



Die Käferfauna ausgewählter eutraphenter Röhrichte in Nordwest-Deutschland (Coleoptera: Carabidae, Cantharidae, Malachiidae, Cucujidae, Coccinellidae, Chrysomelidae)

Holger Schürstedt & Thorsten Aßmann

Kurzfassung: Dominanzbestände röhrichtbildender Helophyten wurden am Dollart, Dümmer und in der Großen Aue hinsichtlich ihrer Coleopterenfauna (Carabidae, Cantharidae, Malachiidae, Cucujidae, Coccinellidae, Chrysomelidae) untersucht. Die 18 Fangstellen gehören zu 4 pflanzensoziologischen Assoziationen (Scirpo-Phragmitetum, Glycerietum maximae, Phalaridetum arundinaceae, Schoenoplecti triquetri-Bolboschoenetum maritimi). Überwinternde Käferimagines wurden durch den Schnitt von 1 m² großen Röhrichtflächen im Februar 1997 erfaßt. Während der Vegetationsperiode 1997 erfolgte die Bearbeitung der Probeflächen mittels der Quadratmethode, welche flächenbezogene Aussagen zur Individuendichte ermöglicht. Zusätzliche Individuen (und Arten) konnten durch Handfänge ermittelt werden. Es wurden 137 Arten nachgewiesen. Durch den Vergleich der Fangergebnisse mit Literaturangaben zu den Habitatbindungen wurde eine soziologische Tabelle erarbeitet. Mit Ausnahme des Phalaridetum können für jede Assoziation Charakterarten unter den Käfern abgegrenzt werden. Des weiteren lassen sich Charakterarten hochwüchsiger Röhrichte bestimmen. Die Dispersion häufiger Arten innerhalb der Probeflächen wird analysiert. Die Bedeutung der *Phragmites*-Röhrichte für den Schutz spezifischer Laufkäfer wird diskutiert. Die Renaturierung der Großen Aue ist hinsichtlich des Schutzes röhrichtbewohnender Käfer als Erfolg zu werten, da im Gebiet bereits wenige Jahre nach Abschluß der Arbeiten viele Charakterarten nachzuweisen waren, wobei die hohe Diversität der Gattung *Donacia* besonders bemerkenswert ist.

Abstract: Dominance communities of helophyte reeds at the Dollart, Dümmer and Große Aue in north-west Germany were investigated with regard to their beetle communities (Carabidae, Cantharidae, Malachiidae, Cucujidae, Coccinellidae, Chrysomelidae). The 18 sampling sites could be assigned to four phytosociological associations (Scirpo-Phragmitetum, Glycerietum maximae, Phalaridetum arundinaceae, Schoenoplecti triquetri-Bolboschoenetum maritimi). Hibernating adult beetles were collected in February 1997 by cutting areas of one square meter in the reeds. During the vegetation period the sampling sites were examined using the square method. This method yields area-related data on the specimen density. Additional specimens (and species) were sampled by hand. In all 137 species were recorded. By comparing the sampling results with information about habitat preferences from literature, a sociological table could be drawn up. Characteristic beetle species can be differentiated for every association, with the exception of the Phalaridetum. Furthermore, characteristic species of high-growing reeds can be determined. The dispersion of common species within the sampling sites is analysed. The importance of *Phragmites* reeds to the protection of reed-dwelling carabids is pointed out. With regard to the protection of reed-dwelling beetles, the restoration of a natural flowing water landscape at the Große Aue can be judged as a success, because many characteristic species inhabited the restored areas only a few years after completion of the restoration measures. Especially the high diversity of the genus *Donacia* is remarkable.

Key words: Carabidae, dispersion, *Donacia*, nature restoration, *Phragmites*, reed

Autoren:

Dipl.-Biol. Holger Schürstedt, Dr. Thorsten Aßmann, Fachgebiet Ökologie, Fachbereich Biologie/Chemie, Universität Osnabrück, Barbarastr. 11, D-49069 Osnabrück, Deutschland

Inhalt

1	Einleitung	242
2	Material und Methoden	243
2.1	Lage und pflanzensoziologische Charakterisierung der Untersuchungsflächen ...	243
2.2	Erfassungsmethoden	245
2.3	Datenanalyse	247
3	Ergebnisse	248
3.1	Das Artenspektrum der Untersuchungsgebiete	248
3.2	Die Coleopteren-Zönosen der untersuchten Pflanzengesellschaften	252
3.3	Ergebnisse des Winterschnittes und der Handfänge	253
3.4	Dispersion ausgewählter Arten	257
3.5	Alaebildungen ausgewählter Carabiden	260
4	Diskussion	260
4.1	Synthetische Darstellungen zur Zonierung charakteristischer Käferarten und Anmerkungen zur Habitatbindung ausgewählter Arten	260
4.2	Dispersion	268
4.3	Ausbreitungspotential röhrichtbewohnender Carabiden	270
4.4	Naturschutzaspekte	272
	Dank	274
	Literatur	275

1 Einleitung

Eutraphente Röhrichte besiedeln die Übergangsbereiche zwischen Wasser und Land und stellen einen wesentlichen Teil der Verlandungsvegetation stehender und fließender Gewässer dar. Ihr Vorkommen ist nicht nur auf Binnengewässer beschränkt. Brackwasserröhrichte kommen in den Ästuaren großer Flüsse vor. Als natürliche „Monokulturen“ zeichnen sich die Röhrichte durch die starke Dominanz meist eines Poly-

kormone bildenden Süß- oder Sauergrases aus. Neben dem Haupt-Röhrichtbildner treten begleitende Pflanzenarten deutlich in den Hintergrund. Trotz der floristischen Armut der Röhrichte bieten sie einer Vielzahl von tierischen Organismen Lebensraum. Hierunter befinden sich viele Spezialisten, die obligat auf diese Habitate angewiesen sind. Die ökologischen Ansprüche der Schilfbewohner sind unterschiedlich gut untersucht (Ostendorp 1993). Zwar gibt es z.T. sehr detaillierte Untersuchungen über schilf-

bewohnende Vogelarten und endophage Schilfparasiten (*Archanara*, *Lipara*), die Kenntnisse zur Ökologie der Gruppe der epigäisch und auf der Vegetation aktiven Wirbellosen (z.B. Laufkäfer) weisen jedoch Lücken auf.

Bisher existieren keine systematischen coleopterologischen Erhebungen für die Röhrichtzonen des Dümmer sowie für die Renaturierungszonen der Großen Aue. Einzelne Nachweise röhrichtbesiedelnder Carabiden am Dümmer finden sich bei Barner (1937, 1949, 1954) und Aßmann & Starke (1990). Qualitative Nachweise der Carabiden der Brackwasserröhrichte des Dollarts werden von Aßmann (1991) genannt.

Ziel dieser Arbeit ist es, Antworten zu folgenden Fragenkomplexen zu liefern:

- Unterscheiden sich die untersuchten, pflanzensoziologisch abgrenzbaren Röhrichtgesellschaften hinsichtlich ihrer Käferzönosen?
- Entsprechen die in den Röhrichten der Renaturierungsbereiche der Großen Aue festgestellten Käferzönosen denjenigen der alten Röhrichte des Dümmer?
- Welche Käferarten überwintern als Imagines in den Röhricht-Gesellschaften?
- Welche Verteilungsmuster weisen die häufigen Käferarten innerhalb der Probestellen auf?
- Eine Zerstörung der für das Schilf lebensnotwendigen Speicherrhizome durch Larven des Schilfkäfers *Donacia clavipes* wurde als Faktor für den lokalen Rückgang von Schilfbeständen am Bodensee-Untersee diskutiert (Fuchs 1991). Trägt *D. clavipes* zu dem auch am Dümmer beobachteten Vorgang des Schilfsterbens bei?

2 Material und Methoden

2.1 Lage und pflanzensoziologische Charakterisierung der Probestellen

Um einen möglichst umfassenden Einblick in die Coleopterenfauna eutraphenter Röhrichte in Nordwest-Deutschland zu erhalten, wurden insgesamt 18 Probestellen untersucht, die sich auf drei Untersuchungsgebiete verteilen (Abb. 1).

Auf der Grundlage von Vegetationsaufnahmen, die zwischen dem 10. und dem 25. Juni 1997 in den Probestellen durchgeführt wurden, lassen sich die bearbeiteten Röhrichte verschiedenen Gesellschaften zuordnen (Tab. 1). Die Durchführung der Vegetationsaufnahmen im Gelände erfolgte nach der Methode von Braun-Blanquet (Wilmanns 1998). Die Benennung der Gesellschaften folgt Pott (1995). Zur Abgrenzung der Charakterarten sowie der typischen Arten der einzelnen Ausbildungsformen wurden die Arbeiten von Pott (1980, 1995) und Preisling & al. (1990) zu Rate gezogen.

Die untersuchten Dominanzbestände von *Phragmites*, *Typha*, *Schoenoplectus* und *Glyceria* am **Dümmer** befinden sich in enger räumlicher Nachbarschaft zueinander in dem dem Deich vorgelagerten Bereich zwischen den Ausflüssen der Lohne und des Wätering am Nordostufer des Sees bei Eickhöpen. Das bearbeitete Phalaridetum liegt bei Eickhöpen an einem parallel zum Deich verlaufenden Graben. Der untersuchte *Eleocharis*-Bestand befindet sich in einer feuchten Mähweide im nördlichen Ochsenmoor.

Im Untersuchungsgebiet **Große Aue** wird seit November 1989 das „Sondervorhaben zur Wiederherstellung einer natürlichen Gewässerlandschaft im Einzugsbereich der Großen Aue“ umgesetzt. Die bearbeiteten Probestellen befanden sich in den Bauabschnitten 1 und 3 (Abb. 2). Bauabschnitt 1

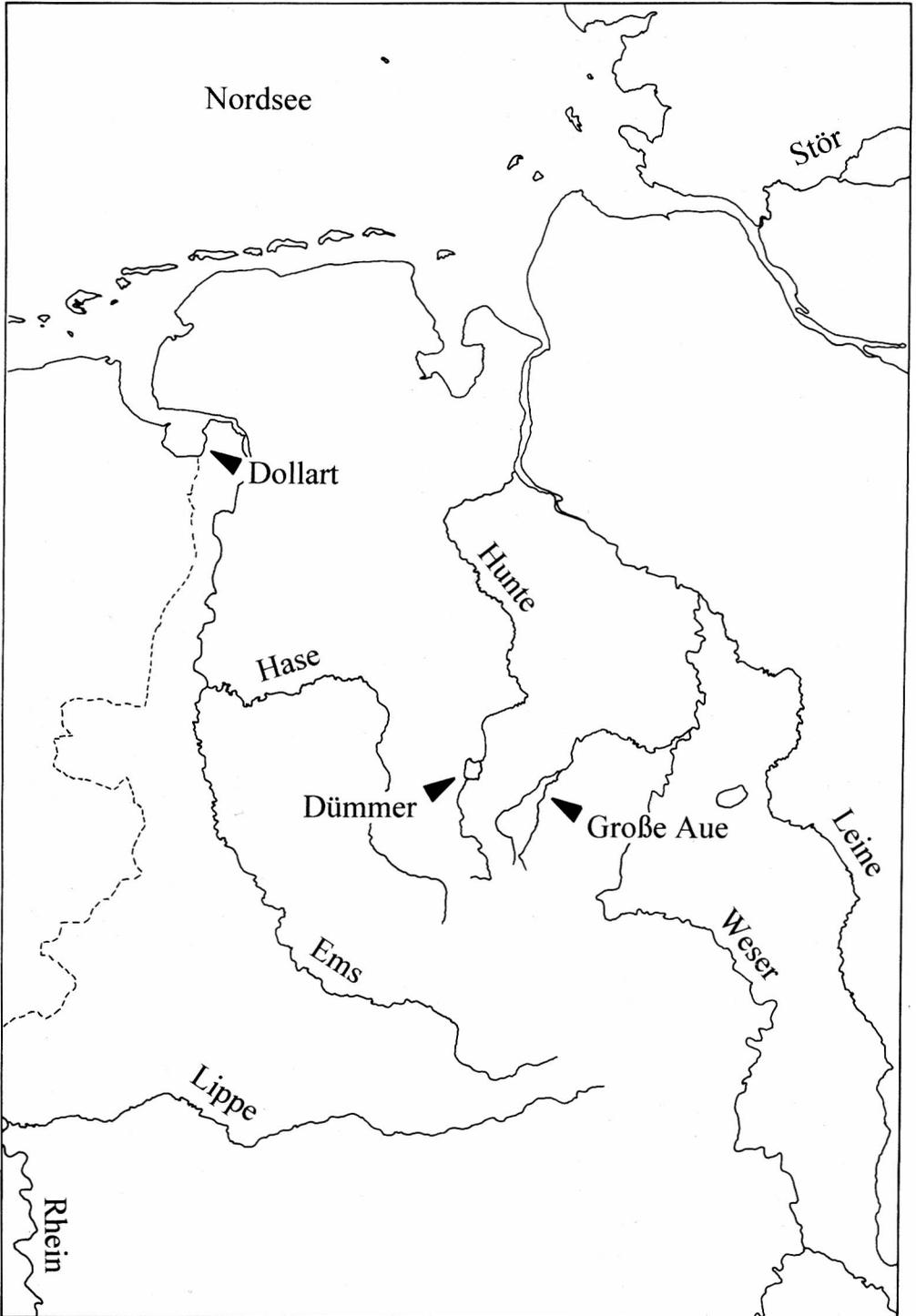


Abb. 1: Lage der Untersuchungsgebiete Dollart, Dümmer und Große Aue in Nordwest-Deutschland.

Tab. 1: Lage, pflanzensoziologische Stellung sowie Einzelproben-, Flächen-, Individuen- und Artensumme der mittels der Quadratmethode beprobten Röhrichte. Für die Berechnung der Artensummen wurden die Ergebnisse der Handfänge und des Winterschnittes mit berücksichtigt.

