

FID Biodiversitätsforschung

Decheniana

Verhandlungen des Naturhistorischen Vereins der Rheinlande und
Westfalens

Die aquatilen Koleopteren westdeutscher Augewässer insbesondere des
Mündungsgebietes der Sieg - mit 12 Tabellen, 5 Abbildungen im Text und
3 Tafeln : mit einem Vorwort von Joachim Illies, Schlitz

Hoch, Karl

1968

Digitalisiert durch die *Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg, Frankfurt am Main* im
Rahmen des DFG-geförderten Projekts *FID Biodiversitätsforschung (BIOfid)*

Weitere Informationen

Nähere Informationen zu diesem Werk finden Sie im:

Suchportal der Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg, Frankfurt am Main.

Bitte benutzen Sie beim Zitieren des vorliegenden Digitalisats den folgenden persistenten
Identifikator:

[urn:nbn:de:hebis:30:4-170418](https://nbn-resolving.org/urn:nbn:de:hebis:30:4-170418)

Festschrift „40 Jahre Arbeitsgemeinschaft rheinischer Coleopterologen (1927—1967)“

Die aquatilen Koleopteren westdeutscher Augewässer insbesondere des Mündungsgebietes der Sieg *)

Von **Karl Hoch** †, Bonn

Mit 12 Tabellen, 5 Abbildungen im Text und 3 Tafeln

Mit einem Vorwort von **Joachim Illies**, Schlitz

(Eingegangen am 15. 1. 1967)

VORWORT

Rektor **KARL HOCH** hat das Erscheinen seiner Arbeit über die Augewässer der Sieg nicht mehr erleben dürfen; seine Freunde vom Naturhistorischen Verein der Rheinlande und Westfalens konnten ihm kein besseres Denkmal setzen als durch die Drucklegung dieser nachgelassenen Schrift, mit der er sich posthum als das enthüllt, was er eigentlich von Anbeginn seiner Naturforschertätigkeit war: als Limnologe.

Vor mehr als einem halben Jahrhundert wurde der junge Lehrer **KARL HOCH** an die Schule in Menden an der Sieg versetzt und nahm dort nach Ende des ersten Weltkrieges seine Tätigkeit auf. Wie sein Freund **HORION**, der Altmeister rheinischer Koleopterologie, in der Würdigung zu **HOCHS** 75. Geburtstag feststellt, ist dieser Ort und dieser Fluß „zum Schicksalsort seines Lebens geworden, der ihn zum Hydrobiologen machte“. Die Erforschung der Sieg-Altwässer zieht sich wie ein roter Faden durch sein ganzes Leben als rheinischer Naturforscher.

*) Es erschien als ein Gebot der Pietät, das nachgelassene Manuskript des Verfassers in möglichst unveränderter Form zu veröffentlichen. So wurden die redaktionellen Änderungen im Text und bei den Tabellen auf das unbedingt Notwendige beschränkt. Soweit als möglich wurden die Originalentwürfe der Abbildungen für die Herstellung der Klischees verwendet. Die unumgängliche Umzeichnung der Kartenskizze des Untersuchungsgebietes (Abb. 1) besorgte Herr Prof. Dr. **W. Eschrich** (Bonn). Das Literaturverzeichnis wurde nach den Aufzeichnungen des Verfassers von Herrn **W. Lucht** (Düsseldorf) mit Unterstützung durch Herrn Prof. Dr. **J. Illies** (Schlitz) zusammengestellt. Die Druckkorrekturen wurden von Fräulein Dr. habil. **K. Kümmel** (Brackenheim) und Herrn **W. Lucht** gelesen. Allen Genannten sei für ihre wertvolle Hilfe bestens gedankt. — Die Red.

Das Mündungsgebiet der Sieg in der Kölner Bucht der Rheinebene ist eine der ganz wenigen Flußlandschaften unserer Heimat, in der sich die zahlreichen Altwässer und Totarme als Zeugen der quartären Flußgeschichte verhältnismäßig unverändert und von der Zivilisation noch unberührt erhalten haben. Ein ideales Gelände, um in den ehemaligen Flußschlingen Limnologie zu treiben, d. h. die Flora und Fauna in ihrer Abhängigkeit von der Umgebung zu untersuchen, vor allem in Hinblick auf die Frage, wie sich die Besiedlung solcher ehemaligen Flußabschnitte nach ihrer Trennung vom Fließgewässer an die veränderten Bedingungen eines stehenden Gewässers anpaßt, und wie die jährlichen Hochwässer auf diese sich differenzierenden Gesellschaften einwirken.

Dazu muß man freilich eine solide systematische Kenntnis besitzen: bei der sehr artenreichen und bunten Zusammensetzung dieser Biotope und bei den systematischen Schwierigkeiten in den in Betracht kommenden Gruppen, von denen Tausende von Individuen zu sichten sind, ist das lohnende limnologische Ziel nur dem souveränen Fachkenner zugänglich. Das mag der entscheidende Grund dafür sein, daß in der limnologischen Bestandsaufnahme die Wasserinsekten noch längst nicht zureichend berücksichtigt worden sind. Gerade sie aber machen eine entscheidende Komponente der Besiedler solcher Gewässertypen aus. Unter ihnen sind die Wasserkäfer die artenreichste und auffallendste Gruppe.

So darf man wohl sagen, daß die Entomologie es der Limnologie zu danken hat, daß HOCH sich zum Wasserkäferspezialisten ausbildete und in dieser Kennerschaft mehr als 40 Jahre lang in unzähligen Sammlungen von Privaten und Museen die Bestände und Ausbeuten bearbeitete und determinierte. Der Hinweis „det. K. HOCH“ für die Wasserkäfer fehlt in kaum einer einschlägigen limnologischen deutschen Doktorarbeit aus diesem Zeitraum, und so ist es kein Wunder, daß bei so viel stetiger Hilfsbereitschaft für seine eigene, selbstgestellte Forschungsaufgabe nie genug Zeit übrigblieb.

Doch hat diese treue Determinationshilfe bei der limnologischen Bestandsaufnahme für HOCH selbst wenigstens den einen Vorteil gehabt, daß er über Verbreitung und Ökologie unserer Arten eine Kenntnis zusammentrug, die einmalig bleiben wird. (Sie hat ihren zusammenfassenden Ausdruck 1967 in seinem Wasserkäferkapitel der „Limnofauna europaea“ gefunden). Zugleich damit wurde er mit allen ökologischen und speziell limnologischen Methoden und Aufgabenstellungen so intensiv vertraut, daß er — und in dieser kenntnisreichen Art wohl nur er — mit seiner Siegarbeit ein Kabinettstück klassischer limnologischer Feldarbeit ausführen konnte.

Hier liegt nicht die Studie eines entomologischen Spezialisten vor, der dem Zuge der Zeit folgend seine Sammeltätigkeit mit einem ökologischen Überbau versieht und so (umgekehrt wie in REITERS „Fauna Germanica“, wo ökologische Angaben grundsätzlich in Petit gedruckt wurden) die Systematik in Kleindruck bringt und durch viel Ökologie schmackhaft macht. Solche selbstgenügsame Faunistik, die er einmal treffend als „späte Reste der Biedermeierzeit“ glossierte, ist in seiner Siegarbeit nirgends zu spüren, auf jeder Zeile dagegen das Bemühen, Ökologie zu treiben, d. h. die Umweltbeziehungen der Besiedler eines Lebensraumes und damit auch diesen selbst zu verstehen.

Limnologische Untersuchungen an Fluß-Altwassern sind selten, bei spezieller Berücksichtigung der Käfer gibt es für sie überhaupt keine Parallele im mitteleuro-

päischen Schrifttum. HOCH mußte daher Pionierarbeit leisten mit seiner Sieg-Untersuchung. So ist eine biozönotische Analyse eines Lebensraumes entstanden, wie sie nur in bester THIENEMANN-Tradition möglich war. Die vergleichende Bestandsaufnahme der einzelnen Altarme und ihre physiographische Charakterisierung, der Einfluß der Abwässer, die Populationsschwankungen nach Art und Individuendichte (hier das interessante Sonderphänomen der Schwarmbildung) und die Einwirkung der Hochwässer sind Gegenstand dieser Untersuchung. Zu allen Fragen werden fundierte, in langjährigem Vergleich abgesicherte Antworten gefunden und damit entsteht ein Standard, der zum Ausgangspunkt für regionallimnologische Vergleiche dienen kann. Diese Vergleiche mit anderen Gebieten wurden ebenfalls begonnen, doch blieb der geplante dritte Teil der Arbeit unvollendet, in dem der biozönotische Vergleich zu den Fließgewässern selbst durchgeführt werden sollte. So bedauerlich dies ist, KARL HOCHS „Unvollendete“ ist auch ohne diesen Schlußteil als wesentlichste Frucht seines wissenschaftlichen Lebenswerkes von großem und bleibendem Wert für die Binnengewässerkunde.

Es ist tragisch, daß sein Eintritt in die Reihen der Limnologen, der den Amateur und Käferspezialisten so spät als vollwertigen Forscher in dieser Wissenschaft etabliert, erst nach seinem Tode erfolgt, so daß sein erstes Wort hier zugleich sein letztes ist. Er hätte noch vieles und Wichtiges mehr zu sagen gehabt. Doch was bleibt, ist die Freude, daß dieses Werk, auf das die wenigen, die von seinem Entstehen wußten, so lange schon warteten, nun in den Annalen des Vereines erscheint, dessen Ehrenmitglied er war. Seine vielen Freunde unter den Kolenpterologen bedürfen keines äußeren Denkmals, um seiner stets in Wehmut zu gedenken. Doch mit dieser Arbeit wird er weiter wirken auch bei denen, die ihn nicht kannten, denn das Ergebnis seiner stillen, klugen und fleißigen Forscherarbeit wird allen zukünftigen Bearbeitern der Biozönologie von Altwässern unentbehrlich sein. So wird er auch weiterhin hilfreich zur Stelle sein, wenn es um Wasserkäfer geht und um die Erforschung ihrer Ökologie. Wer KARL HOCH kannte, weiß, daß dies der schönste und einzige Lohn ist, auf den er mit seiner Arbeit hoffte.

J. Illies

INHALTSÜBERSICHT		Seite
Einleitung		85
Die Aufgabe und ihre Durchführung		85
A. Die aquatilen Koleopteren der Augewässer der Sieg		86
I. Das Untersuchungsgebiet		86
1. Geologie und Morphologie		86
2. Klima		88
3. Besiedlung		88
II. Die Einteilung und physiographische Eigenart der Augewässer		88
1. Einteilung		88
2. Wasserspeisung		89
3. Wasserspiegelschwankungen		90
4. Thermik		90
5. Schichtung		90
6. Chemismus		90
III. Die untersuchten Biotope		90
1. Benennung und Form		90
2. Grundwasser		92
3. Hochwässer		92
4. Temperatur		92
5. pH und Härte		93
6. Vegetation		94
7. Verschmutzung		95
8. Alter		96
IV. Methode		97
V. Die bisherige koleopterologische Erforschung der Augewässer der Sieg		99
VI. Die Ausbeuten und ihre biozöologische Auswertung		99
1. Terminologie und Nomenklatur		99
2. Gesamtübersicht		100
3. Der Käferbestand der T. A. 2, 1 und 4		101
4. Der Käferbestand des T. A. 6		105
5. Die abwasserbelasteten Fundgewässer		106
a. Der T. A. 3		106
b. Das Altwasser 5		107
VII. Allgemeine biozöologische Betrachtung		108
VIII. Einzelfragen		109
1. Schwankungen in der Zusammensetzung des Käferbestandes während des Jahres		109
2. Einwirkung der Hochwässer auf die Höhe des Käferbestandes		111
3. Die Einwirkung der Hochwässer auf die Zusammensetzung des Käferbestandes		113
4. Populationsschwankungen und Schwarmbildung		119
B. Die aquatilen Koleopteren anderer deutscher Augewässer		123
I. Augewässer der Köln-Bonner Terrassenebene		123
II. Augewässer des Rheingebiets südlich und nördlich der Siegmündung		124
1. Bodensee und Oberrheingebiet		124
2. Mittelrheingebiet		126
3. Niederrheingebiet		127
III. Augewässer der Hase (Nebenfluß der Ems)		127
IV. Augewässer des Flußgebietes der Fulda		129
V. Augewässer der Ammer (Oberbayern)		129
C. Anhang		
Verzeichnis der in der Siegniederung nachgewiesenen Wasserkäferarten		130
Literaturverzeichnis		131

Einleitung

Die **Limnologie** als Teilgebiet der Ökologie ist die Lehre von den Lebensvorgängen, den Organismen und ihren Umweltbeziehungen im stehenden und fließenden Süßwasser (ILLIES 1961). Eine ihrer Aufgaben ist die Typologisierung der verschiedenartigen Gewässer, die sich nicht nur durch ihre Bodenform, die Wasserführung, ihren Chemismus usw., also durch abiotische Faktoren voneinander unterscheiden, sondern auch durch die Zusammensetzung ihrer Tierbestände.

Hatte sich das Interesse der Limnologen zunächst der Erforschung der Seen zugewandt, so wurde doch bald auch die Untersuchung anderer Formen stehender und fließender Gewässer in das Arbeitsprogramm aufgenommen. Zunächst wandte sich die Aufmerksamkeit Gewässern mit extremen Lebensbedingungen zu, so den Quellen, Bächen und Moorgewässern. In ihnen ist die Artenzahl der Lebewesen geringer und überschaubarer und damit charakteristischer bei oft großer Individuenzahl. Die Erforschung der kleineren Gewässer vom Typ des Weihers, also der stehenden Gewässer ohne pflanzenleere Tiefenzone, wurde erst später in Angriff genommen, denn es herrschte mehr oder weniger die Meinung, daß in diesen Gewässern (Weiher, Teiche, Augewässer, Gräben usw.) mit ihren variablen Lebensbedingungen die Artenzahl zu groß und zu wenig kennzeichnend sei, als daß sie eine Unterteilung gestatte. Soweit dies mein Arbeitsgebiet, die aquatilen Koleopteren betrifft, ist es aber bemerkenswert, daß viele Spezialisten (GERHARD, SCHOLZ, ZIMMERMANN, GUIGNON, FR. BALFOUR-BROWNE u. a.) auch bei den weierartigen Gewässern die von bestimmten Käferarten bevorzugten Biotope genannt haben. Den Augewässern, dem Gegenstand dieser Arbeit, hat meines Wissens bisher nur ENGELHARDT (1951) seine Aufmerksamkeit zugewandt, allerdings im Rahmen einer Veröffentlichung, in der er sich vorwiegend mit den Insekten der Fließgewässer beschäftigte. Die Nähe der Siegmündung, die von meinem Wohnort Bonn leicht zu erreichen ist, veranlaßte mich, diesem Gewässertyp meine Aufmerksamkeit zuzuwenden.

Die Aufgabe und ihre Durchführung

VON MITIS (1938) und GROHS (1943) haben, wie noch ausführlich darzulegen ist, eine Einteilung der Augewässer vorgenommen und ihre Physiographie herausgestellt. Mit dem Vorkommen von Insekten befassen sie sich nicht. Durch meine Arbeit wollte ich versuchen festzustellen, ob dieser Einteilung und Kennzeichnung eine ihr eigentümliche Käferfauna entspricht, die sie von andern Gewässern unterscheidet. Hierbei habe ich mich deshalb auf die aquatilen Koleopteren beschränkt, weil mir nur für diese ein ausreichendes Vergleichsmaterial für einen größeren Bereich zur Verfügung stand.

Den Plan für diese Arbeit entwarf ich im Winter 1947/48. Sie sollte in 3 bis 4 Jahren abgeschlossen werden. Es zeigte sich jedoch, daß zu dieser Zeit die Ergebnisse noch nicht genügend gesichert waren. Zudem hemmte berufliche Beanspruchung den Fortgang, so daß ich schließlich die Beobachtungszeit bis 1959 ausdehnte. Leider liegen aus den Jahren 1950 und 1957 keine Ausbeuten vor, da ich wegen schwerer Erkrankung das Sieggebiet nicht aufsuchen konnte.

Dem nachfolgenden Bericht werden vorausgeschickt die Beschreibung des Untersuchungsgebiets und eine Darlegung der Physiographie und Einteilung der Augewässer im allgemeinen und der Augewässer der Sieg im besonderen. Sie bilden die

Grundlage für die Erörterung über den Käferbestand des untersuchten Biotops und für dessen biozönologische Auswertung, wobei auf die Besonderheiten der verschiedenen Lebensräume eingegangen wird. Die Ergebnisse dieser Auswertung verlangten die klärende Besprechung von Einzelfragen. Sie betreffen die Veränderungen des Käferbestandes im Verlauf des Jahres, während mehrerer Jahre und die Auswirkung der Hochwässer.

Die Feststellungen dieses ersten Teils haben zunächst nur Geltung für das untere Sieggebiet. Da aber die allgemeine Gültigkeit der gewonnenen Resultate zu prüfen war, insbesondere regionale Faktoren berücksichtigt werden mußten, werden im zweiten Teil der Arbeit die Ergebnisse mit den Ausbeuten anderer Augewässer der Sieg, des Rheins, der Mosel, Ahr, Fulda, Hase und Ammer verglichen. Im dritten Teil der Arbeit wird gezeigt, wie sich die Käferbestände der Augewässer von solchen der nächstverwandten weitherartigen Gewässer, aber auch der Fließgewässer, mit welchen sie zeitweilig oder dauernd in Verbindung stehen, unterscheiden ¹⁾.

Ein Verzeichnis aller in den Augewässern der Sieg gefundenen Arten der Koleopteren beschließt die Arbeit.

A. Die aquatilen Koleopteren der Augewässer der Sieg

I. Das Untersuchungsgebiet

1. Geologie und Morphologie

Die von der Ville (Vorgebirge) und dem Bergischen Land begrenzte Köln-Bonner Terrassenebene (MÜLLER-MINY 1961) öffnet sich in ihrem inneren Winkel zu einer kleineren, der Siegburger Bucht. Bei Hennef (Sieg) beginnend, endet sie mit breiter Front am Rhein nördlich von Bonn. Beide Terrassenlandschaften haben sich im Diluvium und Alluvium gebildet. Als sich am Ende des Tertiärs das fast auf Meereshöhe abgetragene rheinische Gebirgsland langsam hob, schnitten sich die Flüsse in den Untergrund ein. Langsamen Hebungen folgten Zeiten des Stillstandes. Während sich bei den Hebungen der Fluß tiefer einschneidet, lagerte er beim Stillstand große Schottermassen ab. Bei erneuter Hebung wurden die so gebildeten Talböden z. T. erodiert und blieben an vielen Stellen als schmälere oder breitere, den Fluß begleitende Bänder erhalten. Hier interessiert nur die noch im Diluvium gebildete obere Niederterrasse, die im Mündungsgebiet der Sieg z. T. dem Terrassensystem des Rheines, z. T. dem der Sieg angehört. Die obere Niederterrasse ist hochwasserfrei, seit alter Zeit besiedelt und dem Acker- und Gemüsebau erschlossen. Ihre Ränder (Abb. 1) ziehen sich nördlich der Sieg von Mondorf über Bergheim, Müllekoven, Eschmar und südlich von Schwarz-Rheindorf über Geislar, Meindorf, Niedermenden flußaufwärts. Zwischen den Rändern der oberen Niederterrasse erstreckt sich das alluviale Hochflutbett der Sieg in einer Höhenlage zwischen 45 und 51 m. In diesem Gebiet hat die Sieg oftmals ihren Lauf verlegt oder Nebenarme gebildet. Sie sind als Rinnen im Gelände erkennbar, teils bei mittlerem Wasserstande trocken liegend, teils mit Wasser gefüllt. Dieses Überschwemmungsgebiet ist bestanden von einem parkähnlichen Kultur-Auenwald (UHRIG 1953) und kann als Pappel-Weiden-Au bezeichnet werden. Den Boden zwischen den Bäumen bedecken Glatthaferwiesen,

¹⁾ Dieser dritte Teil der Arbeit wurde nicht mehr ausgeführt. (Red.)

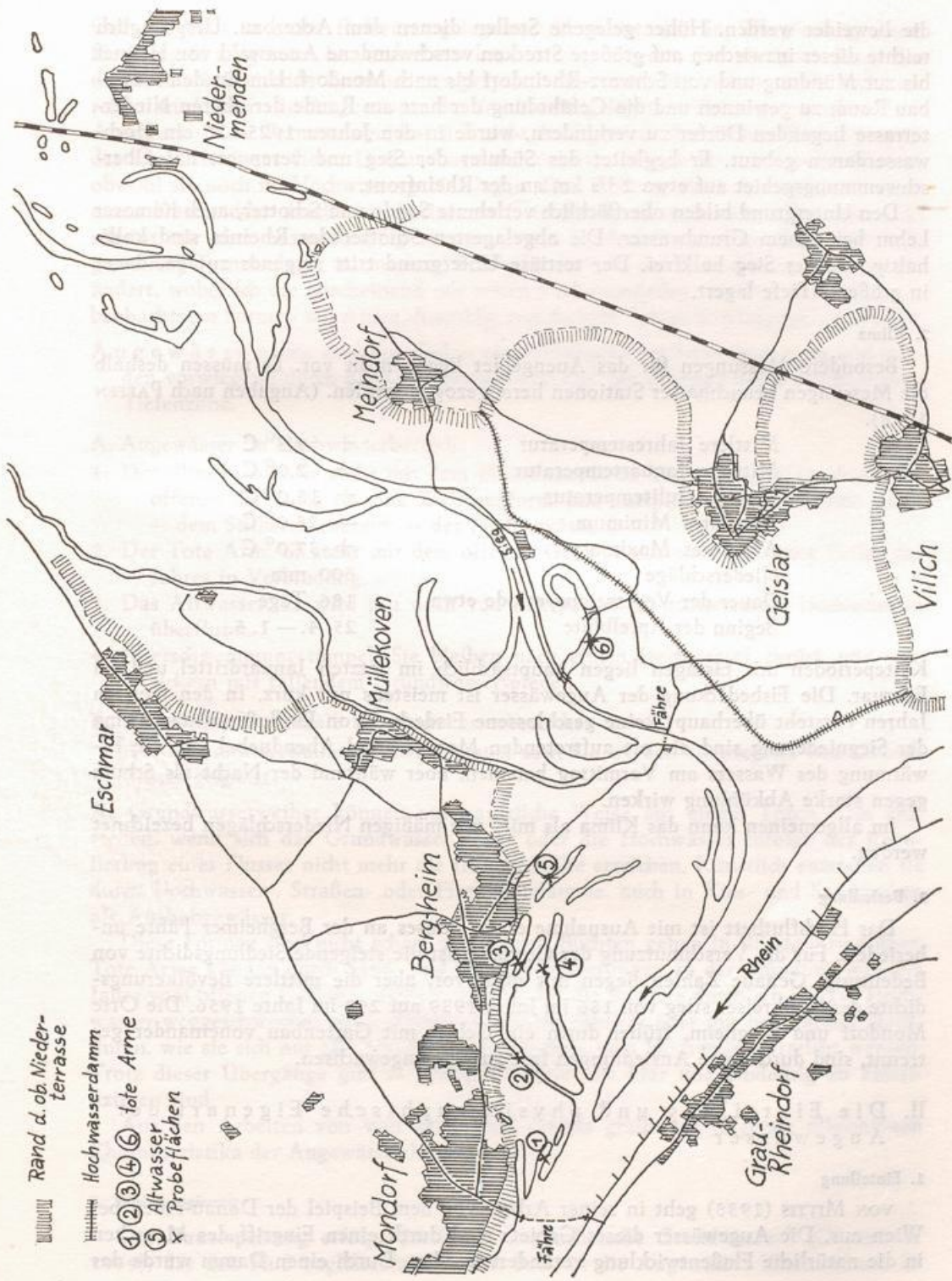


Abb. 1. Kartenskizze des Mündungsgebietes der Sieg.
 ① ② ③ ④ ⑤ ⑥ werden im Text der Arbeit als „T. A. 1, 2, 3, 4 und 6“, ⑤ als „Altw. 5“ bezeichnet.

die beweidet werden. Höher gelegene Stellen dienen dem Ackerbau. Ursprünglich reichte dieser inzwischen auf größere Strecken verschwundene Auenwald von Hennef bis zur Mündung und von Schwarz-Rheindorf bis nach Mondorf. Um für den Ackerbau Raum zu gewinnen und die Gefährdung der hart am Rande der oberen Niederterrasse liegenden Dörfer zu verhindern, wurde in den Jahren 1925–26 ein Hochwasserdamm gebaut. Er begleitet das Südufer der Sieg und verengert das Überschwemmungsgebiet auf etwa 2 1/2 km an der Rheinfront.

