©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Ber. ANL | 12 | 229–239
Nov. 1988

Gesichtspunkte der ökologischen Zuordnung aquatischer Insekten zu den Sukzessionsstufen der Gewässer

Franz Hebauer

Abstract: In this paper it is tried to prove the connection between the phases of habitat-succession in the development of different water types and the ecological adaptations of water insects in Middle Europe.
The ecological grades pioneer-species, alround-species and specialistic-species are attached to the succession phases primary habitat, common habitat, and extreme habitat.

Key words: Development of water types; ecological adaptation of water insects; phases of habitat-succession.

1. Einleitung

Die Sukzession als zeitlich und regional abhängige Aufeinanderfolge von Aspekten des Bewuchses und der Besiedlung ist primär eine botanisch begründete Betrachtungsweise der dynamischen Biogeographie. Sie ist durch die evidente Pflanzensoziologie reproduzierbar und mit Klima, Bodengeologie und Höhenlage autökologisch begründbar; sie ist aber durchaus kein Privileg für die Botanik! Auch in der ökologischen Zoogeographie kann man — wenn auch weniger auffallend und vor allem weniger erforscht — eine deutliche Sukzession von Lebewesen feststellen, welche in der Regel immer mit der landschaftlich-botanischen Sukzession gekoppelt ist bzw. deren Folge darstellt.
Je größer die Habitatbindung einer zoologischen Kategorie, desto deutlicher ist die Sukzession ausgeprägt. So zeigt sich bei den Mammalia aufgrund ihrer freieren Mobilität und geringeren Populationsdichte noch kaum eine Ausprägung von Artenwechselkurven, in der Avifauna trotz der noch höheren Beweglichkeit schon ein deutlicher Artenwechsel etwa vom Pioniergehölz zum Laubwald und dann zum Nadelwald. Bei den extrem habitatgebundenen Wasserbewohnern, vor allem bei den Wasserinsekten, kann man in Langzeituntersuchungen, begünstigt durch oft hohe und damit statistisch gut deutbare Populationsdichten, einwandfreie Sukzessionsstadien erkennen und begründen. Gerade in unserer Zeit der ausgedehnten Landschaftsveränderungen, der Flußregulierungen, der großflächigen Kiesausbeutung für Autobahnbauten und dgl., wo sich Baggerseen, Rekultivierungsflächen und auch Sekundärbiotope auftun, kann die Erstbesiedlung solcher Protobiotope gut verfolgt werden. Einige Diplomarbeiten der letzten Jahre über die Erst- und Wiederbesiedlung von Wiesengräben dokumentieren die Mechanismen der untersten Sukzessionsstadien bei Wasserinsekten in eindrucksvoller Weise (CASPERS 1983, FERNANDO 1958, LÖDERBUSCH 1985).

2. Die Sukzessionsstadien

Die Vorbilder der botanischen Sukzessionsstufen, von der freien Kiesfläche über die Ruderalfläche und das Purpurweidengebüsch bis hin zum Klimaxstadium des mitteleuropäischen Mischwaldes oder vom diluvial entstandenen See über die Verlandungszonen zum Flachmoor und Caricetum bis hin zum Hochmoor, geben ein brauchbares allgemeines Modell für die Sukzession überhaupt ab. In allen Fällen kann man drei grobe Stufen unterscheiden:

— den **Protobiotop**

die chaotische Vorlandschaft, das Brachland in Form eines Rohbodens oder einer Ruderalfläche, einer Abraumhalde, einer Kies- und Schotterfläche, eines Baggerweihers ohne jede Vegetation, einer Überschwemmungsfläche. Sogar Regenpfützen, vollgelaufene Fahrspuren und Telmen können solche Vorstufen eines Biotops darstellen. Sie werden regelmäßig von Pionierarten besiedelt und später bei aufkommender Vegetation, bei Veränderung des Chemismus, der Besonnung usw. wieder verlassen (HEBAUER 1984, JOGER 1981, KRAMER 1964, WESTPHAL 1984),

— den **Eubiotop**

den etablierten Biotop mit bereits angepaßter und gewachsener Biozönose, mit durchschnittlichen abiotischen Meßwerten, mit ausgewogenen Konkurrenzverhältnissen und lückenlosem Nahrungsnetz, mit Zu- und Abwanderung im Rahmen eines biologischen Gleichgewichts (SÜSELBECK 1979 u. 1987).

Hier kann die Diversität der Arten ein Optimum erreichen, da die sog. Ubiquisten s. l. ein breites ökologisches Spektrum zeigen, fast ausschließlich euryöke Arten darstellen und gleichsam in einem biologischen Puffersystem leben.

Der eutrophe, ja sogar hypertrophe Ententümpel, das schilfumrandete Altwasser mit Typhabestand, der verkrautete Uferbereich eines größeren Flusses, der detritusreiche Wiesengraben, das vegetationsreiche Augewässer und der Tümpel einer aufgelassenen Kiesgrube zählen zu diesen artenreichen Gewässerbiotopen.

— den **Extrembiotop**

das Klimaxstadium einer Sukzession wie die Moorschlenke und die Salzlacke der Steppenlandschaft, aber auch die primär extremen Varianten von Gewässern wie die Felsenspritztümpel an der Küste, die kalte Quelle mit konstanter Temperatur, auch die Therme mit konstant überwärmtem Wasser. Weniger von den abiotischen Faktoren als vom Substrat her bestimmte Extrembedingungen bieten die Moosrasen in der Spritzzone von Wasserfällen, die versinterten Quellbachstrecken kalkreicher Gebiete, das faulende Treibholz bzw. Holzpfosten, Balken und Bretter an Mühlenwehren, wo sich hochangepaßte Biologien abspielen

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

und selektiv unempfindliche Spezialisten unter den Wasserinsekten eingenischt haben.
Die ökologische Nische ist vor allem ein Privileg für stenöke Arten, für Tiere, die dort in kleiner Artenzahl große Populationen ausbilden, die in diesen »ungemütlichen« Nischen kaum Konkurrenz zu fürchten haben — im Gegensatz zu den Pionierarten, die fast ausschließlich durch Konkurrenz bedroht sind!
Nur Spezialisten können die Extrembedingungen — niederer pH-Wert, sehr tiefe oder sehr hohe Temperaturen, hoher Salzgehalt etc. — überleben. (CUPPEN 1986, DETTNER 1976, HEBAUER 1984, SILBY & CALOW 1985).

3. Art und Anpassung

Konstanz, Frequenz, Dominanz — das ist der nachweisbare numerische Ausdruck für die Habitatbindung einer Art und dies wiederum ist ein Maß für die spezifische Anpassung an die abiotischen und biotischen Bedingungen in einem Biotop. Hinzu kommt die jeweilige Grundvitalität einer Art, die aber nicht nur von der genetischen Konstellation, sondern auch vom Selektionsdruck und damit vom Grad der noch verbliebenen Anpassung beeinflußt wird.
Der Selektionsdruck auf eine Population nimmt zu mit der fortschreitenden sukzessiven Veränderung des Lebensraums. Die Folge ist der Niedergang oder die Abwanderung ganzer Populationen und das Aufblühen ökologisch besser angepaßter Formen, also der sukzessive Artenwechsel (CASPERS 1983, CUPPEN 1986).
Gliedert man die gesamte Sukzession eines Gewässers, wie oben vorgeschlagen, in drei grobe Stufen, dann lassen sich auch drei in ihrem ökologischen Verhalten grundsätzlich verschiedene Gruppen von Lebewesen unterscheiden:

— Pionierarten
— Ubiquisten
— Spezialisten.