[Do = Dollart, Dü = Dümmer, GA1 = Große Aue 1, GA3 = Große Aue 3, FG = Fabbenstedter Graben, S-P = Scirpo-Phragmitetum, Gm = Glycerietum maximae, Pa = Phalaridetum arundinaceae, St-Bm = Schoenoplecti triquetri-Bolboschoenetum maritimi]. * : An den *Schoenoplectus*-Probstellen wurde an jedem der sieben Sammeltermine eine Grundfläche von 6 m² bearbeitet. An allen anderen Probstellen wurden pro Sammeltermin 10 Einzelproben à 0,25 m² besammelt.

Dominanzbestand	Gebiet	Assoziation	Ausbildung	Summe der			
				Proben	Fläche [m ²]	Individuen	Arten
<i>Phragmites australis</i>	GA1	S-P	Fazies von <i>Phragmites australis</i>	80	20	153	29
<i>Phragmites australis</i>	GA3	S-P	Fazies von <i>Phragmites australis</i>	80	20	132	25
<i>Phragmites australis</i>	Dü	S-P	Scirpo-Phragmitetum typicum	80	20	248	27
<i>Typha angustifolia</i>	Dü	S-P	Scirpo-Phragmitetum typicum	80	20	431	35
<i>Typha latifolia</i>	GA1	S-P	Fazies von <i>Typha latifolia</i>	80	20	98	12
<i>Typha latifolia</i>	GA3	S-P	Fazies von <i>Typha latifolia</i>	80	20	154	15
<i>Schoenoplectus lacustris</i>	Dü	S-P	Stadien von <i>Schoenoplectus lacustris</i>	7 *	42	27	13
<i>Schoenoplectus lacustris</i>	GA1	S-P	Stadien von <i>Schoenoplectus lacustris</i>	7 *	42	3	1
<i>Eleocharis palustris</i>	GA1	S-P	<i>Eleocharis palustris</i> -Gesellschaft	70	17,5	39	4
<i>Eleocharis palustris</i>	Dü	S-P	<i>Eleocharis palustris</i> -Gesellschaft	50	12,5	92	21
<i>Glyceria maxima</i>	FG	Gm	typische Ausbildung (wechselfeucht)	80	20	178	16
<i>Glyceria maxima</i>	Dü	Gm	Subassoziation von <i>Sparganium erectum</i>	80	20	470	41
<i>Glyceria maxima</i>	GA1	Gm	Subassoziation von <i>Sparganium erectum</i>	80	20	84	21
<i>Phalaris arundinacea</i>	Dü	Pa	Übergang von Ausbildung nasser Standorte zur trockenen Ausbildung	80	20	218	32
<i>Phalaris arundinacea</i>	GA3	Pa	trockene Ausbildung	80	20	52	13
<i>Phalaris arundinacea</i>	GA1	Pa	typische Ausbildung	80	20	83	22
<i>Bolboschoenus maritimus</i>	Do	St-Bm	<i>Bolboschoenus</i> -reiches Brackwasser-röhricht	60	15	136	25
<i>Phragmites australis</i>	Do	St-Bm	<i>Phragmites</i> -reiches Brackwasserröhricht	60	15	162	26

wurde im Jahr 1990 fertiggestellt. Die Arbeiten an Abschnitt 3 wurden 1992 abgeschlossen. Eine weitere Probestelle befand sich am Unterlauf des Fabbenstedter Grabens westlich der Stadt Espelkamp.

Die am Ostufer des **Dollarts** bei Ditzumverlaat untersuchte *Bolboschoenus*-Fläche liegt dem sich direkt anschließenden *Phragmites*-Röhricht seewärtig vorgelagert. Beide Röhrichtflächen gehen entlang eines Transektes über eine kurze Distanz ineinander über, so daß nur eine schmale Zone vorliegt, in denen beide Röhrichtbildner zusammen vorkommen. Die Meerbinsen-Dominanzbestände befinden sich in optimaler Ausbildung bis zur Linie des mittleren Tide-

hochwassers in einem zehn bis hundert Meter breiten Gürtel von der holländischen Grenze bis Pogum (Dahl & Heckenroth 1978).

2.2 Erfassungsmethoden

Quadrat-Methode

An den Probstellen wurden Halme und Blätter der vorliegenden Vegetationsstruktur sowie die Bodenstreu auf Käfer untersucht, indem die auf den Flächen festgestellten Käfer aus den bearbeiteten Familien mittels eines Exhaustors (Freude & al. 1965, Mühlberg 1993) aufgesammelt und in einer ge-

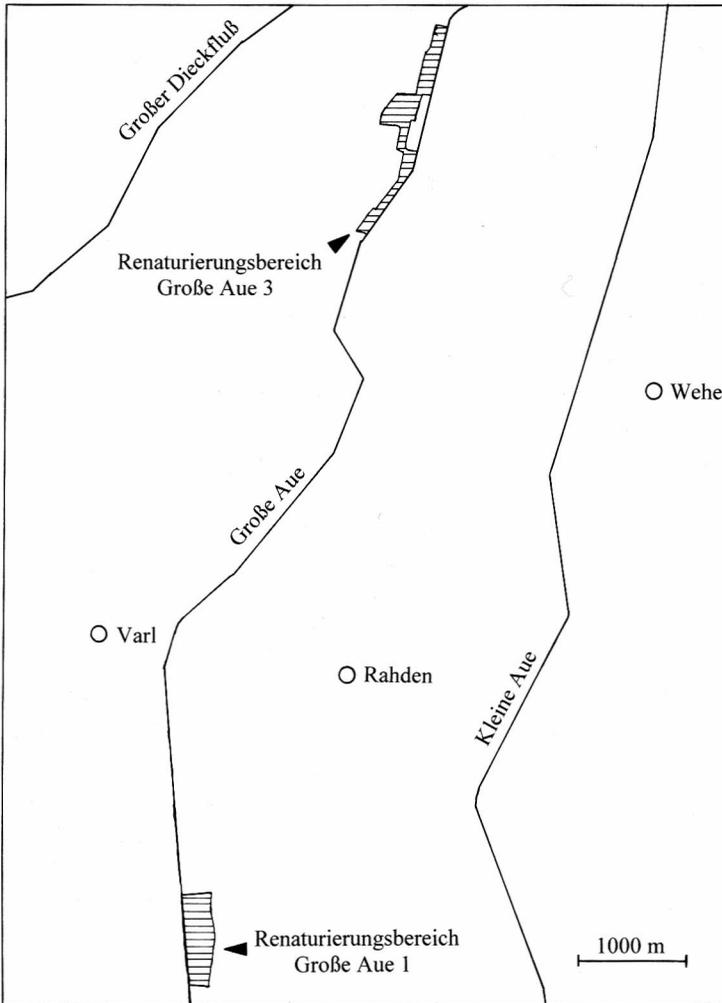


Abb. 2: Lage der Renaturierungsbereiche Große Aue 1 und Große Aue 3 im Kreis Minden-Lübbecke (Nordrhein-Westfalen).

sättigten Dampfatmosfera von Essigsäureethylester abgetötet wurden. Die dabei angewendete Quadrat-Methode weist Parallelen zur „Biocoenometer“-Methode auf (Mühlenberg 1993). In jedem Röhricht wurden zwischen Ende April und Ende September 8 Beprobungen durchgeführt. Eine geringere Zahl von Begehungen weisen sowohl die *Eleocharis*-Gesellschaften und *Schoenoplectus*-Bestände aufgrund ihrer späten Keimung als auch die Brackwasser-röhrichte auf, für die eine Betretungserlaub-

nis erst gegen Ende Mai ausgestellt wurde.

Bei jeder Beprobung wurden pro Röhricht 10 Einzelproben genommen, so daß maximal 80 Proben pro Röhricht gesammelt werden konnten. Jede Einzelprobe umfaßte eine Fläche von 0,25 m². Daraus folgt, daß pro Begehung und Röhricht eine Fläche von 2,5 m² und während des gesamten Zeitraumes pro Röhricht eine Fläche von maximal 20 m² abgesucht wurden. Eine Ausnahme stellen die *Schoenoplectus*-Bestände dar, da in ihnen aufgrund ihrer Bestandsstruktur pro Be-

gehung nur jeweils eine Probe mit einer Fläche von 6 m² genommen wurde. Für jede Beprobung wurde ein 40 cm hoher Winkel mit einer Innenkantenlänge von jeweils 50 cm in die Vegetation hineingeschoben. Es wurde kein geschlossenes Quadrat verwendet, da ein solches beim Hineinsetzen die Vegetation zu stark bewegt und ein Durchsuchen der Streu für den Bearbeiter zusätzlich erschwert hätte. In überstauten Beständen konnte der Winkel nicht eingesetzt werden. Statt dessen wurden diese Probeflächen mit drei jeweils 100 cm hohen Stielen im rechten Winkel ausgepflockt. Diese waren untereinander mit einer Leine im Abstand von 50 cm verbunden.

Winterschnitt

In der zweiten Februarhälfte 1997 wurden Röhrichtflächen gemäht, um die Anzahl der im Pflanzenmaterial überwinternden Coleopteren aus den betrachteten Familien ermitteln zu können (zur Methode vergleiche auch Freude & al. 1965, Frömel 1980). Es handelte sich dabei um folgende Dominanzbestände:

- Dümmer: *Phragmites*, *Typha*, *Phalaris*, *Glyceria*
- Große Aue 1: *Phragmites*, *Typha*, *Schoenoplectus*, *Phalaris*, *Glyceria*
- Große Aue 3: *Phragmites*, *Typha*, *Phalaris*
- Fabbenstedter Graben: *Glyceria*

Zur Durchführung des Schnittes wurden Flächen von 1 m² ausgepflockt, gemäht und das Mahdgut in eine atmungsaktive, für Käfer undurchdringbare Verpackung überführt. Zusätzlich wurde die sich auf dem Boden befindliche Streu aus Halmbruchstücken eingesammelt. Das Material wurde bis zur Bearbeitung kühl gelagert (z.B. Kühlkammer). Die Kontrolle des Pflanzenmaterials erfolgte im Labor, indem die Blätter von den Halmen abgezogen und die Halme bzw. Halmbruchstücke mit Hilfe eines Messers

behutsam aufgeschlitzt wurden. Kleine Bruchstücke und die übrige Streu wurden auf einem hellem Hintergrund ausgebreitet und auf Käfer hin untersucht.

Handfänge

Es wurden zusätzliche Handfänge durchgeführt, um weitere Käferarten der Röhrichte und der Brackwasserstandorte ermitteln zu können. Des Weiteren wurde an Ufern in unmittelbarer Nähe zu regelmäßig mit der Quadratmethode untersuchten Röhrichtern gesammelt, um ripikole Arten erfassen und ihr Auftreten mit Nachweisen aus den Röhrichtern vergleichen zu können. Diese Fänge wurden ohne konkreten Flächen- oder Zeitbezug durchgeführt. Es handelt sich deshalb um qualitative Nachweise.

Determination

Die Determination erfolgte nach Goecke (1943), Mohr (1966, 1985), Fürsch (1967, 1992), Vogt (1967), Freude (1976), Dahlgren (1979), Evers (1979, 1992), Lindroth (1985, 1986), Lompe (1989), Lohse & Lucht (1992a, 1992b), Döberl (1994), Kippenberg (1994) und Schmidt (1994), denen auch die Nomenklatur folgt.

Bei den Schwesterarten *Agonum afrum* und *A. duftschmidi* sowie *Lema melanopus* und *L. duftschmidi* ist eine sichere Artdetermination nur anhand des männlichen Genitalapparates möglich. Die Weibchen werden deshalb in den Tabellen zusammengefaßt.

2.3 Datenanalyse

Abundanz

Die Anzahl der Individuen einer Art pro Flächeneinheit wird als Populationsdichte oder Abundanz bezeichnet (vgl. Mühlenberg 1993). In dieser Arbeit soll die Abundanz jedoch nicht in bezug auf die Gesamtheit der gesam-

melten Individuen einer Art an einer Fangstelle berechnet werden, sondern es soll die phälogologisch ableitbare „maximale“ Abundanz auf der Grundlage desjenigen Fangdatums ermittelt werden, an welchem die maximale Individuenzahl festgestellt werden konnte (Tab. 6). Die in den Tabellen 4a und 4b wiedergegebenen Werte stellen dagegen auf 1 m² bezogene Mittelwerte aus der Gesamtzahl der pro Art nachgewiesenen Individuen dar.

Abschätzung von Verteilungsmustern

Drei Dispersionstypen sind bekannt (geklumpte, zufällige und gleichmäßige Verteilung; Ricklefs 1990).

Die Verteilungsmuster derjenigen Käferarten wurden statistisch ausgewertet, die zum Zeitpunkt maximaler Individuendichte in mehr als 10 Individuen / 2,5 m² festgestellt wurden. Statistische Tests auf das signifikante Vorliegen eines theoretischen Verteilungsmusters konnten lediglich für die Gleich- und die Zufallsverteilung vorgenommen werden. Das Verhältnis zwischen der Varianz in bezug auf die Individuenzahl pro Einzelprobe (hier: Käfer pro 0,25 m²) und dem Mittelwert stellt einen geeigneten Index für den Grad der Dispersion innerhalb einer Population dar (Ricklefs 1990). Er ersetzt jedoch keinen statistischen Test auf das signifikante Vorliegen der Verteilungsmuster. Bei einer Gleichverteilung besitzen die meisten Einzelproben die gleiche Anzahl an Individuen, und die Varianz in bezug auf die Individuenzahl pro Einzelprobe wird deutlich kleiner als der Mittelwert sein (d.h. $s^2 / MW < 1$). Bei Vorliegen einer geklumpten Verteilung gibt es relativ viele Einzelproben ohne Individuen und auch relativ viele Einzelproben mit einer Vielzahl von Individuen, wodurch die Varianz den Mittelwert deutlich übersteigt (d.h. $s^2 / MW > 1$). Liegt eine Zufallsverteilung vor, welche einer idealen Poisson-Verteilung entspricht, so wird die Varianz aufgrund der De-

finition der Poisson-Verteilung gleich dem Mittelwert sein, so daß $s^2 / MW = 1$ gilt.