Den Untergrund bilden oberflächlich verlehmt Sande und Schotter, auch humoser Lehm bei nahem Grundwasser. Die abgelagerten Schotter des Rheines sind kalkhaltig, die der Sieg kalkfrei. Der tertiäre Untergrund tritt nirgends zutage, da er in größerer Tiefe lagert.

2. Klima

Besondere Messungen für das Auengebiet liegen nicht vor. Es müssen deshalb die Messungen benachbarter Stationen herangezogen werden. (Angaben nach PAFEN 1958).

Mittlere Jahrestemperatur	+ 9,5° C
Mittlere Januar-temperatur	+ 2,0° C
Mittlere Juli-temperatur	+ 18,0° C
Absolutes Minimum	— 25,0° C
Absolutes Maximum	+ 37,0° C
Niederschläge	600 mm
Dauer der Vegetationsperiode etwa	186 Tage
Beginn der Apfelblüte	25. 4. — 1. 5.

Kälteperioden mit Eistagen liegen hauptsächlich im letzten Januardrittel und im Februar. Die Eisbedeckung der Augewässer ist meistens nur kurz. In den meisten Jahren entsteht überhaupt keine geschlossene Eisdecke. Von Einfluß auf das Klima der Siegniederung sind die oft auftretenden Morgen- und Abendnebel, die die Erwärmung des Wassers am Vormittag hemmen, aber während der Nacht als Schutz gegen starke Abkühlung wirken.

Im allgemeinen kann das Klima als mild mit mäßigen Niederschlägen bezeichnet werden.

3. Besiedlung

Das Hochflutbett ist mit Ausnahme eines Hauses an der Bergheimer Fährre unbesiedelt. Für die Verschmutzung der Gewässer ist die steigende Siedlungsdichte von Bedeutung. Genaue Zahlen liegen mir nicht vor, aber die mittlere Bevölkerungsdichte des Siegkreises stieg von 186 im Jahre 1939 auf 259 im Jahre 1956. Die Orte Mondorf und Bergheim, früher durch ein Gebiet mit Gartenbau voneinander getrennt, sind durch neue Ansiedlungen fast zusammengewachsen.

II. Die Einteilung und physiographische Eigenart der Augewässer

1. Einteilung

VON MITTIS (1938) geht in seiner Arbeit von dem Beispiel der Donau-Auen bei Wien aus. Die Augewässer dieses Gebiets sind durch einen Eingriff des Menschen in die natürliche Flußentwicklung verändert worden. Durch einen Damm wurde das

Gebiet geteilt in einen flußwärts gelegenen Abschnitt, der der Überflutung durch Hochwässer ausgesetzt ist, und einen landwärts gelegenen, der nur noch durch das die Donau begleitende Grundwasser gespeist, also durch Hochwässer nicht mehr erreicht wird. Nur die Augewässer des landwärts gelegenen Teils nennt VON MITTIS Altwässer. Diese Terminologie hat sich nicht durchgesetzt, denn schon GROHS (1943), der zwei Altwässer dieser Donau-Auen untersuchte, belegte sie mit diesem Namen, obwohl sie noch im Hochwassergebiet lagen. Eine Teilung eines Auengebietes durch einen Damm oder durch eine hochwasserfreie Straße ist nun nicht allzu selten. Es scheint mir aber unzweckmäßig zu sein, einen Sonderfall zur Grundlage einer allgemeinen Terminologie zu machen. Ich habe deshalb die Bezeichnungen etwas geändert, wobei ich die anscheinend nur selten vorkommenden und von mir bisher nie beobachteten Formen wie Ausee, Auquelle und Aubach unberücksichtigt gelassen habe.

A u g e w ä s s e r. Sie sind aus Teilen eines Flußgebietes hervorgegangen und werden vorwiegend durch das Grundwasser gespeist. Sie besitzen keine pflanzenleere Tiefenzone.

A. Augewässer im Hochwasserbereich:

1. Der Blinde Arm. Er steht mit dem Fluß dauernd in Verbindung. (Die Bucht des offenen Gerinnes ist eine Zwischenform und entspricht der lenitischen Zone — dem Stillwasserbereich — der Fließgewässer.)
2. Der Tote Arm. Er steht mit dem offenen Gerinne nur während eines Teiles des Jahres in Verbindung.
3. Das Altwasser. Es wird nur noch von den periodisch auftretenden Hochwässern überflutet.
4. Überschwemmungstümpel. Sie bleiben nach einem Hochwasser zurück und versickern mit fallendem Grundwasserspiegel.

B. Augewässer außerhalb des Hochwasserbereichs:

Au-Grundwasserweiher, -teiche, tümpel usw. Sie werden vorwiegend vom Grundwasser gespeist.

Au-Grundwasserweiher können auf natürliche Weise aus einem Toten Arm entstehen, wenn sich das Grundwasser senkt oder die Hochwässer infolge der Regulierung eines Flusses nicht mehr die frühere Höhe erreichen. Künstlich entstehen sie durch Hochwasser-, Straßen- oder Eisenbahndämme, auch in Kies- und Sandgruben als Aushubgewässer.

Diese Formen sind nicht scharf zu trennen. Buchten gehen in Blinde Arme über, Tote Arme können durch Sand- und Schotterablagerungen an der Mündung mehrere Jahre vom offenen Gerinne getrennt werden, bis die Barriere durch ein starkes Hochwasser weggeschwemmt wird; Altwässer können jährlich oder nur bei starken Hochfluten, wie sie sich nur alle 10—20 Jahre ereignen, vom Hochwasser erreicht werden. Trotz dieser Übergänge gibt es genug Beispiele, die klar und eindeutig zu klassifizieren sind.

Aus den Arbeiten von VON MITTIS und GROHS greife ich folgende allgemeinen Charakteristika der Augewässer heraus:

2. Wasserspeisung

Die Dauerspeisung erfolgt durch das „hyporheische Grundwasser“ (ORGHIDAN, 1959), das den Fluß begleitet und in ihn bzw. in die Augewässer hineinsickert. Es

wandert mit geringer Geschwindigkeit in der Flußrichtung. Dadurch erfolgt eine dauernde Erneuerung des Wasserbestandes. Bei anlaufendem Hochwasser wird das Grundwasser gestaut. Der Wasserspiegel der Augewässer steigt, wobei er zeitlich hinter dem Fluß zurückbleibt. Bei Hochwasser stehen die Augewässer des Hochwasserbereichs in offener Verbindung mit dem Fluß und untereinander. Ist ein Augewässer starker Strömung des Hochwassers ausgesetzt, so wird der lockere Untergrund (Laub, Sand, Detritus usw.) weggeführt. Nach dem Verlaufen des Hochwassers ist an diesen Stellen der Sand-, Kies- oder Lehmuntergrund zu sehen. An nicht strömenden Stellen werden Sand, Kies und Lehm abgelagert.

3. Wasserspiegelschwankungen

Sie sind täglich zu beobachten und erreichen bei Hochwasser ein großes Ausmaß. Das Wasser kann bei Hochfluten mehrere Meter über Mittelwasser steigen.

4. Thermik

Die Temperatur der Augewässer folgt mit einiger Verzögerung der Lufttemperatur. Das nächtliche und winterliche Absinken und das mittägliche und sommerliche Ansteigen der Temperatur wird durch das Einsickern des Grundwassers gemildert, das ebenso wie das Wasser der Quellen nur unwesentlich um die Jahresdurchschnittstemperatur der Gegend schwankt. Die Eisbedeckung ist deshalb kürzer als bei den stehenden Gewässern, die außerhalb des Grundwassergebiets liegen. Nur in besonders langen und harten Wintern frieren die Augewässer zu. Im Sommer erwärmt sich das Wasser im Uferbereich stark.

5. Schichtung

GROHS beobachtete einen schnellen Wechsel von Stagnations- und Zirkulationsperioden. Es fehlte eine das ganze Jahr annähernd gleich temperierte Wasserschicht. Im Herbst und Winter, wenn das Grundwasser wärmer war als das Wasser der Augewässer, stieg es, wie GROHS beobachtete, oft „springbrunnenartig“ vom Boden auf und mischte das Wasser.

6. Chemismus

Bei den Untersuchungen von GROHS zeigte sich, daß das pH ziemlich stabil blieb, während die Härte stärker schwankte.

III. Die untersuchten Biotope

1. Benennung und Form

Zum besseren Verständnis der späteren Erörterungen ist die genauere Beschreibung und Bezeichnung der untersuchten Augewässer erforderlich.

Nach einer größeren Anzahl von Versuchsausbeuten wurden 6 Augewässer zur eingehenden Erforschung ausgesucht. In der nachfolgenden Zusammenstellung bedeuten: T. A. = Toter Arm, Altw. = Altwasser, Pr. = Probefläche. Die Probeflächen tragen dieselben Zahlen wie die Gewässer, in welchen sie liegen (vgl. Abb. 1 und Tafel I–III). Neben den Namen, welchen die Fundorte in meinen Ausbeuten

tragen, habe ich die örtlichen Bezeichnungen eingesetzt, die mir erst später durch die Arbeit von UHRIG (1953) bekannt wurden (s. Tafel I–III).

T. A. 1 am Mondorfer Hafen	= Buntschepp mit Pr. 1
T. A. 2 am hohen Ufer	= Dischholz (Deepe Loch) mit Pr. 2
T. A. 3 am Brückchen	= Dischholz (Deepe Loch) mit Pr. 3
T. A. 4 Parallelarm	= Oberste Fahr mit Pr. 4
Altw. 5 Schmutzwasser	= Oberste Fahr mit Pr. 5
T. A. 6 an der Bergheimer Fähre	= Gyssel mit Pr. 6.

Die Augewässer T. A. 1, 2, 4 und 6 werden als N = Normalzustand, T. A. 3 und Altw. 5 als A = Abwasservariante des Biotops bezeichnet.

Die in den Erosionsrinnen liegenden und zur Untersuchung ausgewählten Augewässer zeigen eine sehr ähnliche Form. Sie sind eingesenkt in das flachwellige Hochflutbett. Der der Mündung nächstgelegene Abschnitt ist eng und rinnenartig, weiter aufwärts wird der Querschnitt muldenförmig und nimmt weiherartige Ausprägung an. Wie bei Flußufern sind gewöhnlich Prall- und Gleithang ausgebildet. Am Gleithang liegt die mehr oder weniger stark ausgebildete Verlandungszone. Sie ist gewöhnlich infolge Verschlammung und dichtem Bewuchs nicht betretbar. Der T. A. 2 schmiegt sich von der Probestfläche an aufwärts dem Rande der 8–10 m hohen oberen Niederterrasse an. Das Hochflutbett senkt sich (Abb. 2) am Prallhang mit einem steilen Abbruch zur Uferbank, die entweder allmählich in das Wasser übergeht oder mit einer bei Mittelwasser 10 oder 20 cm überspülten Stufe zu größerer Tiefe abfällt. Die Beschaffenheit der Uferbank ist von Einfluß auf die Ergiebigkeit der Ausbeuten, worüber später berichtet wird.

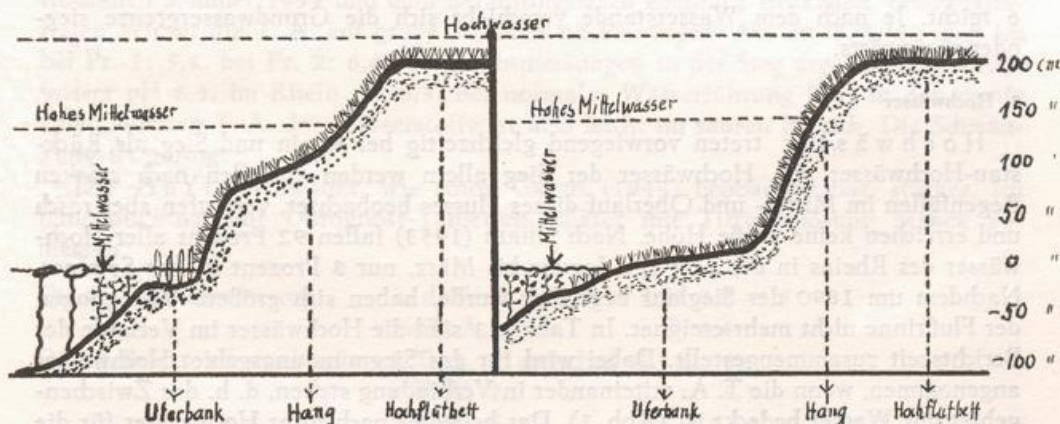


Abb. 2. Schematische Darstellung der Uferformen an den Probestflächen von T. A. 4 (links) und T. A. 2 (rechts).

Die in derselben Erosionsrinne liegenden T. A. 2 und 3 sind zusammen etwa 1200 m lang, die anderen T. A. messen zwischen 250 und 1000 m. Die Breite schätze ich an den weiherartigen Erweiterungen auf 30–40 m. Die Tiefe konnte ich nicht feststellen. Bei dem niedrigsten in der Berichtszeit beobachteten Wasserstand (1949) lagen die T. A. auf weite Strecken trocken, waren aber nicht ausgetrocknet.

Wie die Karte (Abb. 1) zeigt, ist der T. A. 1 ein Augewässer des Rheins und nicht der Sieg. Er liegt aber noch so stark unter der Einwirkung des Siegwassers,

das man noch weiter abwärts der Mündung beobachten kann, daß es berechtigt erscheint, ihn mit den Augewässern der Sieg zusammenzufassen. Von den in derselben Erosionsrinne liegenden T. A. 2 und 3 und dem Altw. 5 sind die beiden ersten nur durch eine niedrige Mauer, die man zum Überschreiten benutzte, getrennt. Eine Lücke in der Mauer stellte die Verbindung miteinander her. Bei niedrigem Wasserstand waren beide T. A. vollständig getrennt. Es besteht zwischen dem T. A. 2 und T. A. 3 annähernd dasselbe Verhältnis, wie zwischen den andern T. A. und der Sieg. Deshalb habe ich ihn zu Beginn der Untersuchung zu dieser Gruppe gerechnet. Meine Aufmerksamkeit wurde auf den T. A. 3 dadurch gelenkt, daß sich in ihn Abwasser aus dem Dorf Bergheim ergießt, allerdings nur in mäßiger Menge. Das Altw. 5, durch einen Straßendamm vom T. A. 3 getrennt, war in viel höherem Maße verschmutzt.

2. Grundwasser

Das den Fluß begleitende und in ihn einsickernde Grundwasser bewegt sich nach HAINE (1945) bei Bonn täglich 3–5 m vorwärts. Bei normalem Wasserstande werden Rhein und Sieg vom Grundwasser, bei höherem Wasserstand dagegen wird das Grundwasser von den Flüssen gespeist. Bis auf 550 m Abstand vom Fluß beeinflußt der Rhein den Grundwasserstand in allen Einzelheiten und fast unmittelbar, darüber hinaus ist die Beeinflussung zwar noch vorhanden, aber gering. Dort, wohin das Grundwasser des Rheins nicht mehr reicht, tritt das Sieggrundwasser an seine Stelle. Da die Flußgerölle des Rheins kalkhaltig, die der Sieg aber kalkfrei sind, läßt sich nach der Geologischen Karte (1923) ermitteln, daß der Einfluß des Rheingrundwassers und wahrscheinlich auch der des Rheinhochwassers bis zum T. A. 6 reicht. Je nach dem Wasserstande verschiebt sich die Grundwassergrenze sieg- oder rheinwärts.

3. Hochwässer

Hochwässer treten vorwiegend gleichzeitig bei Rhein und Sieg als Rückstau-Hochwässer auf. Hochwässer der Sieg allein werden zuweilen nach starken Regenfällen im Mittel- und Oberlauf dieses Flusses beobachtet, verlaufen aber rasch und erreichen keine große Höhe. Nach UHRIG (1953) fallen 92 Prozent aller Hochwässer des Rheins in die Zeit von Januar bis März, nur 8 Prozent in den Sommer. Nachdem um 1890 der Sieglauf begradigt wurde, haben sich größere Verlegungen der Flußrinne nicht mehr ereignet. In Tabelle 1 sind die Hochwässer im Verlaufe der Berichtszeit zusammengestellt. Dabei wird für das Siegmündungsgebiet Hochwasser angenommen, wenn die T. A. miteinander in Verbindung stehen, d. h. das Zwischengebiet mit Wasser bedeckt ist (Abb. 1). Das bedeutet noch nicht Hochwasser für die Stadt Bonn, deren aufgeschüttetes Ufer höher liegt. Die amtliche Hochwasserstatistik stimmt deshalb mit meinen Angaben nicht vollständig überein.

4. Temperatur

UHRIG gibt die Temperatur des Grundwasserstroms mit 8–10° C an. Sie schwankt also nur unwesentlich um die mittlere Jahrestemperatur der Köln-Bonner Terrasenebene mit 9,5° C. Die verhältnismäßig hohe Temperatur des Grundwassers wirkt sich als mildernder Faktor günstig auf die Lebewelt aus.

Es war mir nicht möglich, durch Reihenuntersuchungen den Gang der Temperatur während eines Zeitabschnittes festzustellen. Ich habe mich deshalb auf Messungen

gelegentlich der Sammelexkursionen beschränken müssen. Sie erfolgten in der Regel in der Uferzone in 5 cm Tiefe, zum Vergleich aber auch an anderen Stellen.

Es zeigte sich, daß die Morgentemperaturen bei klarem Himmel nach kalter Nacht erheblich unter der Lufttemperatur lagen, oft bis zu 5° C. War die vorhergehende Nacht warm, so lag die Wassertemperatur bereits um 10 Uhr um 2–3° C über der Lufttemperatur. An heißen Tagen steigt die Wassertemperatur im Ufersaum bis über 30° C. Die durch das Grundwasser beeinflusste Ausgeglichenheit der Temperatur wirkt sich auch auf die Eisbedeckung aus, die selten auftritt. Nahe der Pr. 2 friert das Wasser nach Mitteilungen der Fischer selbst in strengen Wintern nur dann zu, wenn Hochwasser herrscht. Nach Erklärung des Bonner Hydrologen KELLER staut sich dort vor der Kante der oberen Niederterrasse das Grundwasser beider Flüsse und verhindert durch seine höhere Temperatur das Entstehen einer Eiskecke (UHRIG 1953).

5. pH und Härte

Da mir nach dem Kriege zunächst keine Hilfsmittel zur Verfügung standen, konnte ich mit der Feststellung der Wasserstoffionenkonzentration (pH) erst später beginnen, zunächst von 1951 ab mit Universal-Indikator-Papier und ab 1954 mit Spezial-Indikator-Papier MERCK. Ich habe die Messungen, um meine Reihen zu ergänzen, bis in die letzte Zeit fortgesetzt. Nach HAINE (1945) war in den vom Grundwasser gespeisten Brunnen des Siegmündungs-Gebiets der pH-Wert in Flußnähe ziemlich konstant mit 6,5. In den N-Gewässerstellen lag die Wasserstoffzahl im Durchschnitt von 39 eigenen Messungen bei 6,3 und schwankte zwischen 6,2 und 6,6. Extreme Werte habe ich nur einmal gemessen, als nach dem trockenen Sommer 1959 und dem darauffolgenden ebenfalls trockenen, hochwasserfreien Winter die T. A. auf große Strecken trocken lagen. Am 10. 5. 1960 maß ich bei Pr. 1: 5,8, bei Pr. 2: 6,0. Vergleichsmessungen in der Sieg ergaben bei Mittelwasser pH 6,4, im Rhein pH 6,3. Bei normaler Wasserführung liegt in den wenig verschmutzten T. A. der Wasserstoffwert also leicht im sauren Bereich. Die Schwankung ist gering.

Die Härte schwankt, wie schon GROHS (1943) beobachtet hat, stärker. Ich habe zunächst mit Durognost-Tabletten, später mit Titriplexlösung MERCK gemessen.

Die Gesamthärte betrug	in d. T. A. 1, 2, 4	i. D. 7,9–8,6
	im T. A. 6	i. D. 9,4
Die Meßwerte schwankten	i. T. A. 1 zwischen	6,5 u. 9,0
	i. T. A. 2	„ 5,8 u. 8,5
	i. T. A. 4	„ 6,5 u. 11,4
	i. T. A. 6	„ 8,8 u. 10,0

Zahl der Messungen: 20.

Im T. A. 6 liegt also die Härte i. D. am höchsten. Vergleichsmessungen ergaben für den Rhein eine Gesamthärte von 15,5 und für die Sieg 10,0.

Die untersuchten T. A. besitzen also eine mittlere Gesamthärte, die sich bei mittlerem Wasserstände der Gesamthärte der Sieg anzunähern scheint.

Die vorstehenden lückenhaften Angaben können keine Grundlage für eine kausal-analytische Erklärung der Lebensvorgänge in den T. A. bieten. Vielleicht ergeben sie aber doch Gesichtspunkte für eine Eingruppierung dieser Gewässer nach chemisch-physikalischen Gesichtspunkten.

6. Vegetation

Die Vegetation entwickelt sich in den T. A. erst verhältnismäßig spät im Jahr. Je nach der Länge des Winters ist erst Ende Mai und in der ersten Junihälfte der Pflanzenbestand voll in Flor, wird dann aber sehr dicht und üppig.

Die Pflanzenbestände lassen sich als Seerosengesellschaft (*Myriophyllo - Nupharretum*) in die Ordnung der Laichkrautgesellschaft (*Potametalia*) einordnen. Die Mehrzahl der gefundenen, hier nicht alle genannten Wasserpflanzen gehört nach OBERDORFER (1949) zu den Bewohnern nährstoffreicher stehender oder langsam fließender Gewässer.

Die Vegetation der vier T. A. stimmt weitgehend überein. In der Zone der Schwimmblattpflanzen herrschen vor allem *Nuphar luteum*, *Nymphoides peltata* und *Potamogeton natans* vor. Bei den Unterwasserpflanzen dominieren: *Myriophyllum verticillatum*, *Elodea canadensis* und *Ceratophyllum demersum*. Den Ufersaum bilden in oft gürtelartiger Entwicklung: *Phragmites communis*, *Phalaris arundinacea*, *Iris pseudacorus* und *Glyceria maxima*. Letztgenannte Pflanzen wurzeln vor allem auf der stufenartigen schmalen Uferbank, die bei Mittelwasser etwa 10–20 cm vom Wasser bedeckt ist und deren Bewuchs von Einfluß auf die Ausbeuten ist (Abb. 2). Fadenalgen, die als Nahrung der Halipliden von Wichtigkeit sind, finden sich in der warmen Jahreszeit überall zwischen den Phanerogamen. Flottierende Algenwatten (*Cladophora*) bilden sich vereinzelt Mitte Juni, nehmen dann schnell an Zahl und Größe zu und bilden in den T. A. 1, 2 und 4 schon im Juli große Decken zwischen den Schwimmblattpflanzen. Sie beherrschen im Herbst besonders im T. A. 4 das Bild. Im T. A. 6 habe ich derartige Decken nie beobachtet.

Dieser Unterschied zwischen den einzelnen, als N zu kennzeichnenden Gewässern zeigt schon, daß in der Vegetation zwar weitgehende Übereinstimmung herrscht, daß aber gewisse Unterschiede zu bemerken sind, wenn auch erst nach mehrjähriger Beobachtung. So überwiegt im T. A. 1 *Nymphoides peltata*, im T. A. 4 tritt *Potamogeton natans* stärker hervor, im T. A. 6 *Nuphar luteum*. Deutlich erkennbar ist der Unterschied zwischen diesen T. A. und dem T. A. 2 (s. Taf. I–III). Schon UHRIG (1952) macht darauf aufmerksam, daß hier die Schwimmblattdecke nicht ausgebildet ist und macht Verschmutzung dafür verantwortlich. Nun fehlten aber die Schwimmblattpflanzen bis 1959 nicht vollständig. Im Jahre 1948 waren sie noch kräftig entwickelt. Auffällig war nur, daß *Ranunculus aquatilis* stärker als bei den andern T. A. in Erscheinung trat. Wenn auch die Verschmutzung durch Abwässer aus Bergheim nicht ohne Einwirkung geblieben ist, so scheint mir die Hauptursache im stärkeren Ruder- und Motorbootverkehr zu liegen, der in den letzten Jahren nach Bau eines Bootshauses nahe der Probefläche 2, durch eine Schiffslände usw. stark zugenommen hat. Im Herbst 1959 wurde eine Fahrrinne von der Schiffslände bis zur Mündung ausgebaggert, wodurch alle Pflanzenbestände zerstört wurden. Inzwischen haben sich die Unterwasserpflanzen wieder angesiedelt. Die Schwimmblattpflanzen sind weiter oberwärts, dort, wo die Boote nicht hinkommen, vorwiegend als Felder von *Potamogeton natans* entwickelt.