3.1 Die Pionierarten

Die irrige Meinung, daß Pioniere unter den niederen Lebewesen, ähnlich den menschlichen Pionieren besonders robust und anpassungsfähig sein müßten, läßt sich in der Zoologie und Botanik schnell wiederlegen. Wären sie so unschlagbar, warum werden sie dann regelmäßig durch die Ubiquisten verdrängt?
Es handelt sich um unspezialisierte Formen, die ökologisch noch nicht festgelegt sind, Nomaden auf der Suche nach einer ökologischen Nische, Lebewesen, die nirgends konkurrenzfest sind, kollektiv empfindliche Arten also!
Sie können nur dort vorübergehend Fuß fassen, wo ein Biotop in statu nascendi steht, wo noch keine Konkurrenten vorhanden sind — in Protobiotopen. Sie müssen aber auch befähigt sein, diese oft ephemeren Habitate schnell wieder zu verlassen, um »zu neuen Ufern« zu gelangen; sie sind in der Regel gut flugfähige und flugfreudige Arten. Besonders unter den Insekten und speziell unter den Wasserinsekten finden wir ausgezeichnete Flieger, so die Libellen (der Plattbauch *Libellula depressa,* galt nach dem Krieg als Charakterart der Bombentrichter, eine Pionierart ersten Ranges!), die Ruderwanzen *(Corixidae),* die Wasserläufer *(Gerridae),* die Rückenschwimmer *(Notonectidae),* die Zuckermücken *(Chironomidae)* und die vielen Wasserkäfer der Familien *Dytiscidae, Gyrinidae, Hydraenidae, Hydrophilidae, Dryopoidea* etc. (JACKSON D. J. 1952, 1955, 1956, 1973).
Pionierarten bilden Assoziationen, die folgenden ökologischen Gruppierungen zugeordnet werden können:

— silicophile Gruppe
— thermophile Gruppe (telmatophile Arten)
— halophile Gruppe (partim)
— phytophile Gruppe (steppicole Arten)

Zur Primärbesiedlung neugeschaffener Biotope durch Pionierarten existieren mehrere statistisch gut gesicherte und vergleichbare Untersuchungen (BROWN 1951, FERNANDO 1958, HEUSSER 1971, LÖDERBUSCH 1985). Die Gegenüberstellung der Vagilität der *Corixidae* aus drei dieser Untersuchungen zeigt eine verblüffende Übereinstimmung:
Wenngleich — unter Berücksichtigung des bei sehr vielen aquatischen Insektenarten bewiesenen Pterygopolymorphismus — eine hohe *Mobilität* bei einer Art vorliegt, kann die mangelnde *Vagilität* trotzdem den Pioniercharakter scheinbar abschwächen. Maßgeblich ist, ob diese Arten »fugitives« Verhalten sensu HUTCHINSON(1957) zeigen, d. h. ob sie bei zunehmender Konkurrenz von mehr vitalen Formen verdrängt werden. In der Tat findet man die typischen Primärbesiedler *(Sigara nigrolineata, S. lateralis, Hydroglyphus pusillus, Hydroporus marginatus, Scarodytes halensis, Coelambus confluens, Agabus nebulosus, Haliplus lineatocollis)* selten in einem bereits stabilisierten, älteren Biotop. Arten, wie *Sigara striata* und *S. falleni* dagegen kann man trotz ihrer hohen Vagilität nicht mehr zu den »fugitive species« zählen; sie besiedeln mitunter sogar Extrembiotope!
Umgekehrt kann die ausgeprägte Vagilität mancher Wasserinsekten eine Anökie vortäuschen.
Dies ist der Fall bei den in Protobiotopen mit hoher Frequenz und Dominanz erscheinenden Arten, wie *Agabus bipustulatus, Hydroporus planus, H. palustris, Hydrobius fuscipes, Helophorus aquaticus, Anacaena lutescens, Gerris lacustris* etc. Hier

Übersicht 1

Vagilität der Corixidae laut verschiedener Untersuchungen

BROWN 1951 (Vagilität abnehmend)	FERNANDO 1958 (An- u. Abflüge an einem Tümpel; insgesamt 510 Ex.)		LÖDERBUSCH 1985 (Frequenz in %)	
Sigara nigrolineata	Sigara nigrolineata	286	Sigara nigrolineata	70,8
Sigara lateralis	Sigara lateralis	135	Hesperocor sahlbergi	54,2
Callicorixa praeusta	Corixa punctata	60	Sigara lateralis	9
Corixa punctata	Callicorixa praeusta	14	Corixa punctata	9
Hesperocor sahlbergi	Hesperocor sahlbergi	10	Callicorixa praeusta	7
Hesperocor moesta	Sigara striata	5	Sigara striata	5
Sigara falleni			Sigara falleni	5
Sigara striata				

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

kann man aber eine breitbandige ökologische Valenz als Ursache vermuten, was ihr Vorkommen in Biotopen jeden Alters belegt. Ihnen fehlt ein weiteres wichtiges Merkmal der Pioniere, die kollektive Sensibilität!
Einige konkrete Beispiele von Pionierarten sollen besonders herausgestellt werden:

Potamonectes canaliculatus Lac.-Gefurchter Zwergschwimmkäfer,
eine aus dem Balearengebiet stammende Dytisciden-Art, breitete sich anfangs dieses Jahrhunderts circumalpin über Frankreich, die Benelux-Länder bis Schleswig-Holstein und Polen, von Norden dann nach Süden bis zu den Alpen aus — von Kiesweiher zu Kiesweiher freudig fliegend. Er besiedelt schnell zu Tausenden den Spülsaum frisch ausgebaggerter lehmiger Kiestümpel und verschwindet mit der ersten aufkommenden Vegetation wieder ebenso rasch wie er kam.
Häufig wird dieser Käfer in Gesellschaft einiger weiterer weniger extremer Pioniere aus derselben Familie angetroffen, so mit *Coelambus confluens, Hydroporus marginatus, Scarodytes halensis, Agabus nebulosus, Dytiscus circumflexus.*

Coelambus lautus Schaum — Sauberer Schlammschwimmkäfer,
halophil (HORION 1941), subhalophil (HEBAUER 1976) oder halotolerant (SCHAEFLEIN 1987) — dieser unstete Käfer ist eindeutig eine Pionierart und kein Spezialist! SCHAEFLEIN (1987) kommt nach gründlicher Untersuchung der geographischen Herkunft und der Ausbreitungsgewohnheiten ebenfalls zu diesem Schluß.
Die Art taucht in ihrer Verbreitung von Ost nach West wie zufällig in einem neuentstandenen Kiesgrubentümpel (Funde bei Fürth/Bay., Feuchtwangen Mfr.) oder einer Brackwasserlacke (Funde bei Lübeck, Illmitz Bgl.) auf, vermehrt sich dort nicht selten zu großen Populationen und ist eines Tages wieder spurlos verschwunden, um anderswo ebenso unerwartet aufzutauchen. Hohe Vagilität, mangelnde Konkurrenzfestigkeit, fehlende Einnischung bzw. Habitatbindung beweisen den Pionier und nicht den Spezialisten!
Auch die weniger halotolerante Nachbarart *Coelambus confluens F.* zählt zu den Erstbesiedlern von lehmigen Kiesgrubentümpeln. Schließlich fällt auch *Dytiscus circumflexus F.* gerne in Scharen in frischausgebaggerte lehmige Kiesweiher ein und wandert regelmäßig wieder ab: die Art wurde sogar bei regelrechten Wanderzügen beobachtet — ebenfalls eine subhalophile Pionierart!

Dagegen kann man *Coelambus parallelogrammus* Ahr. und vielleicht auch *Coelambus enneagrammus* Ahr. zu den echten Halophilen zählen.

Coelambus flaviventris Motsch. jedoch wird zum Prüfstein der Entscheidung: Pionierart oder Spezialist? In dieser Art scheinen sich beide Extreme wie in einem Kreisschluß zu berühren. Kann kollektive Empfindlichkeit mit selektiver Unempfindlichkeit koinzidieren? Wenn man an das Sperenberg-Beispiel denkt (HORION 1941, p. 375), wo dieser kaspische Halobionte plötzlich erstmals im Herzen Mitteleuropas auftauchte und in großen Scharen als Erstbesiedler zur Vermehrung gelangte, später aber wieder völlig verschwand, ist das Pionierverhalten nicht widerlegbar, es sei denn, man könnte beweisen, daß der Spezialist *Coelambus flaviventris* dorthin verschleppt wurde (z. B. durch Ornithophoresie) und in dem Extrembiotop Binnensalzlacke sofort ein angepaßtes Dasein entdeckte, dann aber durch zunehmende Versüßung des Brackwassers dem aufkommenden autökologischen und synökologischen Konkurrenzdruck nicht mehr gewachsen war.
Betrachtet man die Sache so oder so, halophile Pioniere und halobionte Spezialisten sind sich berührende Extreme derselben physiologischen Anpassung und mitunter nicht klar zu trennen!