Tests auf Gleich- bzw. Zufallsverteilung

Auf eine Gleichverteilung von Individuen einer Population in einem Raum kann getestet werden, indem der Mittelwert, hier die mittlere Individuendichte der betreffenden Art für eine definierte Probestfläche, als Erwartungswert angenommen wird (Sachs 1992). Als Beobachtungswerte dienen die Ergebnisse der zehn Einzelproben einer Probenreihe. Auf der Grundlage dieser Werte kann ein Chi-Quadrat-Test durchgeführt werden.

Auf eine Zufälligkeit von Ergebnissen kann mittels der Poisson-Verteilung getestet werden (Ricklefs 1990, Sachs 1992, Mühlberg 1993). Dazu wird für jede Häufigkeitsbesetzung eines Feldes ein theoretischer Wert berechnet und dieser mit dem Beobachtungswert anhand des Chi-Quadrat-Testes verglichen. Sind die Erwartungswerte einzelner Häufigkeitsklassen kleiner eins, so werden sie durch das Zusammenlegen benachbarter Klassen auf das geforderte Niveau ($E > 1$) erhöht (Sachs 1992).

3 Ergebnisse

3.1 Das Artenspektrum der Untersuchungsgebiete

Es konnten insgesamt 3863 Individuen gesammelt werden, die sich auf 138 Arten verteilen. Dabei wurden 2760 Individuen aus 121 Arten mittels der Quadratmethode, 181 Exemplare aus 19 Arten im Winterschnitt und 922 Individuen aus 76 Arten durch zusätzliche Handfänge erfaßt (Tab. 2). Zu den festgestellten Arten zählen 72 Carabiden-, 42 Chrysomeliden-, 11 Coccinelliden-, 10 Canthariden-, 2 Malachiiden- und 1 Cucujiden-Spezies (Tab. 3a und 3b).

Tab. 2: Erfasste Individuenzahlen in bezug auf Fangmethoden und Käferfamilien.

Familie	Individuenzahl				Anteil [%]
	Quadrat- methode	Hand- fänge	Winter- schnitt	Summe	
Carabidae	1236	705	34	1975	51,12
Chrysomelidae	842	192	20	1054	27,28
Coccinellidae	517	23	51	591	15,30
Cucujidae	63	0	76	139	3,60
Cantharidae	74	2	0	76	1,97
Malachiidae	28	0	0	28	0,72
Summe	2760	922	181	3863	
Anteil [%]	71,45	23,87	4,69		

Tab. 3a: Nachgewiesene Carabiden und die jeweilige Erfassungsmethode. [Do = Dollart, Dü = Dümmer, GA1 = Große Aue 1, GA3 = Große Aue 3, FG = Fabbenstedter Graben, q = Quadratmethode, w = Winterschnitt, h = Handfang].

	Do	Dü	GA1	GA3	FG	Methode
Carabidae:						
<i>Acupalpus brunnipes</i> (Sturm)	.	x	.	.	.	q
<i>Acupalpus exiguus</i> (Dejean)	.	x	x	.	.	q,w
<i>Acupalpus flavicollis</i> (Sturm)	x	x	x	x	.	q,h
<i>Acupalpus meridianus</i> (Linné)	.	x	.	.	.	q
<i>Acupalpus parvulus</i> (Sturm)	x	x	x	.	.	q,h
<i>Agonum afrum</i> (Dft.)	.	x	x	x	.	q,h
<i>Agonum fuliginosum</i> Panz.	.	x	x	x	.	q
<i>Agonum gracile</i> Gyll.	.	x	.	x	.	q
<i>Agonum thoreyi</i> Dejean	x	x	x	x	.	q,w,h
<i>Agonum piceum</i> L.	x	x	x	.	.	q,h
<i>Agonum viduum</i> (Panz.)	.	x	x	.	.	q,h
<i>Amara communis</i> (Panzer)	.	.	.	x	.	q
<i>Amara convexiuscula</i> (Marshall)	x	h
<i>Amara plebeja</i> (Gyllenhal)	x	q
<i>Badister anomalus</i> Perris	.	x	x	x	.	q
<i>Badister dilatatus</i> Chaudoir	.	x	x	x	x	q,h
<i>Bembidion aeneum</i> Germar	x	q,h
<i>Bembidion articulatum</i> (Panzer)	x	.	x	.	.	h
<i>Bembidion assimile</i> Gyllenhal	x	x	x	x	.	q,w,h
<i>Bembidion biguttatum</i> (Fabricius)	x	.	x	.	x	q,h
<i>Bembidion bipunctatum</i> (Linné)	x	h
<i>Bembidion doris</i> (Panzer)	.	x	x	.	.	q,h
<i>Bembidion femoratum</i> Sturm	.	.	x	.	.	q
<i>Bembidion fumigatum</i> (Duftschmid)	.	x	.	x	.	q
<i>Bembidion guttula</i> (Fabricius)	x	q
<i>Bembidion iricolor</i> Bedel	x	q,h
<i>Bembidion lampros</i> (Herbst)	x	h
<i>Bembidion lunatum</i> (Duftschmid)	x	q,h
<i>Bembidion lunulatum</i> (Fourcroy)	.	.	x	.	x	q
<i>Bembidion mannerheimi</i> Sahlb.	.	x	.	.	.	q

	Do	Dü	GA1	GA3	FG	Methode
Carabidae:						
<i>Bembidion maritimum</i> Stephens	x	q,h
<i>Bembidion minimum</i> (Fabricius)	x	q,h
<i>Bembidion normannum</i> Dejean	x	h
<i>Bembidion obliquum</i> Sturm	.	.	x	.	.	q,h
<i>Bembidion properans</i> Stephens	x	x	.	.	.	q,h
<i>Bembidion quadrimaculatum</i> (Linné)	.	x	.	x	.	q
<i>Bembidion tetracolum</i> Say	.	.	x	x	.	q,h
<i>Bembidion varium</i> (Olivier)	x	x	.	x	.	q,h
<i>Bradycellus harpalinus</i> (Serville)	.	.	.	x	.	q
<i>Calathus melanocephalus</i>	x	h
<i>Carabus granulatus</i> Linné	.	x	.	.	.	q
<i>Chlaenius nigricornis</i> (Fabricius)	.	.	.	x	.	q
<i>Clivina fossor</i> (Linné)	x	q,h
<i>Demetrias imperialis</i> (Germar)	x	x	x	x	.	q,w
<i>Demetrias monostigma</i> Samouelle	x	x	.	.	.	q,w,h
<i>Dicheirotrichus gustavii</i> Crotch	x	q,h
<i>Dromius sigma</i> (Rossi)	.	x	.	.	.	q
<i>Dyschirius aeneus</i> (Dejean)	x	.	x	.	.	h
<i>Dyschirius globosus</i> Herbst	x	.	x	.	x	q,h
<i>Dyschirius lüdersi</i> Wagner	x	x	x	.	.	q,h
<i>Dyschirius salinus</i> Schaum	x	q,h
<i>Elaphrus cupreus</i> Duftschmid	.	x	x	x	.	q,h
<i>Elaphrus riparius</i> (Linné)	.	x	x	.	.	q,h
<i>Harpalus affinis</i> (Schrank)	x	h
<i>Harpalus rufibarbis</i> (Fabricius)	x	h
<i>Harpalus rufipes</i> (De Geer)	.	.	x	.	.	q
<i>Leistus terminatus</i> (Hellwig)	.	x	.	.	.	q
<i>Loricera pilicornis</i> (Fabricius)	x	q,h
<i>Odacantha melanura</i> (Linné)	.	x	x	x	.	q,w
<i>Oodes helopioides</i> (Fabricius)	.	x	x	x	x	q,h
<i>Platynus albipes</i> (F.)	.	.	.	x	.	q
<i>Platynus obscurus</i> (Herbst)	.	x	.	.	.	q
<i>Pterostichus diligens</i> (Sturm)	x	x	.	.	.	q,h
<i>Pterostichus melanarius</i> (Illiger)	.	.	x	.	.	h
<i>Pterostichus minor</i> (Gyllenhal)	.	x	x	x	.	q,h
<i>Pterostichus nigrata</i> (Paykull)	.	x	x	.	.	q,h
<i>Pterostichus strenuus</i> (Panzer)	x	x	x	.	.	q,h
<i>Stenolophus mixtus</i> (Herbst)	x	x	x	x	.	q,h
<i>Syntomus truncatellus</i> (Linné)	.	x	.	.	x	q,w
<i>Trechus</i> – Weib.	.	x	.	.	.	q,h
<i>Trechus quadristriatus</i> (Schrank)	x	q,h
<i>Trichocellus placidus</i> (Gyllenhal)	x	x	.	x	.	q,w

Tab. 3b: Nachgewiesene Chrysomeliden, Coccinelliden, Canthariden, Malachiiden und Cucujiden sowie die jeweilige Erfassungsmethode. [Do = Dollart, Dü = Dümmer, GA1 = Große Aue 1, GA3 = Große Aue 3, FG = Fabbenstedter Graben, q = Quadratmethode, w = Winterschnitt, h = Handfang].

	Do	Dü	GA1	GA3	FG	Methode
Chrysomelidae:						
<i>Agelastica alni</i> (L.)	.	.	x	x	.	q,h
<i>Altica lythri</i> Aubé sensu Foudras non Heikertinger	.	x	x	.	.	q,w
<i>Altica oleracea</i> (L.)	.	x	.	.	.	q
<i>Aphthona coerulea</i> (Geoffr.)	.	.	x	.	x	q,h
<i>Asiolestia ferruginea</i> (Scop.)	.	x	.	x	.	q
<i>Chrysomela coerulans</i> Scriba	.	.	x	.	.	q
<i>Chrysomela polita</i> L.	.	x	x	.	.	q
<i>Donacia brevicornis</i> Ahr.	.	x	.	.	.	q,h
<i>Donacia cinerea</i> Hbst.	.	x	.	.	.	q,h
<i>Donacia clavipes</i> F.	.	x	.	.	.	h
<i>Donacia crassipes</i> F.	.	x	.	x	.	h
<i>Donacia dentata</i> Hoppe	.	.	.	x	.	q,h
<i>Donacia marginata</i> Hoppe	.	.	x	.	.	q,h
<i>Donacia semicuprea</i> Panz.	.	x	x	x	x	q,h
<i>Donacia simplex</i> F.	.	.	x	.	.	q,h
<i>Donacia thallasina</i> Germ.	.	.	x	.	.	q,h
<i>Donacia versicolorea</i> (Brahm)	.	.	x	.	.	h
<i>Donacia vulgaris</i> Zschach	.	.	x	x	.	q,h
<i>Epitrix pubescens</i> (Koch)	.	x	.	.	.	q
<i>Galerucella aquatica</i> (Fourcr.)	.	x	x	.	.	q,w,h
<i>Galerucella californiensis</i> (L.)	.	x	.	.	.	q
<i>Galerucella lineola</i> (F.)	.	x	x	.	.	q
<i>Galerucella pusilla</i> (Duft.)	.	x	.	.	.	q,w
<i>Gastrophysa polygoni</i> (L.)	x	x	.	.	.	q,h
<i>Gastrophysa viridula</i> (Deg.)	.	x	.	x	.	q
<i>Lema duftschmidi</i> (Redt.)	.	x	.	.	.	q
<i>Lema gallaeciana</i> (Heyden)	.	x	.	.	.	q
<i>Lema melanopus</i> (L.)	x	q
<i>Longitarsus plantagomaritima</i> Doll.	x	q
<i>Lythraia salicariae</i> (Payk.)	.	x	.	.	.	q
<i>Phaedon armoraciae</i> (L.)	.	x	x	x	.	q,h
<i>Phaedon cochleariae</i> (F.)	.	x	x	x	.	q,w,h
<i>Phaedon concinnus</i> Steph.	x	h
<i>Phratora vulgatissima</i> (L.)	.	x	x	.	.	q,w
<i>Phyllotreta dilatata</i> Thoms.	.	x	.	.	.	h
<i>Phyllotreta cruciferae</i> (Goeze)	.	x	.	.	.	q
<i>Phyllotreta ochripes</i> Curt.	.	x	x	x	.	q,h
<i>Phyllotreta undulata</i> Kutsch.	.	x	.	.	.	q
<i>Psylliodes chalcomera</i> (Ill.)	.	x	.	.	.	w
<i>Psylliodes cuprea</i> (Koch.)	.	.	.	x	.	q
<i>Psylliodes napi</i> (F.)	.	.	x	.	.	q
<i>Psylliodes picina</i> (Marsh.)	.	x	.	.	.	q

	Do	Dü	GA1	GA3	FG	Methode
Coccinellidae:						
<i>Adalia 10-punctata</i> (L.)	x	q
<i>Adalia 2-punctata</i> (L.)	.	x	x	.	.	q
<i>Anisosticta 19-punctata</i> (L.)	x	x	x	x	x	q,w,h
<i>Coccidula rufa</i> (Hbst.)	x	x	x	x	x	q,w,h
<i>Coccidula scutellata</i> (Hbst.)	x	x	x	x	.	q,w,h
<i>Coccinella 5-punctata</i> L.	x	q
<i>Coccinella 7-punctata</i> L.	x	x	.	x	.	q,h
<i>Coccinella 11-punctata</i> L.	x	q
<i>Propylea 14-punctata</i> (L.)	x	x	x	x	x	q,h
<i>Scymnus haemorrhoidalis</i> (Hbst.)	.	.	.	x	.	q
<i>Tytthaspis 16-punctata</i> (L.)	.	x	.	.	.	q
Cantharidae:						
<i>Cantharis bicolor</i> Herbst	.	x	x	.	x	q
<i>Cantharis fulvicollis</i> F.	x	q
<i>Cantharis fusca</i> L.	.	.	.	x	.	q
<i>Cantharis livida</i>	.	.	.	x	x	q
<i>Cantharis nigricans</i> Müll.	x	h
<i>Cantharis pallida</i> Goeze	.	x	.	.	.	q
<i>Cantharis pellucida</i> F.	x	q
<i>Cantharis rufa</i> L.	x	x	.	x	.	q
<i>Rhagonycha fulva</i> (Scop.)	.	x	.	x	x	q
<i>Silis ruficollis</i> (F.)	x	x	x	.	.	q,h
Malachiidae:						
<i>Anthocomus coccineus</i> (Schall.)	x	x	x	.	.	q
<i>Cerapheles terminatus</i> (Mntr.)	.	x	x	x	.	q
Cucujidae:						
<i>Psammoecus bipunctatus</i> (F.)	.	x	.	.	.	q,w

Innerhalb artgleicher Dominanzbestände des Süßwassers weisen die Probestellen des Dümmers die höchsten Individuensummen auf (Tab. 1). Gleiches gilt mit einer Einschränkung in bezug auf die Artensumme.

