Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) im Pfywald (VS). Diplomarbeit Universität Bern.
- Zehnder G., Zettel J. (1999): Auensukzession und Zonation im Rottensand (Pfywald, Kt. VS). I. Wiederbesiedlung einer Überschwemmungsfläche durch Grabwespen (Hymenoptera, Sphecidae). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 72: 123-137.

## 8 Tabellen

Tab. 1: Definition der Habitattypen der beiden Inseln.

### Insel R

<b>R-UZ</b>	= Flaches, grobschotterig-sandiges <b>Ufer im Zwischenarm</b> . Geringe Strömung des filtrierten Wassers.	
<b>R-UR</b>	= Locker geschichtetes, grobschotteriges <b>Ufer</b> am bis zu 2 m tiefen <b>Rückstaubecken</b> , in welches sich der Zwischenarm entleert.	
<b>R-SU</b>	= Dauerfeuchtes <b>Sandufer</b> mit bis zu 20° Neigung an einem langsam fließenden Rinnsal aus einer Sickerquelle.	
<b>R-ZP</b>	= Trockenes <b>Zwischenplateau</b> angrenzend an R-SU mit mittel- bis feinkörnigen Kiesfraktionen. 50 - 100 cm über dem Wasserspiegel.	
<b>R-HP</b>	= Trockenes <b>Hochplateau</b> mit im Sand eingebetteten Geröll- und Grobkiesfraktionen. 100 - 150 cm über dem Wasserspiegel.	
<b>R-GE</b>	= Ausgedörrte <b>Genisthaufen</b> (angeschwemmtes, angehäuften Holzmaterial) auf dem Hochplateau.	

### Insel K

<b>K-US</b>	= <b>Steilufer</b> mit hohem Geröll- und Grobkiesanteil am Prallhang eines Hauptarmes mit stetiger Erosion durch die starke Neigung und starke Strömung.	
<b>K-UF</b>	= <b>Flachufer</b> an einem einmündenden Seitenarm. Geröll und Grobkies ist in Sand eingebettet. Diese Zone wurde mit steigender Wasserhöhe immer schmaler.	
<b>K-SU</b>	= Dauerfeuchtes <b>Sandufer</b> am flachen Rückstaubecken.	
<b>K-ZP</b>	= Trockenes <b>Zwischenplateau</b> mit mittel- bis feinkörnigen Kiesfraktionen angrenzend an K-SU. 20 - 50 cm über dem Wasserspiegel.	
<b>K-HP</b>	= Trockenes <b>Hochplateau</b> mit im Sand verbackenen Geröll- und Grobkiesanteilen. 50 - 100 cm über dem Wasserspiegel.	
<b>K-GE</b>	= Ausgedörrte <b>Genisthaufen</b> (angeschwemmtes, angehäuften Holzmaterial) auf dem Hochplateau.	



Tab. 2: Auf den beiden Inseln nachgewiesene Laufkäferarten. Individuenzahlen aufgetrennt nach Habitattyp, alle Perioden kumuliert. Systematik nach Freude et al. (1976). Habitatkürzel siehe Tab. 1. Die häufigeren Arten sind fett gedruckt, ihre bevorzugten Habitattypen sind grau unterlegt.

Art	Insel K				Insel R				Total
	US	UF	SU	ZP+HP	UZ	UR	SU	ZP+HP	
<i>Carabus intricatus</i> LINNE 1761	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<b><i>Nebria picicornis</i></b> FABRICIUS 1801	30	27	0	1	11	19	1	0	89
<i>Dyschirius intermedius</i> PUTZEYS 1846	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Tachys parvulus</i> DEJEAN 1831	0	0	0	0	0	1	1	0	2
<b><i>Tachys sexstriatus</i></b> DUFTSCHMID 1812	0	4	2	6	16	4	3	4	39
<b><i>Bembidion pygmaeum</i></b> FABRICIUS 1792	0	0	0	1	2	0	28	15	46
<i>Bembidion geniculatum</i> HEER 1837	3	0	0	0	0	0	0	0	3
<b><i>Bembidion complanatum</i></b> HEER 1837	183	14	0	0	4	5	0	0	206
<i>Bembidion longipes</i> K. DANIEL 1902	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<b><i>Bembidion fasciolatum</i></b> DUFTSCHMID 1812	18	36	0	0	1	1	0	1	57
<i>Bembidion ascendens</i> K. DANIEL 1902	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<b><i>Bembidion fulvipes</i></b> STURM 1827	138	37	2	7	4	4	0	0	192
<i>Bembidion tetracolum</i> SAY 1823	0	0	3	0	0	0	0	0	3
<b><i>Bembidion distinguendum</i></b> JAQ. DU VAL 1852	74	28	0	1	57	18	1	0	179
<b><i>Bembidion andreae</i></b> DEJEAN 1831	24	15	54	2	33	8	32	3	171
<b><i>Bembidion femoratum</i></b> STURM 1825	10	10	24	2	7	2	5	1	61
<i>Bembidion testaceum</i> DUFTSCHMID 1812	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<b><i>Bembidion decorum</i></b> ZENKER IN PANZER 1801	1	0	0	0	3	8	1	1	14
<i>Bembidion ruficorne</i> STURM 1825	1	0	0	0	2	0	0	0	3
<i>Bembidion decoratum</i> DUFTSCHMID 1812	2	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Bembidion azurescens</i> DALLA TORRE 1877	0	0	5	0	0	0	7	11	23
<i>Bembidion quadrimaculatum</i> LINNE 1761	1	1	0	0	0	0	0	1	3
<b><i>Asaphidion caraboides</i></b> SCHRANK 1781	3	20	116	0	18	4	287	3	451
<i>Asaphidion pallipes</i> DUFTSCHMID 1812	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Poecilus lepidus</i> LESKE 1785	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Poecilus cupreus</i> LINNE 1758	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<b><i>Lionychus quadrillum</i></b> DUFTSCHMID 1812	0	0	0	17	0	0	0	11	28
<b>Total Individuen pro Habitattyp:</b>	<b>491</b>	<b>194</b>	<b>208</b>	<b>37</b>	<b>159</b>	<b>74</b>	<b>366</b>	<b>51</b>	
		<b>Total Insel K:</b>		<b>930</b>		<b>Total Insel R:</b>		<b>650</b>	
<b>Total Arten: 27</b>							<b>Gesamt:</b>		<b>1580</b>

Tab. 3: Auf den beiden Inseln nachgewiesene Spinnenarten. Individuenzahlen aufgetrennt nach Habitattyp, alle Perioden kumuliert. Habitatkürzel siehe Tab. 1. Die häufigeren Arten sind fett gedruckt, ihre bevorzugten Habitattypen sind grau unterlegt.

Fam.	Art	Insel K						Insel R						Total
		US	UF	SU	ZP	HP	GE	UZ	UR	SU	ZP	HP	GE	
<b>Lycosidae</b>														
	<i>Pardosa juv.</i>	122	51	60	60	24	16	88	27	39	37	16	15	555
	<b><i>Pardosa wagleri</i></b> HAHN 1822	70	28	2	9	6	0	37	33	1	2	0	0	188
	<b><i>Pardosa torrentum</i></b> SIMON 1876	0	1	4	4	0	16	10	0	19	59	2	49	164
	<i>Pardosa monticola</i> CLERCK 1757	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
	<i>Trochosa juv.</i>	1	0	2	0	0	0	3	0	0	0	0	0	6
	<i>Trochosa ruricola</i> DEGEER 1778	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<b>Salticidae</b>														
	<i>Heliophanus juv.</i>	0	0	0	1	0	1	1	0	0	2	1	1	7
	<b><i>Heliophanus patagiatus</i></b> THORELL 1875	0	0	0	1	0	0	1	0	1	13	10	6	32
	<i>Sitticus juv.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3
	<i>Sitticus distinguendus</i> SIMON 1868	0	0	1	0	2	0	0	0	0	1	1	0	5
<b>Linyphiidae</b>														
	<i>Linyphiidae juv.</i>	0	0	1	0	0	0	3	1	5	10	1	0	21
	<b><i>Oedothorax retusus</i></b> WESTRING 1851	1	1	7	0	0	0	12	9	7	9	0	0	46
	<i>Lepthyphantes tenuis</i> BLACKWALL 1852	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
	<i>Bathypantes gracilis</i> BLACKWALL 1841	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
	<i>Stemonyphantes lineatus</i> LINNAEUS 1758	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
	<i>Diplostyla concolor</i> WIDER 1834	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
	<i>Meioneta saxatilis</i> BLACKWALL 1844	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
	<i>Meioneta rurestris</i> C.L. KOCH 1836	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	3
	<i>Meioneta fuscipalpa</i> C.L. KOCH 1836	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
	<i>Erigone dentipalpis</i> WIDER 1834	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<b>Theridiidae</b>														
	<i>Robertus lividus</i> BLACKWALL 1836	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<b>Gnaphosidae</b>														
	<i>Gnaphosidae juv.</i>	1	0	0	3	2	1	1	0	0	1	0	0	9
	<i>Drassyllus pumilus</i> C.L. KOCH 1839	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	3
<b>Zodariidae</b>														
	<i>Zodarion italicum</i> CANESTRINI 1868	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<b>Agelenidae</b>														
	<i>Agelenidae juv.</i>	0	1	0	3	2	0	0	0	0	0	0	0	6
<b>Clubionidae</b>														
	<i>Clubionidae juv.</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	5
	<i>Clubiona similis</i> L. KOCH 1867	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
	<i>Clubiona frutetorum</i> L. KOCH 1867	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2
<b>Liocranidae</b>														
	<i>Agroeca juv.</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<b>Tetragnathidae</b>														
	<i>Tetragnatha juv.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	4
<b>Araneidae</b>														
	<i>Singa hamata juv.</i> CLERCK 1757	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
	<i>Mangora acalypha juv.</i> WALKENAER 1802	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1

Total Individuen pro Habitattyp: 198 82 79 82 36 34 163 72 75 149 31 73 1074  
 Adulte Individuen: 73 30 16 15 8 16 66 43 30 89 13 56 455  
 Arten: 7 4 6 5 4 3 12 4 7 12 4 4

Total Arten: 20

Total Insel K: 511

Total Insel R: 563

Tab. 4: Auf den beiden Inseln nachgewiesene Ameisenarten. Individuenzahlen aufgetrennt nach Habitattyp, alle Perioden kumuliert. Habitatkürzel siehe Tab. 1.

Art	Insel K						Insel R						Total
	US	UF	SU	ZP	HP	GE	UZ	UR	SU	ZP	HP	GE	
<i>Formica selysi</i> BONDROIT 1918	5	45	33	96	171	252	214	95	194	857	392	775	3129
<i>Manica rubida</i> LATREILLE 1802	4	4	6	8	8	2	45	5	21	3	15	26	147
<b>Total Individuen pro Habitattyp:</b>	<b>9</b>	<b>49</b>	<b>39</b>	<b>104</b>	<b>179</b>	<b>254</b>	<b>259</b>	<b>100</b>	<b>215</b>	<b>860</b>	<b>407</b>	<b>801</b>	
<b>Total Arten: 2</b>	<b>Total Insel K: 634</b>						<b>Total Insel R: 2642</b>						<b>Gesamt: 3276</b>

Tab. 5: Auf den beiden Inseln nachgewiesene Uferwanzenarten. Individuenzahlen aufgetrennt nach Habitattyp, alle Perioden kumuliert. Habitatkürzel siehe Tab. 1. Der bevorzugte Habitattyp von *M. variabilis* ist grau unterlegt.

Art	Insel K				Insel R				Total
	US	UF	SU	ZP+HP	UZ	UR	SU	ZP+HP	
<i>Macrosaldula variabilis</i> HERRICH-SCHAEFFER 1835	1	16	0	1	53	105	10	0	186
<i>M. variabilis</i> juv.	4	25	13	1	76	84	27	2	232
<i>Saldula c-album</i> FIEBER 1859	0	0	1	0	1	0	0	0	2
<i>Saldula xanthochila</i> FIEBER 1859	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Saldula</i> sp. juv.	0	2	31	1	3	1	1	0	39
<b>Total Individuen pro Habitattyp:</b>	<b>5</b>	<b>43</b>	<b>46</b>	<b>3</b>	<b>133</b>	<b>190</b>	<b>38</b>	<b>2</b>	
<b>Total Arten: 3</b>	<b>Total Insel K: 97</b>				<b>Total Insel R: 363</b>				<b>Gesamt: 460</b>

Tab. 6: Auf den beiden Inseln an den Probestellen nachgewiesene Heuschreckenarten. Individuenzahlen aufgetrennt nach Habitattyp, alle Perioden kumuliert. Habitatkürzel siehe Tab. 1.