Rhantus consputus Sturm — Gesprenkelter Tauchschwimmkäfer,
pontisch-pannonischer Westeinwanderer, der bis zur Isarmündung meist in unmittelbarer Donaunähe auf sommerüberschwemmten Wiesen und in flachen Kiesgrubentümpeln stellenweise in großen Populationen auftritt, ansonsten als große Seltenheit gilt. Im Burgenland verbreitet. Gut flugfähig, unstet.

Helophorus grandis III. — Großer Furchenwasserkäfer,
eine der konstantesten Arten auf frühjahrs- und sommerüberschwemmten Wiesen; ein steppicoler Nomade mit nordwestlichem Verbreitungsareal, der eine sehr kurze Entwicklung zeigt und gut flugfähig ist — typische Merkmale einer Pionierart!

Enochrus bicolor F. Zweifarbiger Teichwasserkäfer,
gilt allgemein als halophil, da immer wieder auch in brackligen Steppenlacken und litoral nachgewiesen. Bemerkenswert ist aber, daß diese Art regelmäßig auf überschwemmten Wiesen zusammen mit anderen typischen Pionieren erscheint und wieder verschwindet. Die gute Flugfähigkeit überführt diesen Vagabunden schließlich als verkannten Pionier. Auch die fehlende Seßhaftigkeit untermauert diese Annahme. Als halophiler Spezialist müßte er extrem seßhaft sein!

Cloeon simile Etn.,
eine thermophile Eintagsfliege, deren Larve regelmäßig in flachen Kiesgrubentümpeln auftritt und bei aufkommender höherer Vegetation wieder abwandert; sie dürfte zu den wenig bekannten Pionieren zu zählen sein.

Sigara nigrolineata Fieb.
Ruderwanzen (Corixidae) sind teils gut angepaßt, teils nomadenhaft und können in neu entstandenen, noch vegetationslosen Baggerweihern oder auch auf überschwemmten Wiesen, sogar in vollgelaufenen Wagenspuren dank ihrer guten Flugfähigkeit schnell einwandern, sich in kürzester Zeit zu riesigen Scharen vermehren (die schnelle Reproduktion ist auch ein markantes Merkmal von Pionierarten!) und ebenso schnell ihren Standort wechseln.
Einige dieser Wasserwanzenarten können sicherlich zu den Pionierarten gezählt werden. Bekannt ist die rasche Besiedlung eines frisch angelegten Gartenteiches durch den Rückenschwimmer *(Notonecta glauca),* der zwar allgemein als Ubiquist gilt, auch relativ unempfindlich ist, doch auch typische Pioniereigenschaften besitzt. Ähnlich nomadenhaft zeigen sich *Sigara lateralis* Leach und *S. limitata* Fieb.

Chironomidae g. spp.
Auf die vielen Zuckmücken mit Pioniercharakter einzugehen, deren Larven in jeder Telme, bis hin zu den Springbrunnen und Weihwasserbecken auf Friedhöfen auftreten, ist müßig und setzt vor allem sehr gute taxonomische Kenntnisse voraus. Die indikatorische Nutzung der ökologisch sehr

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

differenzierten Chironomidae scheitert immer wieder an der taxonomischen Schwierigkeit beim Praktiker. Nur wenige Fachleute beherrschen bis heute die Systematik dieser Familie.
Die Genus-Bezeichnung Telmatopelopia soll als Omen für das Verbreitungsverhalten einiger Erstbesiedler von Kleinstgewässern genügen. *T. nemorum G.* wird fast ausschließlich in Pflanzentelmen und ephemeren Pfützen beobachtet. Ähnlich verhalten sich die Arten der Gattung *Zavrelimyia.*

3.2 Die Ubiquisten

Die Bezeichnung Ubiquist ist irreführend und wird außerdem recht verschieden gehandhabt. Kein Lebewesen ist in jeder Art von Biotop zu finden! Es gibt den Ubiquisten s. str. nicht; er ist immer sensu latiore zu verstehen, es sei denn, man wollte den Begriff rein zoogeographisch (für ein bestimmtes abgegrenztes Verbreitungsgebiet) verstanden wissen.
So werden unter den Dytiscidae vor allem *Hydroporus palustris* und *Agabus bipustulatus,* unter den Hydrophilidae *Hydrobius fuscipes, Anacaena limbata* und *Helophorus brevipalpis,* unter den Haloplidae *Haliplus ruficollis,* unter den Gyrinidae *Gyrinus substriatus,* unter den Dryopidae *Dryops luridus* und *Dryops auriculatus,* unter den Corixidae *Sigara striata* und *Sigara falleni,* unter den Odonata *Coenagrion puella* und *Aeshna cyanea,* unter den Chironomidae *Chironomus plumosus* etc. als typische Ubiquisten bezeichnet. Sie stellen tatsächlich die höchsten Frequenzen bei vergleichenden Untersuchungen in verschiedensten Gewässertypen, sie sind — was man von Ubiquisten fordert — kollektiv unempfindlich. Sind sie auch wirklich anspruchslos oder vielleicht nur euryök? Jedes Lebewesen stellt gewisse Ansprüche, die eine kleinere oder größere ökologische Bandbreite fordern können.
Was in der Sukzessionsstufe des *Eubiotops* als Ubiquist zu verstehen ist, ist das breit angepaßte Lebewesen innerhalb einer hohen Diversität, aber mit noch erkennbarer ökologischer Valenz (FLECHTNER 1986, KOCH 1972, MEYER & DETTNER 1981).

Innerhalb dieses breiten Bereiches liegen bei Wasserinsekten etwa die folgenden ökologischen Gruppierungen:

— iliophile Gruppe
— rheophile Gruppe (partim)
— limnophile Gruppe
— phytophile Gruppe (partim)
— detritophile Gruppe.

Die Einnischung dieser Gruppen ist deutlich, aber nicht unbedingt und unerbittlich wie bei den Spezialisten. Eine Larvenentwicklung ist auch noch in verwandten Gewässern mit stärker abweichenden abiotischen Bedingungen möglich, wenn auch unter stärkerem »Selektionsdruck« und damit unter Streßbedingungen (z. B. Säurestreß). Dadurch wird verständlich, daß diese ökologischen Gruppen die kurzfristigen Umweltveränderungen, wie den sauren Regen, besser überstehen als die Spezialisten, ja sogar besser als die azidobionten Moorbewohner, von denen man hohe Säuretoleranz erwarten würde!

Ubiquisten wie *Hydroporus palustris* oder *Agabus bipustulatus* liefern deshalb immer wieder den obligatorischen Prozentsatz Influenten, der xenozönen Irrgäste in jeder Art von Biotop; sie zeichnen sich bei der statistischen Auswertung von Aufsammlungen durch hohe Konstanz bzw. Frequenz bei sehr geringer Dominanz bzw. Abundanz aus, was sie leicht für azöne oder anöke Pioniere halten läßt.