3.2 Die Käferzönosen der untersuchten Pflanzengesellschaften

Um Vergesellschaftungen der untersuchten Käferarten in den Pflanzengesellschaften darzustellen, wurde durch Gruppierung von

Arten mit ähnlichen Habitatansprüchen eine soziologische Tabelle erarbeitet (Tab. 3a und 3b). Die Angaben zu den Habitatansprüchen bzw. den Fraßpflanzen der Käfer basieren auf eigenen Beobachtungen oder sind den Arbeiten von Barner (1937, 1949, 1954), Lohse (1954), Mohr (1966, 1985), Freude (1976), Lindroth (1985, 1986), Kroker (1986), Koch (1989, 1992), Aßmann & Starke (1990), Aßmann (1991), Barndt & al. (1991), Turin & al. (1991), Handke (1995) und Klausnitzer (1996) entnommen. Bei den Arten der Chrysomelidae dienten die Fraßpflanzen der Lar-

ven, auf denen in der Regel auch die Imagines angetroffen werden können, und bei den Malachiidae die Nahrungspflanzen der Imagines als Leitlinien zur Eingruppierung der Arten. Somit konnten phytophage Arten bestimmt werden, die auf Charakter- oder Differentialarten des Scirpo-Phragmitetums und des Glycerietums beschränkt sind. Für das Phalaridetum konnte innerhalb der untersuchten Käferfamilien keine eigenständige Fauna abgegrenzt werden. Des weiteren konnten phytophage Arten, die für Charakterarten der Klasse der Phragmitetea und der Ordnung der Phragmitetalia sowie für Begleitarten eutraphenter Röhrichte charakteristisch sind, ausgegliedert werden. Für die Brackwasserröhrichte des Dollart wurde eine Gruppe von neun Arten abgegliedert, die als typische Arten der Ästuare, Watten und Salzwiesen gelten. Für hochwüchsige Röhrichte ließen sich sieben Arten benennen. Darunter befinden sich die Laufkäfer *Agonum thoreyi*, *Odacantha melanura*, *Demetrias imperialis* und *D. monostigma*. Des weiteren konnten zwei Carabiden als Arten lehmiger Böden und sechs weitere als Arten sonnenexponierter Ufer benannt werden. Die verbleibenden Arten teilen sich in die Gruppen der hygrophilen stenöken, der hygrophilen euryöken sowie der euryöken Arten und der Irgäste ein.

3.3 Ergebnisse des Winterschnittes und der Handfänge

Der Schnitt von Röhrichtflächen im Februar 1997 ermöglichte die Erfassung von 181 Individuen, die sich auf 18 Arten verteilen (Tab. 5). In zwei Proben (*Schoenoplectus* in Große Aue 1, *Phragmites* in Große Aue 3) wurden keine Überwinterer festgestellt. Mit Ausnahme des *Phalaris*-Bestandes zeigen die

Röhrichte des Dämmers im Winter einen deutlich höheren Arten- und Individuenreichtum als die entsprechenden Bestände der Großen Aue. Überwinternde Carabiden aus der Gruppe der Charakterarten hochwüchsiger Röhrichte ließen sich in den *Glyceria*-Röhrichten während des Winters nur sehr begrenzt nachweisen.

Die als Imagines überwinternden Käfer hielten sich in den *Phragmites*-Proben überwiegend in offenen Halmabschnitten älterer Halme und in Halmbruchstücken auf. In den Blattscheiden wurden keine Tiere vorgefunden. In den Blattscheiden der *Typha*-Pflanzen konnten dagegen häufig Käfer angetroffen werden. Vor allem in den Stengeln älterer Rohrkolben waren Überwinterer zahlreich vertreten, sofern die Stengel Öffnungen (z.B. durch den Fraß von Lepidopteren-Larven) aufwiesen. Die in den *Glyceria*-Beständen vorgefundenen Überwinterer hielten sich entweder in den Blattscheiden aufrecht stehender Pflanzen oder zwischen den niederliegenden, mattenartigen Resten zusammengebrochener Bestände auf. Auch in den *Phalaris*-Proben konnte keine Hibernation in den Stengeln bzw. deren Fragmenten nachgewiesen werden. Die Blattscheiden des Rohrglanzgrases wurden als Überwinterungsplatz ebenfalls gemieden. Tiere, die in diesen Beständen überwinterten, hielten sich in den Räumen zwischen Seiten- und Haupttrieben auf.

Um eine exaktere Bestimmung der Habitatsprüche der nachgewiesenen Arten zu ermöglichen, wurden in den Untersuchungsgebieten zusätzliche Handfänge durchgeführt. Die dabei festgestellten Arten sind den Tabellen 3a und 3b zu entnehmen.

Tab. 4a: Soziologische Tabelle (1. Teil). Angegeben sind Individuen pro Quadratmeter. Zur Berechnung dienen die mittels der Quadratmethode erhobenen Daten. Des weiteren sind Arten vermerkt, die nur durch Handfänge (H) oder im Winterschnitt (W) nachweisbar waren. Arten, die in weniger als 5 Individuen nachgewiesen werden konnten, wurden nicht berücksichtigt.

Untersuchungsfläche	Dollart	Dollart	Große Aue 1	Große Aue 3	Dümmer	Dümmer	Große Aue 1	Große Aue 3	Dümmer	Große Aue 1	Große Aue 1	Dümmer	Fab. Graben	Dümmer	Große Aue 1	Dümmer	Große Aue 3	Große Aue 1
Dominanzbestand	<i>Bolboschoenus</i>	<i>Phragmites</i>	<i>Phragmites</i>	<i>Phragmites</i>	<i>Phragmites</i>	<i>Typha</i>	<i>Typha</i>	<i>Typha</i>	<i>Schoenoplectus</i>	<i>Schoenoplectus</i>	<i>Eleocharis</i>	<i>Eleocharis</i>	<i>Glyceria</i>	<i>Glyceria</i>	<i>Glyceria</i>	<i>Phalaris</i>	<i>Phalaris</i>	<i>Phalaris</i>

Arten der Ästuare, Watten und Salzrasen

<i>Bembidion minimum</i>	4,00	2,00
<i>Bembidion iricolor</i>	0,13	3,13
<i>Bembidion aeneum</i>	0,13	0,67
<i>Bembidion lunatum</i>	0,13	0,27
<i>Cantharis fulvicollis</i>	0,07	0,13
<i>Dyschirius salinus</i>	0,13
<i>Bembidion maritimum</i>	0,07
<i>Dicheirotrichus gustavii</i>	0,07	H
<i>Longitarsus lantagomaritima</i>	.	0,07

Phytophage Arten, die auf Charakter- oder Differentialarten des Scirpo-Phragmitetum beschränkt sind

an Phragmites																			
<i>Anthocomus coccineus</i>	.	0,20	0,06	.	0,13
an Typha																			
<i>Donacia vulgaris</i>
<i>Donacia cinerea</i>
an Schoenoplectus																			
<i>Donacia brevicornis</i>
an Eleocharis																			
<i>Donacia thalassina</i>

Phytophage Arten, die auf Charakterarten des Glycerietum beschränkt sind

<i>Donacia semicuprea</i>
---------------------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

Phytophage Arten, die auf Charakterarten der Phragmitetea und der Phragmitetalia beschränkt sind

an Sparganium erectum																			
<i>Donacia marginata</i>
<i>Donacia simplex</i>
an Iris pseudacorus																			
<i>Ceraphes terminatus</i>
<i>Aphthona coerulea</i>
an Rumex hydrolapathum und Polygonum amphibium																			
<i>Gastrophysa polygona</i>
<i>Galerucella aquatica</i>
<i>Gastrophysa viridula</i>
<i>Altica oleracea</i> – Männchen

Untersuchungsfläche	Dollart	Dollart	Große Aue 1	Große Aue 3	Dümmmer	Dümmmer	Große Aue 1	Große Aue 3	Dümmmer	Große Aue 1	Große Aue 1	Dümmmer	Fab. Graben	Dümmmer	Große Aue 1	Dümmmer	Große Aue 3	Große Aue 1
Dominanzbestand	<i>Bolboschoenus</i>	<i>Phragmites</i>	<i>Phragmites</i>	<i>Phragmites</i>	<i>Phragmites</i>	<i>Typha</i>	<i>Typha</i>	<i>Typha</i>	<i>Schoenoplectus</i>	<i>Schoenoplectus</i>	<i>Eleocharis</i>	<i>Eleocharis</i>	<i>Glyceria</i>	<i>Glyceria</i>	<i>Glyceria</i>	<i>Phalaris</i>	<i>Phalaris</i>	<i>Phalaris</i>

Phytophage Arten an Begleitarten eutraphenter Röhrichte

an ***Epilobium***

<i>Altica lythri</i> – Männchen	.	.	0,05		0,05	1,25	0,15	.	0,10	.	0,05
<i>Altica</i> – Weibchen	0,07	.	0,10	.	0,65	12,90	0,05	.	0,10	.	.	0,08	0,05	2,50	0,05	3,25	.	0,15

an ***Solanum dulcamara***

<i>Epitrix pubescens</i>	0,05
--------------------------	---	---	---	---	---	------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

an ***Lythrum salicaria*** und ***Lysimachia vulgaris***

<i>Galerucella californiensis</i>	0,25	0,05
<i>Galerucella pusilla</i>	W	0,05
<i>Psylliodes picina</i>	0,20	.	.	.
<i>Lythrum salicariae</i>	0,15	.	.	.

an ***Mentha aquatica***

<i>Chrysomela coeruleans</i>	0,25
------------------------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	------

Charakterarten hochwüchsiger Röhrichte

<i>Agonum thoreyi</i>	.	1,13	1,10	2,60	1,50	0,90	W	0,10	1,10	0,35	.	.	0,10
<i>Coccidula scutellata</i>	.	0,13	0,65	0,10	.	0,20	0,25	3,60	0,02	W	0,10	.
<i>Demetrias imperialis</i>	.	0,33	0,40	0,40	0,45	0,95	0,25	0,05	1,45	0,15	0,45	.	0,10
<i>Psammoecus bipunctatus</i>	0,50	0,25	1,85	.	0,55	.	.
<i>Coccidula rufa</i>	0,47	0,07	.	0,15	.	.	0,05	0,25	0,15	.	.	0,05	0,10	1,55	0,15
<i>Odacantha melanura</i>	.	.	0,05	0,60	0,80	0,50	0,16	.	.	0,70
<i>Demetrias monostigma</i>	.	.	W	0,20	.	2,10	.	.

Tab. 4b: Soziologische Tabelle (2. Teil). Angegeben sind Individuen pro Quadratmeter. Zur Berechnung dienten die mittels der Quadratmethode erhobenen Daten. Des weiteren sind Arten vermerkt, die nur durch Handfänge (H) oder im Winterschnitt (W) nachweisbar waren. Arten, die in weniger als 5 Individuen nachgewiesen werden konnten, wurden nicht berücksichtigt.