Art	Insel K						Insel R						Total
	US	UF	SU	ZP	HP	GE	UZ	UR	SU	ZP	HP	GE	
<i>Tetrix tuerki</i> KRAUSS 1876									5				5
<i>Tetrix bipunctata</i> LINNAEUS 1758		1	1				1						3
<i>Sphingonotus caeruleans</i> LINNAEUS 1767											1		1
<i>Chorthippus pullus</i> PHILIPPI 1830												2	2
<i>Chorthippus vagans</i> EVERSMANN 1848												1	1
<i>Chorthippus brunneus/mollis</i>						3							3
<i>Oedipoda caerulescens</i> LINNAEUS 1758						6							6
<b>Total Individuen pro Habitattyp:</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>9</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>5</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>3</b>	
<b>Total Arten: 6</b>	<b>Total Insel K: 11</b>						<b>Total Insel R: 10</b>						<b>Gesamt: 21</b>

## 9 Abbildungen



Abb. 1: Luftbild mit beiden untersuchten Inseln bei niedrigem Wasserstand. Rechts die Insel R in der Nähe des Russenbrunnens, links die Insel K beim Kieswerk. Luftbild J. Brinon vom 19.10.01

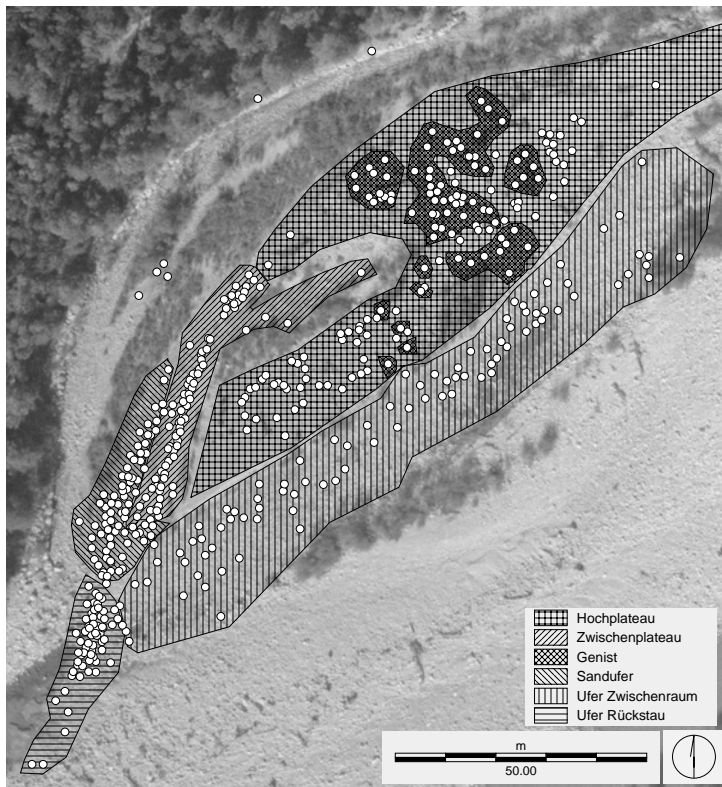


Abb. 2: Insel R mit Zoneneinteilung der Habitate (vgl. Tab. 1) und allen Probestellen. (Die sechs Probestellen ausserhalb der Zonen gehören zum Habitattyp Sandufer. Sie stammen aus der ersten Sammlerperiode, später waren diese Strukturen dauerhaft überschwemmt). Luftbild J. Brinon vom 19.10.01, Höhenkurven vom Büro KBM.

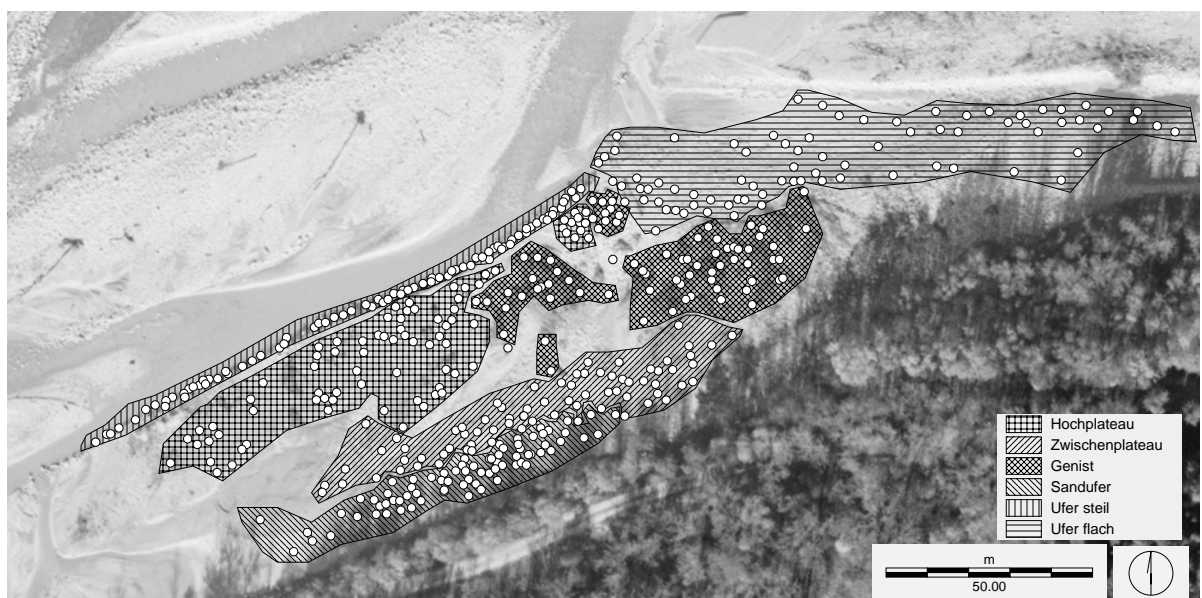


Abb. 3: Insel K mit Zoneneinteilung der Habitate (vgl. Tab. 1) und allen Probestellen. (In der Flachuferzone wurde stets der direkte Uferstreifen beprobt. Mit steigender Wasserführung verschob sich diese Uferlinie in SU und UF um mehrere Meter). Luftbild J. Brinon vom 06.11.02, Höhenkurven vom Büro KBM.

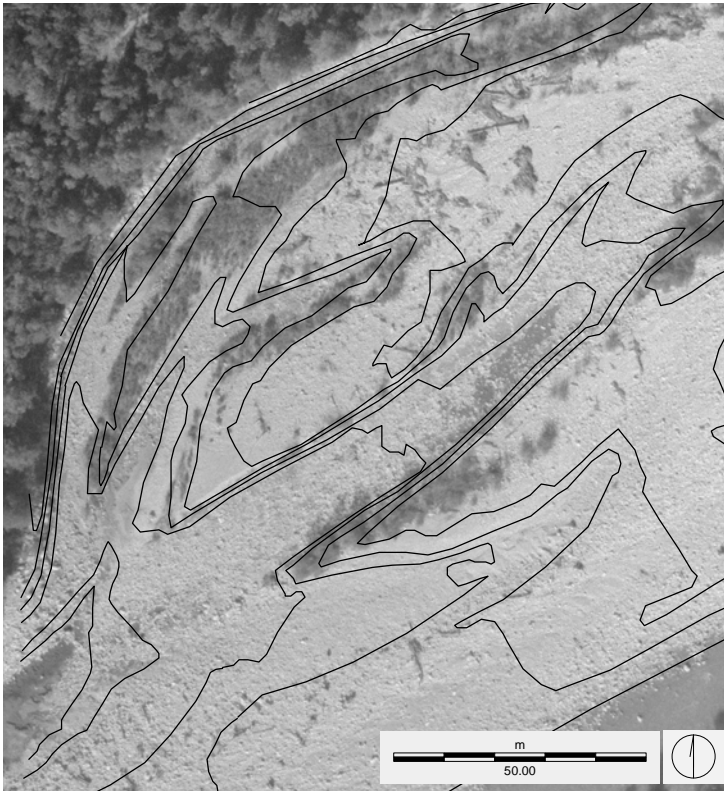


Abb. 4: Insel R mit Höhenlinien (Äquidistanz = 0.5 m).

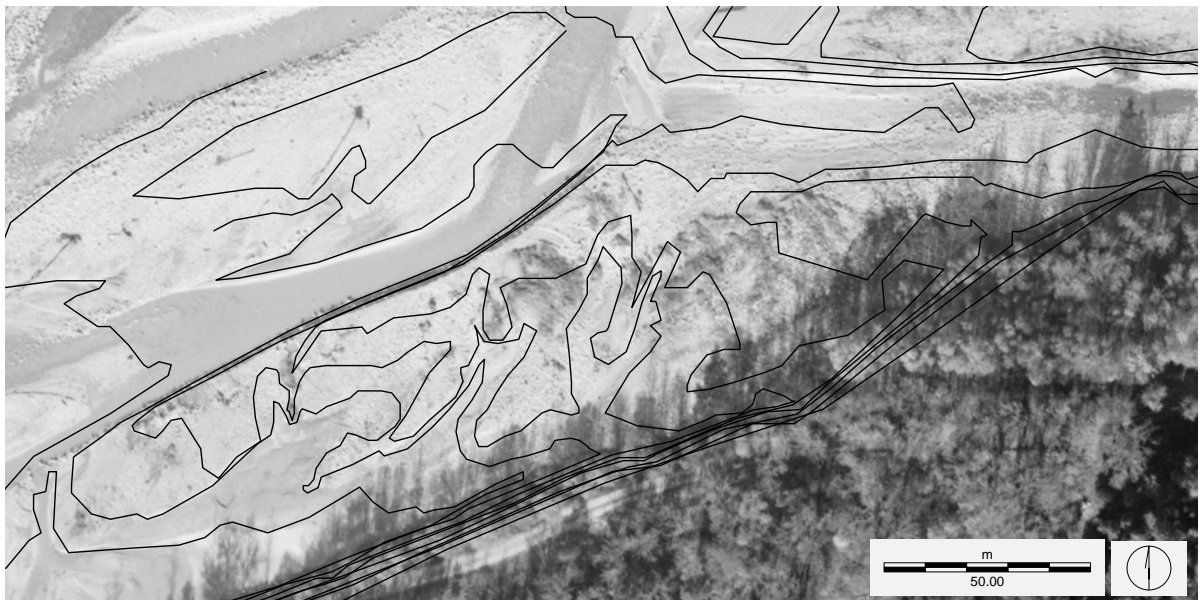


Abb. 5: Insel K mit Höhenlinien (Äquidistanz = 0.5 m).

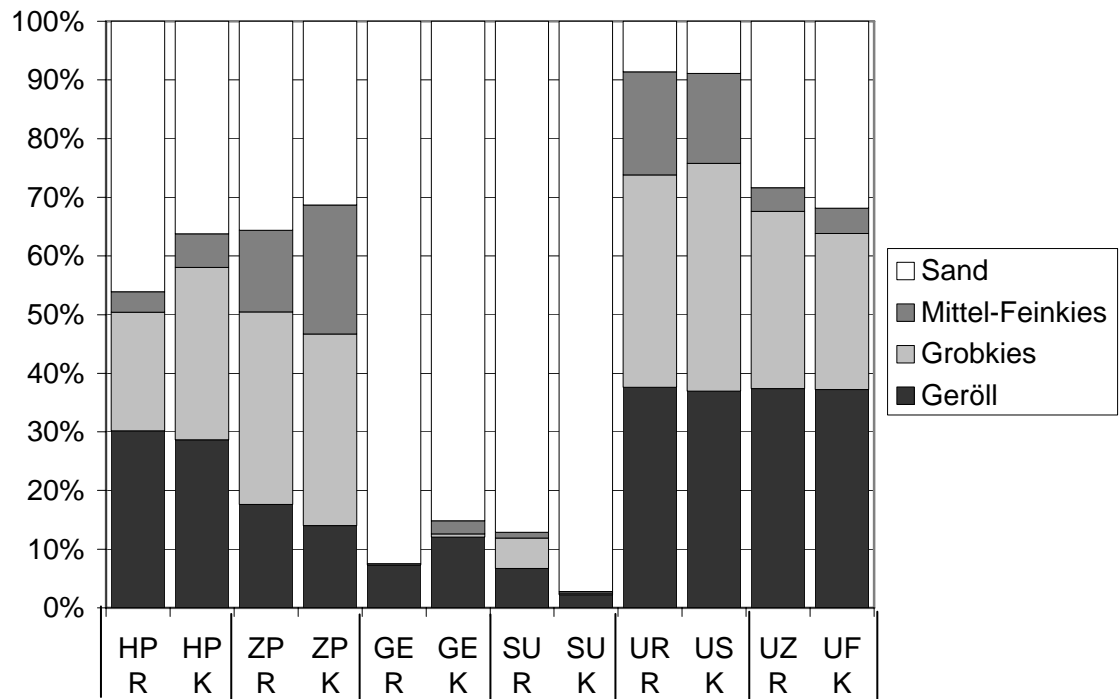


Abb. 6: Substratzusammensetzung der je sechs Habitatzonen der Inseln R und K. Gleiche oder vergleichbare Zonen sind nebeneinander dargestellt. HP: Hochplateau; ZP: Zwischenplateau; SU: Sandufer; UR: Ufer Rückstau; US: Steilufer; UZ: Ufer Zwischenarm; UF: Flachufer.