Ich habe diese Unterschiede in der Vegetation deshalb genauer erörtert, um zu zeigen, daß jeder T. A. seine Eigenart hat. Es wird sich bei der Besprechung der Ausbeuten zeigen, daß entsprechende Unterschiede in der Zusammensetzung der Käferbestände zu beobachten sind.

Die infolge der Verschmutzung abweichenden Verhältnisse im T. A. 3 und im Altw. 5 werden bei der Besprechung der Ausbeuten dargelegt.

Die als N zu wertenden Örtlichkeiten sind mit Ausnahme des T. A. 6 nur teilweise von den locker stehenden Pappeln beschattet, die meist in einigem Abstände vom Ufer stehen. Dichtes Gebüsch ist nur streckenweise vorhanden. Laubablagerungen im Wasser treten deshalb im Herbst nur in mäßigem Umfange auf und werden durch die Winterhochwässer weggeführt. Beim T. A. 6 stehen die Pappeln dichter, und das Gebüsch, vorwiegend *Salix* und *Alnus*, umsäumt fast die ganze Wasserfläche. Nur hier ist eine gut ausgebildete Röhrlichtzone als Zeichen starker Verlandung vorhanden.

7. Verschmutzung

Über den Grad der *Verschmutzung* kann ich leider nur unsichere Angaben machen. CZENSNY (1932) hat den fischereilichen und biologischen Zustand der Sieg und der Agger in Beziehung zur Verunreinigung durch industrielle Abwässer im Jahre 1927 untersucht. Er stellte fest, daß die Gewässer der unteren Sieg völlig steril seien, verschmutzt durch Industrieabwässer, hauptsächlich Schwefelwasserstoff, schweflige Säuren, Kohlendioxyd, Schlacksande, Beizgewässer, Mineralschlamm und Öle. UHRIG (1953) berichtet, es habe sich noch 1950 ein großes Fischsterben ereignet, infolge des Versagens der Kläranlagen der Manstaedt-Werke bei Troisdorf. KÜNSTER und SCHNEIDER (1959) machen folgende Angaben über den Rückgang der Fischerei: Im Jahre 1917 wurden in der Sieg noch über 100 Lachse gefangen, 1925 waren es nur noch 16, in den letzten Jahren ist nicht einmal in jedem Jahre ein Lachs gefangen worden. Von der Vielzahl der in der Sieg lebenden Fische sind nur noch Aal, Barbe und Plötze übriggeblieben, aber seit 1949 nehmen die Fangergebnisse merklich ab. Vor etwas mehr als 30 Jahren lebten in Mondorf noch über 20 Berufsfischer, 1959 war die Zahl auf 3 zurückgegangen. Zu den industriellen treten in einzelnen Augewässern auch häusliche Abwässer. In Anlehnung an WEIMANN (1952) habe ich versucht, einige, wenn auch nur unsichere Feststellungen über die Verschmutzung der Augewässer des Untersuchungsgebietes zu machen. Folgende Tierarten, die von WEIMANN als Testtiere genannt werden, habe ich gefunden: häufig *Assellus aquaticus* und *Dendrocoelum lacteum*; spärlich *Gammarus*, dunkle Planarien, kleine Formen der Familien der Limnaeidae und Planorbidae, wobei ich nicht feststellen konnte, ob es sich um unausgewachsene Tiere der großen oder um kleine Arten handelt. Auch Kugelmuscheln (*Sphaerium*) konnte ich feststellen. Von den Pflanzen, die nach WEIMANN für die Beurteilung des Verschmutzungsgrades von Wichtigkeit sind, nenne ich *Cladophora*, *Elodea* und *Callitriche*. Danach scheinen die untersuchten Augewässer mesosaprob zu sein. Die Verschmutzung durch häusliche Abwässer ist von der Nähe der Siedlungen abhängig und betrifft besonders die ortsnahen T. A. 2 und 3. Eine graduelle Reihe, nach zunehmender Verschmutzung geordnet, würde etwa so aussehen: T. A. 1, 4, 6, 2, 3, wobei sich der T. A. 3 schon bedenklich der Grenze der Polysaprobie nähern dürfte. Das Altwasser 5 ist polysaprob.

Es ist anzunehmen, daß dauernd eine Wechselwirkung zwischen dem stark belasteten Rhein- und Siegwasser und dem die Augewässer speisenden oligosaprogen Grundwasser stattfindet. Bei niedrigem Wasserstand der Flüsse werden die Augewässer nur durch das Grundwasser gespeist und dadurch der Einfluß der Abwässer eingeschränkt. Steigen Rhein und Sieg, so strömt ihr Wasser durch die Mündungen der T. A. in diese hinein und verschlechtert den Reinheitsgrad. Bei Hochwasser

findet zwar eine noch stärkere Mischung statt, aber die Abwässer sind dann stärker verdünnt, so daß ihr Einfluß nicht so groß sein dürfte.

Wenn ich zum Unterschied zu den Abwasservarianten 3 und 5, die andern T. A. als Normalzustand des Biotops bezeichnet habe, so soll dies also nicht bedeuten, daß sie oligosaprob sind. Augewässer dieser Art sind nach meiner Überzeugung in Westdeutschland überhaupt nicht mehr zu finden. Ein gewisser Grad der Verschmutzung muß bei uns — und das schon seit Jahrzehnten — als Normalzustand betrachtet werden.

8. Alter

Auch das **Alter** ist von Einfluß auf die Besiedlung eines Biotops. Entsteht ein Gewässer neu, z. B. ein Kleinweiher durch den Aushub einer Sandgrube, so entscheidet zunächst der Zufall über die erste Besiedlung. Die wenigen zuerst eintreffenden Arten entwickeln sich oft in ungeheurer Menge. Mit der Zeit nimmt die Zahl der Arten zu, kommt aber schließlich bei gleichbleibenden Milieubedingungen zu einem Abschluß, indem sich die Gruppe der dauernd in dem Biotop lebenden Arten von späteren, nicht ständigen Zuwanderern abhebt. Gleichzeitig sinkt die Zahl der Individuen der einzelnen Arten. Das ist der Inhalt des 3. biozönotischen Gesetzes, das FRANZ aufgestellt hat: „Je kontinuierlicher sich die Milieubedingungen an einem Standort entwickelt haben, je länger er gleichartige Umweltbedingungen aufgewiesen hat, um so artenreicher ist seine Lebensgemeinschaft, um so ausgeglichener und um so stabiler ist sie.“

Als sich nach der Eiszeit durch Erosion der oberen Niederterrasse das heutige Mündungsgebiet bildete, sind natürlich oftmals neue Flußarme entstanden und alte zugeschüttet worden. Dabei haben aber, wie man annehmen darf, die alten an den neuen ihren Tierbestand abgegeben, so daß keine vollständige Vernichtung der pflanzlichen und tierischen Bestände eintrat. Jedenfalls sind die heute bestehenden Flußarme alt. Mehrere Stiche aus der Zeit von 1620 bis 1623, welche eine Kriegshandlung vor der Siegmündung darstellen, zeigen einen Teil unseres Gebiets. Danach ist nach gleichlautender Bezeichnung auf allen Stichen der T. A. 2 damals das Flußbett der Sieg gewesen. Die nächsten Kartendarstellungen aus den Jahren 1798 bis 1812 zeigen die Siegmündung an der heutigen Stelle, während der T. A. 2 inzwischen zum Toten Arm geworden ist. Auch die andern T. A., besonders diejenigen, mit welchen sich diese Arbeit beschäftigt, sind eingezeichnet. Nur stand zu dieser Zeit der T. A. 4 mit dem T. A. 2 in Verbindung und hat sich, wie ebenfalls durch Karten belegbar ist, vor etwa 100 Jahren einen eigenen Abfluß gebildet. So kann das Bestehen der T. A., wenn auch nicht in allen Einzelheiten, seit Jahrhunderten angenommen werden. Die Milieubedingungen zeigen ebenfalls große Konstanz und Kontinuität. Als Änderungen sind in Ansatz zu bringen: zunehmende Verlandung infolge Senkung des Grundwasserspiegels, Lichtung der Baum- und Gebüschbestände, Bau des Hochwasserdammes, stärkere Verschmutzung. Diese Milieuveränderungen haben wahrscheinlich keinen größeren Umfang als die Sukzessionen anderer Biotope, höchstens die Verschmutzung könnte als biotische Sukzession im Sinne BALOGH's (1958) von größerem Einfluß sein. Es wird sich aber zeigen, daß die für die Augewässer charakteristischen Wasserkäferarten eine ziemliche Resistenz gegen Verschmutzung besitzen.

IV. Methode

Als ich im Winter 1947/48 den Plan für diese Untersuchung aufstellte, waren mir von den einschlägigen Arbeiten nur die von PALMGREN (1928, 1930), R. KROGERUS (1932) und BRUNDIN (1934) bekannt. Der damalige Zustand unserer Bibliotheken verhinderte die Beschaffung neuerer Literatur. So lernte ich die Veröffentlichungen von H. KROGERUS (1948), RENKONEN (1938), TISCHLER (1947, 1949, 1950) und KREUZER (1940) erst später kennen. Ich habe ihnen wertvolle Hinweise entnehmen können, obwohl ich die Grundlinien meines Programms unverändert beibehalten konnte. Erst nach Abschluß der Feldarbeit konnte ich durch das umfassende Werk von BALOGH (1958) meine Methode an Hand der von ihm gegebenen Richtlinien nachprüfen.

Meine Untersuchung habe ich nicht auf eine Örtlichkeit beschränkt, sondern auf eine breitere Grundlage gestellt, weil ich mir darüber klar war, daß sie in ihren wichtigsten Teilen nur beschreibend-vergleichender Art sein konnte. Dabei beschränkte ich mich fast ausschließlich auf die Erforschung der Toten Arme, weil nur dieser Gewässertyp in genügender Zahl und in erreichbarer Nähe vorhanden war. Das Altwasser 5 wurde nur als Beispiel für besonders starke Verschmutzung gewählt. Bei den T. A. habe ich meine Ermittlungen auf 5 von insgesamt 16 vorhandenen beschränkt.

Als Basis der vergleichenden Auswertung der Ausbeuten dienten die Frühjahrsfänge aus dem T. A. 2. Die Herbstausbeuten aus diesem T. A., wie auch alle Proben aus den andern T. A., waren als Vergleichsausbeuten gedacht. Sie liegen deshalb auch nicht aus allen Jahren und Jahreszeiten vor. Durch die Verlängerung der ursprünglich begrenzten Beobachtungszeit haben sie aber nach und nach selbständige Bedeutung erhalten. Die Verteilung der Ausbeuten auf die Jahre ist aus Tabelle 1 ersichtlich.

Auf Versuche, festzustellen, wieviele Käfer auf etwa 1 m² Bodenfläche leben, also die absolute Besiedlungsdichte zu ermitteln, habe ich verzichtet, da mir keine Methode bekannt ist, die in stehenden Gewässern sichere Resultate liefert. Die Methode, die ILLIES und DITTMAR anwandten, um die Zahl der Kletterkäfer (Hydraenen, Dryopiden) auf 1 qm festzustellen, war im stehenden Wasser nicht anwendbar, da die Käfer nicht an das Substrat gebunden sind. Auch die bei terrestrischen Untersuchungen angewandte Art, einen Blechzylinder in den Boden zu drücken und den Innenraum sorgfältig auszusuchen, war nicht durchführbar, da der Boden der T. A. entweder schräg (T. A. 2) oder mit einer Stufe (T. A. 1, 4, 6) zur Tiefe abfällt (Abb. 2). Bei hohem Mittelwasser ist die Verwendung solcher Hilfsmittel ebenfalls unmöglich. Ich mußte meine Absicht einschränkend darauf richten, festzustellen, ob in dieser Gewässergruppe eine sich wiederholende Artenkombination aufträte, durch die sie sich von andern, ähnlichen Biotopgruppen abgrenzen lasse. Dazu genügte aber (nach BALOGH 1958):

- a) die Ermittlung des Artenbestandes (Inventarisierung),
- b) die Berechnung des Anteils der Individuen der einzelnen Arten an der Gesamtausbeute.

Zur Sicherung des Resultates waren Fangserien erforderlich, die ich aus noch zu erörternden Gründen auf mehrere Jahre verteilte. Die von BALOGH geforderte Zahl von 10 Ausbeuten wurde bei allen mit N zu kennzeichnenden Gewässern über-

Tabelle 1. Zeitliche Verteilung der Ausbeuten auf die einzelnen Fundorte und Angaben über den Wasserstand

		T.A. 2	T.A. 1	T.A. 4	T.A. 6	T.A. 3	Altw. 5
1948	Hochwasser I. II. VII.	3. 4.					
		15. 5.	15. 5.		15. 5.		
		5. 6.		5. 6.		5. 6.	
		18. 8.		18. 8.		18. 8.	18. 8.
		11. 9.			11. 9.		
1949	Kein Hochwasser	30. 10.		30. 10.			
		22. 5.	22. 5.	22. 5.	22. 5.	22. 5.	22. 5.
1950	Hochwasser XII. Keine Ausbeuten	8. 10.	8. 10.	8. 10.	8. 10.		
		30. 5.	30. 5.	30. 5.	30. 5.	30. 5.	30. 5.
1951	Hochwasser I., III.—IV.	14. 8.	14. 8.	14. 8.	14. 8.	14. 8.	14. 8.
1952	Hochwasser III.—IV., XI.—XII.	11. 6.	11. 6.	11. 6.	11. 4.	11. 6.	
		16. 9.	16. 9.	16. 9.			
1953	Hochwasser VII.—VIII.	29. 6.		29. 6.	29. 6.		
1954	Hochwasser I.—II., VIII., XII.	19. 6.	19. 6.	19. 6.			
		31. 7.	31. 7.	19. 7.	19. 7.		
		12. 10.	12. 10.				
1955	Hochwasser I.—III. Hohes Mittelwasser bis VI.	21. 6.	21. 6.	21. 6.	16. 7.		
1956	Hochwasser mit Eisgang III.	4. 5.	4. 5.	4. 5.	7. 6.		
		12. 10.	12. 10.	12. 10.	12. 10.		
1957	Hochwasser II. Keine Ausbeuten						
1958	Hochwasser II.	2. 6.	2. 6.				
1959	Hochwasser I.	9. 5.	9. 5.				
		18. 6.	15. 7.				
Tage Ausbeut.		22	16	15	12	6	4
		24	17	15	14	6	4

Bei den oben erwähnten nordischen Autoren hatte ich zuerst die Anwendung der Probeflächen bei der Erforschung eines Biotops kennengelernt, die von ihnen allerdings nur im terrestrischen Milieu angewendet wurde. Sie auch in Gewässern zu erproben, schien mir eines Versuches wert, um wenigstens annähernd vergleichbare Zahlen auch dann zu erhalten, wenn schon rein quantitative Ergebnisse nicht zu erlangen waren. Damit wollte ich die im Abschnitt über die Aufgaben dieser Arbeit genannten Fragen (Hochwassereinfluß, Populationsschwankungen usw.) einer Lösung näherführen, die annähernde Vergleichbarkeit voraussetzten, aber auch erforderten, die Fangserien auf mehrere Jahre zu verteilen.

Die Angaben darüber, wie groß eine Probefläche sein soll, schwanken bei den Autoren zwischen 10×10 cm und mehreren m^2 . Auf Grund meiner Erfahrungen beim Fang von Wasserkäfern und einiger Versuche entschloß ich mich ein Rechteck von 2 m Länge und 1 m Breite zu wählen, dessen lange Seite an der Uferlinie lag.

Im Verlauf meiner Arbeit zeigten sich Vorteile und Nachteile dieser Methode. Bei Einhaltung der Probefläche ergaben sich nur Uferfänge, die in der Hauptsache aus kleineren Arten bestanden. Es war möglich, daß sich die größeren Arten im tieferen Wasser aufhielten. Ein Kahn zum Umherfahren stand mir zwar nicht zur Verfügung, zeitweise aber wenigstens ein angeketteter, so daß ich von ihm aus Parallelfänge ausführen konnte. Sie ergaben keine größeren Arten, wohl aber kleinere Ausbeuten. Damit bestätigte sich die Erfahrung von KREUZER (1940), daß

sich die Hauptmenge der Insekten innerhalb des Ufersaumes aufhalte. Natürlich ergab es sich auch, daß die Probefläche nicht immer an der gleichen Stelle lag. Ein Ufersaum ist eine sehr labile Grenze. Das Wasser steht kaum einmal mehrere Tage an derselben Stelle, und mit dem Wasserstand verschiebt sich auch die Probefläche. Aber durch diese Verschiebungen wird ein Ausgleich geschaffen, denn bald liegt die Probefläche im äußersten, von Gras bewachsenen Uferrand, bald weicht sie zurück bis in die Zone der Unterwasser- und Schwimmblattpflanzen. Damit wird auch ein anderer Einwand, der erhoben werden könnte, widerlegt, daß nämlich mit der Zeit durch wiederkehrende Fänge an derselben Stelle der dort befindliche Käferbestand vermindert werde. Das kann auch schon deshalb nicht der Fall sein, weil zwischen den einzelnen Ausbeuten ein Zwischenraum von mehreren Wochen bzw. mehreren Monaten lag. Daß ich zum Fang in der Regel 2×5 Kätscherschläge aufwandte, ist weniger grundsätzlichen Erwägungen zu verdanken, als der Erfahrung, daß man nach 10 Kätscherschlägen das Wesentliche an einer bestimmten Stelle gefangen hat.

Zur Klärung von Einzelfragen habe ich außerdem noch Ergänzungsfänge vorgenommen und bin dadurch der Forderung BALOGH's (1958) nachgekommen, die quantitativen Ausbeuten durch qualitative zu vervollständigen, um dadurch eine möglichst vollständige Inventarisierung zu erreichen. Zu diesem Zweck konnte ich auch die zahlreichen Funde rheinischer Koleopterologen und eigene Ausbeuten aus den Jahren vor dem 2. Weltkriege verwenden.

Da es mir darauf ankam, festzustellen, welchen zahlenmäßigen Anteil die Individuen der verschiedenen Arten am Gesamtbestande haben, mußte ich Wert auf möglichst große Ausbeuten legen. Kleine Ausbeuten von wenigen Exemplaren erscheinen bei einer prozentualen Berechnung mit überhöhten Werten (ILLIES 1952, S. 451). Ich habe mich deshalb bei den Ausbeuten auf die Monate April bis Oktober beschränkt.

V. Die bisherige koleopterologische Erforschung der Augewässer der Sieg

RÖTTGEN (1911) erwähnt nur wenige Funde, die allgemein häufige Arten betreffen. Prof. VOIGT, Bonn, sammelte seit 1907 an der Sieg. Ihm sind mehrere wertvolle Meldungen zu verdanken. Von 1926 an sammelten Prof. Dr. RÜSCHKAMP, JOH. KLAPPERICH und ich häufig dort. Belege dieser Ausbeuten befinden sich in der Rheinischen Landessammlung im Museum A. KOENIG in Bonn und in meiner Sammlung. Diese älteren Ausbeuten sind alle qualitativer Art.

VI. Die Ausbeuten und ihre biozönologische Auswertung

1. Terminologie und Nomenklatur

In Anlehnung an TISCHLER (1947) und BALOGH (1958) werden folgende Begriffe verwendet:

Bestand (Käferbestand). Gesamtmenge der an einem Fundort oder Untersuchungsobjekt vorhandenen Käfer.

Konstante Arten sind in allen Beständen eines Gewässertyps oder Biotops vorhanden.

Akzidentelle Arten fehlen in einem oder mehreren der Einzelgewässer eines Gewässertyps.

Abundanz. Sie besagt, wieviele Individuen derselben Art in der Gesamtausbeute eines Fangortes gefunden wurden.

Die mittlere Abundanz gibt an, mit welcher prozentualen Häufigkeit die Individuen einer Art in den Beständen mehrerer Untersuchungsobjekte vorkamen.

Dominante Arten sind solche mit großer Individuenhäufigkeit (100–3 % Abundanz). Als eudominante Arten bezeichne ich diejenigen, deren Häufigkeit die der nachfolgenden Art um das Doppelte übertrifft.

Influente Arten besitzen mittlere Häufigkeit (3–1 % mittl. Abundanz).

Rezidente Arten sind nur in geringer Anzahl vertreten (< 1 % mittl. Abundanz).

Ich habe die Abundanzgruppen nicht nach dem früher verwandten Schema gegeneinander abgegrenzt, sondern in Vergleich zur Frequenz gesetzt.

Frequenz besagt, in wieviel % der Ausbeuten eines untersuchten Einzelgewässers die Art vorhanden war.

Mittlere Frequenz bedeutet dasselbe für mehrere Gewässer des gleichen Typs.

In der **Nomenklatur** habe ich mich mit einigen Ausnahmen an HORION (1951) gehalten, nur fasse ich im Anschluß an GUIGNOT (1947) einige bisherige Untergattungen der Dytisciden als Gattungen auf. Über die Nomenklatur der Halipliden verweise ich auf meine Arbeit über die Untergattung *Haliplinus* (1960). Die Autoren der Käfernamen sind nur im Gesamtverzeichnis am Schluß hinzugesetzt.

2. Gesamtübersicht

In der Tab. 2 wird eine Gesamtübersicht über die Ausbeuten gegeben. Die hohe Durchschnittszahl der Käfer im T. A. 2 wird in den anderen Gewässern nicht erreicht. Es könnte daraus der Schluß gezogen werden, der Käferreichtum sei in diesem T. A. größer als in den andern. Das ist unwahrscheinlich, denn bei einem Vergleich der Höchstausbeuten der 4 N-Gewässer ergaben sich, obwohl die Fangverhältnisse infolge des Wasserstandes gut, aber nicht gleich günstig waren, geringere Unterschiede, bzw. solche, die den Durchschnittszahlen nicht entsprachen.

Höchstausbeuten	in T. A. 2	T. A. 1	T. A. 4	T. A. 6
	287	266	178	181

Tabelle 2. Gesamtübersicht über die Ausbeuten

	Zahl der Ausbeuten	Individuenzahl	durchschnittl. Individuenzahl pro Ausbeute	Artenzahl	Artenzahl in % der Gesamtartenzahl
T. A. 2	24	2552	106	35	64
T. A. 1	17	1244	73	27	50
T. A. 4	15	861	57	22	40
T. A. 6	14	640	46	28	51
T. A. 3	6	260	43	21	38
Alt. 5	4	113	28	14	25
	80	5670	71	54	

Die ungleich hohen Durchschnittszahlen sind bedingt durch die verschieden gestalteten Probestellen. Wie bereits erwähnt, fällt die Uferbank bei Pr. 1, 4 und 6 mit einer Stufe zur Tiefe ab. Diese Stufe ist dicht bewachsen mit *Iris*, *Glyceria* usw., so daß es unmöglich ist, die zwischen den fest verwurzelten Pflanzen sitzenden Käfer ins Netz zu bekommen. Zuweilen erreicht man die weiter nach außen liegenden Pflanzengürtel, aber nicht den Boden. Aber auch abgesehen von dieser Übereinstimmung der T. A. sind die örtlichen Verhältnisse auch hier wieder verschieden, so daß die Ausbeuten zahlenmäßig voneinander abweichen. Dagegen waren die Ausbeuten im T. A. 2 immer reichlich, da sich dort das Ufer langsam senkt. Die Probestellen sind also nicht homogen. Die dadurch bedingten Unterschiede ließen sich auch durch größere Fangserien nicht ausgleichen.

Über die Ausbeuten des T. A. 3 und des Altw. 5 wird später berichtet werden.

3. Der Käferbestand der T. A. 2, 1 und 4

Bei der Auswahl der zu untersuchenden Gewässer hatte ich mich zunächst von der morphologisch-hydrographischen Beschaffenheit und der Vegetation leiten lassen. Danach schienen mir die als N (Normalzustand des Biotops) bezeichneten T. A. gleichartig zu sein. Der T. A. 3 und das Altw. 5 ließen sich dagegen unschwer als Abwasservarianten abtrennen.