3.3 Die Spezialisten

Ein großer Teil der stenöken Nischenbewohner besiedelt die entwicklungsgeschichtlich ältesten, gewachsenen Biotope, wie etwa das Hochmoor, den Bruchwaldtümpel, die Quellregion, den Gletscherrand, sogar das Interstitial und ist somit extrem angepaßt an für andere Arten unakzeptable Minimumfaktoren. Das enge »Fenster« der Anpassung läßt sie — obzwar gegenüber dem Minimumfaktor (z. B. pH-Wert) selektiv unempfindlich — für andere Faktoren äußerst störanfällig werden. Es haben sich im Laufe der Evolution (regelmäßig nachweisbar) anatomische und physiologische Mechanismen wie Salzdrüsen, Puffersysteme in der Lymphe, Sonderformen der Atemorgane etc. herausgebildet, um dem Minimumfaktor seine Härte zu nehmen. Parallele Beispiele in der Botanik finden wir bei den karnivoren Pflanzen, die den an Moosstandorte fehlenden Stickstoff aus tierischer Nahrung ersetzen oder bei den Sphagnum-Arten, die durch Ionenaustausch die letzten Erdalkali-Ionen aus dem weichen Wasser filtern. Diese Selektionsvorteile schalten die Konkurrenz wirkungsvoll aus. Die Folge ist hohe Dominanz bei geringer Artenzahl. Artenarme, individuenreiche Biotope sind Extrembiotope! (HOCH 1956).
Eine Einnischung in Extrembiotope ist endgültig und unerbittlich! Eine oft nur geringfügige Veränderung solcher Lebensräume bedeutet meist den Untergang der eingenischten Populationen. Verpflanzungen von Sphagneta, Cariceta, Junceta im Rahmen des Naturschutzes bzw. von Ausgleichsmaßnahmen sind deshalb auch so gut wie aussichtslos.
Wenige der Extrembiotope sind in geschichtlicher Zeit durch schnellere Sukzessionsabläufe entstanden. Dazu zählen vor allem die Salzgewässer, von der Brackwasserlacke der pannonischen Steppe angefangen, über die Salzseen im kaspischen Raum, die artefiziellen Binnensalzstellen beim Kalibergbau bis hin zu den Felsenspritztümpeln am Seelitoral. Sie werden vornehmlich von *Halobionten* bewohnt (H. LINDBERG, 1944 und 1948), die unter allen ökologischen Gruppen die größte Ähnlichkeit mir der Gruppe der Pioniere haben. Der Grund liegt in dem oft schnellen Niedergang solcher Biotope durch Verwässerung, Austrocknung und natürlicher Umgestaltung. Im Gegensatz zu den Spezialisten der sehr alten Biotope wie der Hochmoorbewohner, sind diese Halobionten fast ausnahmslos ausgezeichnete Flieger und können rasch neue Habitate aufsuchen.
Die Nischenbewohner der kalten Quellen mit dem Minimumfaktor Diff. T. verschwinden oft nur scheinbar für einige Zeit; sie ziehen sich (wie an *Hydroporus longicornis* und *H. obsoletus* beobachtet) häufig in das Interstitial zurück, besonders bei geringer Wasserführung der Quelle. Man bezeichnet manche davon *(Hydroporus ferrugineus)* deshalb auch als semisubterran. Reine Arten des Interstitial sind in der Regel augenlos oder ohne Augenpigment wie manche Troglodyten. Solche subterranen Wasserkäfer wurden in Europa bisher nur in Südfrankreich bei Avignon festgestellt *(Siettitia balsetensis* und *S. avennionensis).*
Sessile Gletscherrandarten im engsten Sinne leben in Schmelztümpeln und Rieseln hochalpin und sind z. T. boreoalpin verbreitet, so *Coelambus marklini, Hydroporus tartaricus, Potamonectes griseostriatus, Agabus solieri, Helophorus glacialis.*

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

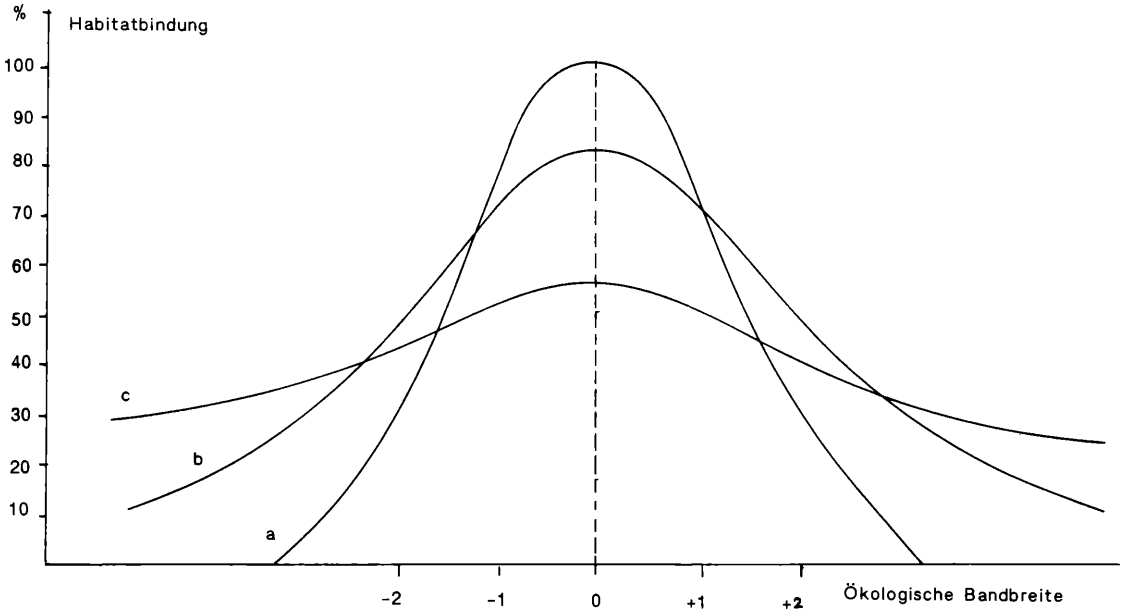

Abbildung 1

Resonanz zwischen der Autökologie einer Art und den abiotischen Bedingungen des jeweils günstigsten Lebensraumes

a) stenöke Spezialisten; geringe ökologische Bandbreite; starke Habitatbindung;
b) euryöke Ubiquisten; große ökologische Bandbreite; mäßige Habitatbindung;
c) anöke Pioniere; kaum erkennbare ökologische Valenz; fehlende Habitatbindung.

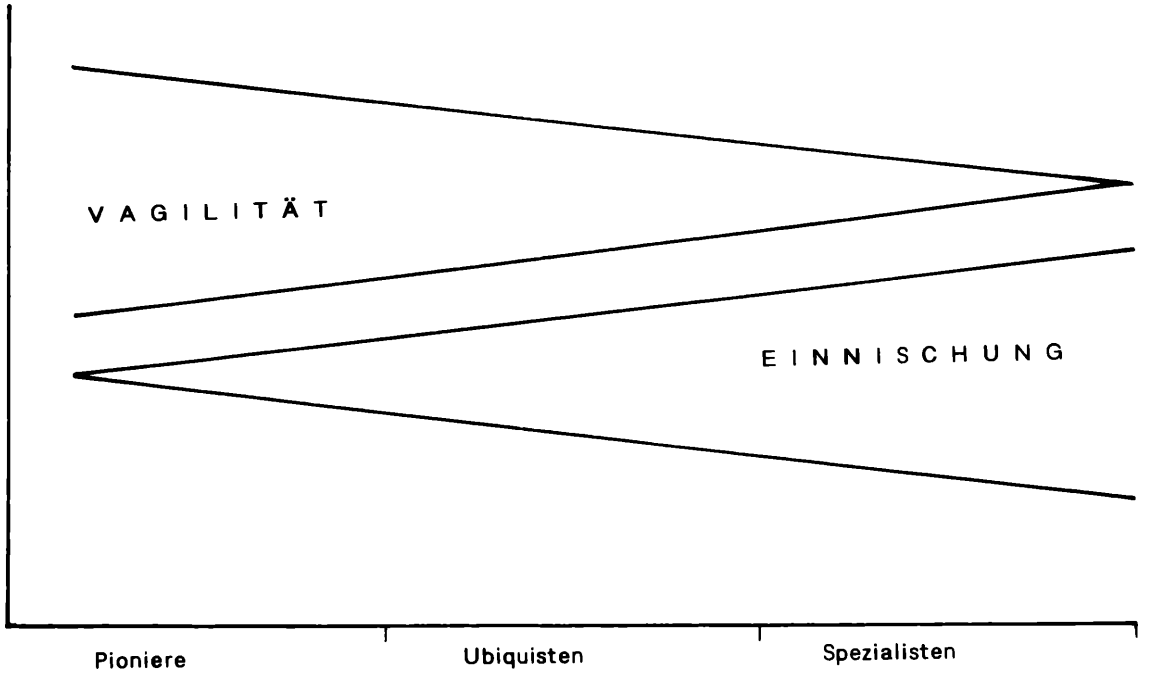

Abbildung 2

Gegenläufigkeit von Vagilität (bzw. Mobilität) und Einnischung (bzw. Seßhaftigkeit).