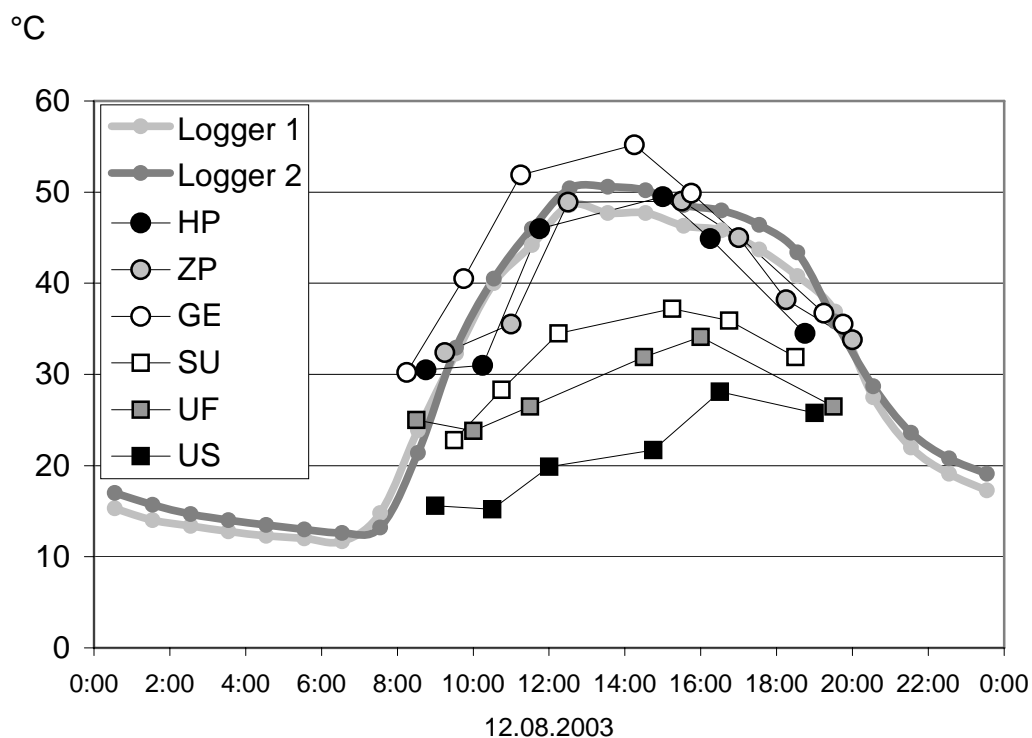


Abb. 7: Temperaturverlauf an einem sonnigen Sommertag auf der Insel K. Die beiden Temperaturlogger waren auf dem Hochplateau stationiert. Für die verschiedenen Habitattypen sind die Einzelmessungen an den Probestellen abgebildet.

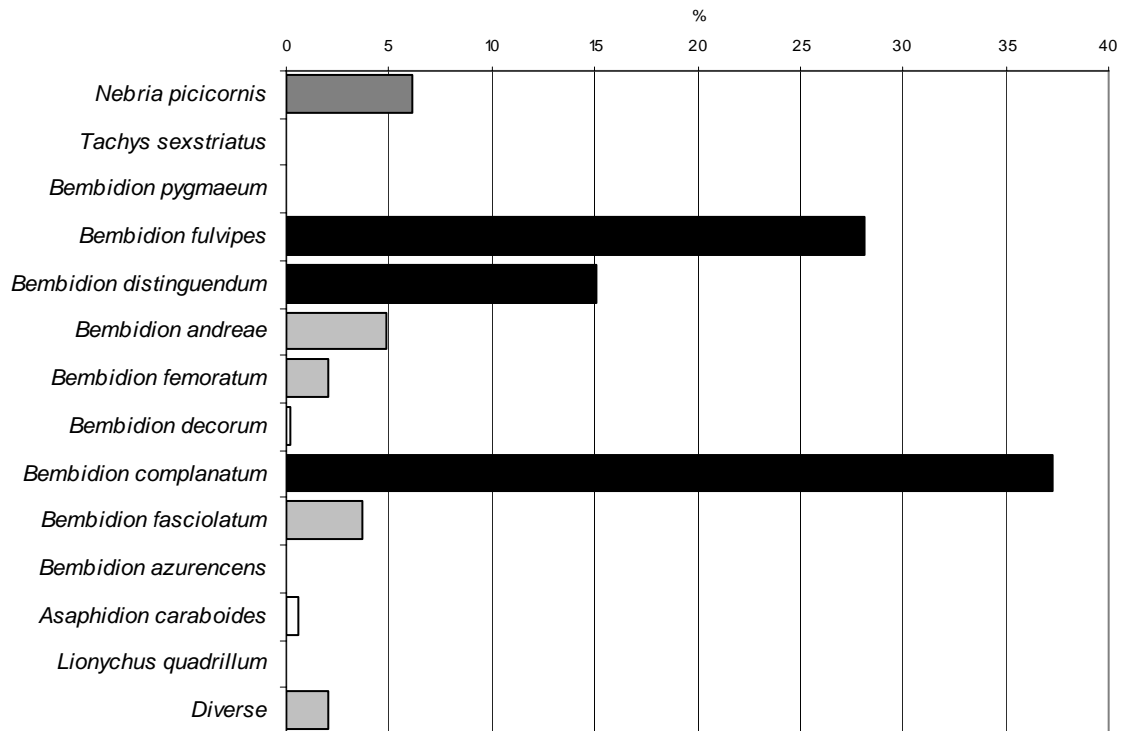


Abb. 8: Dominanzstruktur (in %) der Carabidenzönose des Steilufers K-US (9.0 Ind/m<sup>2</sup>). Diversitätsindex  $H_s = 1.7$ . Schwarz: Eudominanz; dunkelgrau: Dominanz; hellgrau: Subdominanz.

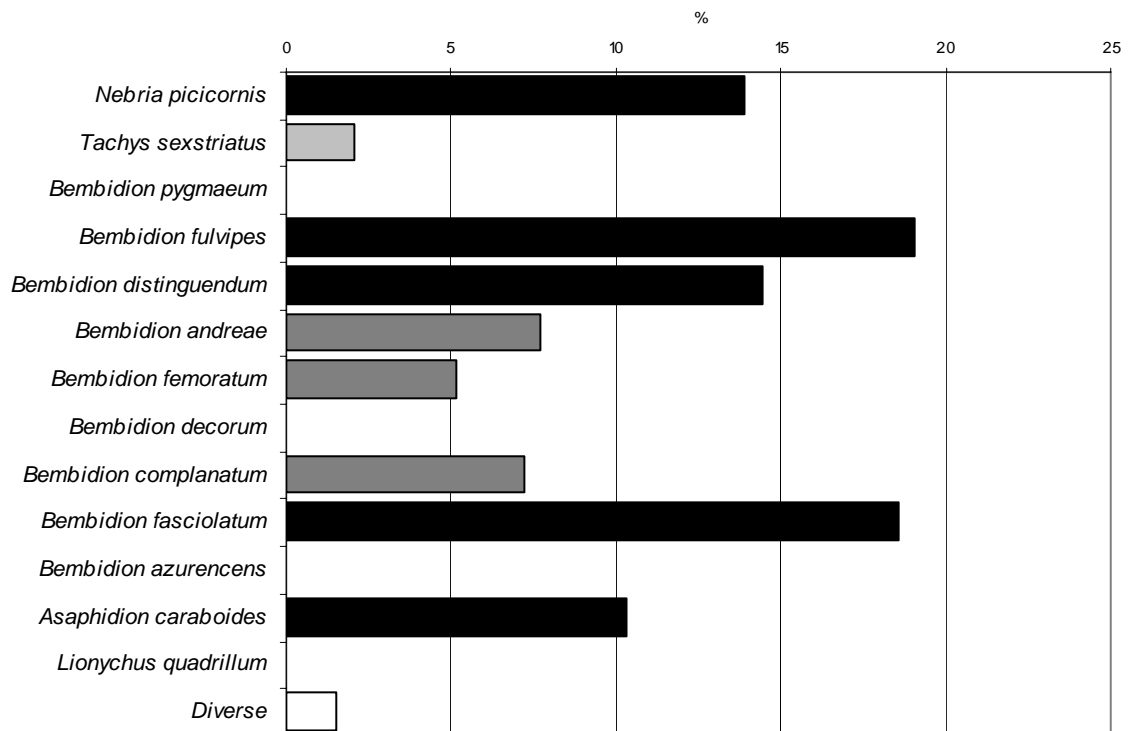


Abb. 9: Dominanzstruktur (in %) der Carabidenzönose des Flachufers K-UF (4.0 Ind/m<sup>2</sup>). Diversitätsindex  $H_s = 2.1$ . Schwarz: Eudominanz; dunkelgrau: Dominanz; hellgrau: Subdominanz.



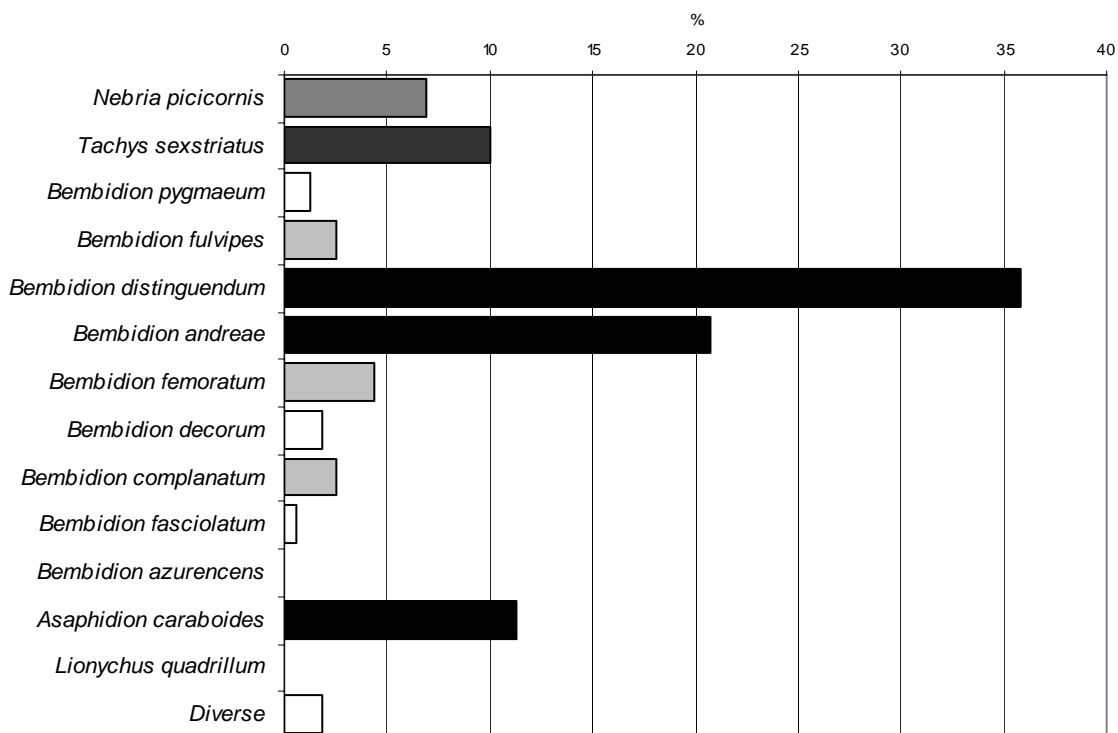


Abb. 10: Dominanzstruktur (in %) der Carabidenzönose des Ufers im Zwischenarm R-UZ (2.6 Ind/m<sup>2</sup>). Diversitätsindex  $H_s = 1.9$ . Schwarz: Eudominanz; dunkelgrau: Dominanz; hellgrau: Subdominanz.