Nun ergab sich aber bei der Auswertung der Ausbeuten, daß eine viel größere Übereinstimmung zwischen den T. A. 2, 1 und 4 herrschte, als zwischen diesen Gewässern und dem T. A. 6. Es erschien mir deshalb geraten, den T. A. 6 aus dieser Gruppe herauszunehmen und gesondert zu betrachten.

Tabelle 3. Die Ausbeuten der T. A. 2, 1 und 4. Arten mit einer Konstanz von über 100 %

Art	Abundanz %			mittl. Abund.	Abund.-Gruppe	Frequenz %			mittl. Freq.
	T. A. 2	T. A. 1	T. A. 4			T. A. 2	T. A. 1	T. A. 4	
	a	b	c			d	e	f	
1. <i>Hygrotus versicolor</i>	47	42	56	43	E—D	100	100	100	100
2. <i>Halipilus lineolatus</i>	9	27	5	13	D	83	88	47	75
3. <i>Porhydrus lineatus</i>	9	2	14	8	D	75	41	73	64
4. <i>Laccophilus hyalinus</i>	9	9	1,3	7	D	92	83	47	77
5. <i>Hydroporus palustris</i>	7	3	8	6	D	88	41	60	66
6. <i>Graptodytes pictus</i>	1,1	9	3	3	I	54	88	67	67
7. <i>Halipilus flavicollis</i>	4	1	3	3	I	71	35	40	52
8. <i>Halipilus immaculatus</i>	3	0,3	5	3	I	63	18	47	45
9. <i>Halipilus fluviatilis</i>	1,9	3	0,3	1,9	I	58	53	20	47
10. <i>Laccophilus minutus</i>	3	0,4	0,2	1,8	I	71	24	7	39
11. <i>Halipilus ruficollis</i>	1,5	1,1	1,6	1,4	I	53	41	40	47
12. <i>Rhantus pulverosus</i>	0,7	0,6	1,4	0,9	R	29	12	27	23
13. <i>Ilybius fuliginosus</i>	0,7	0,4	0,2	0,6	R	25	6	7	14
14. <i>Hyphydrus ovatus</i>	0,4	0,16	1,3	0,5	R	16	12	27	18
15. <i>Laccobius biguttatus</i>	0,4	0,16	0,5	0,3	R	16	12	20	16
16. <i>Enochrus testaceus</i>	0,04	0,08	0,2	0,09	R	4	6	7	5
Gesamtzahl d. Individuen	2552	1244	861	—	—	2552	1244	861	—
Gesamtzahl d. Fänge	24	17	15	—	—	24	17	15	—
Individuen je Ausbeute	106	73	57	—	—	106	73	57	—

Werte über 2 % wurden abgerundet.

Tabelle 4. Die Ausbeuten der T. A. 2, 1 und 4. Akzidentelle Arten (Rezedenten) mit einer Konstanz unter 100 %

Art	T. A. 2	T. A. 1	T. A. 4	Art	T. A. 2	T. A. 1	T. A. 4
1. <i>Peltodytes caesus</i>	x			15. <i>Gyrinus substriatus</i>	x		
2. <i>Haliplus laminatus</i>	x			16. <i>Spercheus emarginatus</i>	x		
3. <i>Haliplus varius</i>	x	x		17. <i>Helophorus dorsalis</i>	x		
4. <i>Noterus crassicornis</i>		x		18. <i>Helophorus flavipes</i>	x	x	
5. <i>Guignotus geminus</i>	x			19. <i>Helophorus granularis</i>		x	x
6. <i>Hygrotus inaequalis</i>	x			20. <i>Hydrochus elongatus</i>			x
7. <i>Agabus bipustulatus</i>	x	x		21. <i>Hydrobius fuscipes</i>	x		
8. <i>Agabus undulatus</i>	x			22. <i>Laccobius bipunctatus</i>	x	x	
9. <i>Agabus didymus</i>		x		23. <i>Laccobius minutus</i>	x	x	
10. <i>Ilybius fenestratus</i>		x		24. <i>Helochares lividus</i>	x		x
11. <i>Ilybius obscurus</i>		x		25. <i>Enochrus melanocephalus</i>	x	x	
12. <i>Colymbetes fuscus</i>			x	26. <i>Enochrus 4-punctatus</i>	x		
13. <i>Hydaticus seminiger</i>			x	27. <i>Berosus signaticollis</i>	x		
14. <i>Gyrinus marinus</i>	x			28. <i>Hydrophilus caraboides</i>			x
				Arten	19	11	6

In den Tabellen 3 und 4 sind die gefundenen Arten in Hauptgruppen eingeteilt. Die Arten der ersten, als konstante Arten bezeichnet, wurden in allen 3 T. A. gefunden, also mit 100 % Konstanz. Außer dominanten und influenten Arten enthält die Gruppe auch Rezedenten mit geringer Abundanz. Insgesamt umfaßt sie 16 Arten (Tab. 3).

Die zweite Gruppe besteht aus den akzidentellen Arten. Es ist sehr wahrscheinlich, daß sie zufällig in diese Biotope hineingeraten sind, aber nicht dauernd dort leben (Tab. 4).

Die Gruppe der konstanten Arten enthält 98 % des Individuenbestandes, aber nur 36 % der Arten. Die hohe Zahl der akzidentellen Arten (64 %) läßt sich auf folgende Weise erklären. Mit steigender Zahl der Ausbeuten, besonders dann, wenn die Fangserien auf mehrere Jahre verteilt sind, steigt langsam die Zahl der akzidentellen Arten. Sie tauchen bald in diesem, bald in jenem T. A. auf, ohne seßhaft zu werden. Sie werden durch das Hochwasser eingeschwemmt oder fliegen zu. Gleichzeitig steigt aber auch, und zwar viel schneller, die Individuenzahl der konstanten Arten, besonders der Dominanten und Influenten. Dabei verschiebt sich das Häufigkeitsverhältnis der Arten untereinander nicht mehr, mit andern Worten, die Reihenfolge der Arten nach ihrer Abundanz bleibt bestehen, wenn die Zahl von etwa 10 Ausbeuten erreicht ist.

BALOGH (1958) hat auf diese Erscheinung hingewiesen, allerdings im Hinblick auf eine Vergrößerung der Probeflächen. Aber eine erhöhte Anzahl der Ausbeuten hat dieselbe Wirkung. Sie dient, wie im T. A. 2 mit 24 Ausbeuten, mehr der Inventarisierung und der Klärung von Einzelfragen, als der Ermittlung der Häufigkeitsverhältnisse.

Da auf Grund übereinstimmenden Vorkommens der 16 konstanten Arten die typische Käfergesellschaft der 3 T. A. als erfaßt betrachtet werden kann, sollen sie zunächst gemeinsam besprochen werden.

In Spalte d der Tab. 3 ist die mittlere Abundanz angegeben. Sie zeigt ein ziemlich regelmäßiges Gefälle. Deutliche Sprünge zeigen sich zwischen Nr. 1 (*Hygrotus versi-*

color) und Nr. 2 (*Haliplus lineolatus*), zwischen Nr. 5 (*Hydroporus palustris*) und Nr. 6 (*Graptodytes pictus*) und endlich nach Nr. 11 (*Haliplus ruficollis*). Hiernach wurde in Spalte e die Einteilung in Abundanzgruppen vorgenommen. Die Spalte i gibt die mittlere Frequenz an. Ihr kommt erläuternder und begründender Wert zu. Sie zeigt eine naturgemäße Parallelität zur mittleren Abundanz, von kleinen Überschneidungen und Abweichungen abgesehen.

Es fragt sich, ob es nicht zweckmäßig gewesen wäre, die mittlere Frequenz als Ordnungsprinzip der mittleren Abundanz vorzuziehen. Beide Berechnungsweisen haben Vorzüge und Nachteile. Eine hohe Abundanz kann in einer größeren Fangserie zustande kommen durch nur wenige sehr große Ausbeuten einer Art, die vielleicht in einer Anzahl anderer Ausbeuten fehlt. Die Frequenz andererseits kann ebenso durch Ausbeuten, in welchen eine Art fehlt, herabgesetzt werden, was oft jahreszeitlich bedingt sein kann. Während aber bei der Abundanz durch die höheren Ausbeuten ein Ausgleich geschaffen wird, ist dies bei der Frequenz nicht möglich. Es erschien mir nützlich zu sein, beide Berechnungsweisen nebeneinander anzuwenden, da sie sich gegenseitig ergänzen. Deshalb habe ich auch die Grenze zwischen Influenten und Rezedenten nicht wie üblich bei 2 % gezogen, sondern die Arten Nr. 9–11 noch zur Influentengruppe gerechnet, weil sich erst nach *Haliplus ruficollis* in der mittleren Frequenz ein Sprung von 47 % auf 23 % zeigte. Überdies war ich zur Ordnung nach Abundanzwerten schon deshalb genötigt, weil mir für die meisten Ausbeuten von Augewässern außerhalb meines Untersuchungsgebietes nur Einzelfänge zur Verfügung standen.

Unter den konstanten Arten sind folgende Käferfamilien vertreten: Haliplidae mit 5 Arten, Dytiscidae mit 9 Arten, Hydrophilidae mit 2 Arten. Diese Zahlenverhältnisse werden noch Gegenstand besonderer Erörterungen sein. Hier soll nur darauf hingewiesen werden, wieviele der im Rheinland nachgewiesenen Arten in dieser Gruppe enthalten sind.

Familie	rhein. Arten	Konstantengruppe
Haliplidae	18	5
Dytiscidae	111	9
Hydrophilidae	87	2

Die Haliplidae sind also in diesen Gewässern relativ am zahlreichsten vertreten, die Dytiscidae mäßig und fast nur mit kleinen Arten, die Hydrophilidae äußerst schwach. Diese Verteilung auf die Familien ist charakteristisch. Sie würde nicht in Erscheinung treten, wenn ich die einzelnen Familien zur Grundlage der Abundanzberechnung gemacht hätte.

Beim Vergleich der Spalten a–c miteinander zeigen sich z. T. erhebliche Unterschiede in der prozentualen Abundanz der drei T. A. Ich will mich darauf beschränken, dies bei den Dominanten aufzuzeigen und zu erklären, so weit es mir möglich ist.

Haliplus lineolatus tritt im T. A. 1 mit 27 % auf, im T. A. 2 mit 9 % und im T. A. 4 mit 5 %. Zieht man die Spalten f–h zum Vergleich heran, so zeigt sich, daß der Unterschied in der Frequenz geringer ist (83:88:47 %). Die Art ist also in den T. A. 1 und 2 in mehr als $\frac{4}{5}$ aller Ausbeuten, im T. A. 4 in fast der Hälfte aller Ausbeuten vertreten. Beim Vergleich der hier nicht veröffentlichten Einzelfänge vom T. A. 1 ergibt sich, daß der hohe Satz von 27 % vor allem durch e i n e Ausbeute

zustande kam, in der 41 % der gesamten Tagesergebnisse aus *Haliplus lineolatus* bestanden (Ausbeute vom 12. 10. 56 mit 110 Ex. des *H. lineolatus*). Nach meinen Notizen stand an diesem Tage das Wasser ziemlich hoch und war schon in das Gras des Hanges getreten. Die Wasserpflanzen waren z. T. abgestorben, und die Algenwatten, nun nicht mehr durch die Schwimmblätter festgehalten, waren zum Ufer getrieben worden, während sie sonst infolge des *Phragmites*-Gürtels nicht bis ans Ufer kamen. In den anderen Ausbeuten des T. A. 1 liegen die Häufigkeitszahlen nicht höher als bei den andern T. A. Hier liegt also der Fall einer Erhöhung der Gesamtabundanzzahl durch einen Massenfang vor. Ebenso war im T. A. 4 der Wasserstand zweimal ähnlich günstig. An diesen beiden Tagen habe ich 70 % der Gesamtausbeuten an Halipliden in diesem T. A. gefangen. Allgemein kann gesagt werden, daß die Ausbeuten an Halipliden viel stärker schwanken als die der Dytisciden. Zwar sind in der Uferzone immer Halipliden zu finden, weil auch an den Uferpflanzen Algenfäden, die Nahrung dieser Käfer, hängen. Große Ausbeuten macht man aber nur, wenn Algenwatten in hinreichender Zahl in der Probestfläche auftreten. Das ist nicht nur vom Wasserstand, wie in den angeführten Beispielen, abhängig, sondern auch von der Windrichtung, durch die die Algenwatten entweder zum Ufer mit der Probestfläche oder zum gegenüberliegenden, oft nicht erreichbaren Wassersaum getrieben werden. Ich habe deshalb der Berechnung von Populationschwankungen (s. weiter unten) ausschließlich die Dytiscidenausbeuten zugrunde gelegt, die erheblich gleichmäßiger sind. Die Dytisciden sind karnivor, also nicht auf Algen angewiesen. Trotzdem gibt es auch bei den Dominanten dieser Familie starke Abundanzschwankungen. Ich greife als Beispiel *Laccophilus hyalinus* heraus. Wenn diese Art auch in 77 % aller Ausbeuten vorhanden war, so unterscheidet sich doch ihre Abundanz in den T. A. 2 und 1 mit 9 % erheblich von der im T. A. 4 mit 1,3 %. Zur Prüfung scheint es mir zweckmäßig zu sein, die größten Ausbeuten aus dem T. A. 4 zum Vergleich heranzuziehen, denn es ist anzunehmen, daß eine Art, die in mehreren kleinen Ausbeuten fehlt, wenigstens in den großen in Erscheinung tritt. Bei den nachfolgend zusammengestellten Ausbeuten war der Wasserstand immer günstig.

Tag	Gesamt-Ausbeute Stück	<i>Laccophilus hyalinus</i> Stück
19. 7. 54	133	0
21. 6. 55	119	0
4. 5. 56	130	0
12. 10. 56	176	1

Da sich die Ausbeuten auf mehrere Jahre und verschiedene Monate verteilen, können weder jahreszeitliche noch Populationsschwankungen für das geringe Vorkommen verantwortlich sein. In den großen Ausbeuten der andern T. A. war *L. hyalinus* immer in Anzahl vorhanden. Eine gleiche Berechnung habe ich bei *Porhydrus lineatus* durchgeführt, der im T. A. 1 mit nur 2 % vertreten ist. Ich kam zu demselben Ergebnis. Offenbar liegt hier ein wirklicher Unterschied gegenüber den beiden andern Wasserstellen vor. Diese Beobachtung weist, wie mir scheint, darauf hin, daß jeder Biotop neben allgemeinen und typischen Eigenschaften auch singuläre aufweist, worauf ich schon bei der Besprechung der Vegetation hingewiesen habe.

Zur Gruppe der akzidentellen Arten (Tab. 4) kann zusammenfassend gesagt werden:

1. Sie enthält Arten folgender Käferfamilien: Haliplidae (3), Dytiscidae (10), Gyrididae (2), Spercheidae (1), Hydrophilidae (12). Letztere sind in dieser Gruppe stärker vertreten als unter den Konstanten.
2. Häufiger sind auch die mittelgroßen Dytisciden.
3. Es sind 19 von insgesamt 28 Arten in dem am besten untersuchten T. A. 2 gefunden worden, ein Beweis dafür, daß die Zahl der Zuwanderer mit steigender Ausbeutenzahl anwächst.

Bei den nachfolgenden allgemeinen Überlegungen stütze ich mich auf Darlegungen von BALOGH (1958).

Ausgehend von der Erfahrung, daß an ökologisch gleichartigen Standorten meist die gleiche Artenkombination vorhanden ist, stellt BALOGH zwei Formen solcher Kombinationen auf:

1. Arten, die in dem betreffenden Bestand mit ziemlich hoher Individuenzahl, aber außerdem noch in Beständen anderen Typs anzutreffen sind.
2. Arten, die nur innerhalb eines Bestandestyps vorkommen und in andern Beständen nur ausnahmsweise oder überhaupt nicht auftreten; diese können wiederum Arten
 - a) mit großer Individuenzahl (Dominanten) oder
 - b) mit sehr spärlichem Vorkommen, also mit geringer Individuenzahl sein.

Es kann hier schon voreilend gesagt werden, daß die von mir zur Konstantengruppe gestellten Arten, wenigstens ein Teil der Dominanten und Influenten zu der 1. Gruppe BALOGH's gehört, daß darunter aber auch eurytope Arten, vorwiegend Weiherarten sind. Das wird sich aber erst beim Vergleich der Arten der Augewässer mit solchen des Weihertyps zeigen.

Es ist wahrscheinlich, daß die konstanten Arten der T. A. hier auch ihre Entwicklung durchmachen. Trotzdem habe ich den von TISCHLER (1947) vorgeschlagenen Begriff „Indigene“ vermieden, weil ich mich mit den Larven nicht beschäftigt habe.

4. Der Käferbestand des T. A. 6

Zahl der Ausbeuten	14	Individuenzahl	640
Individuen pro Ausbeute	46	Artenzahl	28

Beim Vergleich dieser Ausbeuten (Tab. 5) mit den bisher besprochenen, ergibt sich, daß trotz geringerem Individuenbestand der Artenbestand ebenso groß ist, wie z. B. im T. A. 1.

Von den Halipliden der Dominanten und Influenten fehlen 3, von den Dytisciden aber nur eine Art: *Laccophilus minutus*. Die Reihenfolge allerdings hat sich stärker geändert. *Hygrotus versicolor* wird an Häufigkeit erheblich von *Hydroporus palustris* übertroffen. Die mittelgroßen Arten (*Agabus*, *Ilybius*, *Rhantus*, *Colymbetes*) sind — wie in den Emsgewässern — stärker vertreten.

Tabelle 5. Der Käferbestand des T. A. 6

Art	Abundanz %	Gruppe	Frequenz %	Art	Abundanz %	Gruppe	Frequenz %
1. <i>Hydroporus palustris</i>	50,0	ED	84	9. <i>Ilybius fenestratus</i>	2,0	I	8
2. <i>Hygrotus versicolor</i>	11,0	D	75	10. <i>Gyrinus marinus</i>	1,0	R	8
3. <i>Hyphydrus ovatus</i>	9,0	D	84	11. <i>Ilybius fuliginosus</i>	0,8	R	17
4. <i>Graptodytes pictus</i>	6,0	D	67	12. <i>Agabus sturmi</i>	0,6	R	25
5. <i>Laccophilus hyalinus</i>	6,0	D	75	13. <i>Haliphus immaculatus</i>	0,5	R	17
6. <i>Porhydrus lineatus</i>	5,0	D	84	14. <i>Noterus clavicornis</i>	0,5	R	17
7. <i>Haliphus ruficollis</i>	3,0	I	50	15. <i>Colymbetes fuscus</i>	0,5	R	17
8. <i>Gyrinus substriatus</i>	3,0	I	8	16. <i>Ilybius ater</i>	0,5	R	8

Nachstehend angeführte Arten sind mit einer Ausnahme nur einmal gefunden worden: *Hygrotus inaequalis*, *Agabus bipustulatus*, *Agabus undulatus*, *Ilybius obscurus*, *Rhantus pulverosus*, *Helophorus dorsalis*, *Helophorus granularis*, *Hydrochus carinatus* (2 Ex.), *Hydrochus elongatus*, *Hydrobius fuscipes*, *Anacaena limbata*, *Hydrophilus caraboides*.

Bei der Beurteilung des Ergebnisses muß beachtet werden, daß die Probefläche ungünstig lag, obwohl sie unter mehreren als die relativ ertragreichste ausgewählt wurde.

Von der Zahl der gefangenen Käfer entfällt mehr als die Hälfte auf 3 große Ausbeuten bei ausnahmsweise günstigem Wasserstand, die 11 kleineren haben einen Durchschnitt von nur 28 Exemplaren. Deshalb zeigen auch die Frequenzwerte eine viel größere Unregelmäßigkeit als bei den anderen Toten Armen. Offenbar genügte die Ausbeuten nicht für eine ausreichende Erfassung. Es sind aber auch gewisse Unterschiede zu beachten, durch die sich dieser T. A. von den bereits besprochenen unterscheidet:

- Die Härte des Wassers war etwas höher, während der pH-Wert in gleicher Höhe lag.
- Der T. A. 6 wird von kleineren Hochwässern des Rheins nicht mehr erreicht, da er weiter siegaufwärts liegt.
- Er ist in starker Verlandung begriffen und wird auch durch die größeren Hochwässer nicht „ausgefegt“, da er im toten Winkel des Siegdammes liegt.
- Die Ufer sind mit Bäumen und Gebüsch bewachsen, länger beschattet, und der Boden bedeckt sich im Herbst dicht mit Laub, das vermodert.
- Algendecken, wie sie sich bei den andern T. A. besonders im Herbst entwickeln, habe ich hier nie gesehen, was auf den geringen Bestand der Halipliden wahrscheinlich von Einfluß ist.
- Die Abtrennung von der Sieg dauert länger.

Der T. A. 6 ist wohl schon eine Übergangsform zum Altwasser. Einen eigenen Gewässertyp stellt er nicht dar.

5. Die abwasserbelasteten Fundgewässer

a) der T. A. 3

Zahl der Ausbeuten	6	Individuenzahl	260
Individuen pro Ausbeute	43	Artenzahl	21

Wie bereits angegeben, liegt der T. A. 3 in derselben Erosionsrinne wie der T. A. 2, war aber von diesem durch eine Mauer mit einem Durchlaß von 1 m Breite getrennt. Nur bei gutem Mittelwasser bestand eine Verbindung. Von den am Nordufer auf der oberen Niederterrasse gelegenen Häusern flossen Abwässer in mäßiger Menge in den T. A., und an dem ihn am oberen Ende begrenzenden Straßendamm wurde im Herbst 1948 eine Müllkippe eingerichtet. Ein großer Teil des Bodens bedeckte sich mit einem lockeren, feinen, grauen Schlamm, der sich in der Nähe der Kippe in kleinen Klumpen an die Wasserpflanzen setzte. Im Herbst 1952 wurde die Trennmauer entfernt. Nach dieser Zeit habe ich dort wohl noch Proben entnommen, aber sie unterschieden sich in nichts mehr von denjenigen des T. A. 2. In der Nähe der Mauer beobachtete ich immer starke Bestände von *Callitriche stagnalis*, und auf der Oberfläche schwammen große Decken von *Lemna* (*Spirodela polyrhiza* und *Lemna gibba*). Schwimmblatt- und Unterwasserpflanzen fehlten, ebenso größere Ansammlungen von Algenwatten. Es wurden gemessen: pH = 7,0 und Ges.-Härte = 7,1 i. D.

Tabelle 6. Der Käferbestand des T. A. 3

Art	Abundanz ‰	Gruppe	Frequenz ‰	Art	Abundanz ‰	Gruppe	Frequenz ‰
1. <i>Hydroporus palustris</i>	40	D	100	7. <i>Laccobius biguttatus</i>	2	I	33
2. <i>Hygrotus versicolor</i>	25	D	100	8. <i>Laccobius minutus</i>	2	I	33
3. <i>Laccophilus minutus</i>	7	D	7	9. <i>Haliplus laminatus</i>	1,9	I	33
4. <i>Laccophilus hyalinus</i>	5	D	33	10. <i>Haliplus immaculatus</i>	1,5	I	33
5. <i>Haliplus lineolatus</i>	4	I	50	11. <i>Haliplus ruficollis</i>	1,5	I	33
6. <i>Porhydrus lineatus</i>	3	I	67				

Nur 1—3 Exemplare wurden gefunden von folgenden Arten: *Peltodytes caesus*, *Haliplus flavicollis*, *Haliplus fluviatilis*, *Hydroporus planus*, *Graptodytes pictus*, *Agabus undulatus*, *Platambus maculatus*, *Hydrobius fuscipes*, *Helochares lividus*, *Enochrus odropterus*.

Es zeigt sich (Tab. 6), daß trotz der mesosaproben, bei Niedrigwasser wohl bis an die Grenze der Polysaprobie reichenden Verschmutzung alle Arten der Konstantenliste angetroffen wurden. Sie werden aus dem unterwärts gelegenen T. A. 2 eingeschwemmt, halten sich aber hier trotz der starken Verunreinigung und Verlandung. Einige Veränderungen in den Abundanzverhältnissen sind wohl hierauf zurückzuführen. Jedenfalls hat sich meine Annahme, in diesem T. A., wenn man ihn so überhaupt bezeichnen kann, einen eigenartigen Käferbestand zu finden, als unzutreffend erwiesen. Immerhin beweist das Vorkommen der gefundenen Arten, daß sie stärker verschmutzte Gewässer nicht scheuen.

b) Das Altwasser 5

Zahl der Ausbeuten	4	Individuenzahl	113
Individuen pro Ausbeute	28	Artenzahl	14

Bei der geringen Zahl der Käfer ergibt die Angabe in absoluten Zahlen ein deutlicheres Bild (Tab. 7).