Untersuchungsfläche	Dollart	Dollart	Große Aue 1	Große Aue 3	Dümmr	Dümmr	Große Aue 1	Große Aue 3	Dümmr	Große Aue 1	Große Aue 1	Dümmr	Fab. Graben	Dümmr	Große Aue 1	Dümmr	Große Aue 3	Große Aue 1	
Dominanzbestand	<i>Bolboschoenus</i>	<i>Phragmites</i>	<i>Phragmites</i>	<i>Phragmites</i>	<i>Phragmites</i>	<i>Typha</i>	<i>Typha</i>	<i>Typha</i>	<i>Schoenoplectus</i>	<i>Schoenoplectus</i>	<i>Eleocharis</i>	<i>Eleocharis</i>	<i>Glyceria</i>	<i>Glyceria</i>	<i>Glyceria</i>	<i>Phalaris</i>	<i>Phalaris</i>	<i>Phalaris</i>	
Arten lehmiger Böden																			
<i>Pterostichus strenuus</i>	.	0,47	0,25	.	0,05
<i>Bembidion lunulatum</i>	0,05	.	0,05
Arten sonnenexponierter Ufer																			
<i>Bembidion varium</i>	1,47	0,53	.	0,05	0,08
<i>Acupalpus exiguus</i>	.	.	0,40	.	0,20	0,30	0,05
<i>Badister anomalus</i>	.	.	.	0,05	.	0,05	0,56	.	.	0,05	.	.	.
<i>Agonum piceum</i>	.	.	0,05	.	0,05	0,05
<i>Bembidion obliquum</i>	0,11
<i>Elaphrus riparius</i>	0,08
Hygrophile, stenöke Arten																			
<i>Anisosticta</i>																			
<i>19-punctata</i>	0,33	.	0,55	0,15	0,95	1,65	3,05	1,20	.	.	0,97	0,24	0,15	1,30	1,25	0,20	.	1,30	
<i>Bembidion assimile</i>	0,13	0,53	0,15	0,10	1,85	0,10	0,05	4,60	0,25	0,05	.	.	
<i>Oodes helopioides</i>	.	.	.	0,55	0,35	0,05	0,29	0,40	0,10	0,60	0,10	0,10	0,05	.	
<i>Cantharis bicolor</i>	.	.	0,70	.	0,15	.	.	0,02	.	.	.	0,08	0,05	0,05	.	0,05	.	0,10	
<i>Phaedon armoraciae</i>	0,25	0,05	.	.	0,07	0,10	.	0,05	0,10	
<i>Silis ruficollis</i>	.	.	0,05	.	0,15	0,05	0,05	.	.	
<i>Agonum gracile</i>	.	.	.	0,05	0,16	
<i>Bembidion fumigatum</i>	.	.	.	0,05	.	0,05	
<i>Chlaenius nigricornis</i>	.	.	.	0,05	
Hygrophile, euryöke Arten																			
<i>Stenolophus mixtus</i>	.	H	0,50	0,95	1,40	0,80	.	2,05	0,05	.	.	0,05	
<i>Agonum fuliginosum</i>	.	.	0,25	0,10	1,30	0,55	0,15	0,05	.	.	
<i>Pterostichus minor</i>	.	.	0,10	0,05	0,15	0,05	0,64	.	1,05	0,05	0,05	.	.	
<i>Bembidion doris</i>	0,10	0,05	0,16	.	1,00	0,10	0,05	.	.	
<i>Bembidion biguttatum</i>	.	0,13	0,80	0,05	0,15	
<i>Phaedon cochleariae</i>	0,75	.	0,15	0,15	
<i>Elaphrus cupreus</i>	.	.	0,15	0,05	0,25	0,15	0,16	.	0,20	.	0,05	.	.	
<i>Agonum afr./dufts.</i>																			
- Weib.	.	.	0,20	0,05	0,05	0,16	.	0,50	
<i>Badister dilatatus</i>	.	.	.	0,05	0,48	0,10	0,35	0,05	.	.	.	
<i>Pterostichus diligens</i>	0,15	0,70	
<i>Agonum afrum</i>																			
- Männchen	.	.	0,25	0,05	0,10	0,08	.	0,25	
<i>Acupalpus parvulus</i>	0,07	.	0,05	.	0,25	0,05	

Untersuchungs- fläche	Dollart	Dollart	Große Aue 1	Große Aue 3	Dümmmer	Dümmmer	Große Aue 1	Große Aue 3	Dümmmer	Große Aue 1	Große Aue 1	Dümmmer	Fab. Graben	Dümmmer	Große Aue 1	Dümmmer	Große Aue 3	Große Aue 1
Dominanzbestand	<i>Bolboschoenus</i>	<i>Phragmites</i>	<i>Phragmites</i>	<i>Phragmites</i>	<i>Phragmites</i>	<i>Typha</i>	<i>Typha</i>	<i>Typha</i>	<i>Schoenoplectus</i>	<i>Schoenoplectus</i>	<i>Eleocharis</i>	<i>Eleocharis</i>	<i>Glyceria</i>	<i>Glyceria</i>	<i>Glyceria</i>	<i>Phalaris</i>	<i>Phalaris</i>	<i>Phalaris</i>
Hygrophile, euryöke Arten																		
<i>Agonum viduum</i>	.	.	0,05	0,40
<i>Dyschirius lüdersi</i>	0,07	0,07	.	.	.	0,10	0,08	.	0,05
<i>Acupalpus flavicollis</i>	.	.	0,05	0,05	.	.	.	0,08	.	0,05	0,05	.	.	.
Euryöke Arten																		
<i>Propylea 14-punctata</i>	0,33	.	.	.	0,05	0,05	.	.	0,02	.	.	.	0,20	0,40	.	1,50	0,25	0,05
<i>Coccinella 7-punctata</i>	0,80	0,13	0,05	0,05	0,05	.	0,80	.	.
<i>Rhagonycha fulva</i>	2,08	0,05	.	.	0,05	0,05	.
<i>Lema mel./dufts.</i>																		
– Weibchen	0,07	0,20	.	.	.	0,05	.	.	0,10	0,10	.	.
<i>Trichocellus placidus</i>	.	0,07	.	.	0,05	0,10	.	0,10	0,10	.	0,05	.	.
<i>Cantharis rufa</i>	.	0,07	0,32	0,05	.
<i>Lema gallaeciane</i>	0,05	.	.	0,07	0,05	.	0,05	.	.
Irrgäste																		
<i>Agelastica alni</i>	4,00	0,05	0,10
<i>Phratora vulgatissima</i>	.	.	W	.	1,00	4,00	0,05	.	.	0,05

3.4 Dispersion ausgewählter Arten

29 Probereihen, die sich auf 19 Arten verteilen, wurden mit Hilfe deskriptiver Statistik auf ihre Verteilungsmuster untersucht und mittels Testverfahren auf das signifikante Vorliegen einer Gleich- bzw. einer Zufallsverteilung überprüft (Tab. 6, vgl. Kap. 2.3).

Besonders hohe Werte für das Varianz-Mittelwert-Verhältnis konnten für die Probereihen der *Altica*-Weibchen ermittelt werden. Die hohen Verhältniswerte machen die Annahme einer geklumpten Verteilung bei den betroffenen Arten sehr wahrscheinlich. Je größer die Verhältniswerte sind, desto wahrscheinlicher wird diese Annahme.

Für 7 Reihen konnte eine Übereinstimmung sowohl mit einer Gleich- als auch mit einer Zufallsverteilung auf einem Signifikanzniveau von mindestens fünf Prozent abgelehnt werden. Für diese Reihen kann eine geklumpete Verteilung innerhalb der Probenflächen als sehr wahrscheinlich gelten, worauf auch die hohen Quotienten aus den jeweiligen Varianzen und Mittelwerten hindeuten. Diese Quotienten schwanken zwischen Werten von minimal 2,70 und maximal 34,51. Folgende Arten gehören in diese Gruppe: *Agonum fuliginosum*, *A. thoreyi*, *Altica*-Weibchen, *Bembidion iricolor* und *Stenolophus mixtus*. Für weitere 8 Probereihen konnte die Nullhypothese, daß die in der

Tab. 5: Ergebnisse des Winterschnittes. Pro Probe wurden eine Fläche von 1 m² ausgemäht und das Mahdgut auf überwinternde Käfer untersucht.

Dominanzbestand	<i>Glyceria</i>	<i>Phalaris</i>	<i>Phragmites</i>	<i>Schoenoplectus</i>	<i>Typha</i>	Summe
Proben	3	3	3	1	3	13
Carabidae:						
<i>Acupalpus exiguus</i>	3	3
<i>Agonum thoreyi</i>	1	.	4	.	2	7
<i>Bembidion assimile</i>	2	.	3	.	1	6
<i>Demetrias imperialis</i>	.	.	8	.	1	9
<i>Demetrias monostigma</i>	.	2	1	.	.	3
<i>Odacantha melanura</i>	.	.	1	.	.	1
<i>Syntomus truncatellus</i>	1	1
<i>Trichocellus placidus</i>	.	.	3	.	1	4
Chrysomelidae:						
<i>Altica lythri</i> – Männ.	1	1
<i>Altica</i> – Weibchen	1	1
<i>Galerucella aquatica</i>	.	1	.	.	1	2
<i>Galerucella pusilla</i>	1	1
<i>Phaedon cochleariae</i>	.	4	.	.	9	13
<i>Phratora vulgatissima</i>	.	.	1	.	.	1
<i>Psylliodes chalconera</i>	1	1
Coccinellidae:						
<i>Anisosticta 19-punctata</i>	19	.	2	.	9	30
<i>Coccidula rufa</i>	.	6	.	.	1	7
<i>Coccidula scutellata</i>	.	2	.	.	12	14
Cucujidae:						
<i>Psammoecus bipunctatus</i>	59	1	7	.	9	76
Individuen-Summe	86	16	30	0	49	181
Artenzahl	7	6	9	0	12	18

Probefläche vorgefundene Verteilung einer Gleichverteilung entspricht, auf einem Signifikanzniveau von mindestens fünf Prozent verworfen werden. Eine Ablehnung der Zufallsverteilung war in diesen Fällen nicht möglich. Die Varianz-Mittelwert-Quotienten dieser Reihen weisen einen Mindestwert von 1,96 auf und erreichen maximal 11,31. Zu dieser Gruppe zählen *Agonum thoreyi*, *Altica*-Weibchen, *Bembidion assimile*, *B. minimum*, *Coccidula scutellata*, *Donacia semi-*

cuprea, *D. vulgaris* und *Stenolophus mixtus*. Nur für *Psammoecus bipunctatus* konnte die Ablehnung einer Zufallsverteilung auf dem fünf Prozent-Niveau bei gleichzeitiger Beibehaltung der Nullhypothese, daß die Verteilung dieser Reihe einer Gleichverteilung entspricht, erfolgen. Der errechnete Chi-Quadrat-Wert für die erwähnte Nullhypothese liegt jedoch nur knapp unter dem für eine Ablehnung der Hypothese auf dem fünf Prozent-Niveau geforderten Wert. Für die ver-

Tab. 6: Parameter der deskriptiven Statistik und Ergebnisse der Chi-Quadrat-Tests für die Vergleiche zwischen den beobachteten Verteilungen mit der Gleich- und der Zufallsverteilung für 29 Probereihen ausgewählter Käferarten. Jede Probereihe umfaßt 10 Einzelproben. [Ag.ful = *Agonum fuliginosum*, Ag.tho = *Agonum thoreyi*, Altica-W. = *Altica*-Weibchen, Be.ass = *Bembidion assimile*, Be.iri = *Bembidion iricolor*, Be.mi = *Bembidion minimum*, Be.va = *Bembidion varium*, Co.ruf = *Coccidula rufa*, Co.scu = *Coccidula scutellata*, De.imp = *Demetrias imperialis*, De.mon = *Demetrias monostigma*, Do.sem = *Donacia semicuprea*, Do.tha = *Donacia thalassina*, Do.vul = *Donacia vulgaris*, Pr.14 = *Propylea 14-punctata*, Ps.bip = *Psammoecus bipunctatus*, Pt.mi = *Pterostichus minor*, St.mi = *Stenolophus mixtus*, phr = *Phragmites australis*, gly = *Glyceria maxima*, typ = *Typha spec.*, bol = *Bolboschoenus maritimus*, pha = *Phalaris arundinacea*, ele = *Eleocharis palustris*, due = Dümmer, dol = Dollart, ga1 = Große Aue1, ga3 = Große Aue 3, fab = Fabbenstedter Graben; Signifikanzniveaus: * = 5%-Niveau, ** = 1%-Niveau, *** = 0,1%-Niveau].

Art	Ag.ful	Ag.tho	Ag.tho	Ag.tho	Ag.tho	Altica-W.	Altica-W.	Altica-W.	Be.ass	Be.ass	Be.iri	Be.mi	Be.mi	Be.va	
Datum	18. Aug	02. Mai	29. Sep	17. Sep	18. Aug	15. Mai	17. Apr	02. Jun	16. Jun	17. Jul	29. Sep	01. Sep	29. Sep	01. Sep	
Dominanzbestand	phr	gly	phr	phr	typ	gly	pha	typ	gly	phr	phr	bol	phr	bol	
Untersuchungsfläche	due	due	dol	ga3	due	due	due	due	due	due	dol	dol	dol	dol	
Mittelwert (MW)	1,9	1,2	1	2,6	1,5	2,4	2,4	9,9	2,2	1,3	2,8	3,8	1,6	1,8	
Varianz (s ²)	8,54	1,96	3,56	12,49	4,06	47,60	27,16	341,66	1,29	3,12	14,18	7,73	2,04	2,40	
s ² / MW	4,50	1,63	3,56	4,80	2,70	19,83	11,31	34,51	0,59	2,40	5,06	2,04	1,28	1,33	
Chi-Quadrat-Werte															
Gleichverteilung	40,47***	14,67	32***	43,23***	24,33**	178,5***	101,83***	310,6***	5,27	21,62*	45,57***	18,32*	11,50	12,00	
Zufallsverteilung	18,22***	3,51	5,1*	4,85	6,62*	16,71***	5,57	39,98***	3,14	1,49	12,13**	3,80	1,37	0,31	
Art	Co.ruf	Co.scu	De.imp	De.mon	Do.sem	Do.sem	Do.tha	Do.tha	Do.vul	Do.vul	Pr.14	Ps.bip	Pt.mi	St.mi	St.mi
Datum	22. Jul	17. Mai	16. Jun	15. Sep	05. Jun	20. Mai	04. Jun	20. Mai	04. Jun	17. Mai	02. Jun	02. Mai	15. Mai	17. Jun	15. Mai
Dominanzbestand	pha	typ	pha	pha	gly	gly	ele	pha	typ	typ	pha	gly	gly	ele	gly
Untersuchungsfläche	ga3	ga3	due	due	fab	ga1	ga1	ga1	ga1	ga3	due	due	due	due	due
Mittelwert (MW)	1,5	2,6	1,2	1	6,1	1,2	1,1	1,6	1,5	2,2	1,9	1,4	1	1	1,5
Varianz (s ²)	1,61	11,60	1,51	0,67	28,77	1,96	1,88	2,93	2,94	3,29	1,88	2,49	0,89	4,67	4,72
s ² / MW	1,07	4,46	1,26	0,67	4,72	1,63	1,71	1,83	1,96	1,49	0,99	1,78	0,89	4,67	3,15
Chi-Quadrat-Werte															
Gleichverteilung	9,67	40,15***	11,33	6,00	42,44***	14,67	15,36	16,50	17,67*	13,45	8,89	16,00	8,00	42***	28,33***
Zufallsverteilung	0,30	4,83	1,35	0,89	5,29	3,51	3,14	3,84	1,31	4,26	1,47	7,56*	3,33	8,91**	2,35

bleibenden 13 Reihen war weder eine Ablehnung einer Zufalls- noch einer Gleichverteilung auf einem Signifikanzniveau von mindestens fünf Prozent möglich. Die Varianz-Mittelwert-Quotienten liegen relativ niedrig. Sie schwanken zwischen dem Minimalwert von 0,59 und dem Maximalwert von 1,83. In diese Gruppe lassen sich folgende Arten einordnen: *Agonum thoreyi*, *Bembidion assimile*, *B. minimum*, *B. varium*, *Coccidula rufa*, *Demetrias imperialis*, *D. monostigma*, *Donacia semicuprea*, *D. thalassina*, *D. vulgaris*, *Propylea 14-punctata* und *Pterostichus minor*.