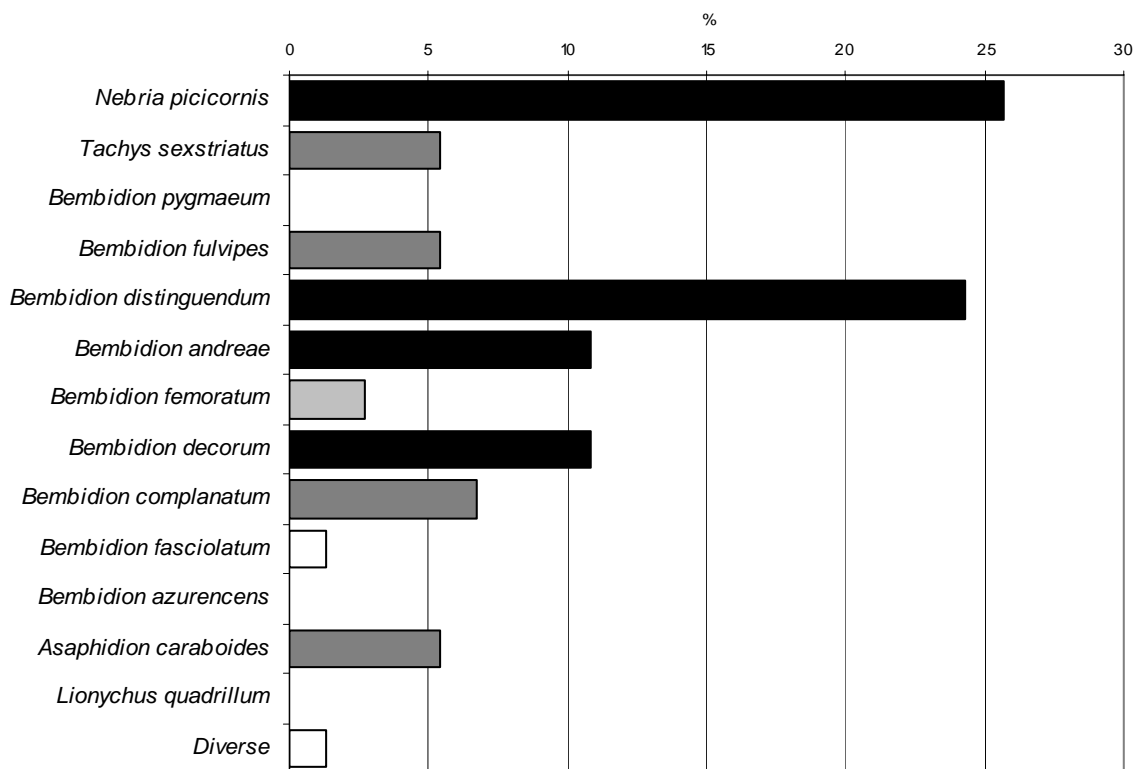


Abb. 11: Dominanzstruktur (in %) der Carabidenzönose des Ufers des Rückstaubeckens (1.7 Ind/m<sup>2</sup>). Diversitätsindex  $H_s = 2.0$ . Schwarz: Eudominanz; dunkelgrau: Dominanz; hellgrau: Subdominanz.

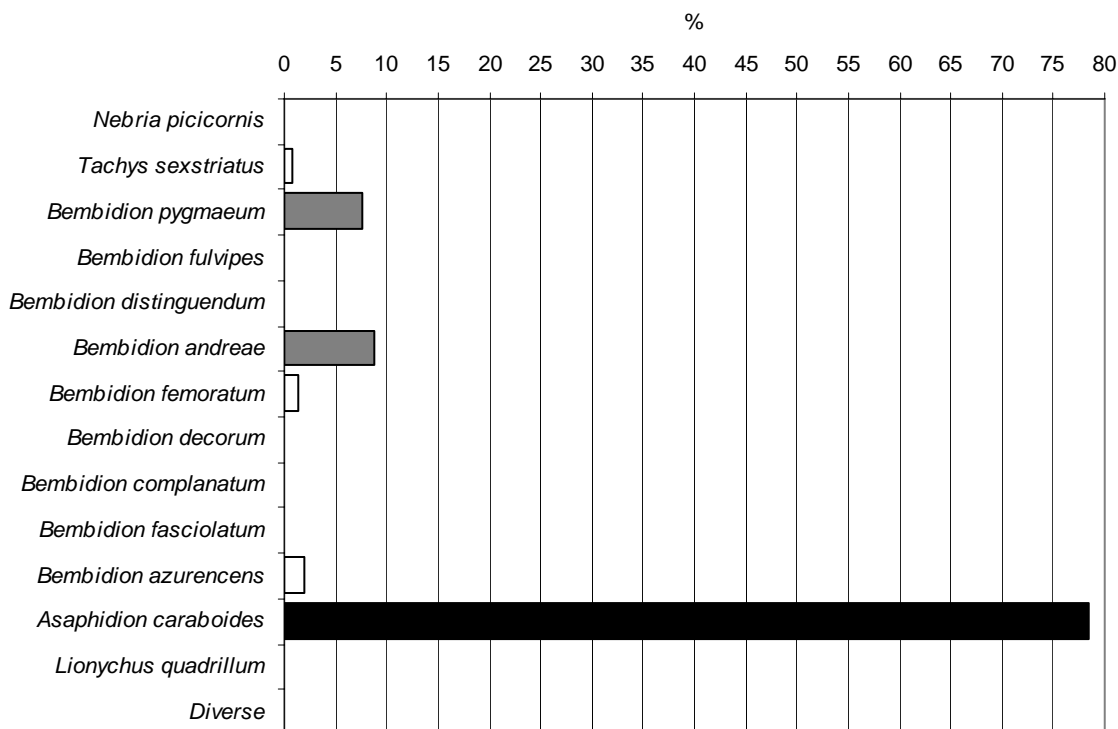


Abb. 12: Dominanzstruktur (in %) der Carabidenzönose des Sandufers R-SU (7.7 Ind/m<sup>2</sup>). Diversitätsindex  $H_s = 0.8$ . Schwarz: Eudominanz; dunkelgrau: Dominanz; hellgrau: Subdominanz.

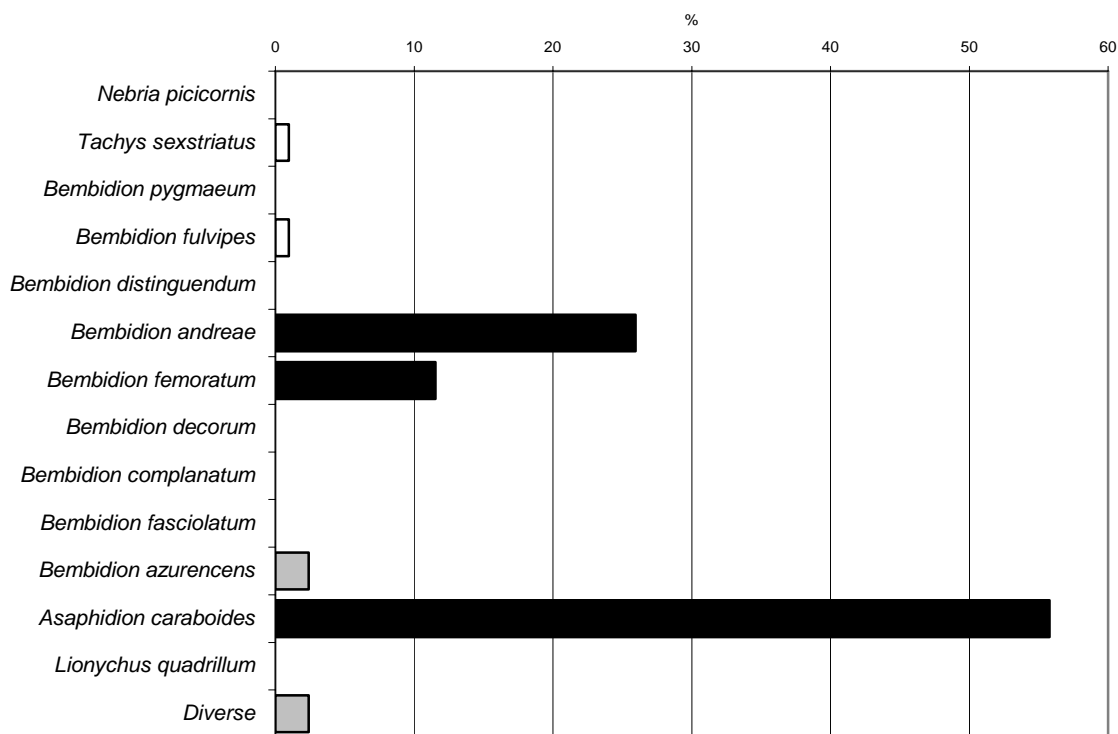


Abb. 13: Dominanzstruktur (in %) der Carabidenzönose des Sandufers K-SU (4.4 Ind/m<sup>2</sup>). Diversitätsindex  $H_s = 1.2$ . Schwarz: Eudominanz; dunkelgrau: Dominanz; hellgrau: Subdominanz.

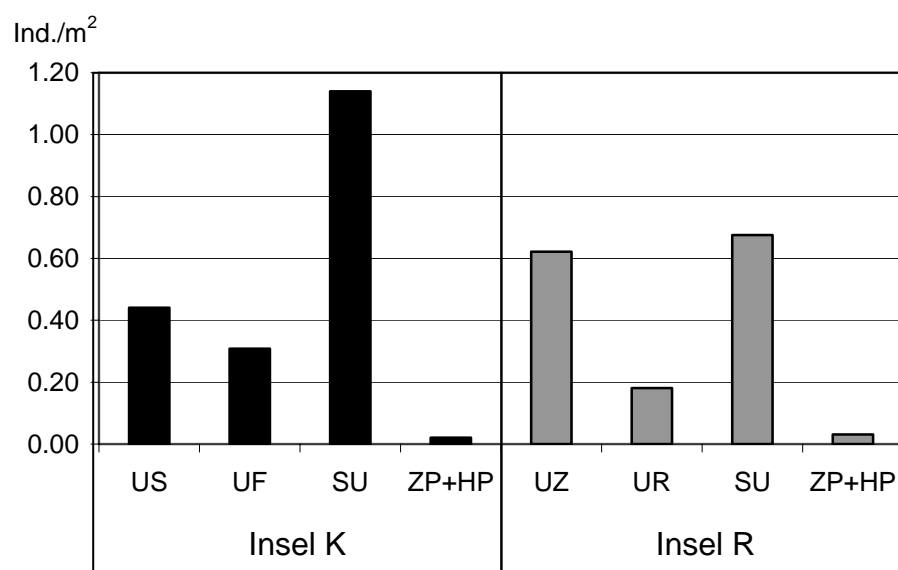


Abb. 14: Durchschnittliche Individuendichten von *Bembidion andreae* in den Habitattypen, getrennt pro Insel.

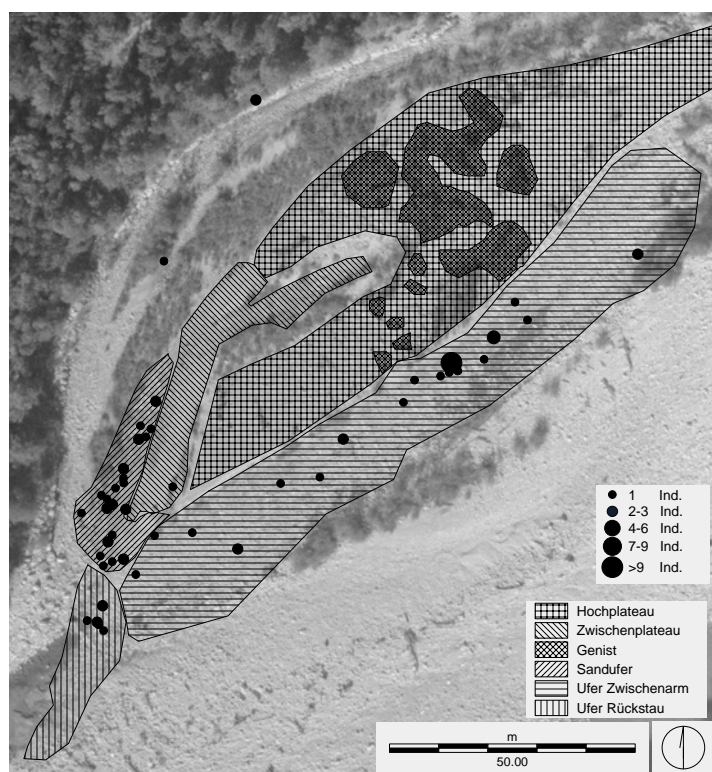


Abb. 15: Fundstellen des eurytopen *Bembidion andreae* auf der Insel R.