Tabelle 7. Ausbeuten im Altw. 5 in absoluten Zahlen

Art	18. 8. 48	22. 5. 49	30. 5. 51	14. 8. 51	insgesamt
1. <i>Noterus crassicornis</i>			9	14	23
2. <i>Laccophilus hyalinus</i>			3		3
3. <i>Laccophilus minutus</i>	2		2		4
4. <i>Coelambus impressopunctatus</i>	3				3
5. <i>Hygrotus versicolor</i>	2				2
6. <i>Hydroporus palustris</i>	1		2		3
7. <i>Rhantus notatus</i>	1				1
8. <i>Rhantus pulverosus</i>	46		1		47
9. <i>Sperdicus emarginatus</i>			4		4
10. <i>Hydrobius fuscipes</i>	1				1
11. <i>Laccobius bipunctatus</i>	7				7
12. <i>Laccobius minutus</i>				1	1
13. <i>Helodiaria livida</i>	2				2
14. <i>Hydrophilus caraboides</i>	2	2	1	7	12
	67	2	22	22	113

Das durch einen Straßendamm von der Rinne des T. A. 2 abgetrennte Altwasser 5 wurde vom Hochwasser noch erreicht. Es erhielt reichlich Abwässer vom nahen Dorf Bergheim. Der Boden war mit stinkendem, blauschwarzem Schlamm bedeckt. Auf der Uferbank standen einige Büschel von *Glyceria maxima*. Auf der Oberfläche fanden sich einige *Lemna*-Flecken. Algen, Schwimmblatt- und Unterwasserpflanzen fehlten ganz. Das pH wurde mit 7,4 gemessen. Altw. 5 darf wohl als polysaprobies Gewässer angesprochen werden. Es wurde 1952 zugeschüttet. Deshalb mußte die Fangserie abgebrochen werden, ehe ausreichende Resultate möglich waren. Einige Feststellungen lassen sich aber doch wohl treffen.

Die Individuen- und Artenzahl war gering (Tab. 7). Vier an den gleichen Tagen entnommene Ausbeuten aus dem T. A. 2 erbrachten 21 Arten in 436 Exemplaren. Das Altwasser beherbergt also einen nach Art und Zahl verarmten Bestand. Die Halipliden fehlen ganz. Keine Dytiscidenart ist in mehr als 2 Ausbeuten vertreten. Nur der Hydrophilide *Hydrophilus caraboides* fand sich in allen Proben; auch seine Larven habe ich mehrfach gefunden. Sie ist also wohl die einzige bodenständige Art. Das sporadische und unausgeglichene Vorkommen aller andern Arten beweist, daß es sich bei diesen Käfern um Zuwanderer mit zeitweiligem Aufenthalt handelt. Daß einzelne dieser Arten in größerer Zahl auftauchen, ist eine Erscheinung, die ich in andern Gewässertypen (z. B. Moorgewässern) auch beobachtet habe. Diese An- und Abwanderung ist bei der Nähe anderer T. A. verständlich.

Es zeigt sich also, daß bei starker Verschmutzung eines Augewässers die Konstanz der Biozönose zerfällt.

VII. Allgemeine biozöologische Betrachtung

Nachdem durch die vorstehenden Tabellen 3–7 und ihre Besprechung ein Überblick über die Käferbestände von fünf T. A. gegeben wurde (das Altw. 5 soll zunächst außer Betracht bleiben), erscheint es zweckmäßig, zu prüfen, inwieweit die Forderung BALOGH's (s. S. 105) erfüllt ist, wonach sich gleichartige Standorte durch eine gleiche Artenkombination kennzeichnen.

Die als Konstanten bezeichneten Käferarten fanden sich mit großer Gleichartigkeit in den T. A. 2, 1 und 4. In den T. A. 3 und 6 wurden einige Veränderungen der Artenkombination festgestellt, deren Ursache in fortgeschrittener Verschmutzung, stärkerer Verlandung, vielleicht aber auch in unzureichender Erforschung begründet erschienen. Bei allen Feststellungen zeigte es sich, daß die Dytisciden gegenüber den Halipliden und den spärlich vertretenen Hydrophiliden die stabilere Komponente der Artenkombination bilden. Von geringerer Bedeutung scheint mir zu sein, daß die nach der Abundanz geordneten Arten in den einzelnen T. A. nicht in der gleichen Reihenfolge erscheinen. Eine solche Forderung wird von BALOGH auch nicht erhoben, ist nach meinen Beobachtungen auch sonst nicht anzutreffen.

BALOGH verlangt ferner, daß die Spezies der sich regelmäßig einstellenden Artenkombination mit „ziemlich hoher Individuenzahl“ auftreten. Das ist ein dehnbarer, relativer Begriff. Vorerst sollen die dominanten und influenten Arten hierzu gerechnet werden.

Als dritte Forderung stellt BALOGH auf, daß die Arten außerdem noch in Beständen anderen Typs anzutreffen seien. Das kann hier noch nicht nachgeprüft werden, soll vielmehr Aufgabe eines späteren Teils der Arbeit sein. Es ist aber zu beachten, daß sich meine Untersuchung bisher nur auf eine Unterform der Augewässer, die Toten Arme, erstreckte. Blinde Arme und Altwässer fehlen in der Siegmündung und konnten somit nicht untersucht werden. Das vollständig verschmutzte Altwasser 5 stellt einen Sonderfall dar, der allerdings zeigt, daß die Artenkombination bei polysaprober Verschmutzung zerfällt.

Die fehlenden Augewässerformen werden in dem nun folgenden Teil der Arbeit besprochen werden. Zunächst soll noch auf einige Einzelfragen eingegangen werden.

VIII. Einzelfragen

1. Schwankungen in der Zusammensetzung des Käferbestandes während des Jahres

Oft wird die Ansicht vertreten, die Zahl der Wasserkäfer nehme im Hochsommer ab, und manche Art fehle fast völlig (BLUNCK 1921). Als Ursachen werden genannt: Absterben der Vorjahrgeneration nach der Eiablage oder Sommerschlaf während der Trockenzeit.

Bestände diese Annahme zu recht, so müßte sie sich in einer allgemeinen Verminderung der Abundanz zeigen. Leider konnte ich aber nicht die Besiedlungsdichte der Käfer feststellen. Die Ausbeuten schwanken je nach dem Wasserstand sehr stark, und dieser Umstand verdeckt eventuelle Häufigkeitsschwankungen. Da ich im Sommer bei hohem Mittelwasser (Abb. 2, S. 91) gesammelt habe, liegen die Ausbeuten der Monate Juli/August höher als die der übrigen Monate, wie dies aus Tabelle 8 zu ersehen ist.

Die Angaben lassen folgende Schlüsse zu:

Wenn man vom April absieht, aus dem nur eine kleine und deshalb lückenhafte Ausbeute vorliegt, sind mit Ausnahme von *Haliplus fluviatilis* alle Arten in den Beobachtungsmonaten festgestellt worden. *Haliplus fluviatilis* fehlt in den 5 Ausbeuten des Juli. Es handelt sich dabei aber um eine Art mit der geringen mittleren Abundanz von 1,9 ‰. Ich besitze auch einige Juli-Ausbeuten aus Sieggewässern aus früheren Jahren, in welchen die Art vertreten ist. Sie ist auch von andern Sammlern in Augewässern des Rheins im Juli gefunden worden. *H. fluviatilis*

Tabelle 8. Gesamtausbeuten der dominanten und influenten Arten nach Monaten

Monat	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.
Zahl der Ausbeuten	1	13	17	5	5	4	11
<i>Haliplus lineolatus</i>	3	39	134	68	99	36	185
<i>Haliplus flavicollis</i>	1	27	33	34	2	12	39
<i>Haliplus immaculatus</i>	0	22	60	25	10	5	30
<i>Haliplus fluviatilis</i>	0	18	54	0	2	2	7
<i>Haliplus ruficollis</i>	5	3	16	6	9	7	18
Indiv.-Zahl pro Ausbeute	9	8	17	27	24	16	25
In % der Gesamtausbeute	20	17	22	25	33	29	22
<i>Hygrotus versicolor</i>	28	318	700	351	153	40	570
<i>Porhydrus lineatus</i>	0	56	71	4	38	3	193
<i>Laccophilus hyalinus</i>	6	82	122	11	33	47	38
<i>Hydroporus palustris</i>	1	28	96	15	3	23	129
<i>Graptodytes pictus</i>	0	29	22	25	9	15	34
<i>Laccophilus minutus</i>	2	25	19	1	21	25	33
Indiv.-Zahl pro Ausbeute	37	41	61	81	51	38	91
In % der Gesamtausbeute	80	83	78	75	67	71	78

kann also wohl als seltener, nicht aber als immer fehlend bezeichnet werden. Damit darf gesagt werden, daß die dominanten und influenten Arten der T. A. 2, 1 und 4 in den Monaten Mai (wahrscheinlich schon April) bis Oktober vorhanden waren.

Die Hauptmenge der Käfer entfällt auf die Dytisciden. Der prozentuale Anteil der Halipliden und Dytisciden verschiebt sich im Sommer zugunsten der ersteren. Die Dytisciden beginnen schon im Frühjahr mit hoher Abundanz, die Zahl sinkt im Sommer ab, in dem die Halipliden vorherrschen. Im September/Oktober steigt die Zahl der Dytisciden wieder an. Zur Verdeutlichung ist dies auf Abb. 3 dargestellt.

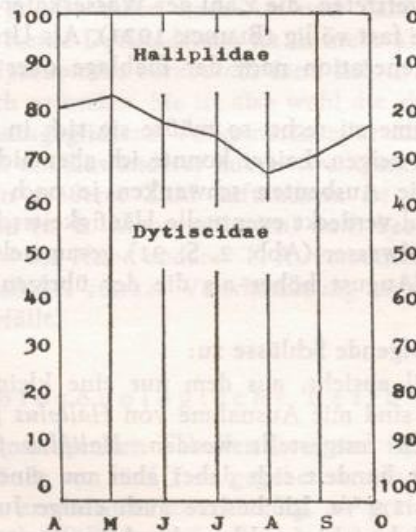


Abb. 3. Halipliden und Dytisciden in %

Die Halipliden, die, wie die Beobachtungen von FALKENSTRÖM (1926) u. a. zeigen, ebenso wie die Dytisciden auch während des Winters vorhanden sind, finden sich in nennenswerter Anzahl erst dann, wenn genügend Algen vorhanden sind. Ihre Zahl steigt im Sommer mit der starken Entwicklung der Fadenalgen (hier vorwiegend *Cladophora*) an und nimmt im Herbst mit dem Absterben ihrer Nahrungspflanzen in den Ausbeuten ab. Allerdings gibt es dabei Ausnahmen. So gelang mir am 12. Oktober 1956 bei schönem mildem Herbstwetter im T. A. 1 ein Fang von 116 Halipliden. Umgekehrt habe ich 1961 schon am 26. September bei ebenfalls sonnigem Herbstwetter in einer großen Algendecke, die dicht mit welchem Laub durchsetzt war, keinen Wasserkäfer erbeutet. Dabei betrug die Wassertemperatur über der Algendecke 20° C, darunter, infolge der voraufgegangenen kalten Nächte nur 13° C. Offenbar hatten die Käfer die Algen verlassen und sich im Schlamm vergraben.

Die Dytisciden treten im Sommer etwas zurück. Immerhin betrug ihr prozentualer Anteil im August noch 67 %.

Die Abnahme der Dytisciden im Sommer ist dadurch erklärbar, daß die Imagines dieser kleinen Arten nur 1–1 1/2 Jahre alt werden, so daß also im Sommer die Vorjahrgeneration abstirbt und die neue Generation an ihre Stelle tritt. Dabei erfolgt wahrscheinlich das Absterben in schnellerem Rhythmus als der Ersatz. Eine Lücke in der Besiedlung tritt aber nicht ein. Bei den Halipliden, deren Lebensdauer wahrscheinlich 2–2 1/2 Jahre beträgt und deren Larven zweimal überwintern, macht sich der Wechsel der Generationen nicht bemerkbar.

Die zu Eingang genannten Beobachtungen über die Abnahme bzw. das Verschwinden von Wasserkäfern im Sommer bezieht sich wahrscheinlich nur auf temporäre Gewässer. Aber auch hier ist beobachtet worden, daß sich Imagines im Schlamm eingraben und dann von den Sammlern meistens nicht gefunden werden. Für die Augewässer mit ihrer perennierenden Wasserführung ist jedenfalls eine kontinuierliche Besiedlung anzunehmen.

2. Einwirkung der Hochwässer auf die Höhe des Käferbestandes

Im vorstehenden Abschnitt sind nur die zahlenmäßigen Verhältnisse der Halipliden und Dytisciden zueinander in der Gesamtbeobachtungszeit dargestellt. Die Einwirkungen des Hochwassers sind außer acht gelassen worden. Es ist nun zu prüfen, welchen Einfluß sie auf die Höhe des Bestandes haben.

Ich habe mehrfach unmittelbar nach Hochwasserständen Proben entnommen. Nur einmal, im Winter 1948/49, wurde das Sieggebiet nicht überschwemmt. In allen andern Jahren war es eine Regelercheinung, so daß man von periodischen Hochwässern sprechen kann (s. Tab. 1).

Aus den vorliegenden Beobachtungen greife ich die der Jahre 1954 und 1955 heraus, weil ich in diesen Jahren aus allen Toten Armen Ausbeuten entnommen habe. Es sind in der nachstehenden Aufstellung immer zwei Daten angegeben, weil es wegen des Wasserstandes nicht immer möglich war, alle T. A. zu erreichen.

Ablaufendes Hochwasser (absolute Individuenzahlen)

	T. A. 2	T. A. 1	T. A. 4	T. A. 6
Durchschnitt aller				
Ausbeuten 1948–59	106	73	57	46
19. 7. 54 u. 31. 7. 54	208	88	133	111
21. 6. 55 u. 16. 7. 55	108	133	119	28

Da im T. A. 6 am 16. 7. 55 das Wasser bereits wieder in sein Bett getreten war, ist die Ausbeute klein, sonst liegen alle Zahlen, z. T. erheblich, über dem Durchschnitt. Erläuternd kann zu den Hochwässern dieser Jahre folgendes gesagt werden: Das Jahr 1954 brachte im Januar/Februar Winterhochwasser und mehrere leichtere und kürzere Überflutungen in der Zeit von Juni bis September. Die Ausbeuten stammen aus der Zeit zwischen diesen „kleinen Hochwässern“. Der Winter 1954/55 brachte vom Dezember 1954 bis zum März 1955 vier Hochwässer, davon eins mit einem Höchststand von 5 m über Mittelwasser. Bis Juni blieb der Wasserstand immer hoch, so daß erst im Juni/Juli Ausbeuten möglich waren. Trotz dieser mehrfachen „Ausfegung“ liegen die Zahlen höher als der Durchschnitt. Auch Parallelausbeuten, andern Stellen der T. A. zur gleichen Zeit entnommen, ergaben hohe Käferzahlen. Alle lagen höher als die letzten Ausbeuten vor den Überschwemmungen.

ALBRECHT (1959) hat Angaben über die völlige oder fast völlige Vernichtung der Tierbesiedlung in Bächen zusammengestellt. Nun liegen die Verhältnisse in Bächen und kleinen Flüssen anders als bei den Augewässern großer Ströme. Das Wasser der Bäche steigt nach Wolkenbrüchen oft rapid in kürzester Zeit; viel schneller als beim Rhein, bei dem ein Anstieg von 2 m in 24 Stunden schon als bedrohlich gilt. Das sind aber nur 8 cm in der Stunde. Außerdem strömt keineswegs das Wasser überall in gleicher Stärke. An vielen Stellen bilden sich kleine ruhige Buchten, die den Käfern einen Schlupfwinkel bieten. Nach meinen Beobachtungen vollzieht sich beim Steigen des Wassers an der Sieg folgendes: Bei einem gewissen Stand des Wassers, den ich als hohes Mittelwasser bezeichnet habe (Abb. 2), sind die Blätter der Schwimmpflanzen bereits unter der Wasseroberfläche verschwunden. Die Wasserkäfer müssen aber zum Atmen auftauchen. Beim Steigen des Wassers wird der Weg von den Pflanzen, an welchen sie ihren Halt finden, bis zur Oberfläche zu weit. Sie suchen also nach Pflanzen, die ihnen diesen Halt bieten und deren Blätter näher dem Wasserspiegel sind. Dabei geraten sie, wenigstens zum Teil, an den Rand ihres Wohngewässers, wenn sie nicht sowieso schon dort vom Wasser überrascht worden sind. Dort am Hang des T. A., im hohen Ufergras, findet eine Anreicherung der Käfer statt. So habe ich es bei a n l a u f e n d e m Hochwasser beobachtet.

Anlaufendes Hochwasser am 29. 6. 1953

	T. A. 2	T. A. 4	T. A. 6
Individuenzahl	142	64	79

Der T. A. 1 war wegen des hohen Wasserstandes schon nicht mehr zu erreichen. Auch hier liegen die Zahlen über dem Durchschnitt.

Steigt nun das Wasser über den Hang bis in das alluviale Hochwasserbett, so werden die Käfer mit dem langsam steigenden Wasser in Richtung auf den Damm bzw. die obere Niederterrasse getrieben, wobei sie im Gras, in den Sträuchern, in dem auf dem Wasser schwimmenden Genist und in Algenwatten einen Halt finden. Nach dem Hochwasser wandern die Käfer wieder zurück, wobei sie oft in Hochwassertümpeln längere Zeit zurückbleiben und schließlich kriechend oder fliegend zu einem der perennierenden Augewässer zurückfinden.

Natürlich erreichen keineswegs alle Käfer das rettende Ufer. Viele werden weggetrieben. Wenn sie vielleicht auch nicht zugrunde gehen, so gehen sie doch dem Biotop, der sie beherbergt hatte, verloren. Bezeichnet man die höchstmögliche Zahl

der Käfer, wie sie sich aus der Eiablage ergeben könnte, als vitales Optimum, so wird dieses nicht nur durch die üblichen Mortalitätsfaktoren (Wärme- und Kältetod, Verpilzung, feindliche Organismen wie Fische usw.), sondern auch durch die Wirkungen des Hochwassers reduziert. Der verbleibende Normalbestand ist zwar wahrscheinlich nicht nach jedem Hochwasser gleich hoch; die Schwankung macht sich aber nicht bemerkbar, weil sie eine Regelausscheidung ist. Das, was man in Augewässern als normalen Bestand ermittelt, ist eben das durch Hochwässer verringerte Optimum.

Leider hatte ich nur einmal Gelegenheit zur Gegenprobe. Als das Hochwasser im Winter 1948/49 ausgefallen war, waren die Ausbeuten des abnorm trockenen Sommers mit außerordentlich niedrigen Wasserständen keineswegs deutlich höher, als die der Hochwasserjahre.

3. Die Einwirkung der Hochwässer auf die Zusammensetzung des Käferbestandes

Die vorstehenden Überlegungen bezogen sich auf den Gesamtbestand der Käfer. Es soll nun geprüft werden, ob das Hochwasser einen Einfluß auf die Zusammensetzung des Käferbestandes hat, d. h. ob eine Auslesewirkung festzustellen ist.

Dazu ist es erforderlich, zunächst zu zeigen, ob und wodurch sich der Käferbestand der T. A. in seiner Zusammensetzung von demjenigen anderer stehender Süßgewässer unterscheidet. Dabei können wieder nur die großen Gruppen der Haliplidae, Dytiscidae und Hydrophilidae miteinander verglichen werden. Ferner sollen auch keine vollständigen, alle einheimischen Gewässer umfassenden Statistiken aufgebaut, sondern die Unterschiede an einigen signifikanten Beispielen aufgezeigt werden.

KREUZER (1940) hat bereits einen solchen Vergleich der eigenen Untersuchung von 32 holsteinischen Kleingewässern des Weihertyps mit Ergebnissen der Quellausbeuten BENICK's (1919) und der Hochmooruntersuchungen von PEUS (1928) durchgeführt. Dieser Zusammenstellung habe ich die nachstehenden Zahlen entnommen. Doch schien es mir zweckmäßig zu sein, die Angaben BENICK's, der nur „Sumpf- und Sickerquellen“ untersucht hat, durch Angaben aus der Arbeit von ILLIES (1952) zu ergänzen, der 43 Quellen aller Typen eines Baches, der Mölle, im Lipper Bergland untersucht hat²⁾. In Vergleich zu den KREUZER'schen Angaben habe ich die Abundanzzahlen der T. A. 1, 2 u. 4 gesetzt (Tab. 9).

Tabelle 9. Mittlere Abundanz der Wasserkäfer nach Familien in verschiedenen Biotopen

	Quellen		Hochmoore	Kleingewässer	T. A.
	BENICK	ILLIES	PEUS	KREUZER	HOCH
Haliplidae	7,7	0,0	0,3	10,1	23,0
Dytiscidae u. Gyrinidae	11,5	34,0	80,0	60,1	75,0
Hydrophilidae	80,6	56,0	19,6	29,6	2,0
Dryopidae	0,2	0,0	0,0	0,2	0,0
andere Familien	0,0	10,0	0,0	0,0	0,0

²⁾ Die abweichenden Zahlen dieser beiden Quellenuntersuchungen sind entstanden aus der verschiedenartigen Begrenzung des Quellbezirks und, besonders bei allen älteren Arbeiten, durch Nichtausscheidung der akzidentellen Arten.

Es zeigt sich:

1. In den Quellen überwiegen die Hydrophiliden. Ergänzend sei noch hinzugefügt, daß sie im Ober- und Mittellauf der Bäche noch deutlicher dominieren.
2. In den Hochmooren und den Kleingewässern nehmen die Dytisciden die erste Stelle ein.
3. In keinem Biotop erreichen die Halipliden einen auch nur annähernd so hohen Prozentsatz wie in den T. A.
4. Die Hydrophiliden sind in den T. A. mit 2% in außerordentlich geringer Zahl vertreten.
5. Die nächste Verwandtschaft in ihrem Käferbestand zeigen die T. A., wie nicht anders zu erwarten, mit den Kleingewässern. Sie unterscheiden sich von ihnen durch den hohen Bestand an Halipliden und die geradezu minimale Zahl der Hydrophiliden.

Wenn man versucht, diese Unterschiede zu erklären, so liegt es nahe, sie auf die Wirkungen des Hochwassers zurückzuführen, denn vor allem durch diese unterscheiden sich die untersuchten Augewässer von den verwandten Gewässergruppen. Dazu ist es erforderlich, sich mit der Biologie der Hauptgruppen der vorgefundenen aquatischen Koleopteren zu beschäftigen. Ich habe in Tab. 10 versucht, unter Verwendung der einschlägigen Literatur (BLUNCK, BEIER, BURMEISTER, FALKENSTRÖM, WESENBERG-LUND, FR. BALFOUR-BROWNE, VON LENGERKEN u. a.) und eigener Beobachtungen, die wichtigsten biologischen Daten zusammenzustellen. Allerdings muß ich darauf hinweisen, daß unsere Kenntnisse über den Lebensablauf dieser Käfer noch sehr lückenhaft sind. Nur wenige Arten wurden bisher monographisch bearbeitet. Von ihrer Lebensweise auf die anderer Arten oder sogar der Käfer anderer, wenn auch nahestehender Gattungen zu schließen, ist bekanntlich sehr gewagt. Man denke sich deshalb vor die meisten Angaben als einschränkend ein „etwa“, „wahrscheinlich“ oder „vielleicht“ gesetzt.

Zwei Fragen sind zu beantworten:

1. Welche dieser Käfergruppen erfahren wahrscheinlich infolge ihrer Lebensweise durch das Hochwasser eine Schädigung, bzw. wie erklärt es sich, daß andere Gruppen anscheinend hochwasserresistent sind?
2. Welche Wirkung haben die Winter- und welche die Sommerhochwässer?