3.5 Alaeausbildungen ausgewählter Carabiden

Eine Überprüfung der Alaeausbildung für die flügelmorphen Arten *Agonum fuliginosum* und *Demetrias monostigma* erbrachte für das Untersuchungsgebiet Dümmer einen Anteil von 3,8 % (n=26) bzw. 0 % (n=43) makropterer Tiere. Mittels Handfang konnte am Emsufer bei Pogum im Anspülicht ein makropteres Individuum von *D. monostigma* gesammelt werden. In der kleinen Stichprobe aus der Großen Aue überwogen die makropteren Individuen von *Agonum fuliginosum* (56 %; n=9). Trotz des geringen Stichprobenumfangs unterscheiden sich die Anteile makropterer Individuen von *A. fuliginosum* aus den Untersuchungsgebieten Dümmer und Große Aue signifikant voneinander (G-Test, $G=9,82$, $p < 0,01$).

4 Diskussion

4.1 Synthetische Darstellungen zur Zonierung charakteristischer Käferarten und Anmerkungen zur Habitatbindung ausgewählter Arten

Im folgenden werden die Habitatpräferenzen charakteristischer Käferarten innerhalb der Abfolge der Verlandungsvegetation detaillierter analysiert. Neben den quantitativen Ergebnissen der Quadratmethode und des Winterschnittes fließen in die Analyse die mittels der Handfänge erfaßten qualitativen Daten ein. Die kritische Überprüfung der vorgefundenen Lebensraumsprüche und deren Vergleich mit Literaturangaben ermöglichen eine verallgemeinernde Darstellung der Habitatpräferenzen. Dieses war insbesondere für jene Untersuchungsflächen möglich, an welchen unterschiedliche Röhrichte in direkter Nachbarschaft zueinander lagen. Somit entstanden Darstellungen für das Nordostufer des Dümmers (Abb. 3), für eine Blänke im Zentrum des Abschnitts 1 der Großen Aue (Abb. 4) und für das Ostufer des Dollart (Abb. 5).

Die enge Bindung der Schilfkäfer (*Donacia*-Arten) sowie des Malachiiden *Anthocomus coccineus* liegt in der Stenophagie der Arten begründet. *A. coccineus* ist obligat auf *Phragmites australis* angewiesen. Der größte Teil der Imagines der Familie Malachiidae ernährt sich von Pollen. Für *A. coccineus* gibt Koch (1989) jedoch eine Spezialisierung auf Rost- und Brandpilze von *Phragmites australis* an. Die beiden anderen heimischen *Anthocomus*-Arten werden von Koch (1989) ebenfalls als Mycel- und Sporenfresser bezeichnet. Andererseits hält sich *A. coccineus* nach eigenen Beobachtungen vorwiegend in den Infloreszenzen auf, wo sie den Kopf in die Blüten hineinschiebt.

Donacia vulgaris und *D. cinerea* wurden

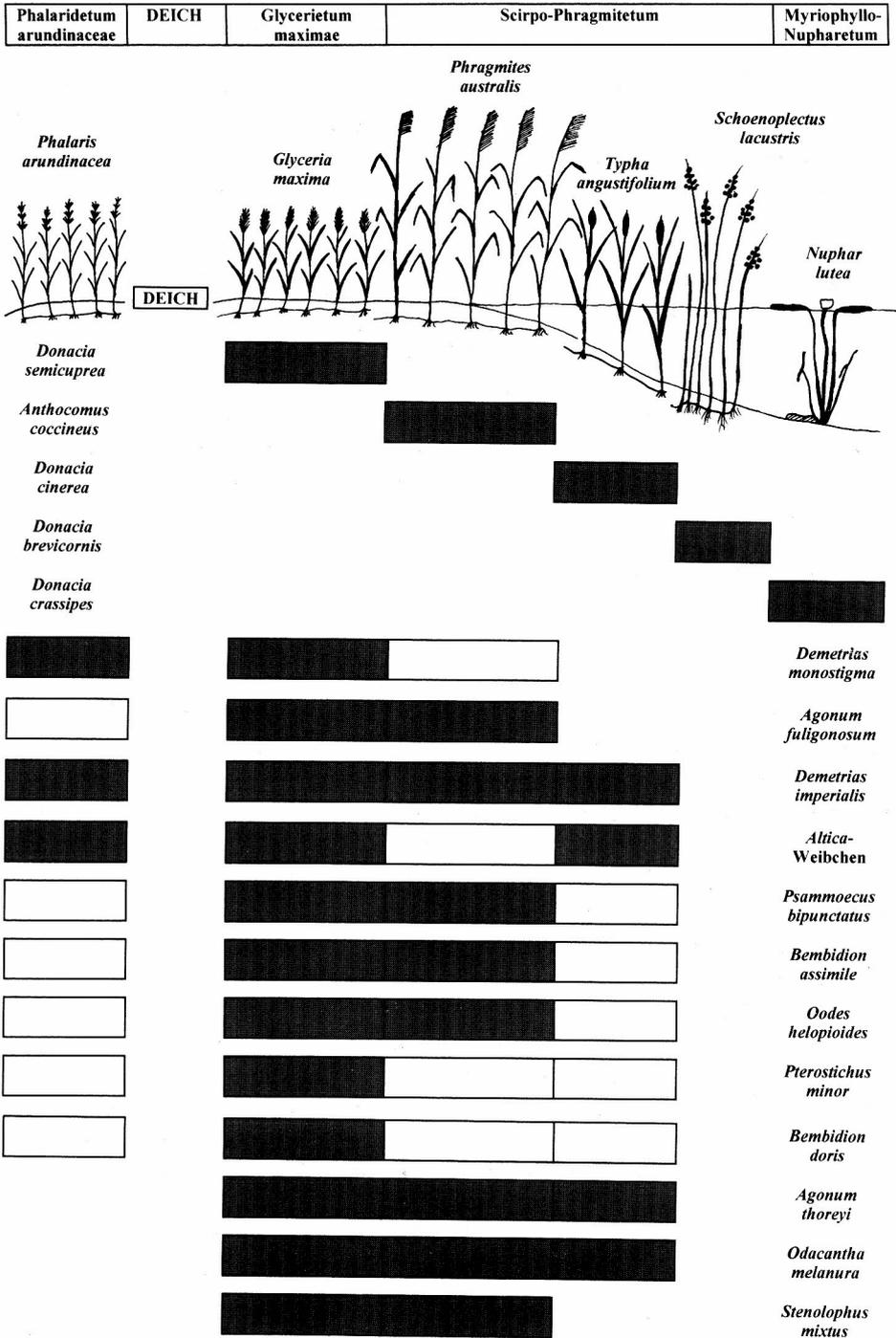


Abb. 3: Schematische Darstellung der Habitatpräferenzen charakteristischer Käferarten in der Gesellschafts-abfolge am Nordostufer des Dümmers (dunkle Balken kennzeichnen Hauptvorkommen, helle Balken Nebenvorkommen).

<i>Juncus effusus</i> - Gesellschaft	Glycerietum <i>maximae</i>	Scirpo- Phragmitetum	<i>Potamogeton natans</i> - Gesellschaft
---	-------------------------------	-------------------------	---

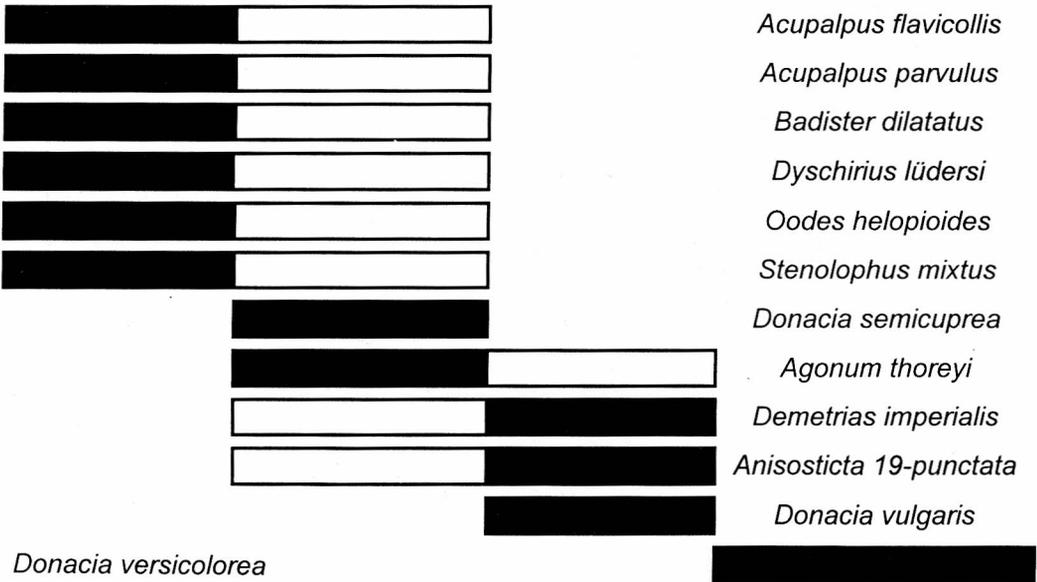
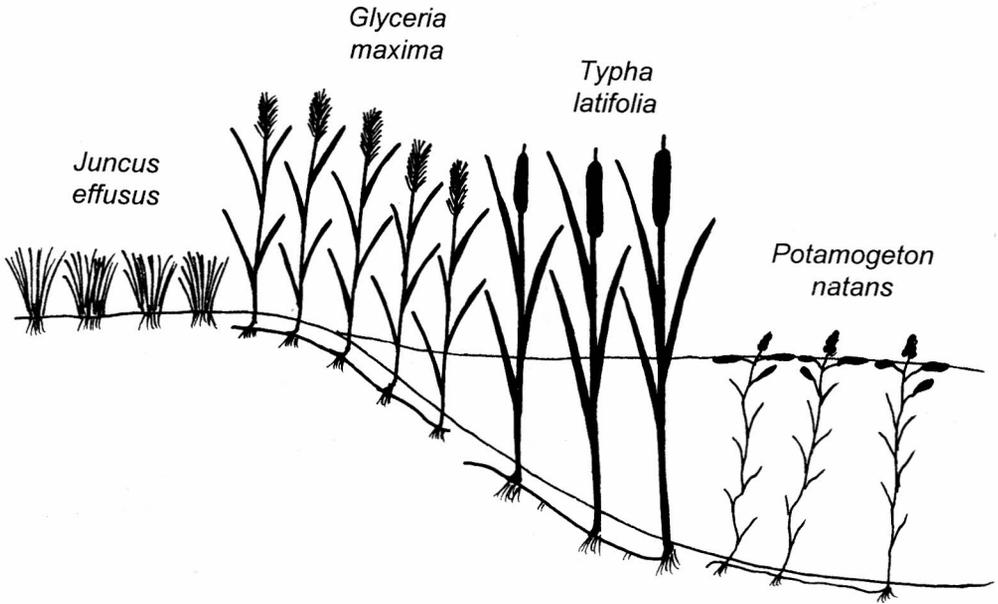


Abb. 4: Schematische Darstellung der Habitatpräferenzen charakteristischer Käferarten in einem Ausschnitt der Gesellschaftsabfolge der Verlandungsvegetation an einer Blänke im Zentrum des Renaturierungsbereichs Große Aue 1 bei Rahden (dunkle Balken kennzeichnen Hauptvorkommen, helle Balken Nebenvorkommen).