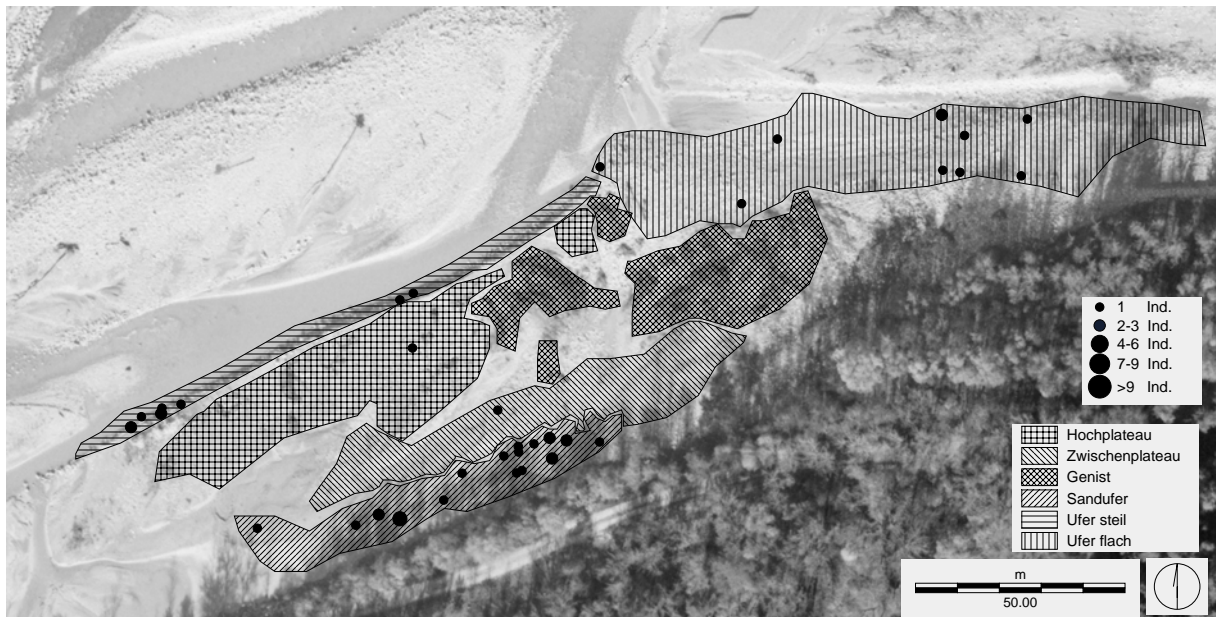


Abb. 16: Fundstellen des eurytopen *Bembidion femoratum* auf der Insel K.

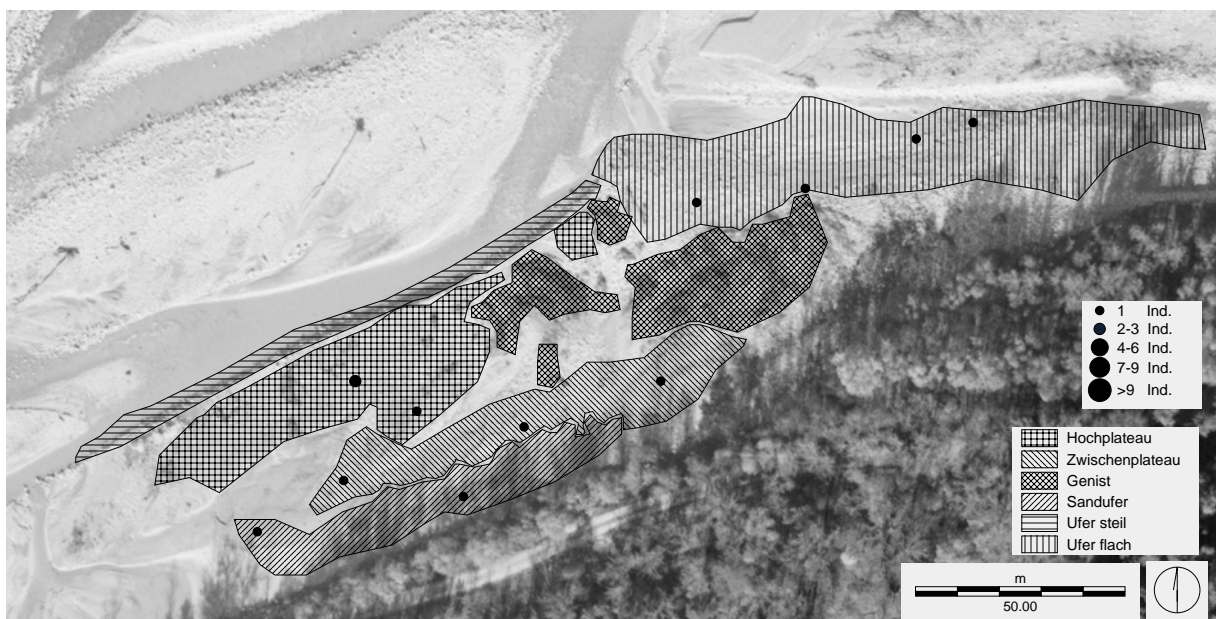


Abb. 17: Fundstellen des eurytopen *Tachys sexstriatus* auf der Insel K.

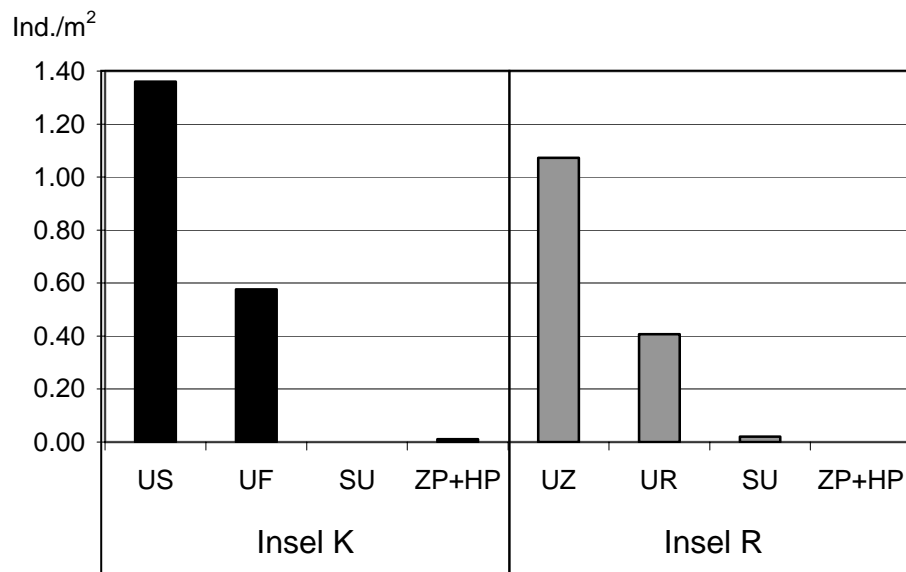


Abb. 18: Durchschnittliche Individuendichten von *Bembidion distinguendum* in den Habitattypen, getrennt pro Insel.

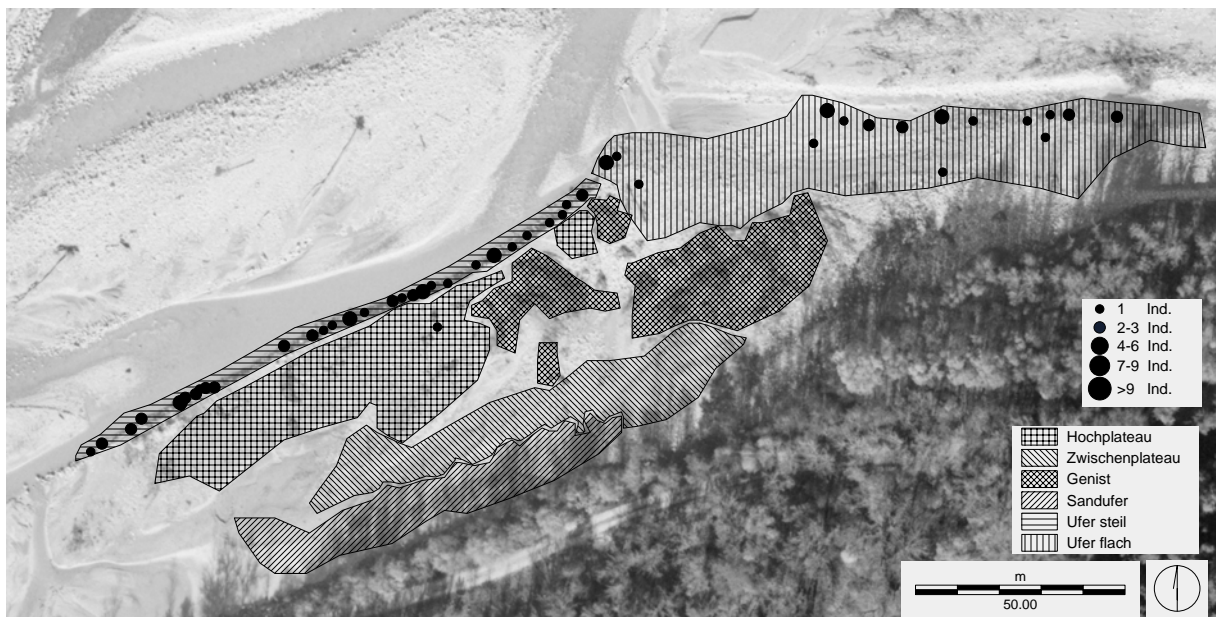


Abb. 19: Fundstellen des stenotop an Schotterufern vorkommenden *Bembidion distinguendum* auf der Insel K.

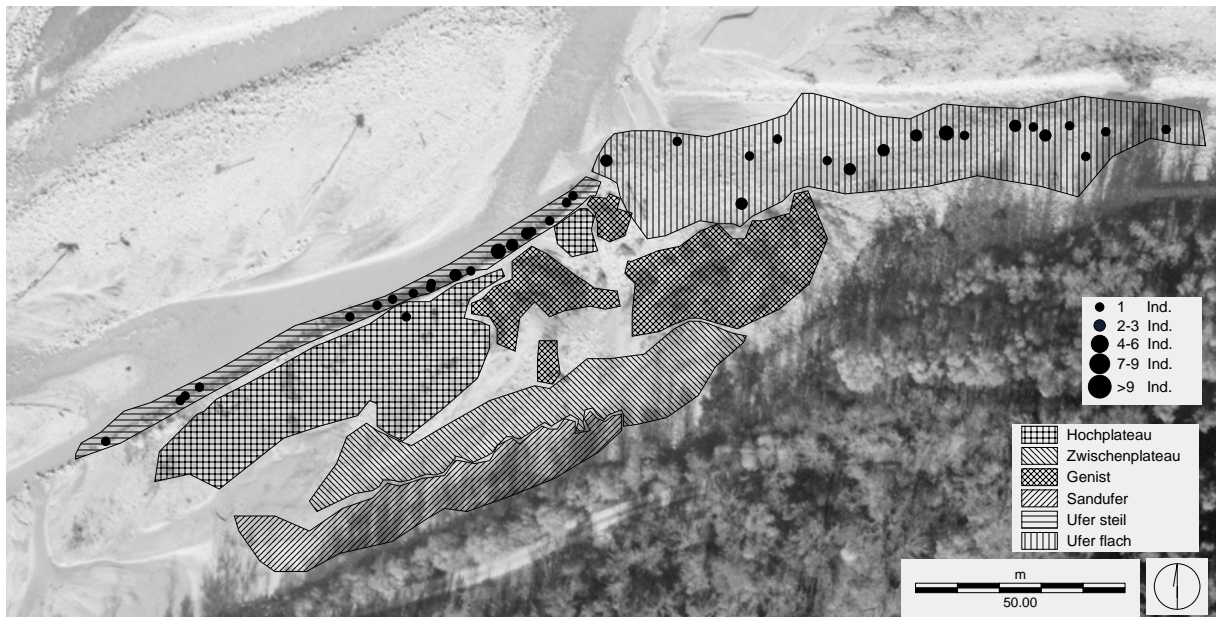


Abb. 20: Fundstellen des stenotop an Schotterufern vorkommenden *Nebria picicornis* auf der Insel K.