Spezialisten unter den Wasserinsekten sind demnach folgenden ökologischen Gruppierungen zuzuordnen:
— azidophile Gruppe
— halopile Gruppe (partim)
— krenophile Gruppe
— kryophile Gruppe
— thermophile Gruppe (partim)
— subterrane Gruppe
— torrenticole Gruppe

Spezifisch *thermophile,* besser *thermobionte* Arten, im Gegensatz zu den zoogeographisch bedingt thermophilen Südeinwanderern wie *Helochares lividus, Laccobius gracilis, Laccobius sinuatus* etc. finden in Mitteleuropa wenig Möglichkeiten der Einnischung, da Thermalquellen — wenn überhaupt vorhanden überall balneologisch genutzt werden. Im mediterranen Raum aber wurden bei wenigen Arten Toleranzen bis 45°C beobachtet und Arten wie *Laccobius thermarius* Tourn. oder

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Ochthebius thermalis Janss. bürgen mit ihrem Namen für diese extreme Ökologie.

4. Besiedlung und Artenwechsel

Im Regelfall zeigt ein neuentstandenes Gewässer annähernd neutralen pH-Wert (Grundwasser, Regenwasser), geringen Salzgehalt, geringe Tiefe (Flachwasser, Gräben, Überschwemmungsflächen und Tümpel), volle Besonnung und meist noch fehlende Vegetation (Kiesweiher, Baggerseen).
Es stellen sich sehr bald thermophil-vagile Elemente von Odonata, Heteroptera, Coleoptera und Diptera ein.
Je nachdem, welchen Verlauf die hydrochemische und botanische Entwicklung nun nimmt, ergeben sich als Folge davon Artenwechselkurven in unterschiedliche Richtungen.
Eutrophiert das Gewässer in der Folge, so nimmt die Verkrautung schnell zu, es bildet sich bald Detritus und Schlammgrund. Beschattung und Abkühlung folgen bald und in dem Protobiotop wird schnell eine Stabilisierung der Konkurrenzverhältnisse erkennbar; Ubiquisten beherrschen bald die Szene und eine rasche Entwicklung zum Eubiotop erfolgt mit den entsprechenden Artenfolgen (siehe Übersicht 2)
Trocknet ein Flachwasser bei voller Besonnung jedoch nicht aus, da es den Grundwasserhorizont anschneidet, so wird durch massenhaft einsetzende Entwicklung von *Cyanophyceen* (sukzessiv folgend *Chlorophyceen* als Algenwatten) so schnell eine Verbrackung gefördert, mit Anstieg des pH-Wertes über 11 (HEBAUER 1984), daß sich aus dem flachen Baggersee eine regelrechte Brackwasser- oder Steppenlacke mit entsprechender Besiedlung durch Halophile bildet. Erst viel später, bei aufkommender Verbuschung, entsteht aus diesem frühen Extrembiotop durch Sukzession ein Eubiotop — ein Beispiel dafür, daß die Reihenfolge auch einmal umgekehrt sein kann, daß erst die stenöken Spezialisten und dann die euryöken Ubiquisten auftreten. Eine bei dieser Gelegenheit in der Eisenstorfer Kiesgrube bei Plattling Ndby. beobachtete Artenfolge von aquatischen Insekten wird in Übersicht 3 aufgeführt (HEBAUER 1984).
Baggerweiher mit größerer Wassertiefe erwärmen sich entsprehend weniger und entwickeln sich in den meisten Fällen durch aufkommenden *Phragmites-* und *Typha*-Bewuchs zu stabilen Gewässern mit uiquistischer Besiedlung.
Eine Sonderform der Sukzession — ähnlich der halophilen Variante — stellt die Primärbesiedlung extremer Standorte in Flachmoorgebieten dar, wie sie bei den sog. Grabenfräseprojekten erfolgt. Eine entsprechende Untersuchung läuft derzeit im Raum Freising bei München, betreut durch das Landesamt für Umweltschutz, bearbeitet von Bertram PETERS, München.
Hier erfolgt die Erstbesiedlung in Gräben und Tümpeln auf saurem, distrophem Boden, zumeist aus Ressourcen der umliegenden Moorgewässer.
Erste Einblicke in die Artenfolge zeigten, daß die Primärbesiedler sich aus echten Pionieren, vagilen Spezialisten und Ubiquisten zusammensetzten.

Übersicht 2

Artenfolgen bei zunehmender Eutrophierung eines Gewässers

Haliplus lineatocollis Marsh.	*Haliplus ruficollis* Deg.
Hydroglyphus pusillus F.	*Bidessus unistriatus* Schrank
Graptodytes pictus F.	*Graptodytes granularis* L.
Potamonectes canaliculatus Lac.	*Potamonectes depressus* F.
Scarodytes halensis F.	*Stictotarsus 12-pustulatus* F.
Coelambus confluens F.	*Coelambus impressopunctatus* Schall.
Hydroporus marginatus Dft.	*Hydroporus palustris* L.
Agabus nebulosus Forst.	*Agabus bipustulatus* L.
Rhantus exsoletus Forst.	*Rhantus pulverosus* Steph.
Ilybius subaeneus Er.	*Ilybius fuliginosus* F.
Dytiscus circumflexus F.	*Dytiscus marginalis* L.
Helophorus grandis Ill.	*Helophorus aquaticus* L.
Helophorus griseus Hbst.	*Helophorus minutus* F.
Laccobius sinuatus Motsch.	*Laccobius striatulus* F.
Helochares lividus Forst.	*Helochares obscurus* Müll.
Enochrus bicolor F.	*Enochrus testaceus* F.
Anacaena limbata F.	*Anacaena lutescens* Steph.
Sigara nigrolineata Fieb.	*Sigara striata* Fieb.
Sigara lateralis Leach	*Sigara falleni* Fieb.
Notonecta viridis Delc.	*Notonecta glauca* L.

Übersicht 3

Artenfolge aquatischer Insekten in der Eisentorfer Kiesgrube.

Limnebius papposus Muls.	*Limnebius crinifer* Rey
Helochares lividus Forst.	*Helochares obscurus* Müll.
Enochrus caspius Kuw.	*E. bicolor* F., *melanocephalus* Ol., *4-punctatus* Hbst.
Helophorus griseus Hbst.	*Hel. minutus* F., *Hel. brevipalpis* Bed.
Haliplus immaculatus Gerh.	*Haliplus ruficollis* Deg.
Laccobius gracilis Motsch.	*Laccobius minutus* L.
Laccobius sinuatus Motsch.	*Laccobius striatulus* F.
Notonecta marmorea viridis Delc.	*Notonecta glauca* L.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Zu den häufigsten Nachweisen zählen dabei:

Haliplus lineatocollis Marsh.	(rp)
Haliplus heydeni Wehncke	(ap)
Laccobius bipunctatus F.	(ap?)
Anacaena globulus Payk.!	(kp)
Graptodytes pictus F.	(ip)
Hydroporus palustis L.	(ip)
Agabus bipustulatus L.	(ip)
Agabus sturmi Gyll..	(ip)
Agabus paludosus F.	(rp)
Sigara nigrolineata Fieb.	(th)

Dazu kommen in weit geringerer Zahl, dennoch aber bemerkenswert:

Hydroporus discretus Fairm. (s. a. LÖDERBUSCH 1985!)	(rp)
Limnebius crinifer Rey	(ap)
Limnebius nitidus Marsh.	(rp)

Überraschend ist die hohe Frequenz von *Anacaena globulus,* einer krenophilen Art, die bisher als flugunfähig galt. Auch sie wurde von LÖDERBUSCH als Erstbesiedler zitiert. *Hydroporus discretus* Fairm. wird oft zusammen mit *Anacaena globulus* Payk. im Hypokrenon von Bergbächen und in Quellrieseln beobachtet. *Limnebius nitidus* Marsh. ist in Süddeutschland von mehreren Stellen des Isarufers bekannt, ansonsten ziemlich selten.