Es sollen zunächst die möglichen Einwirkungen der Winterhochwässer auf die Halipliden geprüft werden. Fadenalgen, ihre Nahrung, sind zu dieser Zeit verschwunden; auch Imagines und Larven findet man nicht oder nur ausnahmsweise vereinzelt im Wasser, zuweilen aber nach Beobachtungen von HORION oberhalb der Strandlinie im Genist (HOCH 1956, p. 242—43, und FALKENSTRÖM 1926). Letzterer nimmt an, daß sie die nahrungsarme Zeit durch einen Hungerschlaf überstehen, auch bei Eisbedeckung. Diese Käfer können, wie auch Beobachtungen aus dem Sommer zeigen, sehr lange Zeit unter Wasser verbringen, was Funde aus 2—5 m Tiefe beweisen. Die Haliplidenlarven des 1. und 2. Stadiums sind Hautatmer und halten sich auch im Winter unter Wasser auf (s. Tab. 10). Larven des 3. Stadiums besitzen Stigmen, tauchen aber nie auf. Erst wenn sie zu Beginn des Winters an Land steigen, um dort zu überwintern und sich später zu verpuppen, werden die Stigmen benutzt (FALKENSTRÖM 1926). Die lange Lebensdauer der *Halipilus*-Larven, von FALKENSTRÖM in Schweden beobachtet, ist nicht unbestritten geblieben und gilt vielleicht für wär-

Tabelle 10. Biologische Angaben über aquatile Koleopteren

	Halipliden	Kleine Dytisciden	Kleine Hydrophiliden
Zeit des Auftretens			
Imagines	im ganzen Jahr	im ganzen Jahr	im ganzen Jahr
Larven	im ganzen Jahr	Frühling—Herbst	Frühling—Herbst
Lebensdauer			
Imagines	2—2 1/2 Jahre	1—1 1/2 Jahre	1—2 Jahre
Larven	2—3 Jahre	4—7 Wochen	2—5 Wochen
Ernährungsweise			
Imagines	phytophag (Algen)	karnivor	phytophag
Larven	phytophag (Algen)	karnivor	karnivor
Überwinterung			
Imagines	Wasser, z. T. Land	Wasser, seltener Land	vorwiegend Land, nur z. T. Wasser
Larven	1., 2. Stadium im Wasser, 3. Stadium Land	fehlen	fehlen
Atmung			
Imagines	atmosphär. Luft	atmosphär. Luft	atmosphär. Luft
Larven	1. u. 2. Stadium Hautatmung, 3. Stadium durch Spirakel	atmosphär. Luft oder Hautatmung	atmosphär. Luft, <i>Spercheus</i> mit Tracheenkiemen
Schwimmfähigkeit			
Imagines	mittelschnell	schnell	langsam oder fehlend
Larven	gering	mäßig	sehr gering
Hydrostatik			
Imagines	überkompensiert	überkompensiert regulierbar ³⁾	überkompensiert
Larven	unterkompensiert	unterkompensiert	überkompensiert
Puppenruhe			
Ort	Land	Land	Land
Zeit	Frühling—Herbst	Frühling—Herbst	Frühling—Herbst
Dauer	2—3 Wochen	1—3 Wochen	2—4 Wochen
in den Monaten	IV.—X.	IV.—X.	V.—X.

mere Gegenden nicht in diesem Umfange. Sicher ist aber wohl, daß sowohl Larven wie Imagines überwintern, aber auch während des ganzen Sommers vorhanden sind (s. Tab. 8). Wir wissen nicht, ob die am Ufer überwinternden Larven des 3. Stadiums ein Hochwasser überstehen können. Es scheint aber die Bestände nicht zu sehr zu schädigen, denn mit dem Wachstum der Algen im Frühjahr sind auch die Imagines, meist in großer Anzahl, vorhanden. Eher ist eine Vernichtung der Puppen durch Sommerhochwässer möglich. Aber Sommerhochwässer sind selten. In der Berichtszeit beobachtete ich zwei reguläre Sommerhochwässer (VII. 1948 und VII./VIII.

³⁾ Können je nach Wassertemperatur ohne Beinbewegung steigen, schweben oder sinken. Eigene Beobachtung im Winter 1961/62.

1953). Da die Puppenruhe aber nur 2–3 Wochen dauert und unausgefärbte, weiche, also frisch geschlüpfte Stücke von April bis Oktober angetroffen wurden, kann durch ein Sommerhochwasser, das gewöhnlich schnell verläuft, immer nur ein kleiner Teil des Puppenbestandes vernichtet werden. Immerhin ist anzunehmen, daß durch die bei Hochwasser wegtreibenden Algenwatten viele Imagines und Larven aus dem Biotop verschwinden. Aber viele der Algenwatten stranden am Ufer, viele häkeln sich fest in den Zweigen der Bäume und Büsche. Außerdem ist die Schwimmfähigkeit der Halipliden nicht so gering, wie dies ältere Autoren angenommen haben. Die Käfer schwimmen zwar, abweichend von den Dytisciden, durch abwechselnde Bewegung der Hinterbeine, aber doch, wie BEIER (1929) angibt „zielbewußt, kräftig und ziemlich rasch fördernd“, was ich aus eigener Beobachtung bei den Arten der T. A. bestätigen kann. Ob die Imagines, wie BURMEISTER (1939) schreibt, ihre Atemluft dem von den Pflanzen ausgeschiedenen Sauerstoff entnehmen können, wird von den meisten Autoren bestritten, obwohl die oben erwähnte Auffindung einzelner Exemplare in größerer Tiefe darauf hinweisen müßte, aber Imagines von *Haliplus ruficollis* und *immaculatus*, die ich in kleinen Gläsern mit Fadenalgen hielt, tauchten alle 4–5 Minuten auf. Bei *Haliplus flavicollis* habe ich das Auftauchen aber nicht beobachtet. Vielleicht gibt es Unterschiede von Art zu Art.

Zusammenfassend kann über die Halipliden gesagt werden, daß sie wohl eingerichtet sind, den Gefahren der Hochwässer zu widerstehen. Andererseits bietet der Reichtum an Fadenalgen, besonders der Gattung *Cladophora*, die sie nach FALKENSTRÖM (1926) „jeder andern Grünalge vorzuziehen scheinen“, den Arten der Gattung die Möglichkeit zu großer Vermehrung.

Die Dytisciden übertreffen an Individuenzahl die Halipliden um das Dreifache. Sie sind also anscheinend am stärksten hochwasserresistent. Es sollen zunächst die kleinen Formen bis zu einer Größe von 5 mm besprochen werden, die mit Ausnahme des *Rhantus pulverosus* den Bestand an konstanten Arten bilden.

Wie die Halipliden und Hydrophiliden steigen diese Arten zur Luftaufnahme an die Oberfläche. Bei niedrigen Temperaturen können Dytisciden jedoch — nach eigenen Beobachtungen im Winter 1961/62 — stundenlang unter Wasser bleiben und sogar ohne Schaden einfrieren. MEUCHE (1937) beobachtete bei *Bidessus hamulatus* GYLL., daß die Käfer ihren Luftvorrat aus dem Algensauerstoff deckten. Einige hielt er in einem Gasesäckchen 2 1/2 Monate unter Wasser in 80 cm Tiefe. Ich beobachtete, daß *Hygrotus versicolor* in einem pflanzenleeren 12 cm hohen Reagenzglas bei 20° C alle 10 Minuten, ein unter denselben Bedingungen gehaltener *Hyphydrus ovatus* aber erst nach 47 Minuten auftauchte. Jedenfalls können die Imagines in kaltem und sauerstoffreichem Wasser, wie bei Winterhochwässern, sehr lange unter Wasser aushalten.

Die Imagines der kleinen Dytisciden sind wie die der beiden andern Gruppen überkompensiert. Doch scheint der Auftrieb nach meinen Beobachtungen nur gering zu sein. Die Käfer saßen in den Reagenzgläsern am Boden oder an den Wänden trotz der Glätte des Glases still, sich wahrscheinlich mit ihren Saugnäpfchen festhaltend, und strebten zum Atemholen mit etwas langsameren Ruderschlägen als beim Tauchen nach oben. Die Imagines verbringen den Winter wohl in der Regel unter Wasser. An warmen, sonnigen Wintertagen kann man sie am Ufersaum, selbst unter Eis, umherschwimmen sehen. Sie sind unter den aquatilen Käfern nebst den größeren Dytisciden und den Gyriniden die besten Schwimmer, die bei gleichzeitiger Bewegung der Hinterbeine mit erstaunlicher Schnelligkeit durch das Wasser eilen. Alle

diese Lebensgewohnheiten machen es verständlich, daß ihre Imagines in großer Zahl dem Hochwasser widerstehen können.

Die Larven der kleinen Dytisciden werden nur im Sommer gefunden, sind also durch die Winterhochwässer nicht gefährdet. Sie scheinen schlechte Schwimmer zu sein, tauchen aber nur selten, vielleicht gar nicht auf (WESENBERG-LUND 1943). Gefährdet sind auch die Puppen, die, wie auch hier durch Jungkäfer nachzuweisen ist, in der Zeit von April bis Oktober auftreten. Aber die Puppenruhe dauert bei den meisten Arten nur 1—3 Wochen. Die Entwicklungszeit vom Ausschlüpfen aus dem Ei bis zur Imago dauert z. B. bei *Hydroporus palustris* bei einer Wassertemperatur von 13—15 ° C nur etwa 6 Wochen (BURMEISTER 1939). Auch hier kann also durch ein Sommerhochwasser immer nur ein Teil des Larven- und Puppenbestandes vernichtet werden.

Gegenüber den Halipliden sind die kleinen Dytisciden bevorzugt durch

- a) bessere Schwimffähigkeit,
- b) Sommerlarven,
- c) schneller ablaufenden Lebenszyklus.

Die mittelgroßen Dytisciden der Gattungen *Agabus*, *Ilybius* und *Rhantus* sind viel mehr als die kleinen Arten Bewohner des freien Wassers und werden leichter abgetrieben. Einige Arten haben Winterlarven. Ähnliches gilt wohl auch für die Gattung *Dytiscus*, obwohl *Dytiscus marginalis*, der hier wohl am ehesten zu erwarten wäre, Sommerlarven besitzt.

Die Imagines der *Gyriniden*, die verhältnismäßig selten festgestellt wurden, werden als Bewohner der freien Wasserfläche wahrscheinlich oft weggetrieben. Ihre Larven allerdings, die mit Tracheenkiemen atmen, sind kaum gefährdet.

Man muß annehmen, daß die kleinen *Hydrophiliden* durch das Hochwasser am stärksten benachteiligt sind, wenn man aus dem geringen Prozentsatz des Vorkommens (2 %) diesen Schluß ziehen darf. Unter den Konstanten treten nur *Laccobius biguttatus* und *Enochrus testaceus* auf, beide mit kaum nennenswerter Abundanz, die letztere Art auch mit geringer Frequenz. ROTH (1909) hat die konvergierenden Formbildungen der Extremitäten schwimmender Insekten untersucht. Er unterscheidet:

a) „Freischwimmende Arten“. Sie besitzen an den Hinterbeinen einen Besatz von Schwimmhaaren und bewegen sich wie alle Hydrophiliden mit abwechselnder Bewegung der Hinterbeine nur langsam vorwärts. Zu dieser Gruppe gehört *Laccobius biguttatus*. Allerdings ist dieser Besatz in der Gattung *Laccobius* dürftig und wahrscheinlich wenig wirksam, denn er besteht nur aus wenigen langen und sehr biegsamen Haaren.

b) Arten mit „terrestrischer Gangart“, die die Bewegung der auf dem Trockenen lebenden Arten beibehalten haben. Sie besitzen keine Schwimmhaare und laufen auf dem Boden des Wassers nach Art ihrer terrestrischen Verwandten oder klettern in den Wasserpflanzen herum. Hierzu gehört *Enochrus testaceus*. Unter den akzessorischen Arten befinden sich 5 freischwimmende und 7 mit terrestrischer Gangart. Dieses Zahlenverhältnis entspricht ungefähr dem Zahlenverhältnis beider Bewegungsarten in diesen Gruppen überhaupt. Die Form der Extremitäten scheint also für die Hochwasserresistenz nur geringe Bedeutung zu haben. Ziemlich zahlreich findet man Hydrophiliden oft in Hochwassergenisten, dabei unter zahlreichen terrestrischen Käferarten auch die sog. semiaquatischen Arten, besonders der Gattung

Helophorus. Diese Käfer klammern sich an die im Wasser schwimmenden Zweige und Pflanzenstengel und werden ans Ufer getrieben. Halipliden und Dytisciden findet man in diesen Genisten, die bekanntlich eine Fundgrube vieler oft seltener Arten sind, nur vereinzelt, da sie, wenn das Genist angetrieben wird, sofort wieder dem Wasser zustreben und Verstecke im Gras des Ufers und in stillen Buchten suchen. Die Hydrophiliden sind als schlechte Schwimmer also viel hilfloser und den Wirkungen des Wassers stärker ausgesetzt.

Ebenso wie die Imagines sind die Larven der Hydrophiliden gefährdet, soweit sie nicht, wie die Larven der Gattung *Berosus* mit Tracheenkiemen ausgestattet sind. Nach FR. BALFOUR-BROWNE (1958) sinken die dem Ei entschlüpfenden Larven der meisten Hydrophiliden-Gattungen hilflos zu Boden und ersticken dort, wenn sie die Wasseroberfläche nicht erreichen können. Dies gelingt ihnen in der Regel aber über das den Eikokon mit einem Pflanzenteil verbindende Band oder durch den „Schornstein“ des Eikokons, wie er sich bei *Hydrophilus caraboides* und den großen Kolbenwasserkäfern findet. An der Oberfläche schlucken die Larven Luft, die man in dem transparenten Körper sehen kann. Um unterzutauchen, müssen sie im Pflanzengewirr unter die Oberfläche kriechen, um aufzutauchen, brauchen sie ihren Haltepunkt nur loszulassen und werden aufwärts getrieben. Sie sind also überkompensiert. Die Heimat der meisten Hydrophiliden-Larven ist die oberste Wasserschicht, wo sie durch das strömende Wasser sehr gefährdet sind. Die Larven sind karnivor, im Gegensatz zu den phytophagen Imagines. Manche Arten können ihre Beute nur verzehren, wenn sie, an ein Blatt geklammert, ihren Kopf über die Wasserfläche heben, andere fressen unter Wasser. Die Überwinterung der Imagines (Larven sind nur im Sommer anzutreffen) erfolgt bei den kleineren Arten anscheinend vorzugsweise oberhalb des Ufersaumes in Genist, Laub oder Moos (WESENBERG-LUND 1943, HOCH 1956). Alle diese Eigentümlichkeiten der Lebensweise benachteiligen die Hydrophiliden gegenüber den andern Gruppen und erklären ihre geringe Widerstandskraft gegenüber dem Hochwasser.

Die lückenhafte Kenntnis der Biologie und Ökologie der einzelnen Arten erlaubt einstweilen keine Prüfung der Frage, warum die eine Art, z. B. *Hygrotus versicolor*, überaus häufig, die nächstverwandte, *Hygrotus inaequalis*, aber nur selten in den T. A. anzutreffen ist. Die vorstehenden Überlegungen können deshalb nur als Versuch gewertet werden, die Unterschiede in der Häufigkeit der festgestellten Artengruppen zu erklären. Wahrscheinlich sind auch noch andere ökologische Faktoren wirksam, aber mir scheint das Hochwasser der wirksamste zu sein.

Zur genaueren Kennzeichnung der Eigenart der Augewässer ist es zweckmäßig, noch einen weiteren Vergleich anzustellen und zu prüfen, wie groß die Zahl der Arten in verschiedenen Gruppen der stehenden Süßgewässer ist. Auch hier will ich mich auf einige kennzeichnende Beispiele beschränken und wähle die gleichen Gewässertypen wie in Tab. 9. Da, wie bereits bei der Besprechung der Tab. 3 und 4 bemerkt wurde, mit steigender Zahl der Ausbeuten die Stückzahl der konstanten Arten steigt, gleichzeitig aber, wenn auch viel langsamer, die Zahl der akzidentellen Arten anwächst, mußte ich zum Vergleich solche Untersuchungen wählen, die auf einer etwa gleichen Stückzahl basieren. Das ist bei den Ausbeuten aus den Hochmooren (PEUS 1928) und den Kleingewässern (KREUZER 1940) annähernd der Fall. Die Individuenzahlen der von BENICK (1919) gemeldeten Quellschäfer liegt aber zu niedrig, die der Mülleausbeute (ILLIES 1952) zugrunde liegende Zahl ist mir unbekannt. Ich habe deshalb die Zahlen einiger Ausbeuten aus einer Helokrene mit

Abfluß („Bornig“ in HOCH 1956) eingesetzt, die nach der Individuenzahl zu den andern Angaben besser paßt, obwohl die Artenzahl gegenüber den modernen Quelluntersuchungen zu hoch liegt. Aber sie steht etwa in der Mitte zwischen den älteren und den neueren Untersuchungen. Ebenso war es mir nicht möglich, die Gesamtzahl der in den T. A. 2, 1 und 4 gefundenen Käfer einzusetzen, da sie mit 4657 Individuen viel zu hoch liegt. Ich wählte deshalb den T. A. 1 als Vergleichsbeispiel.

	Quelle	Hochmoore	Kleingewässer	T. A. 1
Individuenzahl	1184	659	1020	1244
Artenzahl	20	54	109	27

Das Ergebnis ist eine verhältnismäßig niedrige Artenzahl im T. A. 1, der hier als Repräsentant der Augewässer erscheint, gegenüber den anderen Gewässertypen. Die Kleingewässer übertreffen die Augewässer um das Vierfache. Selbst wenn man die Artenzahl aller T. A. mit 45 einsetzt, liegt sie noch immer unter der der Hochmoore, die, wie die Quellen, als extremer Lebensraum gelten. Zusammenfassend kann folgendes als wahrscheinliche Wirkung der periodischen Winter- und der gelegentlichen Sommerhochwässer angenommen werden:

1. Der Artenbestand der T. A. ist gegenüber demjenigen anderer Gewässertypen trotz reichlichen Nahrungsangebots herabgesetzt. Das liegt daran, daß durch die regelmäßig wiederkehrenden Hochwässer jedesmal ein Teil des Wasserkäferbestandes vernichtet wird. Jede entnommene Ausbeute ist also um einen gewissen Prozentsatz seiner Zahl herabgesetzt. Da diese Verminderung alljährlich eintritt, wird sie zur Regelausbeute, die sich im Individuenbestand nicht nachweisen läßt.
2. Gute Hochwasserresistenz wirkt sich bei den Halipliden und den kleinen Dytisciden in einer Steigerung der Individuenhäufigkeit aus.
3. Infolge geringer Hochwasserresistenz sind benachteiligt die Hydrophiliden, die Gyriniden, die mittelgroßen und großen Dytisciden.
4. Die Gesamtartenzahl ist gering gegenüber den nächtsverwandten Kleingewässern und liegt zwischen der der Quellen und der Moorgewässer.
5. Die Individuenzahl der Halipliden ist höher als in den verwandten Gewässern.

4. Populationsschwankungen und Schwarmbildung

Jedem Koleopterologen ist die Tatsache bekannt, daß er eine bestimmte Art in einem Jahre sehr häufig, in andern Jahren aber nur vereinzelt findet. Solche Populationsschwankungen sind zuerst in der angewandten Entomologie als Massenwechsel (Gradation) beschrieben worden. Wenn diese Erscheinung auch in Monokulturen am deutlichsten und oft in ungeheuerlichem Maße auftritt, so läßt sie sich doch auch in natürlichen Biotopen beobachten, wenn auch in geringerem Umfange. In Abb. 4 sind für die Ausbeuten der Probefläche 2 aus den Monaten Mai/Juni 1951–1956 die Abundanzwerte in Prozenten der Tagesausbeuten zusammengestellt. Leider mußte ich mich dabei wegen der für die Beobachtung ausgefallenen Jahre 1950 und 1951 auf diese kurze Reihe beschränken, die auch nur für die Mai/Juni-Ausbeuten vollständig vorlag.

Hygrotus versicolor erreicht in den aufeinanderfolgenden Jahren 1953 und 1954 den höchsten Stand und steigt 1956 wieder an. Ein ähnlicher Zweijahresgipfel zeigt sich bei *Porhydrus lineatus*. Bei *Laccophilus hyalinus* steigt die Abundanz zweimal, bei *Hydroporus palustris* einmal, aber sehr stark an. Leider sind die Reihen zu kurz,

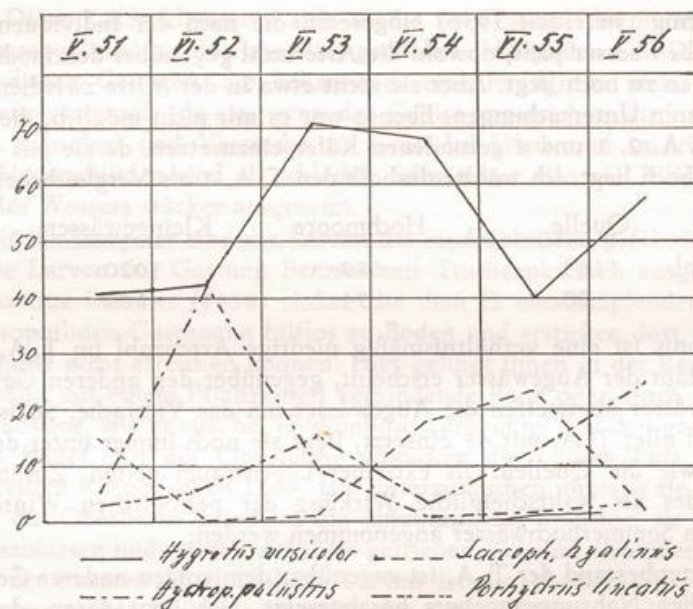


Abb. 4. Populationsschwankungen im T. A. 2

als daß sich durch mehrmalige Zu- und Abnahme eine Periodizität feststellen ließe, zumal es zeitlich und räumlich veränderliche Zusammenballungen gibt, die das Ergebnis verfälschen können. Über diese Erscheinung wird noch zu berichten sein. Immerhin konnte ich das in der Tabelle dargestellte Ergebnis durch Vergleiche sichern. In der nachstehenden Zusammenstellung sind für *Hygrotus versicolor* der prozentuale Anteil an der Gesamtausbeute an Dytisciden für sämtliche Ausbeuten der Jahre 1953 und 1954 zusammengestellt und die Zahlen der Jahre 1952 und 1955, ebenso wie die mittlere Abundanz der Art, hinzugefügt.

VI. 52	VI. 53	VI. 54	VII. 54	X. 54	VI. 55	mittlere Abundanz
41	72	69	91	69	41	47

Die hohe Abundanz hält also für das ganze Jahr 1954 an und liegt in diesem Jahre, wie schon 1953, erheblich über der mittleren Abundanz.

In einem zweiten Vergleich habe ich die Abundanzprozentage für *Hygrotus versicolor* in den drei Standorten T. A., 2, 1 und 4 untereinandergestellt. Dabei wollte ich nachprüfen, ob die Populationsschwankungen in mehreren Toten Armen gleichzeitig auftraten, ob also ein Parallelismus aufzuweisen wäre. Hier sind die Jahresausbeuten in % der Gesamtausbeute an Dytisciden angegeben:

	1952	1953	1954	1955	1956	mittlere Abundanz
T. A. 2	41	72	76	41	58	47
T. A. 1	64	... ⁴⁾	73	72	52	42
T. A. 4	42	38	74	74	67	56

⁴⁾ Keine Ausbeute wegen hohen Wasserstandes.

Auch hier ist der Höchststand, der immer 2 Jahre andauert, zu beobachten; die Phasen sind aber gegeneinander verschoben, d. h. die höchste Abundanz tritt im T. A. 2 ein Jahr früher ein als bei den beiden andern T. A.

Ich füge als weiteres Beispiel die Abundanzschwankungen von *Hydroporus palustris* in den drei T. A. hinzu. Auch hier sind die Werte in Prozenten der Gesamtausbeute an Dytisciden der betreffenden Jahre berechnet.