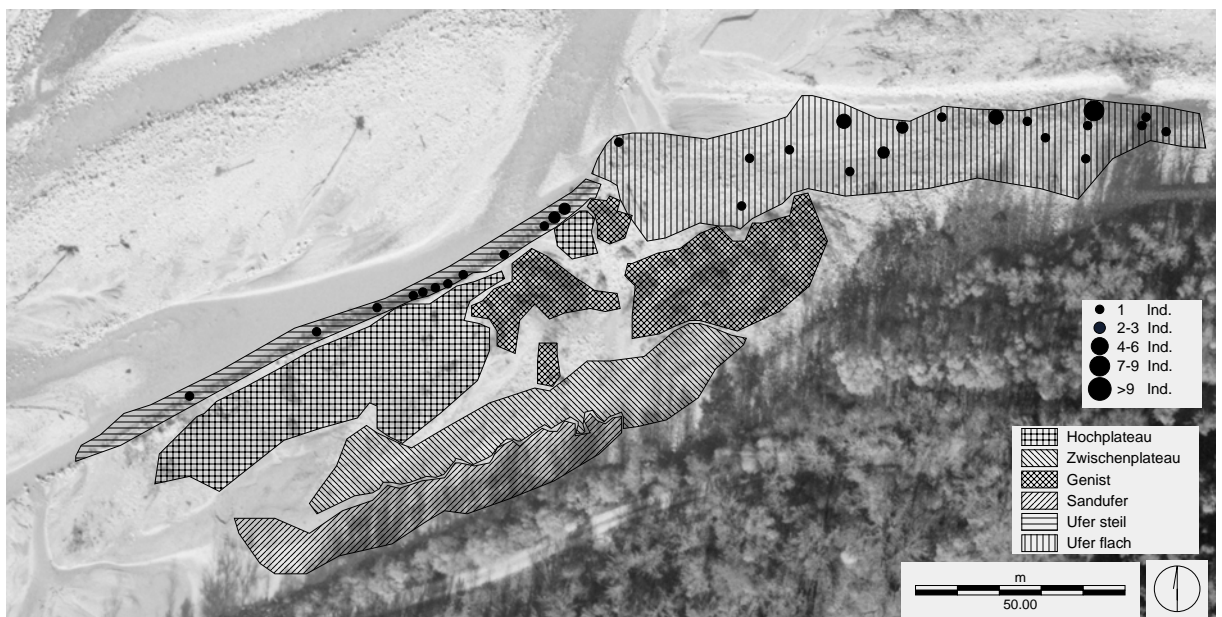


Abb. 21: Fundstellen des stenotop an den Schotterufern K-UF und K-US vorkommenden *Bembidion fasciolatum* auf der Insel K.

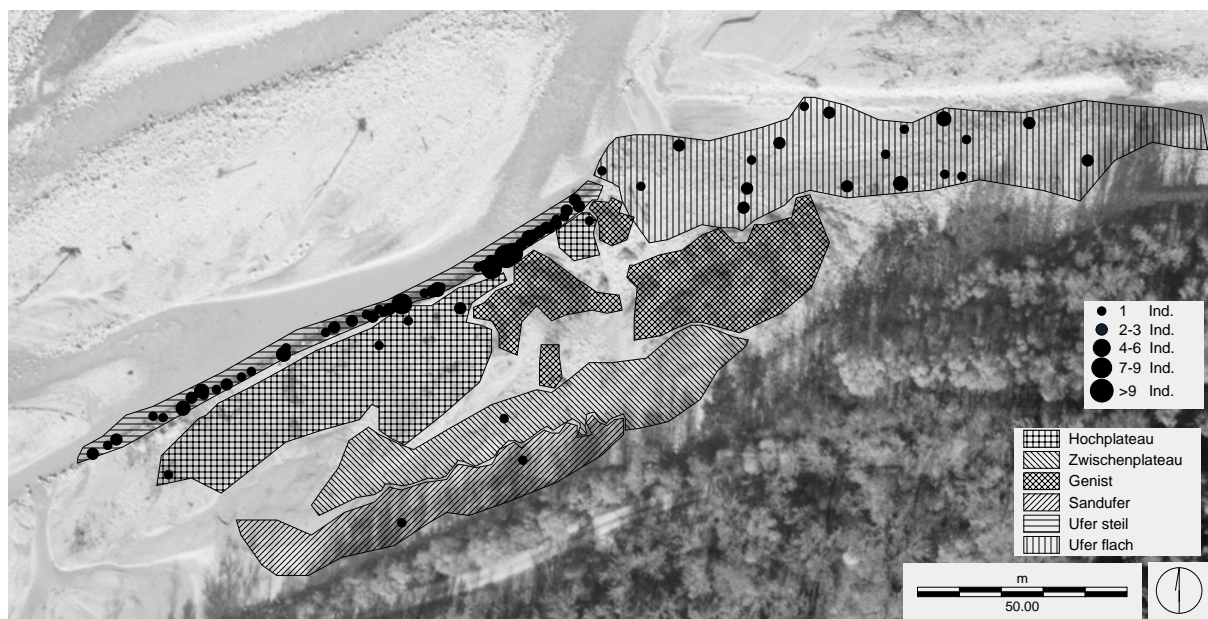


Abb. 22: Fundstellen des stenotop an den Schotterufern K-US und K-UF vorkommenden *Bembidion fulvipes* auf der Insel K.

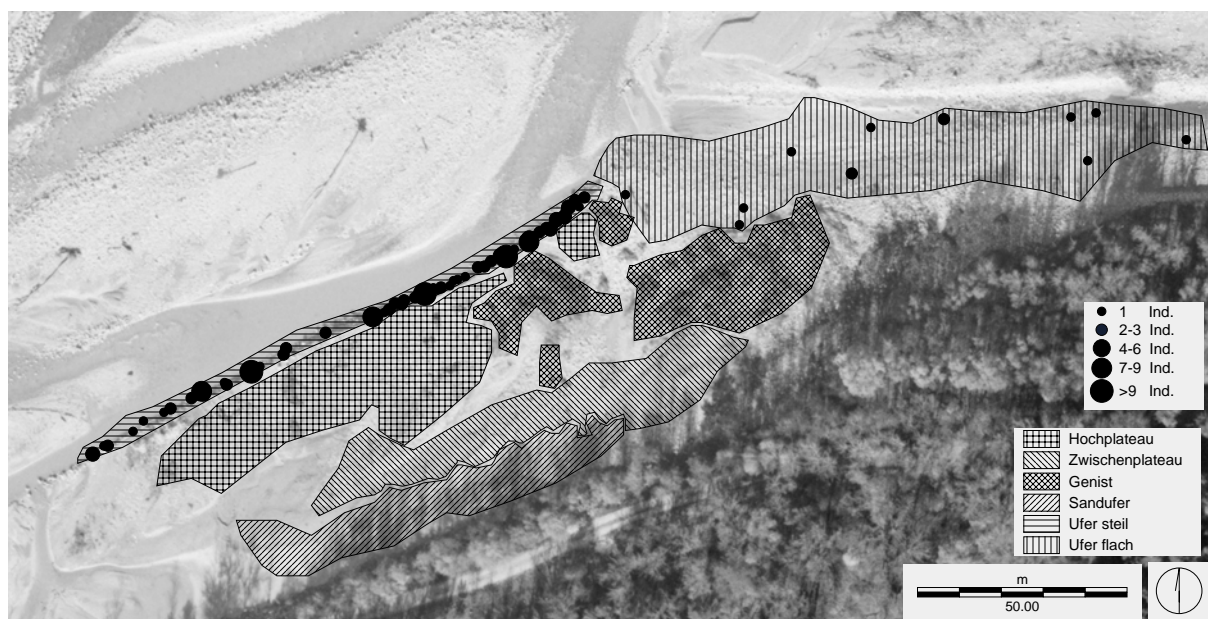


Abb. 23: Fundstellen des extrem stenotopen *Bembidion complanatum* auf der Insel K. Diese Art kam fast ausschliesslich am K-US vor.

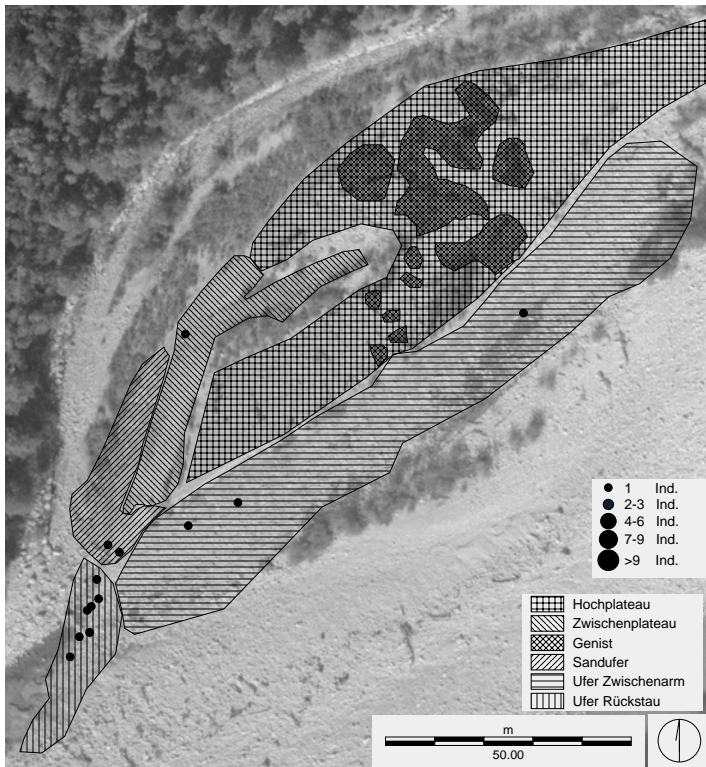


Abb. 24: Fundstellen des stenotop Ufer mit geringer Strömung besiedelnden *Bembidion decorum* auf der Insel R.

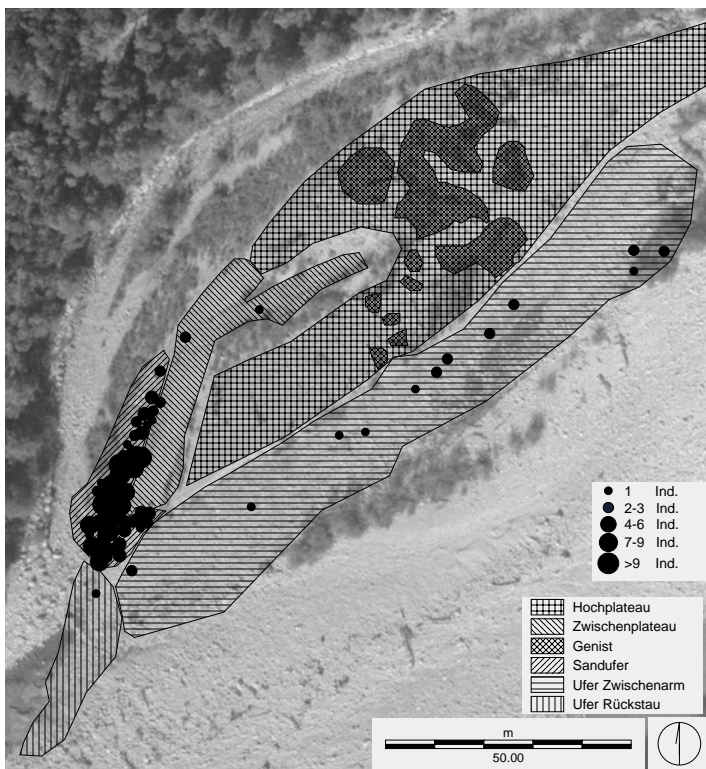


Abb. 25: Fundstellen des stenotop an feuchten Sandufern vorkommenden *Asaphidion caraboides* auf der Insel R.



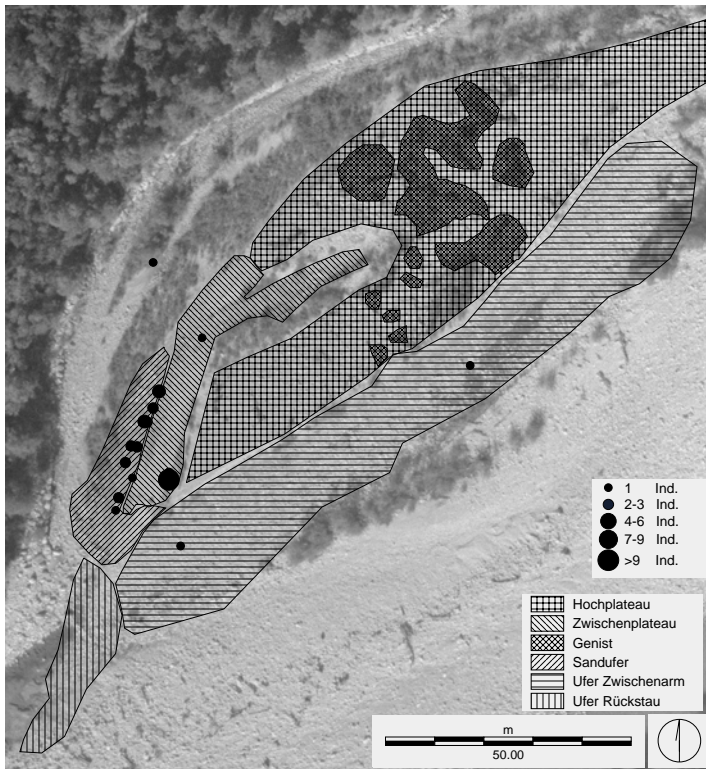


Abb. 26: Fundstellen des stenotop an Feinsandstellen vorkommenden *Bembidion pygmaeum* auf der Insel R.