5. Aspekt des Artenschutzes

Vor dem Hintergrund der Sukzession erhalten die Probleme des Naturschutzes und der Gefährdung von Insekten durch Umweltveränderungen einen neuen Aspekt.
Zusätzliche Entscheidungshilfen für die Aufnahme von Arten in die ROTE LISTE bieten sich an, wenn man von der hergebrachten Anschauung abrückt, daß vor allem die seltenen Arten die am meisten gefährdeten sind. Beinahe das Gegenteil davon ist der Fall! Die individuenreichsten (und artenärmsten) Biotope sind die Extrembiotope, wie Hochmoore, Großseggenriede und Wildbäche; sie sind heute am meisten gefährdet und mit ihnen die Besiedler als gesamtes Kollektiv, in Mitteleuropa also die aquatischen Coleoptera *Hydroporus melanocephalus* Marsh. *Hydroporus obscurus* Sturm, *Ilybius aenescens* Th., *Ilybius crassus* Th., *Rhantus suturellus* Harr., *Ochthebius granulatus* Muls., *Helophorus tuberculatus* Gyll., *Helophorus laticollis* Th., *Helophorus asperatus* Rey etc. — ein Schluß, zu dem auch SCHAEFLEIN (1987) folgerichtig kommt.
Pionierarten dagegen, mögen sie noch so sporadisch, lokal und selten auftreten *(Coelambus latus* Schaum, *Potamonectes canaliculatus* Lac., *Rhantus consputus* Sturm, *Enochrus bicolor* F., *Helophorus croaticus* Kuw. etc.) haben immer die besseren Chancen der Verbreitung oder der Flucht, wenn Lebensräume unbewohnbar werden. Sie sind die am wenigsten gefährdeten Arten überhaupt.
Die geltenden ROTEN LISTEN sind nach diesen Gesichtspunkten zu revidieren!

6. Zusammenfassung

Betrachtet man die sukzessive Entwicklung eines Lebensraumes am Beispiel eines Gewässers in drei groben Stufen verlaufend als Protobiotop, Eubiotop und Extrembiotop, so läßt sich diesen Stufen eine ökologisch zugehörige Besiedlung durch Pionierarten, Ubiquisten und Spezialisten zurodnen.
Dabei stellen die Pionierarten eine anöke, kollektiv empfindliche Gruppe von sehr vagilen und kaum eingenischten Formen, die Ubiquisten eine euryöke, kollektiv unempfindliche Gruppe von mäßig habitatgebundenen Formen und die Spezialisten eine stenöke, selektiv unempfindliche, ansonsten aber sehr störanfällige Gruppe von hochangepaßten, fest eingenischten und (mit wenigen Ausnahmen) fast immobilen Formen dar. Diese letzte Gruppe enthält den höchsten prozentualen Anteil an flugunfähigen Insekten.
Die Zusammenfassung von regelmäßig vergesellschafteten Wasserinsekten gemeinsamer ökologischer Valenzen zu Assoziationen bestimmter Lebensräume und Sukzessionsstufen ermöglicht den Entwurf einer Entomosoziologie in Analogie zu bereits bestehenden pflanzensoziologischen Konzepten.

7. Zusammenfassende Tabellen und Abbildungen

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Tabelle 1

Sukzessionsstufen (Schematische Übersicht)

Sukzessionsstufe/Beispiel	Besiedler-Gr./Beispiel	Ökologische Bandbreite	Anpassung	Sensibilität
PROTOBIOTOP	**Pioniere**	a n ö k	unangepaßt	kollektiv-empfindlich
— Baggerweiher	— *Pot. canaliculatus* Lac.			
— Überschwemmungsfläche	— *Helophorus grandis* Ill.			
— Schottertümpel	— *Hydroporus marginatus* Dft.			
— Fahrspur	— *Hydroglyphus pusillus* F.			
— Telme	— *Chironomidae g. spp.*			
EUBIOTOP	**Ubiquisten**	e u r y ö k	breit angepaßt	kollektiv-unempfindlich
— Altwasser	— *Coelambus impressopunct.* Sch.			
— Wiesengraben, eutroph	— *Hydroporus palustris* L.			
— Augewässer	— *Agabus undulatus* Schrk.			
— Fischteich	— *Ilybius fenestratus* F.			
— Phragmitetum	— *Dytiscus marginalis* L.			
— Uferkrautzone, Fluß	— *Platambus maculatus* L.			
— Schlammtümpel	— *Ilybius fuliginosus* F.			
EXTREMBIOTOP	**Spezialisten**	s t e n ö k	hoch angepaßt	selektiv-unempfindlich
— Caricetum	— *Hydroporus striola* Gyll.			
— Sphagnetum	— *Agabus affinis* Thbg.			
— Salzlacke	— *Berosus spinosus* Stev.			
— Quelle	— *Agabus guttatus* Payk.			
— Therme	— *Laccobius thermarius* Tourn.			
— Schmelztümpel	— *Helophorus glacialis* Villa			
— Bergbach	— *Oreodytes rivalis* Gyll.			
— Alpensee	— *Pot. griseostriatus* Deg.			
— Sinterstrecke	— *Riolus subviolaceus* Müll.			