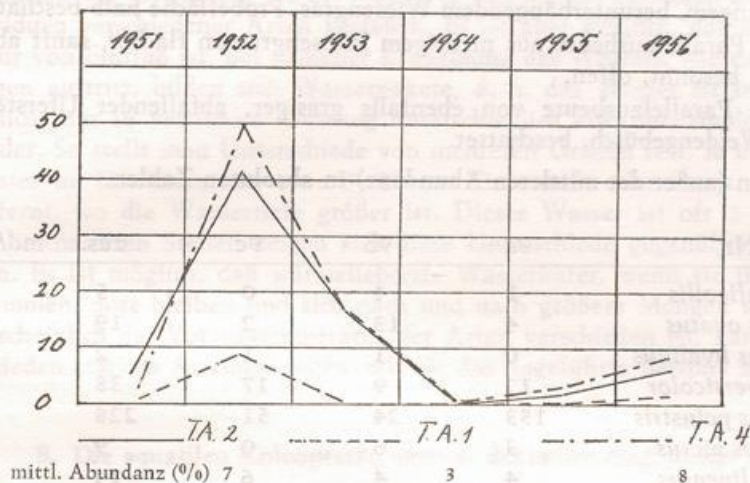


Abb. 5. Populationsschwankungen von *Hydroporus palustris* in T. A. 2, 1, 4

Es ist bemerkenswert, daß auch eine Art mit niedrigerer Abundanz als *Hygrotus versicolor* sehr deutlich diese Populationsschwankung zeigt. Sie ist in den drei T. A. einjährig, steigt 1952 plötzlich stark an, fällt 1953 zu einem niedrigeren Prozentsatz ab und steigt 1955/56 langsam wieder an. Daß sich diese Kurve bei dem T. A. 1 nicht so deutlich zeigt, ist verständlich, denn die Art war wegen geringer Abundanz und Frequenz nicht in allen Ausbeuten erfaßt worden.

Die andern dominanten Dytisciden zeigen teils deutlich, teils kaum erkennbar diese Schwankungen. Der Parallelismus läßt den Schluß zu, daß die Ursachen der Populationsschwankungen nicht in ökologischen Sonderverhältnissen eines der untersuchten Einzelgewässer liegen, sondern daß es entweder Ursachen gibt, die im Organismus der Käfer verankert sind oder äußere Ursachen, die auf die 3 T. A. gleichzeitig einwirken.

Auf eine Prüfung der Abundanzverhältnisse bei den Halipliden habe ich verzichtet, weil, wie schon bemerkt, ihr Fang zu stark von äußeren Umständen abhängig ist.

Diese mehrfachen Vergleiche habe ich deshalb für erforderlich gehalten, weil nicht nur die Größe der Ausbeuten nach dem Wasserstande schwankt, sondern weil es auch zu zeitlichen und räumlichen Zusammenballungen der Käfer einer Art kommt, die ein solches Ergebnis vortäuschen können. Diese Zusammenballungen der Käfer einer Art an bestimmten Stellen, während die Art an anderen Stellen fehlt oder dürftig vertreten ist, habe ich als *Schwarmbildung* bezeichnet. Sie ist

jedem Koleopterologen bekannt und auch in der Literatur beschrieben worden (LEHMANN 1958). Ich gebe ein Beispiel, das gleichzeitig zeigen soll, wie unsicher es ist, aus einer Ausbeute auf die Zusammensetzung der kennzeichnenden Artenkombination eines Biotops zu schließen.

T. A. 6. 19. 7. 1954, 17 Uhr. Hohes Mittelwasser, seit dem Vortage um 30 cm gefallen. Luft 22° C, Sonne, pH = 6,0.

Nr. 9a. Ausbeute von der Probefläche. Uferbank vom Wasser bedeckt. Fang zwischen langem, herunterhängendem Wiesengras, Probefläche halb beschattet.

Nr. 9b. Parallelausbeute aus niedrigem Wiesengras an flacher, sanft abfallender Uferfläche, besonnt, offen.

Nr. 9c. Parallelausbeute von ebenfalls grasiger, abfallender Uferstelle, aber zwischen Weidengebüsch, beschattet.

Angaben (außer der mittleren Abundanz) in absoluten Zahlen.

Ausbeute Nr.	9a	9b	9c	zus.	m. Abundanz
<i>Haliplus ruficollis</i>	1	4	0	5	3
<i>Hyphyrus ovatus</i>	4	13	2	19	9
<i>Laccophilus hyalinus</i>	0	1	1	2	6
<i>Hygrotus versicolor</i>	12	9	17	38	11
<i>Hydroporus palustris</i>	153	24	51	228	50
<i>Graptodytes pictus</i>	3	6	0	9	6
<i>Porhydrus lineatus</i>	4	4	6	14	5
<i>Agabus sturmi</i>	0	1	1	1	0,6
<i>A. undulatus</i>	2	0	0	2	— ⁵⁾
<i>Ilybus ater</i>	0	2	1	3	0,5
<i>I. fenestratus</i>	1	6	0	7	2
<i>I. fuliginosus</i>	1	2	0	3	0,8
<i>Colymbetes fuscus</i>	2	0	0	2	0,5
<i>Hydrophilus caraboides</i>	1	0	0	1	— ⁵⁾
Individuenzahl	184	72	78	334	
Artenzahl	11	11	6	14	

Ich greife 3 Arten heraus, um daran die Schwarmbildung zu zeigen. Angaben in % der Ausbeute der betreffenden Art.

<i>Hyphyrus ovatus</i>	21,0	68,5	10,5
<i>Hygrotus versicolor</i>	31,5	23,5	45,0
<i>Hydroporus palustris</i>	68,0	9,5	22,5

Die Schwarmbildung zeigt sich in verschiedenem Umfange. Kein Fundplatz wird von allen Arten gleichmäßig bevorzugt; jede erreicht ihre Höchstzahl an einer andern Stelle. Was aber die Arten an diese Stellen lockt, Bewuchs, Besonnung, Nahrung usw. läßt sich ohne Kenntnis der Ökologie der einzelnen Arten nicht sagen. Immerhin habe ich beobachtet, daß *Hydroporus palustris* immer dort in großer Anzahl zu finden ist, wo überhängendes Gras sich im Bogen zum Wasserspiegel wölbt und

⁵⁾ Die einzigen im T. A. 6 gefundenen Exemplare.

darunter ein beschatteter Raum entsteht, wie dies bei Fundstelle 9a der Fall war. Vielleicht meidet diese Art im Gegensatz zu *Hygrotus versicolor* das grelle Sonnenlicht, vielleicht wird sie aber auch durch Insektenlarven angelockt, die solche Stellen aufsuchen und die als Nahrung von *H. palustris* bevorzugt werden. Mit den oft beobachteten Zusammenballungen, die als Nachkommensgemeinschaften, Schlaf- oder Überwinterungsgesellschaften usw. beobachtet werden, scheint mir die von mir hier beschriebene Schwarmbildung nichts zu tun zu haben, auch nicht mit den Spielgemeinschaften der Gyriniden, die oft Hunderte von Käfern umfassen und meistens aus Individuen verschiedener Arten bestehen. Es ist aber möglich, daß die Wassertemperatur von Einfluß ist. Bei schneller Erwärmung des Wassers, wie sie vor allem am Morgen auftritt, bilden sich Wasserpakete, d. h. das Wasser ist in der Temperatur nicht nur in vertikaler Richtung unterschiedlich erwärmt, sondern auch in horizontaler. So stellt man Unterschiede von mehreren Graden fest, je nachdem, ob man Wasser im Ufersaum von etwa 5–10 cm Tiefe mißt oder etwas weiter vom Ufer entfernt, wo die Wassertiefe größer ist. Dieses Wasser ist oft 2–3° kälter. Auch an beschatteten Stellen zeigen sich diese Unterschiede gegenüber den unbeschatteten. Es ist möglich, daß wärmeliebende Wasserkäfer, wenn sie in diese Bereiche kommen, dort bleiben und sich nach und nach größere Mengen ansammeln. Da wahrscheinlich die Vorzugstemperatur der Arten verschieden ist, käme es dann zu verschieden starken Ansammlungen, wie sie das angeführte Beispiel zeigt.

B. Die aquatilen Koleopteren anderer deutscher Augewässer

Bei der Bewertung der nachfolgend besprochenen Ausbeuten ist zu beachten, daß es sich fast ausschließlich um qualitative Fänge handelt. Sie liegen in den meisten Fällen als Einzelausbeuten vor, oft sogar nur in Teilen von solchen, die mir zur Determination vorgelegen haben. Leicht erkennbare und häufige Arten haben die Sammler nur selten in Anzahl mitgenommen oder den Determinationssendungen nicht beigelegt. Ich habe mich zwar immer darum bemüht, von den Sammlern weitere Auskünfte, auch über die Biotope, zu erhalten, aber meine Bemühungen führten leider nicht immer zum Ziel.

Aus diesen Gründen ist nicht zu erwarten, daß in solchen Ausbeuten alle Arten der Artenkombination auftreten.

Soweit genaue Zahlenangaben nicht möglich waren, habe ich folgende Bezeichnungen verwendet: x = 1–5 Exemplare, xx = 6–15 Ex., xxx = mehr als 16 Ex.

Bei kleinen Teilausbeuten habe ich v = vorhanden gesetzt.

Die Arten der Konstantengruppe (s. Tab. 3) wurden durch ein vorgesetztes K gekennzeichnet, um den Vergleich zu erleichtern.

Wo es angebracht erscheint, habe ich die Dominanten und Influenten der Liste der Tab. 3 in die erste Spalte gesetzt. Rezedente Arten habe ich nur dann angeführt, wenn sie in größerer Abundanz erscheinen.

I. Augewässer der Köln-Bonner Terrassenebene

Ich fasse diese Ausbeuten zusammen, da die Fundorte benachbart sind (Tab. 11). Die Artenkombination ist mehr oder weniger deutlich zu erkennen. Die einzige Art, die in allen Ausbeuten fehlt, ist *Porhydrus lineatus*, obwohl die Art sowohl im

oberen Lauf der Sieg, wie auch im Rheingebiet festgestellt wurde. Unterschiede zwischen den T. A. und den Altw. sind nicht festzustellen. Eine abweichende Artenkombination tritt nicht in Erscheinung.

Tabelle 11. Wasserkäfer in Augewässern der Köln-Bonner Terrassenebene

Art	Langel	Agger	Fr. Wilh.	Rheidter
	T. A.	T. A.	Hütte Altw.	Werth Altw.
K <i>Hygrotylus versicolor</i>	xxx	v	xxx	xxx
K <i>Haliplus lineolatus</i>	xx			x
K <i>Laccophilus hyalinus</i>	x	v	xx	xx
K <i>Hydroporus palustris</i>	x		x	x
K <i>Graptodytes pictus</i>			x	x
K <i>Haliplus flavicollis</i>		v	xxx	
K <i>Haliplus immaculatus</i>	x			x
K <i>Haliplus fluviatilis</i>	x		x	x
K <i>Laccophilus minutus</i>	x		xx	
K <i>Haliplus ruficollis</i>	xxx	v	xxx	x

Von den Rezedenten treten: *Rhantus pulverosus*, *Ilybius fenestratus*, *Gyrinus marinus* und *substriatus* stellenweise mit etwas größerer Abundanz auf.

Fundorte:

Langel am Rhein, südlich von Köln, T. A. des Rheins, 2 Ausbeuten: 29. 7. 31, JOS. RÜSCHKAMP leg. und 2. 8. 33, HOCH leg.

Agger (Nebenfluß der Sieg) bei Lohmar, T. A. der Agger, 1. 8. 48, 1 Ausbeute, kleine Teilausbeute von Herrn PASCHER im Schwimmen erbeutet.

Friedrich-Wilhelms-Hütte, Altwasser der Sieg, etwa 1000 m unterhalb der Aggermündung, 8 qualitative Ausbeuten vom 26. 3. 27 bis 6. 4. 29, HOCH leg.

Rheidter Werth, Altwasser auf verlandeter Insel etwa 3 km flußabwärts der Siegmündung, 9. 10. 48 und 8. 8. 53, HOCH leg.

II. Augewässer des Rheingebiets südlich und nördlich der Siegmündung

1. Bodensee und Oberrheingebiet

In allen Gewässern südlich der Siegmündung fehlt *Haliplus lineolatus*, dessen Verbreitungsgebiet, soviel bisher bekannt ist, in der Gegend von Bonn endet.

In meiner Arbeit über die Wasserkäfer des Bodensees und seiner Umgebung (1956) habe ich auf die Ähnlichkeit der Käferbestände der Randweiher mit den T. A. hingewiesen. Diese Randweiher sind bei normalem Wasserstand durch einen natürlichen schmalen Damm vom offenen Wasser des Sees getrennt und werden durch das Grundwasser gespeist. Bei höherem Wasserstande stehen sie mit dem Wasser des Sees in Verbindung, sind also dann der Brandung ausgesetzt. Aber ihre Wirkung ist mit der des strömenden Hochwassers nicht zu vergleichen, das die Wasserkäfer völlig aus ihrem Wohngewässer wegführt. Wahrscheinlich aus diesem Grunde ergeben sich einige bemerkenswerte Unterschiede in der Artenkombination.

40 Arten vor. Auch hier zeigt sich die Mischung zwischen Arten der Augewässer und Weiherarten.

Bei Erfelden, gegenüber dem Kühkopf, konnte ich einigen Au-Grundwassertümpeln auf der Landseite des Hochwasserdammes am 18. 5. 1958 eine Ausbeute von 15 Arten in 93 Exemplaren entnehmen. Außer den mehr oder weniger eurytopen *Haliplus ruficollis*, *Hydroporus palustris* und *Hyphydrus ovatus*, die in wenigen Stücken vertreten waren, bestand sie nur aus Weiherarten.

2. Mittelrheingebiet

Eine sehr charakteristische Ausbeute machte HORION am 20. 9. 1929 bei Boppard-Spay in einem austrocknenden, versumpften Altwasser zwischen dem Eisenbahndamm und dem Rheinufer.

<i>Peltodytes caesus</i>	xxx	K <i>Laccophilus hyalinus</i>	x
K <i>Hygrotus versicolor</i>	xxx	K <i>L. minutus</i>	x
K <i>Graptodytes pictus</i>	xxx	K <i>Hydroporus palustris</i>	x
K <i>Hyphydrus ovatus</i>	xx	K <i>Laccobius biguttatus</i>	x
K <i>Porhydrus lineatus</i>	xx	<i>Guignotus geminus</i>	x
K <i>Haliplus flavicollis</i>	x	<i>Potamonectes elegans</i>	x
K <i>H. fluviatilis</i>	x	<i>Hydaticus transversalis</i>	x
K <i>H. ruficollis</i>	x		

Es zeigt sich eine große Übereinstimmung mit dem Käferbestand der T. A. der Sieg. Daß *Peltodytes caesus* hier massenhaft auftrat, der nur im T. A. 2 mit wenigen Exemplaren ermittelt wurde, ist nicht verwunderlich. Es kommt in kleinen Gewässern hin und wieder zu einem zeitweiligen Massenaufreten sonst fehlender oder seltener Arten.

Eine Ausbeute aus einer von der Mosel abgetrennten Wasseransammlung, einem T. A. ähnlich, bei Treis, die ich am 4. 6. 1952 machen konnte, enthielt in Menge *Hygrotus versicolor*, *Laccophilus hyalinus* und 1 Ex. des *Haliplus fluviatilis*. Auch in den Ausbeuten von MAUCH (1963), welche ich durchsah, fanden sich fast ausschließlich die Arten der Augewässer, abgesehen von einigen Einsprengungen von Fließwasser- und Weiherarten.

Die in ihrem Unterlauf regulierte und nur hier für die Zwecke dieser Arbeit untersuchte Ahr, besitzt auf dieser Strecke ihres Laufes keine Augewässer. Es finden sich aber zuweilen dicht am Ufer bei fallendem Wasserstande ephemere Wasseransammlungen, die mehrfach untersucht wurden. Sie enthielten in Anzahl einige Augewässerarten: *Laccophilus hyalinus*, *Haliplus flavicollis*, — *fluviatilis*, — *ruficollis* und *Rhantus pulverosus*. Daneben traten aber Arten des fließenden Wassers auf, besonders Besiedler des Flußgerölles wie *Brychius elevatus*, *Haliplus laminatus*, *Hydroporus marginatus*, *Potamonectes elegans*, *Stictotarsus 12-pustulatus*, *Platambus maculatus* und einige Hydrophiliden. Das Fehlen der Augewässer in diesem Teil des Ahrlaufes mag die Ursache dafür sein, daß für *Hygrotus versicolor*, *Porhydrus lineatus* und *Graptodytes pictus* bisher keine Meldungen vorliegen.

Für dieses Gebiet des Mittelrheins scheint es mir bemerkenswert zu sein, daß an die Stelle des fehlenden *Haliplus lineolatus* *Haliplus ruficollis* tritt.

3. Niederrheingebiet

Nördlich der Siegmündung bis zur holländischen Grenze tritt wieder *Haliphus lineolatus* in den Ausbeuten auf.

Vom Niederrhein besitze ich viele Einzelmeldungen der hier interessierenden Arten, vor allem aus Orten am Rhein und seinen Nebenflüssen., Leider verfüge ich aber nur über drei Gesamtausbeuten.

1. T. A. bei Rees bei hohem Wasserstand des Rheins, 11. 6. 1935, HOCH leg.
2. Altwasser bei Kleve in einem alten Rheinarm, 29. 9. 1937, HOFFZIMMER leg.
3. Von einem Bach gespeistes Altwasser bei Kleve, 6. 10. 1937, HOFFZIMMER leg.

Ich fasse die Ausbeuten — insgesamt 24 Arten in 195 Exemplaren — zusammen, da sie aus benachbarten Gebieten stammen.

Dominanten:

K <i>Hygrotus versicolor</i>	23,1 %	K <i>Laccophilus hyalinus</i>	6,2 %
K <i>Haliphus fluviatilis</i>	10,8 %	<i>Peltodytes caesus</i>	5,6 %
K <i>Porhydrus lineatus</i>	10,3 %	K <i>Haliphus ruficollis</i>	5,6 %
K <i>Haliphus lineatus</i>	7,7 %		

Influenten:

K <i>Hydroporus palustris</i>	4,6 %	<i>Gyrinus marinus</i>	1,5 %
K <i>Laccophilus minutus</i>	4,1 %	<i>Odithebius minutus</i>	1,5 %
K <i>Laccobius biguttatus</i>	4,1 %	K <i>Hyphidrus ovatus</i>	1,3 %
K <i>Graptodytes pictus</i>	3,1 %	<i>Stictotarsus 12-pustulatus</i>	1,3 %
<i>Haliphus lineatocollis</i>	2,6 %		

Rezedenten:

Unter den Rezedenten trat noch (K) *Enochrus testaceus* auf, außerdem vorwiegend Hydrophiliden mit je 1 Exemplar.

Von den Konstanten fehlen nur: *Haliphus immaculatus*, *Ilybius fuliginosus* und *Rhantus pulverosus*.

III. Augewässer der Hase (Nebenfluß der Ems)

Die nachfolgenden sehr umfangreichen Ausbeuten stellte mir liebenswürdigerweise Herr Dr. FÖRSTER., Haselünne, zur Verfügung.

Das Fundgewässer, genannt der „Riem“, bei Haselünne gelegen, war ursprünglich ein T. A. der Hase von etwa 650 m Länge und 25—40 m Breite. Im Jahre 1958 begann die Abschnürung dieses Armes von der Hase durch einen Deich, der 1959 vollendet wurde. Die erste Ausbeute stammt aus dem Oktober 1960. Durch den Deichbau wurde der T. A. in einen Au-Grundwasserweiher verwandelt, der nur noch durch ein Abflußrohr mit dem offenen Gerinne in Verbindung steht, das wohl den Abfluß (zur Hase), nicht aber den Zufluß erlaubt. Es ist interessant, daß Fließwasserarten, wie *Potamonectes elegans*, gegen den Strom des abfließenden Wassers in den Weiher eindringen konnten. Sie fanden sich allerdings nur in unmittelbarer Nähe des Rohres.

Die Ausbeuten (in der Zeit vom 8. 10. 1960 bis 8. 7. 1962, leg. Dr. FÖRSTER, det. Dr. FÖRSTER und K. HOCH) gliedern sich wie folgt:

Zahl der Ausbeuten	13	Individuenzahl	2564
Individuen pro Ausbeute	197	Artenzahl	68

Tabelle 12. Wasserkäfer in einem Augewässer der Hase (Nebenfluß der Ems)

Art	Abundanz %	Gruppe	Art	Abundanz %	Gruppe
K <i>Hydroporus palustris</i>	40	ED	<i>Hydroporus pubescens</i>	2,0	I
K <i>Hygrotus versicolor</i>	9	D	K <i>Laccophilus minutus</i>	1,5	I
K <i>Haliplus ruficollis</i>	7	D	<i>Hydroporus planus</i>	1,4	I
<i>Rhantus exsoletus</i>	5	D	K <i>Hyphydrus ovatus</i>	1,3	I
<i>Agabus sturmi</i>	5	D	<i>Gyrinus marinus</i>	1,3	I
K <i>Laccophilus hyalinus</i>	4	I	<i>Hydroporus tristis</i>	1,2	I
K <i>Rhantus pulverosus</i>	4	I	<i>Hydroporus rufifrons</i>	1,2	I
<i>Agabus bipustulatus</i>	3	I	<i>Hydroporus erythrocephalus</i>	1,1	I
<i>Ilybius fenestratus</i>	3	I	<i>Colymbetes fuscus</i>	1,0	I

Rezedenzen (unter 1%) insgesamt 50 Arten. Aus der Konstantengruppe der T. A. der Sieg sind in den Ausbeuten folgende 8 Arten vertreten: *Haliplus fluviatilis*, — *flavicollis*, — *immaculatus*, — *lineolatus*, *Graptodytes pictus*, *Porhydrus lineatus*, *Ilybius fuliginosus*, *Enodrus testaceus*.

Verteilung auf die Käferfamilien:

Halipliden	8,5%
Dytisciden, Gyriniden	86,0%
Hydrophiliden	4,5%

Es zeigt sich zunächst die Übereinstimmung mit den Siegausbeuten durch das Vorkommen von 15 der konstanten Arten. Es fehlt nur der im Emsgebiet bisher nicht nachgewiesene *Laccobius biguttatus*. Da hier *Hydroporus palustris* als eudominante Art an der Spitze steht, wird die Ausbeute als *palustris*-Variante bezeichnet. Die Ähnlichkeit mit dem im T. A. 6 festgestellten Bestand zeigt sich auch durch die Stellvertretung von *Haliplus lineolatus* durch *ruficollis*, das stärkere Auftreten mittelgroßer Arten der Gattungen *Agabus*, *Ilybius* und *Rhantus* sowie den prozentual niedrigeren Anteil der Halipliden am Gesamtbestand. Andererseits sind zahlreiche Arten in bedeutender Abundanz vorhanden, die in den Sieggewässern fehlen oder nur als akzidentelle Arten auftreten (*Rhantus exsoletus*, *Agabus sturmi*, *A. bipustulatus* usw.). Diese Abweichungen sind in der Eigenart des untersuchten Gewässers begründet, das schon vor der Eindeichung stark verlandet war und mehr dem T. A. 6 als den T. A. 2, 1 und 4 ähnelte. So wurden hier wie dort nie flottierende Algenwatten beobachtet, wodurch der Anteil an Halipliden niedriger ist. Leider besitzen wir aus der Zeit vor der Eindeichung keine Ausbeuten. Daß nach der Eindeichung die Zahl der Arten durch Einwanderung schnell stieg, ist bei dem Wasserreichtum der Emsgegend nicht erstaunlich. Der „Riem“ befindet sich also im Übergang vom T. A. zum Au-Grundwasserweiher. Noch sind die konstanten Arten bis auf eine vorhanden, aber schon hat sich der Artenbestand erheblich vermehrt, nicht nur durch „Weiher-Arten“, sondern auch durch Einwanderer des Moorgebietes, z. B. *Hydroporus tristis*.

Bemerkenswert ist das Auftreten von *Peltodytes caesus* in größerer Anzahl, ebenso wie in Boppard-Spay.

IV. Augewässer des Flußgebietes der Fulda

Im Rahmen der Arbeiten der Limnologischen Flußstation Freudenthal hat ILLIES die Wasserkäfergesellschaften dieses Flusses erforscht (1949). Als typische Besiedler der Fulda-Altgewässer nennt er (in der Reihenfolge der Häufigkeit):

Dominanten: *Haliplus fluviatilis*, *Hyphyrus ovatus*, *Hydroporus palustris*, *Noterus crassicornis*, *Laccophilus hyalinus*, *Graptodytes pictus*.

Influenten: *Hygrotus inaequalis*, *Hygrotus versicolor*, *Helophorus granulatus*, *Haliplus immaculatus*, *Laccophilus minutus*, *Ilybius fenestratus*.

Zur Ergänzung kann ich das Ergebnis von zwei kleinen Ausbeuten anführen, die aus Blindarmen der Schlitz, einem Nebenfluß der Fulda, stammen.

Ausbeuten: Nieder-Stoll 29. 8. 51, leg. HOCH
Hutzdorf 30. 8. 51, leg. HOCH

Beide Fundgewässer sind durch hineingeworfenen Müll, Bauschutt und Gartenabfälle verunreinigt. 2 Ausbeuten mit 44 Exemplaren.