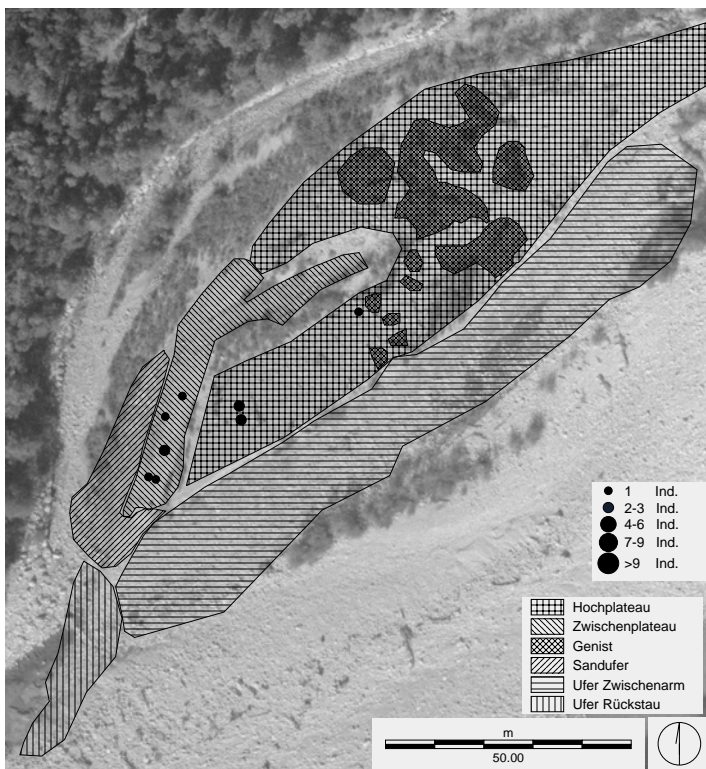


Abb. 27: Fundstellen von *Lionychus quadrillum* auf der Insel R. Diese Art bevorzugt trockene, voll besonnte und erhöhte Standorte.

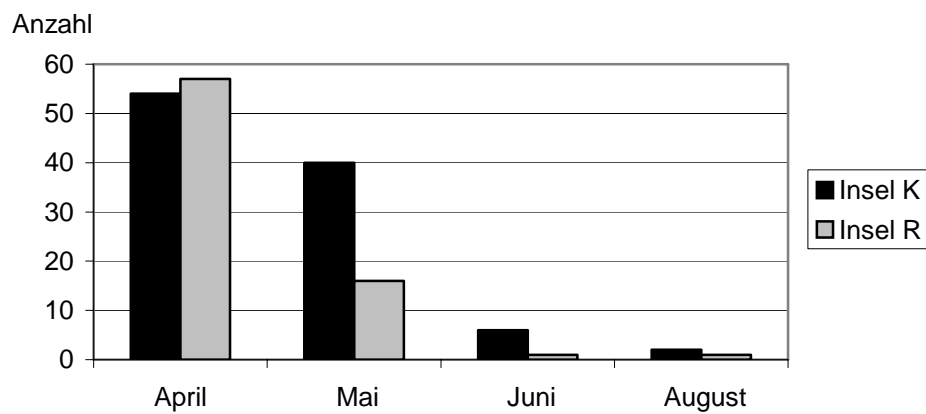


Abb. 28: Phänologie von *Bembidion distinguendum* auf den beiden Inseln. Dargestellt ist die Anzahl Individuen pro Insel und Sammelperiode.

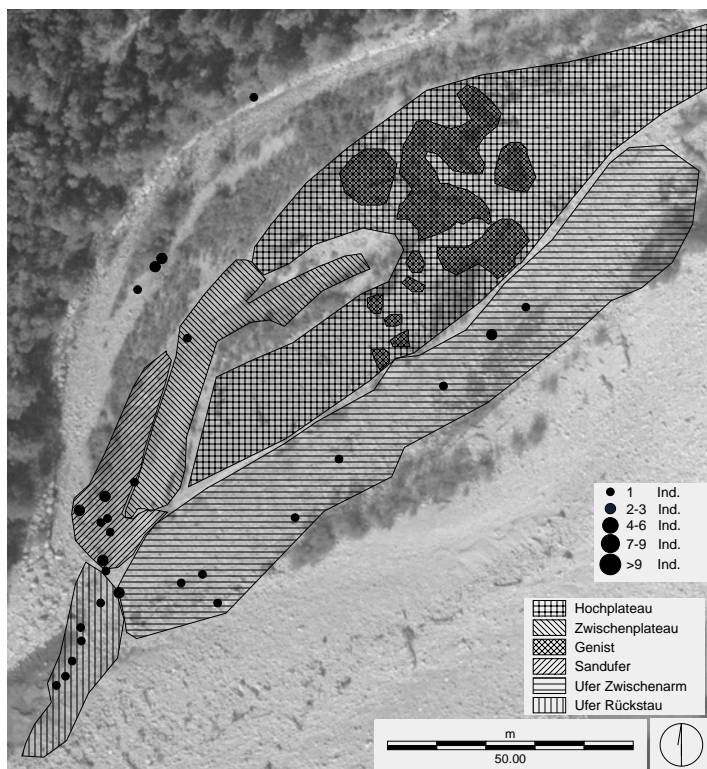


Abb. 29: Fundstellen der euryöken Linyphiide *Oedothorax retusus* auf der Insel R.

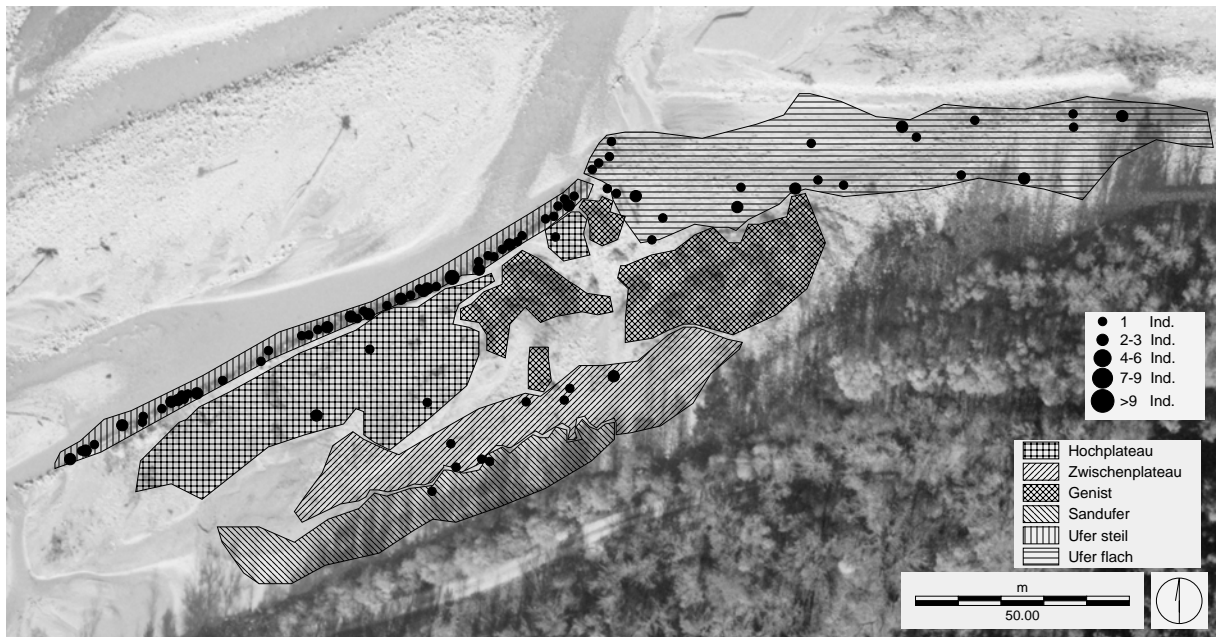


Abb. 30: Fundstellen der stenotop Uferzonen besiedelnden *Pardosa wagleri* auf der Insel K.

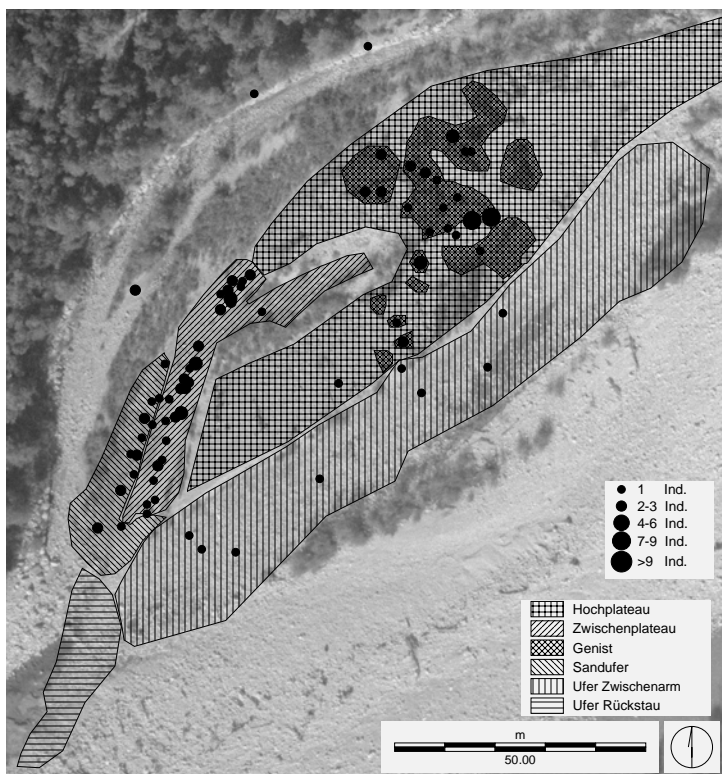


Abb. 31: Fundstellen von *Pardosa torrentum* auf der Insel R. Diese Art meidet Uferzonen, dominiert aber Zwischenplateau R-ZP und Genist R-GE.

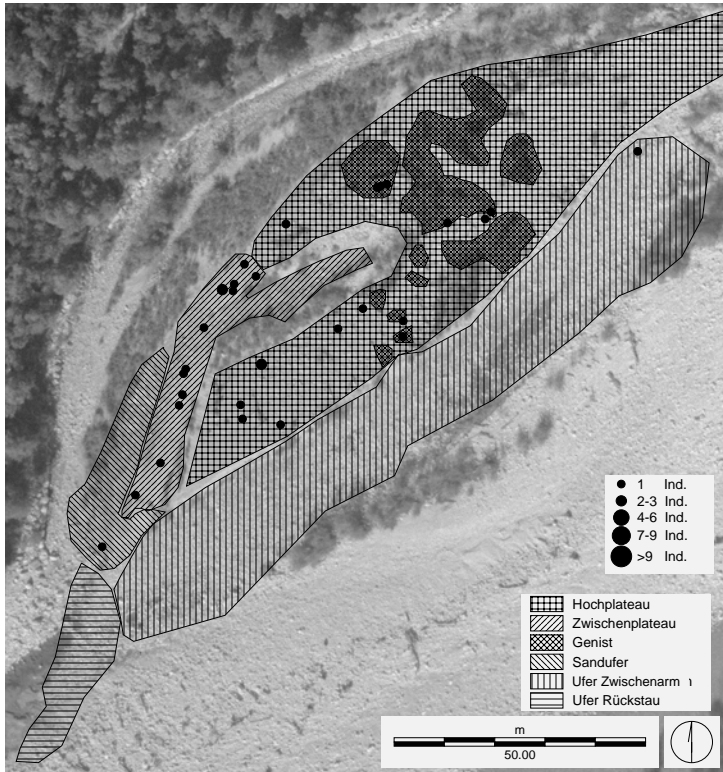


Abb. 32: Fundstellen von *Heliophanus patagiatus* auf der Insel R. Die Salticide bevorzugt die trockenen Feinsedimentstellen der beiden Plateaus.

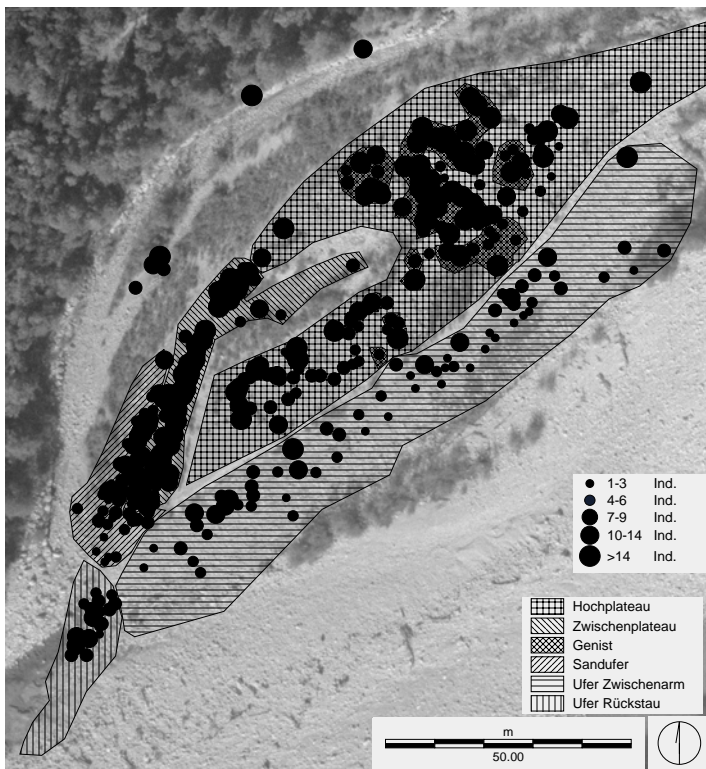


Abb. 33: Fundstellen von *Formica selysi* auf der Insel R. Die andere Skalierung der Punkte ist zu beachten.