Tabelle 2

Stenökie-Formen bei Wasserinsekten

azidobiont (tyrphobiont) pH-Werte 3,0—4,5
azidophil (tyrphophil) pH-Werte 4,5—6,5
(Crenitis punctatostriata Letzn., *Hydrochus brevis* Hbst., *Helophorus tuberculatus* Gyll., *Hydroporus obscurus* Sturm, *Rhantus suturellus* Harris, *Graphoderus zonatus* Hoppe, *Acilius canaliculatus* Nicol., *Haliplus haydeni* Wehncke, *Coelambus novemlineatus* Steph., *Hygrotus decoratus* Gyll., *Ilybius crassus* Th., *Bidessus grossepunctatus* Vorbr., *Hydroporus scalesianus* Steph., *H. elongatulus* Sturm, *H. pubescens* Gyll., *H. melanarius* Sturm, *Agabus subtilis* Er., *Ag. chalconotus* Panz., *Ag. wasastjernai* Sahlbg., *Ag. unguicularis* Th., *Ag. striolatus* Gyll., *Ilybius guttiger* Gyll., *Colymbetes paykulli* Er., *Helophorus laticollis* Th., *Hel. asperatus* Rey, *Hel. strigifrons* Th., *Hel. flavipes* F. etc.)
halobiont Salz-Gehalt über 3,5%
halophil Salz-Gehalt 0,3—3,5%
(Berosus spinosus Stev., *Coelambus flaviventris* Motsch., *Agabus conspersus* Marsh., *Haliplus apicalis* Th., *Coelambus lautus* Schaum, *Coelambus enneagrammus* Ahr., *Helophorus fulgidicollis* Motsch. etc.)
rheobiont Strömung über 0,5 m/s
rheophil Strömung 0,05—0,5 m/s
(Hydraena gracilis Germ., *Hydraena riparia* Kug., *Elmis spp., Limnius spp., Oreodytes rivalis* Gyll., *Brychius elevatus* Panz., -
Deronectes platynotus Germ., *D., latus* Steph., *Potamonectes depressus* F., *Oreodytes septentrionalis* Gyll., etc.)
krenobiont Jahres-Temperatur-Amplitude unter 5°C
(Hydroporus longicornis Shp., *H. ferrugineus* Steph., *H. obsoletus* Aube, *H. kraatzi* Schaum, *Elmis latreillei* Bed., Parachiona picicornis Pict. etc.)
kryophil (kaltstenotherm) Temperatur-Maximum 8°C
(Helophorus schmidti Villa, *H. nivalis* Gir., *H. glacialis* Villa, *Hydroporus nivalis* Heer, *H. foveolatus* Heer, *Oreodytes davisi* Curt., (etc.)
thermophil Präferenz für Temperaturen über +20°C
(Hydroglyphus pusillus F., *Dytiscus circumflexus* F., *Laccobius gracilis* Motsch., *Helochares lividus* Forst., *Cloeon simile* Etn. etc.)
polyoxybiont
O_2-Gehalt über 7 mg/l
(Hydraena gracilis Germ., *Agabus nitidus* F., *Esolus angustatus* Müll., *Limnnius perrisi* Duf., *Elmis aenea* Müll., *Sigara hellensi* Sahlbg. etc.)
hygropetrisch In der Spritzzone von Wasserfällen, an Litoralblöcken, im Ufersand.
(Ochthebius granulatus Muls. *[bryophil], O. exsculptus* Germ. *[petrophil], O. gibbosus* Muls. *[psammophil], Helophorus arvernicus* Muls., *Laccobius alternans* Gene, *Crunoecia irrorata* Curtis etc.)
xylophil An und in faulendem Wasserholz, an Wehren, Pfosten etc.
(Macronychus quadrituberculatus Müll., *Potamophilus acuminatus* F. etc.)
petrophil Im Schottergrund von Fließgewässern
(Stenelmis canaliculata Gyll., *Elmis maugetii* Latr., *Limnius volckmari* Panz. etc.)
bryophil Obligatorische Bachmoosbewohner
(Hydraena pygmaea Waterh., *Hydraena minutissima* Steph., *Elmis obscura* Müll., *Oulimnius tuberculatus* Müll. etc.)
subterran Bewohner des Interstitials
(Siettitia balsetensis Ab., *S. avennionensis* Guign.)
titanophil Hohe Ca^{++}- und Mg^{++}-Konzentration, über 100 mg/l Ca^{++}
(Riolus cupreus Müll., *R. subviolaceus* Müll., *Normandia nitens* Müll., *Helophorus obscurus* Muls., *Hydroporus tessellatus* Drap., *Haliplus obliquus* F. etc.)

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Tabelle 3

Entstehung von Extrembiotopen

a) Zeitlich ablaufende Varianten:

See — Verlandung — Flachmoor — Hebung — Hochmoor
(pH-Wert absinkend)
(Eubiotop — Extrembiotop)

Überschwemmungsfläche — Verdunstung — Brackwasser — Salzlacke
(Cl-Konzentration zunehmend; pH-Wert steigend)
(Protobiotop — Extrembiotop)

b) Räumlich ablaufende Variante:

Quelle — Bach — Fluß — Altwasser
(Strömung zunehmend — abnehmend)
(Temperaturamplitude zunehmend — abnehmend)
(Extrembiotop — Eubiotop)

c) Sukzessionsfrei entstandene Biotope und Habitate:
Thermen, hygropetrische Zone, Wasserholzhabitate, Telmen u. a.

Tabelle 4

Flugfähigkeit aquatischer Coleoptera (n. JACKSON 1956 u. eigenen Beobachtungen)

Vorwiegend flugunfähige Bewohner von Extrembiotopen (ohne Halophile)		Voll flugfähige Bewohner von Protobiotopen (mit Halophilen)	
Hydroporus ferrugineus Steph.	(kb)	*Hydroglyphus pusillus* F.	(th)
Hydroporus obsoletus Aube	(kb)	*Coelambus lautus* Schaum	(hp)
Hydroporus obscurus Sturm	(ab)	*Coelambus confluens* F.	(sp)
Hydroporus melanarius Sturm	(ab)	*Coelambus flaviventris* Motsch	(hb)
Potamonectes assimilis Payk.	(rp)	*Hydropoprus marginatus* Dft.	(sp)
Oreodytes rivalis Gyll.	(rb)	*Potamonectes canaliculatus* Lac.	(sp)
Agabus affinis Payk.	(ab)	*Scarodytes halensis* F.	(sp)
Agabus guttatus Payk.	(kb)	*Agabus conspersus* Marsh.	(hp)
Agabus labiatus Brahm	(ap)	*Agabus nebulosus* Forst.	(sp)
Agabus undulatus Schrk.	(ip)	*Ilybius subaeneus* Er.	(sp)
Agabus unguicularis Th.	(ap)	*Rhantus bistriatus* Bergstr.	(ph)
Agabus congener Thbg.	(ap)	*Rhantus exsoletus* Forst.	(ph)
Platambus maculatus L.	(rp)	*Rhantus notatus* F.	(ph)
Orectochilus villosus Müll.	(rb)	*Dytiscus circumflexus* F.	(sp)
Anacaena globulus Payk. ??	(kp)	*Helophorus dorsalis* Marsh.	(th)
Hydraena nigrita Germ.	(kp)	*Laccobius minutus* L.	(ap?)
Hydraena gracilis Germ.	(rb)	*Berosus signaticollis* Charp.	(th)
		Berosus spinosus Stev.	(hb)
		Haliplus lineatocollis	(rp?)

Spezialisten, bei welchen die Flugfähigkeit noch weitgehend erhalten ist:

Hydroporus pubescens Gyll.	(ap)
Hydroporus incognitus Shp.	(ap)
Hydroporus nigrita F.	(st)
Potamonectes griseostriatus Deg.	(st)
Agabus biguttatus Ol.	(rb)
Agabus chalconotus Panz.	(ap)
Ilybius aenescens Th.	(ap)
Dytiscus semisulcatus Müll.	(ap)
Gyrinus minutus F.	(ab)
Enochrus affiniis Thbg.	(ap)
Limnebius truncatellus Thbg.	(st)

Abkürzungen:

ab	azidobiont (tyrphobiont)	ap	azidophil (tyrphophil)
hb	halobiont	hp	halophil
ip	iliophil	lp	limnophil
kb	krenobiont	kp	krenophil
ph	phytophil	rb	rheobiont
rp	rheophil	sp	silicophil
st	kaltstenotherm	th	thermophil

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Tabelle 5

Ausgewählte Pioniere, Ubiquisten und Spezialisten aus verschiedenen Ordnungen der aquatischen Insecta (ohne Coleoptera).