Schoenoplecti triquetri-Bolboschoenetum maritimi	Salicornietum
---	----------------------

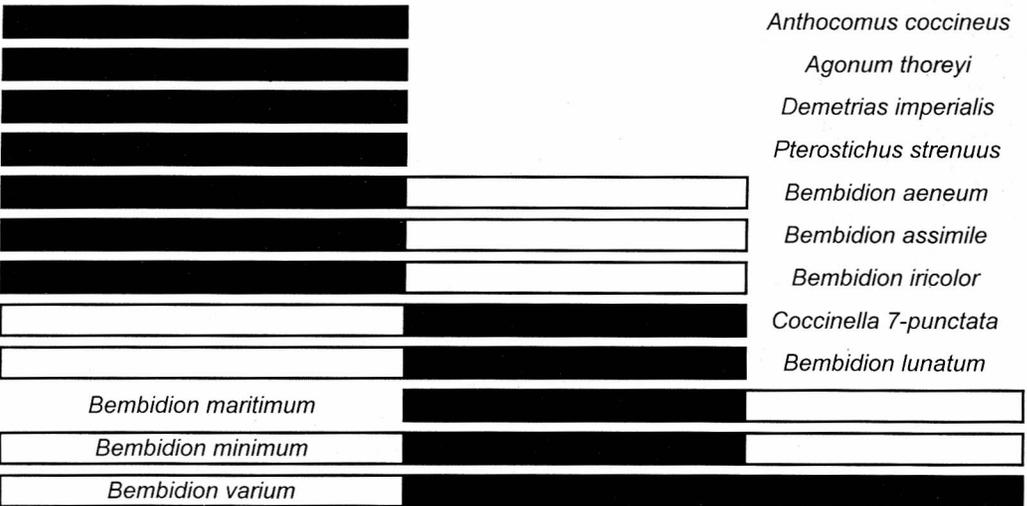
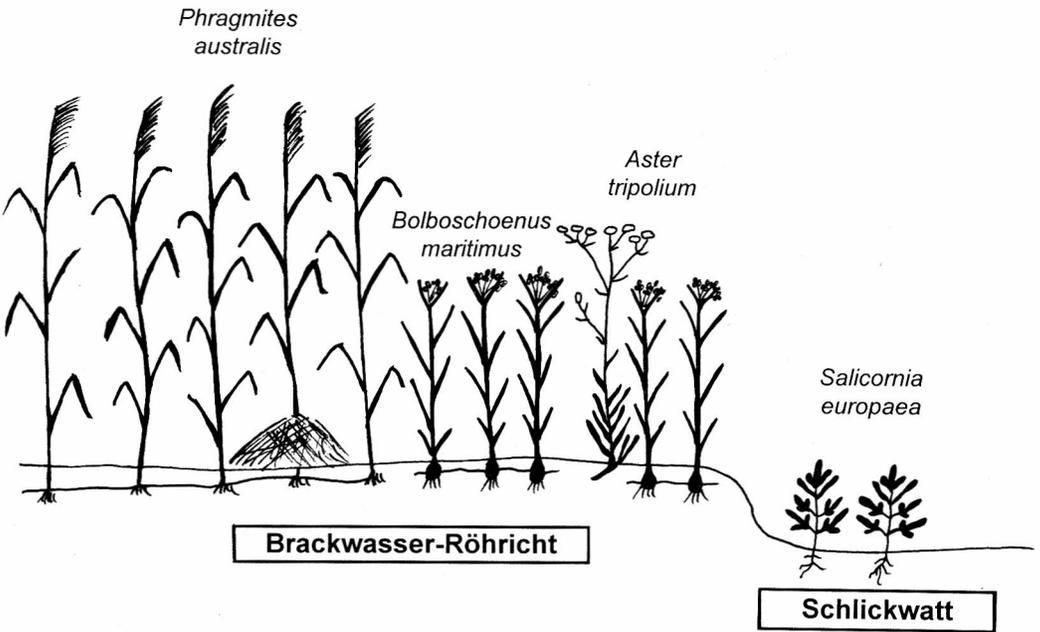


Abb. 5: Schematische Darstellung der Habitatpräferenzen charakteristischer Käferarten in den Brackwasser-röhrichten des Dollart westlich von Ditzumerverlaat (dunkle Balken kennzeichnen Hauptvorkommen, helle Balken Nebenvorkommen).

fast ausschließlich an *Typha* nachgewiesen. In der Literatur (Kroker 1986, Koch 1992, Klausnitzer 1996) wird *D. vulgaris* als polyphag mit den Fraßpflanzen *Sparganium emersum*, *Typha* sp., *Carex* sp. und *Scirpus* sp. angegeben. *D. cinerea* wird als oligophag mit den Fraßpflanzen *Typha angustifolia* und *T. latifolia* und mit Einschränkungen an *Phragmites australis*, *Sparganium* sp. und *Carex* sp. beschrieben (Kroker 1986, Koch 1992, Klausnitzer 1996). Innerhalb der Renaturierungsflächen der Großen Aue konnte von diesen beiden Arten nur *D. vulgaris*, am Dämmer nur *D. cinerea* gesammelt werden. Ein gemeinsames Vorkommen ergab die Kontrolle eines *Typha*-Bestandes in der Nähe der Großen Aue am „See am Kleihügel“ bei Espelkamp, wobei die zuletzt genannte Art dominierte. *D. cinerea* scheint vorwiegend an *Typha angustifolia* vorzukommen. Lindroth (1943) beschreibt das ausschließliche Auftreten an *T. angustifolia*.

Als Fraßpflanzen von *Donacia thalassina* werden *Eleocharis palustris*, *Schoenoplectus lacustris* und *Carex acuta* aufgezählt (Kroker 1986, Klausnitzer 1996). Diese früher vor allem im Tiefland verbreitete Art war in den letzten Jahrzehnten in Westfalen nur von einem Fundort im Unteren Weserbergland bekannt (Kroker 1986). Im Jahr 1996 gelang ein Nachweis für das NSG „Heiliges Meer“ bei Hopsten, wo das letzte Auftreten der Art auf das Jahr 1940 datiert war (Terlutter 1995). *D. thalassina* konnte nur in der Großen Aue 1 nachgewiesen werden, wo die Art hohe Flugaktivität zeigte. Neben *Eleocharis palustris* (n=15) wurde sie auch an *Glyceria maxima* (n=1), *Alisma plantago-aquatica* (n=1), *Alopecurus pratensis* (n=5), *Carex elata* (n=5), *Carex vesicaria* (n=1) und besonders *Phalaris arundinacea* (n=20) gesammelt. Das Rohrglanzgras ist nicht als Fraßpflanze dieses Schilfkäfers bekannt. Eine endgültige Klä-

rung, ob *Phalaris* als Fraßpflanze der Larven einzustufen ist oder nur von den Imagines aufgesucht wird, steht aus. Daher wird die Art in der soziologischen Tabelle (Tab. 4a) vorläufig als Charakterart der *Eleocharis*-Gesellschaft geführt, nicht aber dem Phalaridetum zugeordnet. Die Käfer halten sich auf den Blütenständen der Nahrungspflanzen auf, wo sie sich wahrscheinlich von Pollen ernähren. Die Pflanzen weisen an Blättern und Sprossen keine Fraßschäden auf (Bienkowski 1996; eigene Beobachtung). Bei den Nachweisen an *Eleocharis palustris*, *Alopecurus pratensis* und an *Carex* sp. waren die Tiere an den Blütenständen zu finden. Bei den Funden an *Phalaris arundinacea*, *Glyceria maxima* und *Alisma plantago-aquatica* hielten sich die Käfer auf den Blättern oder an den Sprossen der Pflanzen auf, zeigten aber keine Fraßaktivität. Die maximale Individuendichte lag in der zweiten Mai-Hälfte.

Die Abhängigkeit des Vorkommens ripikoler Carabiden vom Wasserstand zeigt sich beim Vergleich der Abbildungen 3 und 4. Sowohl *Stenolophus mixtus* als auch *Oodes helopioides* zeigen am Dämmer ihren Verbreitungsschwerpunkt in den *Glyceria*- und *Phragmites*-Röhrichten. Beide Arten treten auch an der Blänke auf, wo sie vorwiegend in der *Juncus effusus*-Gesellschaft zu finden waren. Während der *Glyceria*-Bestand am Dämmer bereits bei Beginn der Untersuchung Mitte April einen feuchten Untergrund mit nur wenigen, lediglich schwach überstauten Abschnitten aufwies, war die entsprechende Probestelle in der Großen Aue 1 zu diesem Zeitpunkt bis zu 40 cm überstaut. Aufgrund der hohen Niederschlagsmengen während der Monate Juni und Juli trocknete im Jahr 1997 die Blänke nicht, wie im Vorjahr beobachtet und dokumentiert, vollständig aus. Somit war der *Glyceria*-Bestand während des ganzen Sommers zumindest im zur

Blänkenmitte weisenden Bereich überstaut. Lediglich die äußere Partie fiel im Sommer trocken und wurde dann von ripikolen Carabiden genutzt. Diejenigen Exemplare aus dieser Gruppe, die bereits im Frühjahr (besonders im Mai) in diesem Bestand gefunden worden waren, bewegten sich direkt auf der jungen Vegetation bzw. auf den mattenartig zusammengefallenen Trieben des Vorjahres fort. Auch die *Typha*-Röhrichte der Großen Aue blieben während des Frühjahres und Sommers vollständig überstaut, so daß ein Nachweis ripikoler Carabiden nicht möglich war.

Agonum thoreyi wurde am Dümmer regelmäßig im *Typha*-Röhricht gefunden, ließ sich dort in der Großen Aue 1 jedoch nur im Winterlager nachweisen. Dafür zeichnet wiederum der Wasserstand verantwortlich, da der *Typha*-Bestand am Dümmer bereits Mitte Mai nur noch knapp überstaut war und aufgrund einer dichten Schicht aus umgeknickten Altpflanzen, die aus dem Wasser herausragten, gute Bedingungen für feuchtigkeitsliebende Carabiden bot. Für *Agonum thoreyi* werden in den meisten Literaturquellen Blattscheiden und hohle Stengel verschiedener Pflanzen (vor allem *Phragmites* und *Typha*) als Überwinterungsplätze genannt (Palmen 1945, 1949, Lohse 1954, Lindroth 1986). Diese Angaben stimmen mit den Ergebnissen der im Februar 1997 beprobten Röhrichte überein, bei welchen *A. thoreyi* im Winterlager in den Stengel von *Phragmites* und *Typha*, aber auch für einen *Glyceria*-Bestand nachgewiesen werden konnte (Tab. 5). Im Frühjahr und Sommer wurden Nachweise für alle *Phragmites*- und alle *Typha*-Bestände sowie für zwei *Glyceria*- und einen *Phalaris*-Bestand erbracht. Die Art tritt häufig in Vergesellschaftung mit *Odacantha melanura* auf (vgl. Barner 1954, Lindroth 1986, Aßmann & Starke 1990).

Demetrias imperialis konnte am Dümmer

vom relativ trockenen Phalaridetum bis ins feuchte *Typha*-Röhricht angetroffen werden. Dieser Käfer gilt als Charakterart eutraphenter, feuchter Röhrichte (Barner 1954, Lindroth 1986, Aßmann & Starke 1990) und tritt in *Phragmites*-, *Typha*-, *Glyceria*- und *Phalaris*-Röhrichten auf. Dagegen wurde er im Winterlager lediglich in *Phragmites*- und *Typha*-Beständen nachgewiesen. Die Art zeichnet sich durch eine besonders hohe Mobilität aus und bewegt sich schnell und mit großem Geschick ähnlich *Odacantha melanura* auf der Vegetation. Im Gegensatz zu *D. imperialis* mieden *Agonum thoreyi* und *Odacantha melanura* das Phalaridetum vollständig. *O. melanura* wurde statt dessen regelmäßig in *Phragmites*-, *Typha*- und *Glyceria*-Röhrichten angetroffen. Laufaktivität konnte wiederholt auf und zwischen *Juncus effusus*-Bulten festgestellt werden. Der Käfer hält sich in vertikalen Röhrichtstrukturen und in der Knickschicht auf (vgl. Aßmann & Starke 1990), worauf auch die geringen Fangfrequenzen der Tiere bei Untersuchungen mit Barber-Fallen hinweisen (vgl. Handke & Menke 1995, Handke 1997). Ein Exemplar konnte überwintert im *Phragmites*-Bestand des Dümmer gefunden werden. *Demetrias monostigma* wurde fast ausschließlich im Phalaridetum angetroffen. Wenige Exemplare traten im Glycerietum auf, ein weiteres Tier im Winterlager im *Phragmites*-Röhricht. Für die Schwesterart von *D. imperialis* liegen nur wenige Nachweise aus Norddeutschland vor (Barner 1954, Aßmann & Starke 1990). Die Art zeigt ein „doppeltes ökologisches Vorkommen“ in Röhrichten und in Küstendünen. An der Küste lebt der Käfer in Büscheln von *Amophila* und *Elymus*, während er im Binnenland überwiegend in Sumpfgebieten mit hoher Vegetation aus Süß- und Sauergräsern angetroffen wird (Lindroth 1986, Aßmann & Starke 1990). Bangsholt (1983) nennt auch

D. imperialis als Bewohner der oben beschriebenen Küstenbiotope in Dänemark. *D. monostigma* zeichnet sich ebenfalls durch eine sehr hohe Mobilität aus und wurde ausschließlich auf der Vegetation beobachtet. Die Präferenz für halmartige, lineare Raumstrukturen konnte Meissner (1997) mit Hilfe einer Strukturorgel überprüfen, woraufhin er die Art als kletternden Spezialist höherer Strata typisierte.

Im Winter sind *A. thoreyi*, *D. imperialis* und *O. melanura* obligat auf die *Phragmites*- und *Typha*-reichen Ausbildungen des Scirpo-*Phragmitetums* angewiesen. Lediglich ein Exemplar von *A. thoreyi* konnte im Winterlager in *Glyceria*-Bulten angetroffen werden (Tab. 5). *D. monostigma* überwintert vorzugsweise im Phalaridetum, suchte aber auch das Scirpo-*Phragmitetum* auf. Am Dümmer wurde ein Exemplar überwintert im *Phragmites*-Bestand ermittelt, wo die Art während des Sommerhalbjahres vergeblich gesucht wurde. Das Vorkommen der Charakterarten eutraphenter Röhrichte wird vom Vorhandensein spezifischer Vegetationsstrukturen bestimmt, die den Tieren die Imagonalüberwinterung ermöglichen. Im Sommerhalbjahr können weitere Vegetationseinheiten erschlossen werden. Ob in diesen erfolgreich reproduziert wird, bleibt dagegen offen.