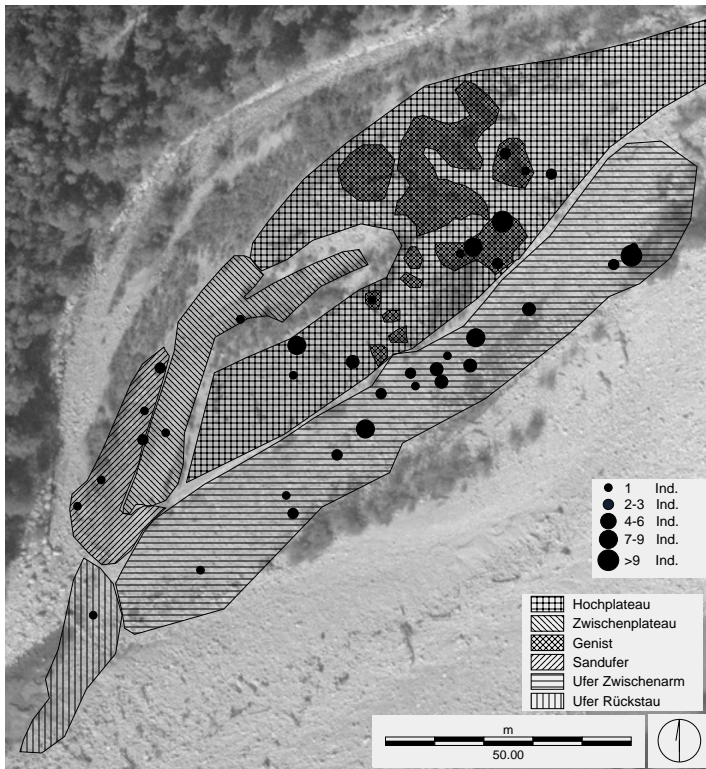


Abb. 34: Fundstellen von *Manica rubida* auf der Insel R.

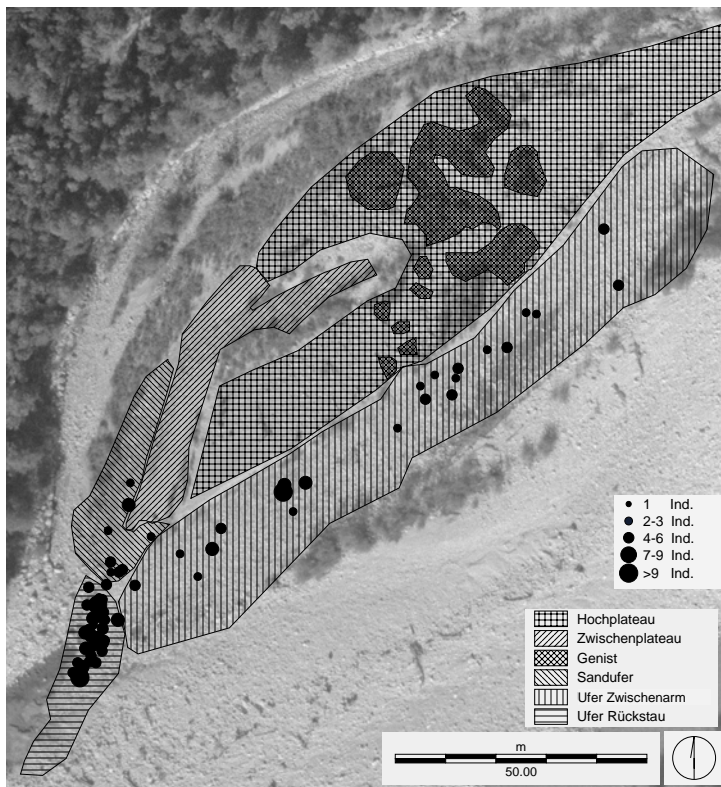


Abb. 35: Fundstellen der stenotopen *Macroaldula variabilis* auf der Insel R. Sie bevorzugte die strömungsarmen Feinsandbuchten unter Geröll an den Schotterufern R-UZ und R-UR.

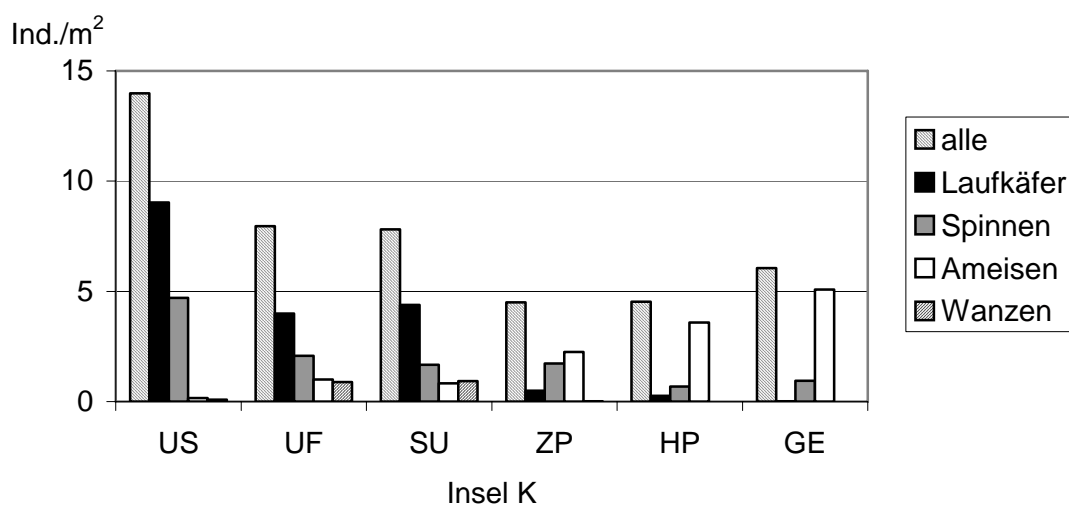


Abb. 36: Durchschnittliche Individuendichten auf den einzelnen Habitattypen der Insel K.

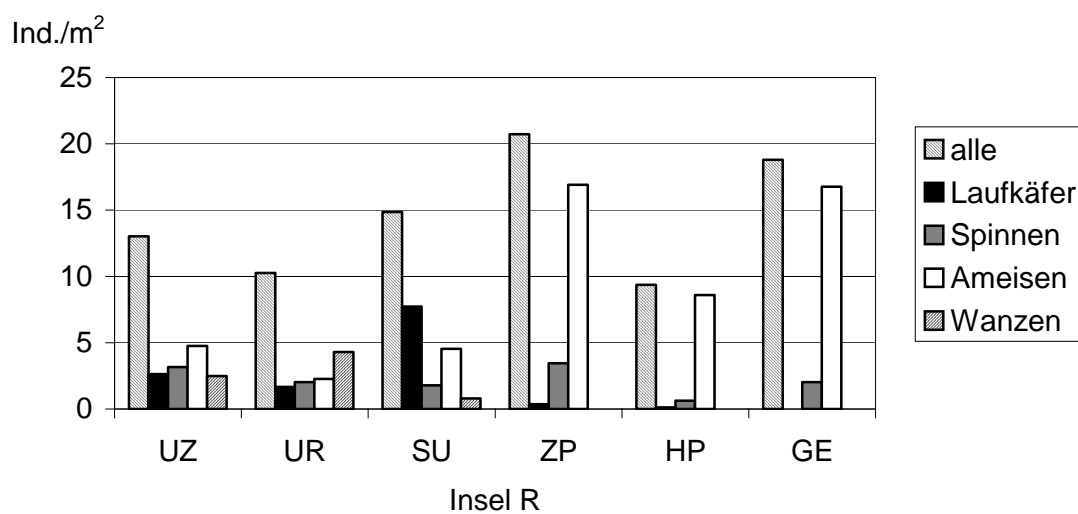


Abb. 37: Durchschnittliche Individuendichten auf den einzelnen Habitattypen der Insel R.

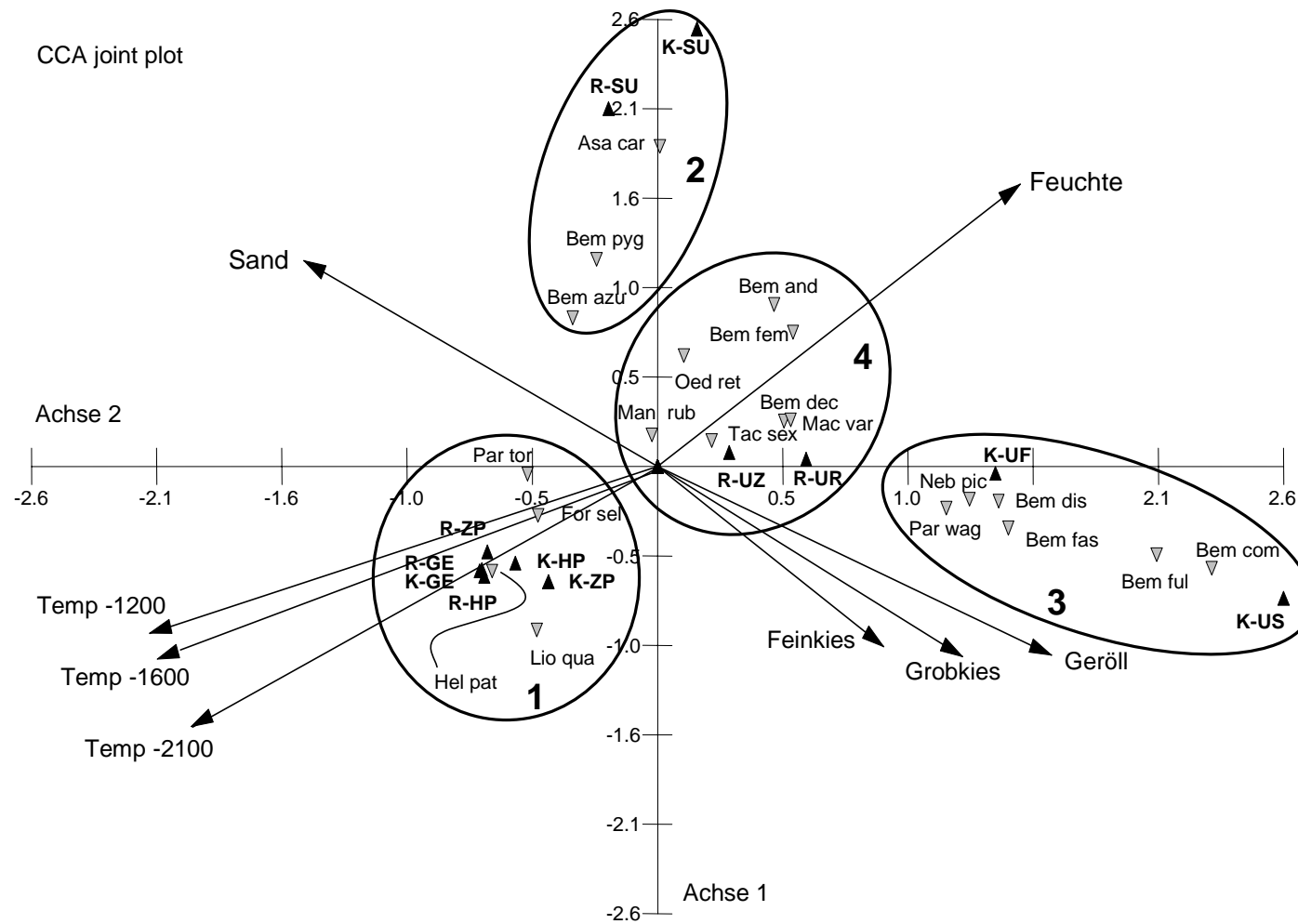


Abb. 38: Biplot der Arten (  $\nabla$  ) und Habitattypen (  $\blacktriangle$  ) der kanonischen Korrespondenz-Analyse (CCA). Umweltvariablen als Vektorpfeile (Temp - 12<sup>00</sup>; - 16<sup>00</sup>; -21<sup>00</sup> = Durchschnittstemperatur bis 12<sup>00</sup>; von 12<sup>00</sup> - 16<sup>00</sup>; von 16<sup>00</sup> - 21<sup>00</sup>).