Pioniere	Ubiquisten	Spezialisten
EPHEMEROPTERA		
Cloeon simile Etn.	*Cloeon dipterum* L. *Ephemerella mucron* Bgtss. *Centroptilum luteolum* Müll. *Caenis horaria* L. *Ephemera vulgata* L.	*Ecdyonurus torrentis* Kimm. *Ecdyonurus venosus* F. *Baetis alpinus* Pict. *Ameletes inopinatus* Etn. *Rhithrogena iridina* Kolen.
ODONATA		
Libellula depressa L. *Orthetrum cancell.* L.	*Coenagrion puella* L. *Aeschna cyanea* Müll. *Anax imperator* Leach *Lestes sponsa* Hans. *Ischnura elegans* Lind.	*Aeschna juncea* L. *Aeschna subarctica* Walk. *Cordulegaster boltoni* Don. *Leucorrhinia dubia* Lind. *Somatochlora arctica* Zett. *Somatochlora alpestris* Selys. *Calopteryx virgo* L.
PLECOPTERA		
(Wenig erforscht)	*Nemoura cinerea* Retz. *Nemurella picteti* Klp. *Amphinemura sulcicoll.* Steph. *Leuctra fusca* L.	*Perla marginata* Panz. *Leuctra prima* Kmp. *Chloroperla tripunctata* Scop.
HETEROPTERA		
Notonecta viridis Delc. *Sigara nigrolineata* Fieb. *Sigara lateralis* Leach *Sigara limitata* Fieb.	*Corixa punctata* Ill. *Sigara striata* Fieb. *Notonecta glauca* L. *Nepa cinerea* L. *Sigara falleni* Fieb. *Gerris lacustris* L.	*Cymatia bonsdorffi* Sahlb. *Corixa panzeri* Fieb. *Paracorixa concinna* Fieb. *Hesperocorixa castanea* Th. *Sigara stagnalis* Leach *Sigara hellensi* Sahlb. *Notonecta lutea* Müll. *Aphelocheirus aestivalis* F. *Mesovelia furcata* Muls. & Rey *Hebrus ruficeps* Th.
DIPTERA		
Telmatopelopia nemorum G. *Zavrelimyia hirtimana* K. *Zavrelimyia nubila* Melg.	*Chironomini* spp. *Chironomus dorsalis* Melg. *Ch. plumosus* L. *Micropsectra atrofasc.* K. *Micropsectra bidentata* G.	*Dixa* spp. *Simuliidae* g.spp. *Chir.: Diamesinae* g. spp.
TRICHOPTERA		
(Wenig erforscht)	*Limnephilus rhombicus* L. *Limnephilus lunatus* Curt. *L. flavicornis* F. *Agrypnia varia* F. *Triaenodes bicolor* Curt.	*Crunoecia irrorata* Curt. *Parachiona picicornis* P. *Limnephilus sericeus* Say *Limnephilus luridus* Curt.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

8. Literatur

BERNHARDT, K.-G. (1985):
Das Vorkommen, die Verbreitung, die Standortansprüche und Gefährdung der Vertreter der Div. Hydrocoriomorpha und Amphibicoriomorpha STICHEL 1955 (Heteroptera) in der Westfäl. Bucht und angrenzenden Gebieten. — Abh. Westf. Mus. f. Naturk., 47 Jhg. Heft 2. 30 pp.

BROWN, E. S. (1951):
The relation between migration-rate and type of habitat in aquatic insects with special reference to certain species of Corixidae. — Proc. zool. Soc. London, 121; p. 539—545.

CASPERS, N. (1983):
Sukzessionsanalyse des Makrozoobenthos eines neu angelegten stehenden Gewässers.-Arch. Hydrobiol. Suppl. 65, p.300—370.

CUPPEN, J. G. M. (1986):
The influence of acidity and chlorinity on the distribution of Hydroporus species (Coleoptera, Dytiscidae) in the Netherlands. — Entomol. Basil. 11, p. 327—336.

DETTNER, K. (1976):
Populationsdynamische Untersuchungen an Wasserkäfern zweier Hochmoore des Nordschwarzwaldes.-Arch. Hydrobiol. 77/3; p. 375—402.

FERNANDO, C. H. (1958):
The colonization of small freshwater habitats by aquatic insects. 1. General discussion, methods and colonization in the aquatic Coleoptera. Ceylon J. Sci. biol. Sci. 1, p. 117—154.

FLECHTNER, G. (1986):
Association analysis of water beetle communities (Coleoptera: Dytiscidae et Haliplidae). — Entomol. Basil., 11, p. 297—308.

HEBAUER, F. (1974):
Über die ökologische Nomenklatur wasserbewohnender Käferarten. — Nachr. Bl. Bay. Ent. 23. Jhg. Nr. 5, p. 87—92.

—— (1976):
Subhalophile Dytisciden. Beitrag zur Ökologie der Schwimmkäfer (Coleoptera, Dytiscidae). — Ent. Bl. Bd. 72, Heft 2; p. 105—113.

—— (1984):
Der hydrochemische und zoogeographische Aspekt der Eisenstorfer Kiesgrube bei Plattling Ndby. — Akademie f. Naturschutz und Landschaftspflege ANL Laufen/Salzach. Bericht 8, p. 79—103.

HEUSSER, H. (1971):
Kiesgruben als Lebensraum. — Natur u. Landschaft, 46; p. 40—42.

HOCH, K. (1956):
Wasserkäfer aus der Quellregion einiger Hunsrückbäche bei Kastellaun. — Decheniana 108, p. 225—234.

HORION, A. (1941):
Faunistik der deutschen Käfer, Bd. 1, Adephaga, Caraboidea — Krefeld, Goecke & Evers. 463 pp.

HUTCHINSON, G. E. (1957):
Concluding remarks.-Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology, 22; p. 415—427.

ILLIES, J. (1971):
Einführung in die Tiergeographie. — G. Fischer, Stuttgart, 91 pp.

JACKSON, D. J. (1952):
Observation on the capacity for flight of water beetles. Proc. Roy. ent. Soc. London A 27, p. 57—70.

—— (1955):
Observations on flying and flightless water beetles. — Journ. Linn. Soc. Zool. Vol. XLII, 42 pp.

—— (1956):
The capacity for flight of certain water beetles and its bearing on their origin in the Western Scottish Isles. — Linn. Soc. London, Session 167, 1954—55; p. 76—96.

—— (1973):
The Influence of flight capacity on the distribution of aquatic Coleoptera in Fife and Kinross-Shire.—Entom. Gaz. 24; p. 247—293.

JOGER, U. (1981):
Die wassergefüllte Wagenspur: Untersuchungen an einem anthropogenen Miniatur-Ökosystem. — Decheniana 124; p. 69—112.

KOCH, K. (1972):
Vergleichende Untersuchungen über die Bindung aquatiler Coleopteren an ihre Lebensräume im Neusser Raum. — Decheniana 124, p. 69—112.

KRAMER, H. (1964):
Ökologische Untersuchungen an temporären Tümpeln des Bonner Kottenforstes. — Decheniana 117; p. 53—132.

LÖDERBUSCH, W. (1985):
Wasserkäfer und Wasserwanzen als Besiedler neuangelegter Kleingewässer im Raum Sigmaringen. — Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad. — Württ. 59/60, p. 421—456.

MEYER, W. & DETTNER , K. (1981):
Untersuchungen zur Ökologie und Bionomie von Wasserkäfern der Drover Heide bei Düren (Rheinland). — Decheniana (Bonn) 134, p. 274—291.

SCHAEFLEIN, H. (1987):
Das Vorkommen von Coelambus lautus Schaum, 1843, mit nomenklatorischen, faunistischen und ökologischen Bemerkungen (Col., Dytiscidae). — Entomofauna, Zeitschr. f. Entomologie, Bd. 8, Heft 22; Linz; p. 309—332.

SILBY, R. & CALOW, P. (1985):
Classification of habitats by selection pressures: a synthesis of life-cycle and r/K theory, in: SILBY, R. M., SMITH, R. H. (eds.): Behavioural Ecology. Blackwell, Oxford; p. 75—90.

SÜSELBECK, G. (1979):
Untersuchungen zur Konkurrenzvermeidung und Einnischung bei Schwimmkäfern *(Dytiscidae, Coleoptera)*. — Diplomarbeit, Freibg. i. Br.

—— (1987):
Schwimmkäfer *(Dytiscidae, Coleoptera)* und ihre Gewässer. Untersuchungen zur Biologie mitteleuropäischer Agabus-, Ilybius- und Rhantus-Arten. — Dissertation Albert-Ludwigs-Universität Freiburg i. Br. 315 pp.

THIENEMANN, A. (1950):
Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. Die Binnengewässer 18. — Stuttgart, 809 pp.

WESTPHAL, U. (1984):
Die Besiedlung künstlicher Kleinstgewässer in Abhängigkeit von Fläche und Substrat. Ökologische Untersuchungen an normierten Modellökosystemen. — Dissertation, Univ. Marburg.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Franz Hebauer
Wagnerstraße 4
D-8360 Deggendorf

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Bayerischen Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Jahr/Year: 1988

Band/Volume: 12_1988

Autor(en)/Author(s): Hebeauer Franz

Artikel/Article: Gesichtspunkte der ökologischen Zuordnung aquatischer Insekten zu den Sukzessionsstufen der Gewässer 229-239