Haliplus fluviatilis 15 x — *Laccophilus hyalinus* 10 x — *Anacaena limbata* 4 x.
Unter den Arten mit 1—2 Exemplaren fanden sich: *Haliplus ruficollis*, *Laccophilus minutus*, *Ilybius fuliginosus* und *Rhantus pulverosus*.

Der Anteil der Hydrophiliden (5 von insgesamt 13 Arten) ist infolge der Verschmutzung hoch. Wenn sich auch die Verwandtschaft dieser Ausbeuten mit denjenigen der Toten Arme der Sieg zeigt, so treten doch, wie sich später bei einem Vergleich dieser Ausbeuten mit solchen der Fließgewässer ergeben wird, vorwiegend Käfer aus den Käfergesellschaften der Barbenregion auf.

V. Augewässer der Ammer (Oberbayern)

Aus der Arbeit von ENGELHARDT (1951) über die Wasserinsekten in den südlichen Zuflüssen des Ammersees interessieren uns hier die Ergebnisse der Untersuchung der sog. „Alten Ammer“. Diese hat infolge der in den Jahren 1920—22 erfolgten Regulierungsarbeiten ihren Oberlauf verloren, dessen Wasser sich jetzt durch die „Neue Ammer“ in den Ammersee ergießt. Nach diesem Zeitpunkt wurde die „Alte Ammer“ gespeist durch Moorentwässerungsgräben, einsickerndes Grundwasser aus dem umgebenden Moor, einen durch häusliche Abwässer belasteten Bach und im unteren Teil durch das Wasser des Ammersees, das bei hohem Stande in den Bach eindrang und bei Hochwasser des Sees den Abfluß staute. Für diesen unteren Teil, den ENGELHARDT als Blinden Arm bezeichnet, gibt er folgende Charakter- und Begleitarten an: *Platambus maculatus*, *Porhydrus lineatus* und *Haliplus fluviatilis*. Während *Platambus maculatus*, nach ILLIES ein Charaktertier der Barbenregion der Flüsse, außerdem eine Art der Brandungszone der Seen, hier also durchaus am richtigen Platz ist, gehören ebenso die beiden andern Arten als kennzeichnend für Augewässer und langsam fließende Bäche hierhin. Der obere Teil des jetzigen Laufs der „Alten Ammer“ ist für ein Augewässer wenig charakteristisch. Er ist in den regenreichen Monaten als Bach ausgebildet; in den Monaten von August bis Dezember besteht er aus einer hintereinander liegenden Reihe von Weihern, die durch kleine Rinnsale miteinander verbunden sind. Im obersten Teile liegen einige reguläre Altgewässer. Infolge der Speisung aus dem umgebenden Moor ist das Wasser der Weiher durch den Gehalt an Humusstoffen tiefbraun, so daß ENGELHARDT diese

Weiber als schon nahezu dystroph bezeichnet. Natürlich ist der Käferbestand solcher Gewässer sehr gemischt, sowohl infolge der Wasserverhältnisse als auch wegen der wahrscheinlich starken Zuwanderung aus dem umgebenden Moor. Immerhin enthält die Gesamtliste der in der „Alten Ammer“ gefundenen Wasserkäfer 10 Arten der Konstantengruppe. Es sind nach der Häufigkeit geordnet: *Hydroporus palustris*, *Hyphydrus ovatus*, *Porhydrus lineatus*, *Haliplus fluviatilis*, *Hygrotus versicolor*, *Haliplus ruficollis*, *Laccophilus minutus*, *Graptodytes pictus*, *Ilybius fuliginosus* und *Enochrus testaceus*. Das Vorwiegen des *Hydroporus palustris* ist für diese stark verlandenden Gewässer charakteristisch.

C. Anhang

Verzeichnis der in der Siegniederung nachgewiesenen Wasserkäferarten ⁶⁾

Systematik und Nomenklatur nach A. Horion „Verzeichnis der Käfer Mitteleuropas“. Einige Änderungen nach neueren Arbeiten.

HALIPLIDAE

- Peltodytes* *caesus* DFT.
Haliplus *varius* NIC. — *obliquus* F. — *lineatocollis* MARSH. — *ruficollis* DEG. — *fluviatilis* AUBÉ — *wehneckei* GERH. — *lineolatus* MANNH. (*nomax* BROWN) — *immaculatus* GERH. — *laminatus* SCHALL. — *flavicollis* STRM. — *fulvus* F.

DYTISCIDAE

- Noterus* *crassicornis* MÜLL. — *clavicornis* DEG.
Laccophilus *minutus* L. (*obscurus* PANZ.) — *hyalinus* DEG.
Hyphydrus *ovatus* L.
Guignotus (*Bidessus*) *geminus* F.
Coelambus *impressopunctatus* SCHALL.
Hygrotus *versicolor* SCHALL. — *inaequalis* F.
Hydroporus *tristis* PAYK. — *palustris* L. — *striola* GYLL. — *rufifrons* DFT. — *planus* F.
Porhydrus (*Graptodytes*) *lineatus* F.
Graptodytes *pictus* F.
Agabus *bipustulatus* L. — *sturmi* GYLL. — *nebulosus* FORST. — *didymus* OL. — *undulatus* SCHRK.

⁶⁾ Die am Beginn dieser Arbeit erwähnte Artenliste („Ein Verzeichnis aller in den Augewässern der Sieg gefundenen Arten der Koleopteren beschließt die Arbeit“ s. o. S. 86) wurde vom Verfasser selbst nicht mehr geschrieben. Herr W. LUCHT (Düsseldorf), der Betreuer des wissenschaftlichen Nachlasses von K. HOCH berichtet dazu:

„Herr HOCH hat diese Zusammenstellung in dem einleitend zitierten Sinn selbst nicht mehr geschrieben, sondern — außer einer Vielzahl von Exkursionsaufzeichnungen — nur eine Liste mit der Überschrift „Die Wasserkäfer der Siegniederung“ hinterlassen. Es ist bis auf einige von mir nachgetragene Ergänzungen im wesentlichen das im Druck vorliegende Verzeichnis, das offensichtlich alle Herrn HOCH bekannt gewordenen Funde aus dem Mündungsgebiet enthält, denn abgesehen von einer bedeutend größeren Artenzahl als im Text aus den Augewässern gemeldet wird, sind auch bemerkenswerte Funde anderer Sammler aus Tümpeln im Hochwasserbereich der Siegniederung aufgenommen und Fließwassertiere, wie *Orectodilus villosus*, einbezogen worden, die auf Grund ihrer ökologischen Ansprüche nur aus dem Lauf der Sieg selbst stammen können. Es ist jedoch aus vielerlei Gründen nicht zu vertreten, aus der Gesamtliste nachträglich das vorgesehene Artenverzeichnis der Augewässerbewohner zusammenzustellen.“

Die Red.

- Copelatus ruficollis* SCHALL.
Platambus maculatus L.
Ilybius fenestratus F. — *ater* DEG. — *fuliginosus* F. — *subaeneus* ER. — *obscurus* MARSH.
Rhantus pulverosus STEPH. — *notatus* F. — *bistriatus* BERGSTR. — *latitans* SHP.
Colymbetes fuscus L.
Hydaticus transversalis PONT. — *seminiger* DEG.
Acilius sulcatus L.
Dytiscus marginalis L.

GYRINIDAE

- Gyrinus marinus* GYLL. — *distinctus* AUBÉ — *substriatus* STEPH. — *suffriani* SCRIBA
Orectochilus villosus MÜLL.

HYDRAENIDAE

- Limnebius papposus* MULS.

SPERCHEIDAE

- Spercheus emarginatus* SCHALL.

HYDROPHILIDAE

- Helophorus aquaticus* L. — *nubilus* F. — *flavipes* F. (*viridicollis* STEPH.) — *dorsalis* MARSH. — *granularis* L. — *minutus* F. (*affinis* MARSH.) — *croaticus* KUW. — *strigifrons* THOMS.
Hydrochus elongatus SCHALL. — *carinatus* GERM. — *angustatus* GERM.
Hydrobius fuscipes L.
Anacaena limbata F. — *bipustulata* MARSH.
Laccobius minutus L. — *biguttatus* GERH. — *striatulus* F. (*nigriceps* THOMS.) — *bipunctatus* F. (*alutaceus* THOMS.)
Helochaeres lividus FORST. (*griseus* F.)
Enochrus melanocephalus OL. — *ochropterus* MARSH. (*frontalis* ER.) — *quadripunctatus* HBST. — *testaceus* F. — *affinis* THUNB. (*minutus* F.)
Chaetarthria seminulum HBST.
Hydrophilus caraboides L.
Berosus signaticollis CHARP. — *luridus* L. — *bispina* RCH. et SAULCY

LITERATURVERZEICHNIS

- Albrecht, M.-L. (1959): Die quantitative Untersuchung der Bodenfauna fließender Gewässer — Zeitschrift für Fischereiwesen und deren Hilfswissenschaften, 8, S. 481—550.
 Balfour-Browne, F. (1940): British Water Beetles — Ray Soc. London, Bd. I, S. 1—375.
 — (1950): British Water Beetles — Ray Soc. London, Bd. II, S. 1—394.
 — (1958): British Water Beetles — Ray Soc. London, Bd. III, S. 1—210.
 Balogh, J. (1958): Lebensgemeinschaften der Landtiere — Akademie-Verlag, Berlin, S. 1—560.
 Beier, M. (1929): Zur Kenntnis der Lebensweise von *Haliplus wehnckei* GERH. — Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere, 14, S. 191.
 Benick, L. (1919): Beitrag zur Kenntnis der Tierwelt norddeutscher Quellgebiete — Archiv für Naturgeschichte, 85. Jahrg., H. 2, S. 299—315.

- Bertrand, H. (1928): Captures et élevages de larves de coléoptères aquatiques — Ann. Soc. Ent. Fr., 97.
- (1954): Les insectes aquatiques d'Europe, Encyclopédie Entomologique, Paris.
- (1955): Coléoptères aquatiques de Calabre — Ann. Inst. Mus. Zool. Uni. Napoli, vol. 8, nr. 4.
- Blunck, H. (1921): *Agabus bipustulatus* — Entomologische Blätter, 17, S. 184—194.
- Brundin, L. (1934): Die Coleopteren des Torneträskgebietes — Lund.
- Burmeister, F. (1939): Biologie, Ökologie und Verbreitung der europäischen Käfer — Krefeld, S. 1—307.
- Czensny, R. (1932): Der fischereiliche und biologische Zustand der Sieg und der Agger im Jahre 1927 in Beziehung zur Verunreinigung durch industrielle Abwässer — Zeitschrift für Fischereiwesen und deren Hilfswissenschaften, 30.
- Dittmar, H. (1955): Ein Sauerlandbach. Untersuchungen an einem Wiesen-Mittelgebirgsbach — Archiv für Hydrobiologie, 50, S. 305—552.
- Eidel, K. (1937): Beiträge zur Insektenfauna des Rheins — Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland, Karlsruhe, Bd. II, H. 1, S. 40—48.
- Engelhardt, W. (1951): Faunistisch-ökologische Untersuchungen über Wasserinsekten an den südlichen Zuflüssen des Ammersees — Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft, 41, S. 1—135.
- (1955): Was lebt in Tümpel, Bach und Weiher? — Kosmos, Stuttgart, S. 1—231.
- (1958): Limnologische Untersuchungen im Waldensee in den Jahren 1950—58 — Archiv für Fischereiwissenschaft, Braunschweig, 9, S. 203—222.
- (1959): Eh' es zu spät ist. Die wichtigsten Probleme des deutschen Natur- und Landschaftschutzes — V. z. Schutze der Alpenpflanzen, Jahrb. 1959, S. 1—14.
- Falkenström, G. (1926): Beiträge zur Biologie der Halipliden und der Metamorphose von *Haliplus immaculatus* GERH. — Ent. Tidskrift, 47, S. 1—28.
- Franz, H. (1952/53): Dauer und Wandel der Lebensgemeinschaften — Schriften Ver. Verbreitung naturw. Kenntn. Wien. Nr. 93, S. 27—45.
- Grohs, H. (1943): Limnologische Untersuchung zweier Donaualtwässer bei Wien — Archiv für Hydrobiologie, 39, S. 369—402.
- Guignot, F. (1947): Coléoptères Hydrocanthares (Faune de France 48), S. 1—287.
- Haine, E. (1945): Die Fauna des Grundwassers von Bonn mit besonderer Berücksichtigung der Crustaceen — Diss. Univ. Bonn, Verl. Melle, Hannover, S. 1—144.
- Hellén, W. (1939): Catalogus Coleopterorum Daniae et Fennoskandiae — Helsingfors, S. 1—129.
- Hoch, K. (1956): Wasserkäfer des Bodensees und seiner Umgebung — Mitt. Bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz, Freiburg i. B., 6, S. 241—250.
- (1956): Wasserkäfer aus der Quellregion einiger Hunsrückbäche bei Kastellaun — Decheniana, Bonn, Bd. 108, H. 2, S. 225—234.
- (1960): Bestimmungstabellen der mitteleuropäischen Arten der Untergattung *Haliplus* GUIGNOT 1947 (*ruficollis*-Gruppe) der Gattung *Haliplus* LATR. — Entomologische Blätter, 56, S. 49—69.
- Horion, A. (1941): Faunistik der deutschen Käfer, Bd. I, Verlag A. WINKLER, Wien, S. 1—463.
- (1951): Verzeichnis der Käfer Mitteleuropas — A. Kernen-Verlag, Stuttgart, S. 1—536.
- Illies, J. (1949): Die Wasserkäfergesellschaften der Fulda — Jahresber. Limnolog. Flußstation Freudenthal, S. 11—16.
- (1952): Die Mölle. Faunistisch-ökologische Untersuchungen an einem Forellenbach im Lipper Bergland — Archiv für Hydrobiologie, 46, S. 424—612.
- (1961): Tiergeographie in Westermanns Lexikon der Geographie — Braunschweig.
- Kreuzer, R. (1940): Limnologisch-ökologische Untersuchungen an holsteinischen Kleingewässern — Archiv für Hydrobiologie, Suppl. Bd. X, S. 359—572.
- Krogerus, H. (1948): Ökologische Untersuchungen über Uferinsekten — Acta Zool. Fennica, 53, S. 1—157.
- Krogerus, R. (1932): Über die Ökologie und Verbreitung der Arthropoden des Triebsandgebietes an den Küsten Finnlands — Acta Zool. Fennica, 12, S. 1—308.
- Kühn, G. (1940): Zur Ökologie und Biologie der Gewässer (Quellen und Abflüsse) des Wassersprengs bei Wien — Archiv für Hydrobiologie, 36, S. 157—262.
- Künster, K. und Schneider, S. (1959): Der Siegbach (Die Landkreise in Nordrhein-Westfalen, Bd. 4, Reihe A), Stofffuß-Verlag, Bonn.
- Lehmann, W. (1958): Beiträge zur Fauna von Sphagnumpolstern — Abh. Berichte Staatl. Mus. f. Tierkunde Dresden, 24, S. 89—103.

- Lengerken, H. v. (1939): Die Brutfürsorge- und Brutpflegeinstinkte der Käfer — Akademische Verlagsgesellschaft mbH., Leipzig, S. 1—285.
- Lindberg, H. (1948): Zur Kenntnis der Insektenfauna im Brackwasser des Baltischen Meeres — Soc. Sci. Fenn. (Comm. Biol.) 9, S. 1—206.
- Mauch (1963): Untersuchungen über das Benthos der deutschen Mosel unter besonderer Berücksichtigung der Wassergüte — Mitt. Zool. Mus. Berlin, 39, Heft 1, S. 1—172.
- Meuche, A. (1937): Der Käfer *Bidessus hamulatus* GYL. in Ostholstein — Entomologische Blätter, 33, S. 427—438.
- Mitis, H. v. (1938): Das Altwasser. Ein Beitrag zur Gewässersystematik — Archiv für Hydrobiologie, 34, S. 143—153.
- Müller, J. (1912): Verzeichnis der Käfer Vorarlbergs — Landesmuseum Vorarlberg, 48. Jahresbericht, Bregenz.
- Müller-Miny, H. (1961): Die Abgrenzung der Kölner Bucht als geographisches Problem — Festschrift Köln und die Rheinlande, Wiesbaden.
- Nietzke, G. (1937): Die Kossau. Hydrobiologisch-faunistische Untersuchungen an schleswig-holsteinischen Fließgewässern — Archiv für Hydrobiologie, 32, S. 1—74.
- Oberdorfer, E. (1949): Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Südwestdeutschland und die angrenzenden Gebiete — Stuttgart.
- Orghidan, T. (1959): Ein neuer Lebensraum des unterirdischen Wassers — Arch. Hydrobiol. 55, S. 392—414.
- Paffen, K. H. (1958): Natur- und Kulturlandschaft am deutschen Niederrhein — Beiträge zur Landeskunde, 20, S. 177—228.
- Palmgren, P. (1928): Zur Synthese pflanzen- und tierökologischer Untersuchungen — Acta Zool. Fennica, 6, S. 1—51.
- (1930): Quantitative Untersuchungen über die Vogelfauna in den Wäldern Südfinnlands — Acta Zool. Fennica, 7, S. 1—218.
- Peus, F. (1928): Beiträge zur Kenntnis der Tierwelt nordwestdeutscher Hochmoore — Abh. d. Zool. Inst. d. Univ. Münster, S. 534—681.
- Rauff, H., Zimmermann, E. und Kegel, W. (1923): Geologische Karte von Preußen, Blatt Bonn, Lf. 214.
- Renkonen, O. (1938): Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore — Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo (Helsinki), 6, S. 1—231.
- Roettgen, C. (1911): Die Käfer der Rheinprovinz — Verh. d. Naturh. Vereins d. preuß. Rheinlande u. Westfalens, 68, S. 1—345.
- Roth, W. (1909): Studien über konvergente Formbildung an den Extremitäten schwimmender Insekten — Diss. (J. Klinkhardt, Leipzig), S. 1—95.
- Rüschkamp, F. (1925): Zur vertikalen und horizontalen Verteilung der aquatilen Coleopteren des rheinisch-westfälischen Schiefergebirges — Verh. d. Naturh. Vereins d. preuß. Rheinlande u. Westfalens, 82, S. 111—148.
- Ruttner, F. (1940): Grundriß der Limnologie. Hydrobiologie des Süßwassers — Berlin, S. 1—167.
- Thienemann, A. (1925): Die Binnengewässer Mitteleuropas — Stuttgart, S. 1—255.
- (1926): Das Leben im Süßwasser — Breslau, S. 1—108.
- (1956): Leben und Umwelt — Hamburg, S. 1—153.
- Tischler, W. (1947): Über die Grundbegriffe synökologischer Forschung. — Biol. Zentralbl., 65, S. 49—56.
- (1949): Grundzüge der terrestrischen Tierökologie — Braunschweig.
- (1950): Kritische Untersuchungen und Betrachtungen zur Biozönotik — Biol. Zentralbl., 69, H. 1/2, S. 33—43.
- Uhrig, H. (1953): Landschaft, Leben und Lebensgemeinschaft des Auenabschnitts im Mündungsgebiet der Sieg — Diss. Bonn (ungedruckt).
- Weimann, R. (1952): Abwassertypen in Nordrhein-Westfalen — Schweiz. Z. Hydrologie, 14, S. 372—433.
- Wesenberg-Lund, C. (1912): Biologische Studien über Dytisciden — Intern. Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie, Biol. Suppl. V, S. 1—129.
- (1943): Biologie der Süßwasserinsekten — Kopenhagen/Berlin/Wien, S. 1—682.

Anschriften der Verfasser: Rektor a. D. Karl Hoch † (Frau Nelly Hoch, 53 Bonn, Römerstr. 148), Professor Dr. J. Illies, Limnologische Flußstation des MAX-PLANCK-Instituts für Limnologie, 6407 Schlitz, Postfach 34.



Fig. 1. Toter Arm 2. Am Hohen Ufer, Blick Richtung Bergheim

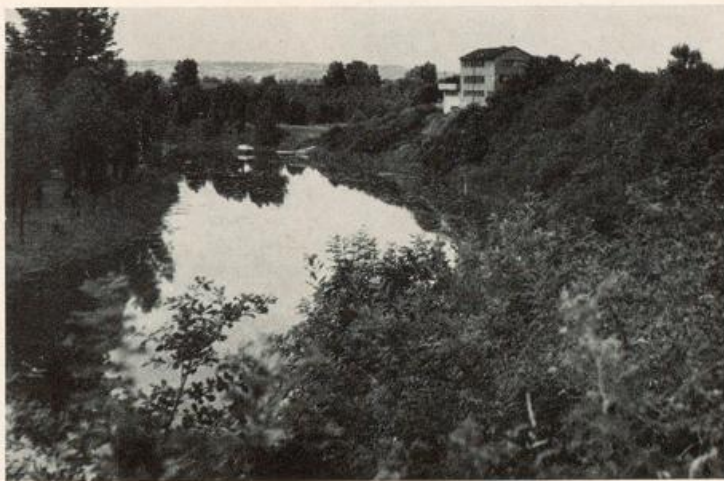


Fig. 2. Toter Arm 2. Am Hohen Ufer, Blick zum Rhein



Fig. 3. Toter Arm 1. Am Mondorfer Hafen



Fig. 4. Toter Arm 4. Parallelarm

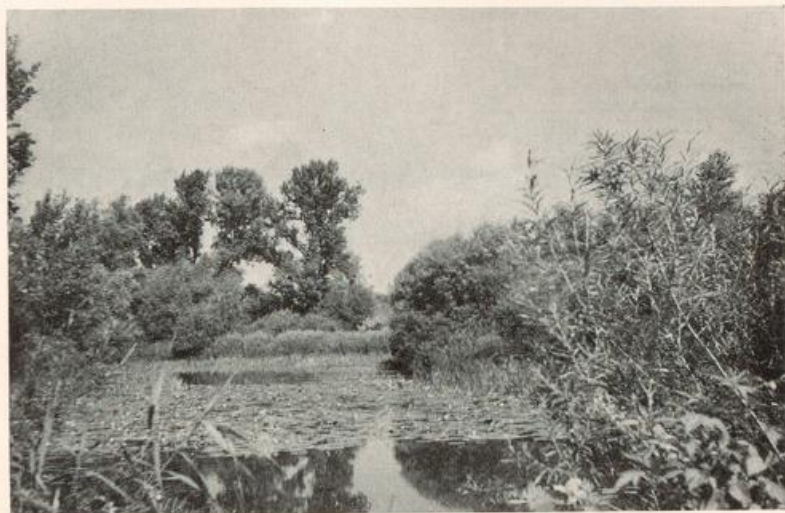
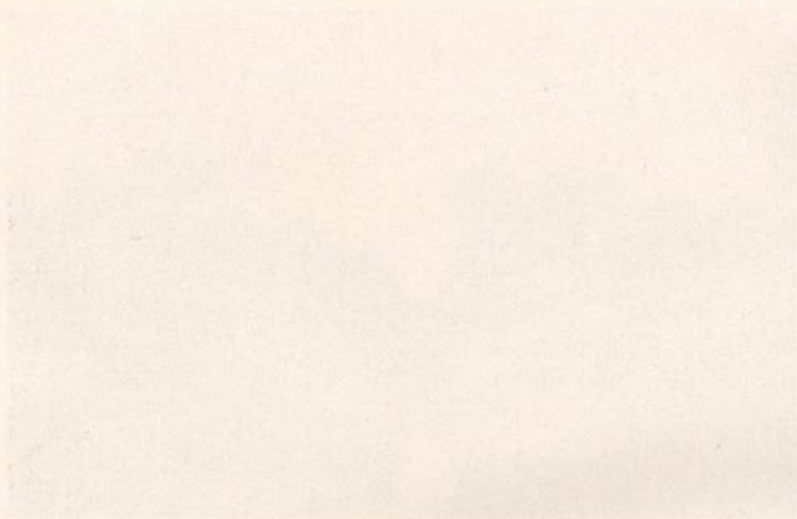


Fig. 5. Toter Arm 6. An der Bergheimer Fähre



UNIVERSITÄTSBIBLIOTHEK JOHANN CHRISTIAN SENCKENBERG
FRANKFURT AM MAIN

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Decheniana](#)

Jahr/Year: 1968

Band/Volume: [120](#)

Autor(en)/Author(s): Hoch Karl

Artikel/Article: [Die aquatilen Koleopteren westdeutscher Augewässer insbesondere des Mündungsgebietes der Sieg 81-133](#)