Ein Vergleich der vorgefundenen Habitatpräferenzen für die Schwesterarten *Agonum thoreyi* und *A. fuliginosum* zeigt, daß beide Arten in den *Glyceria*- und *Phragmites*-Beständen des Dümmers ihr Hauptvorkommen besitzen. Allerdings tritt *A. thoreyi* auch im sehr feuchten *Typha*-Röhricht häufig auf, welches von *A. fuliginosum* komplett gemieden wird. Dagegen konnte letztere Art in wenigen Exemplaren im Phalaridetum gefunden werden. In der Großen Aue 1 lag der Schwerpunkt der Verbreitung von *A. thoreyi* im Glycerietum (Abb. 5), auch *A. fuligo-*

nosum hielt sich dort, allerdings nur in wenigen Exemplaren, auf. Für die Röhrichte des Federsees belegte Wasner (1977) eine fast absolute Dominanz von *A. thoreyi* im reinen Schilfröhricht und ein relatives Minimum im Großseggenried. In diesem Bereich sowie in Gebüschinseln innerhalb der Röhrichtzonen des Federseerieds dominierte *A. fuliginosum* am stärksten, fehlte im typischen Schilfröhricht fast vollständig und war in der *Typha*-reichen Variante des Schilfröhrichts nicht nachweisbar. Hehmann (1995) fand in extensiv genutzten Grünlandflächen am Westufer des Dümmers *A. thoreyi* und *A. fuliginosum* im Schlankseggenried (*Caricetum gracilis*) vor, wobei *A. fuliginosum* in den Bodenfallen eine deutlich höhere Dominanz als die Schwesterart besaß. Ein Vergleich der Untersuchungen legt nahe, daß beide Arten aus der Untergattung *Europhilus* eutraphente Röhrichte als Habitat nutzen. *A. thoreyi* dringt jedoch in feuchtere Bereiche vor als *A. fuliginosum*, der statt dessen auch regelmäßig in Seggenriedern und Bruchwäldern anzutreffen ist. Beide Arten treten auch am Rande von oligo- bis mesotrophen *Sphagnum*-Schwingdecken auf hochwüchsigen *Juncus effusus*-Beständen auf (Aßmann 1983). *A. thoreyi* nutzt im Gegensatz zur Schwesterart nicht allein die Bodenschicht des Röhrichts als Habitat, sondern ist regelmäßig in den vertikalen Strukturen der Vegetation anzutreffen (eigene Beobachtungen an *Typha*, in den Blattscheiden von *Glyceria maxima* und in der Knickschicht der Schilfröhrichte). Wasner (1977) schreibt: „Die Art ist auch am Tage aktiv und wurde häufig sehr lebhaft an den oberen Teilen der Schilfhalmes kletternd beobachtet.“ Eine entsprechende Kletteraktivität von *A. fuliginosum* in höheren Vegetationsschichten wurde bei dieser Untersuchung nicht beobachtet. Die Art ist jedoch ebenfalls in der Lage, die Vegetation zu erklettern (eigene

Beobachtung in *Urtica*-Beständen und auf *Alnus*-Rinde). Das große Geschick bei der Fortbewegung erleichtert *A. thoreyi* die Besiedlung der extrem feuchten, von Überstauungen bedrohten Ausprägungen eutraphenter Röhrichte. Als weitere Anpassungen an den Extrembiotop nennt Wasner (1977, 1979) die gegenüber den anderen *Europhilus*-Arten erhöhte Reproduktionsleistung der Weibchen, die generell verlängerte Dauer der Brutphase und eine deutlich größere Euryvalenz gegenüber abiotischen Umweltfaktoren, die er im Rahmen von Laborexperimenten nachweisen konnte.

Die Marienkäfer *Coccidula rufa* und *C. scutellata* werden von Klausnitzer & Klausnitzer (1986) als typische Besiedler der Ufervegetation von Gewässern angegeben, die sich aphidophag von Blattläusen an *Phragmites* und *Typha* ernähren. Die hier vorliegenden Ergebnisse zeigen eine größere Breite in der Habitatwahl bei *C. rufa*. In der Großen Aue 3 zeigte *C. rufa* eine deutliche Präferenz für den *Phalaris*-Bestand, wohingegen *C. scutellata* überwiegend an *Typha* auftrat.

Der Cucujide *Psammoecus bipunctatus* wurde regelmäßig in den Röhrichten des Dümmers festgestellt, wo er in der Streuschicht bzw. in der unteren Vertikalregion der Bestände zu finden war. Dort trat er sowohl im Winter als auch während des Sommerhalbjahres auf. Koch (1989) nennt als Habitate die Stengel von *Typha* und *Phragmites*, den mehr oder weniger trockenen Detritus dieser Pflanzen, *Carex*- und *Juncus*-Büschel sowie faulendes Heu und abgestorbenes Gras. Die ausschließlichen Nachweise vom Dümmer bei vergleichbaren Habitatbedingungen in den übrigen Untersuchungsflächen weisen auf das geringe Ausbreitungspotential der Art hin. Peetz (1932) war kein Nachweis der Art für das westfälisch-lippische Weserbergland und die nördlich angrenzende Tiefebene bekannt.

Die Analyse der Habitatpräferenzen charakteristischer Arten für die Röhrichte des Dollart ermöglicht die Abgrenzung von drei Gruppen. Ihren Verbreitungsschwerpunkt im *Phragmites*-reichen Bolboschoenetum besitzen *Anthocomus coccineus*, *Agonum thoreyi*, *Demetrias imperialis*, *Pterostichus strenuus*, *Bembidion aeneum*, *B. assimile* und *B. iricolor*. In die Gruppe mit Verbreitungsschwerpunkt im *Bolboschoenus*-reichen Bolboschoenetum gehören *Coccinella 7-punctata*, *Bembidion lunatum*, *B. maritimum* und *B. minimum*. *Bembidion varium* tritt sowohl im *Bolboschoenus*-Röhricht als auch im Schlickwatt in hohen Dichten auf, wobei die Dichte im Schlickwatt besonders hoch erscheint. In Ästuarwiesen nördlich von Bremerhaven konnte die höchste Aktivitätsdichte von *B. aeneum* in einem beweideten *Phragmites*-Röhricht und diejenige von *B. minimum* im küstenseitig angrenzenden *Bolboschoenus*-Bestand nachgewiesen werden (Hildebrandt 1990). Alle am Dollart gefangenen Exemplare von *Bembidion maritimum* waren deutlich kreuzgezeichnet, worin sie von der *forma typica* abweichen (vgl. Aßmann 1991).

Von den Charakterarten der hochwüchsigen Röhrichte konnten die Arten *Agonum thoreyi* (n=24), *Demetrias imperialis* (n=5) und *Demetrias monostigma* (n=1) am Dollart vorgefunden werden. *A. thoreyi* zeigte im Juni und gegen Ende September die höchsten Dichten. *D. imperialis* konnte nur während des Septembers gesammelt werden. Der einzige Nachweis von *D. monostigma* stammt vom 15. Juni aus Anspülicht an dem Wehr bei Pogum. Das Tier wies im Gegensatz zu der Population vom Dümmer voll ausgebildete Flügel auf. Die makroptere Flügelausbildung ist jedoch kein Charakteristikum der küstenbewohnenden Populationen dieses Laufkäfers. Desender (1989, 1996) gibt für Populationen der belgischen Kü-

stendünen jeweils vollständige Brachypterier an ($n=494$, $n=89$). *O. melanura* war in den Röhrichten nicht nachweisbar, obwohl die Art im Binnenland sehr häufig in der Gesellschaft von *D. imperialis* und *A. thoreyi* auftritt (Aßmann & Starke 1990). Aßmann (1991) hat ein Fehlen der Charakterarten hochwüchsiger Röhrichte am Dollart beschrieben. Aus den Röhrichten der Nordseeinsel Norderney sind ebenfalls keine Vorkommen dieser Käferarten bekannt (Nordmann & Hielscher 1994). Als Ursache für das Fehlen am Dollart vermutet Aßmann (1991) das Abknicken oft großer Teile der Röhrichtvegetation durch winterliche Sturmfluten, als dessen Folge die Winterlager der Tiere in den Halmen der Bodenfeuchtigkeit ausgesetzt wären. Zwar weisen die *Phragmites*-Röhrichte des Dollart keine durchgängig dichte Streuschicht auf, wie sie in den Verlandungszonen des Dümmers und der Großen Aue vorliegt, aber es finden sich innerhalb der Bestände große, wallartige, oftmals parallel zur Küstenlinie verlaufende Anhäufungen aus abgebrochenen *Phragmites*-Halmen und weiterem Anspülicht, die bei einer Überflutung der Röhrichte auf dem Wasser treiben (Hayen, pers. Mitteilung) und somit relativ sichere Quartiere für halmüberwinternde Carabiden darstellen. Palmén (1945) gibt an, daß *A. thoreyi* eine Submersion in 0°C bis + 4°C kaltem Brackwasser bis zu 60 Tage ohne drastischen Anstieg der Mortalität überstehen kann und die Art zum Schutz vor Kälte und Feuchtigkeit in hohle *Phragmites*-Stengel hineinkriecht bzw. sich in Hohlräume zwischen Stengel und dicht anliegenden Blättern begibt. Für den weniger kräftig gebauten Laufkäfer *D. imperialis* liegen keine Untersuchungsergebnisse zur Submersionsresistenz vor. Ein Einflug der am Dollart vorgefundenen Exemplare aus Röhrichten des Binnenlandes kann nicht ausgeschlossen werden, zumal sich an Gräben innerhalb

des angrenzenden Rheiderlandes *Phragmites*-Bestände befinden.

Die Charakterarten hochwüchsiger Röhrichte sind lückenhaft an der ostfriesischen Nordseeküste verbreitet (vgl. Gräf 1987, 1992, Topp 1988, Hildebrandt 1990, Aßmann 1991, Bröring & al. 1993 zitiert nach Nordmann & Hielscher 1994, Handke 1997). Die einzige Ausnahme stellt *D. monostigma* dar, die hier jedoch seinen Verbreitungsschwerpunkt in den *Elymus*- und *Ammophila*-reichen Dünenregionen besitzt (vgl. Aßmann & Starke 1990). *A. thoreyi* zeigt von den Carabiden dieser Gruppe die größte Anpassungsfähigkeit an salz- bzw. brackwasserbeeinflusste Röhrichte, wohingegen *O. melanura* und *D. imperialis* nur sehr selten in diesen Lebensräumen anzutreffen sind.

4.2 Dispersion

Die Verteilung von Individuen innerhalb einer Population wird unter anderem durch die Heterogenität des Habitats und durch soziale Interaktionen bewirkt (Ricklefs 1990). Die geklumpfte Verteilung von Ressourcen führt zu einer ebenfalls geklumpten Verteilung der von dieser Ressource obligat abhängigen Individuen. Eine solche Aggregation stellt die Verteilung der *Altica*-Weibchen dar, welche obligat auf ihre Nahrungspflanzen (*Epi-lobium*-Arten) angewiesen sind. Auf das Vorliegen einer geklumpten Verteilung weisen die sehr hohen Varianz-Mittelwert-Quotienten dieser Reihen hin (Tab. 6). Gleichzeitig kann für 2 Gruppen von Arten eine Übereinstimmung mit einer Gleich- bzw. einer Zufallsverteilung abgelehnt werden (Tab. 6). Für die dritte Gruppe kann lediglich die Annahme der Gleichverteilung verworfen werden.

Als weitere phytophage Arten wurden die Verteilungsmuster von 3 Schilfkäfer-Arten getestet. Die von ihnen besiedelten Röhricht-

te werden von den jeweiligen Fraßpflanzen der Käfer selbst aufgebaut, so daß die Nahrungsressource gleichmäßig verteilt vorliegt. Eine Zufallsverteilung konnte für keine der insgesamt 6 Probereihen (= 2 Reihen pro Art) abgelehnt werden. Die Ablehnung einer Gleichverteilung war nur in 2 Fällen möglich. Die Varianz-Mittelwert-Quotienten übertrafen zwar alle den Wert 1, lagen jedoch mit einer Ausnahme (*D. semicuprea*) sehr deutlich unter den für *Altica* errechneten Werten.

Für die aphidophagen Käfer der Gattung *Coccidula* ergaben sich Unterschiede in bezug auf ihre Verteilungsmuster. Während die bei *C. rufa* analysierte Verteilung sehr gut mit einer Zufallsverteilung übereinstimmt, wofür der niedrige Chi-Quadrat-Wert und der nahe an 1 liegende Varianz-Mittelwert-Quotient sprechen, konnte für *C. scutellata* ebenfalls keine Ablehnung der Zufallsverteilung erfolgen, aber der relativ hohe Quotient deutet auf eine geklumpte Verteilung hin. Keine eindeutige Aussage konnte für *Propylea 14-punctata* erfolgen, da weder die Zufalls- noch die Gleichverteilung abgelehnt werden konnte. Der Varianz-Mittelwert-Quotient liegt jedoch nur knapp unter 1, was auf eine Zufallsverteilung hinweist.

Der Plattkäfer *Psammoecus bipunctatus* weicht in seiner vorgefundenen Verteilung signifikant von einer Zufallsverteilung ab. Der zugehörige Varianz-Mittelwert-Quotient ist größer 1 und weist somit auf das Vorliegen einer geklumpten Verteilung hin. Allerdings kann auf der vorliegenden Datenbasis keine endgültige Ablehnung der Annahme einer Gleichverteilung erfolgen.

Die Variabilität von Verteilungsmustern innerhalb einer Art ließ sich auch bei Laufkäfern zeigen. So konnte z.B. für *Agonum thoreyi* in 2 von 4 Fällen sowohl Gleich- als auch Zufallsverteilung abgelehnt werden. In jeweils einem Fall konnte nur die Annahme einer Gleichverteilung bzw. keines der stati-

stisch prüfbareren theoretischen Verteilungsmuster verworfen werden. Allerdings lassen sich bei 3 der 4 Reihen relativ hohe s^2/MW -Quotienten errechnen, die auf Aggregation hinweisen. Die Tiere derjenigen Reihe, die den höchsten Quotienten ergab, hielten sich nahe der Wasserlinie im sumpfigen Untergrund zwischen dem dichten Wurzelgeflecht von *Phragmites* auf, wobei bis zu 11 Individuen auf 0,25 m² auftraten. Für die Schwesterart *A. fuliginosum*, für die lediglich eine Probereihe statistisch getestet werden konnte, gilt die Übereinstimmung mit einer geklumpten Verteilung als sehr wahrscheinlich. Von *Platynus dorsalis* und *Nebria brevicollis* ist das Auftreten von Ansammlungen seit langem bekannt (Thiele 1977). Allgemein scheint dieses Phänomen jedoch in extremer Ausprägung nur bei wenigen Carabiden-Arten vorzukommen. Als Beispiele werden *Brachinus crepitans*, *B. sclopeta*, *B. explodens* und *Dromius*-Arten angeführt. Aggregationen entstehen, wenn entweder alle Individuen von speziellen Teilen der Umwelt angezogen werden bzw. in ihnen eine höhere Überlebenswahrscheinlichkeit besitzen oder wenn die Anwesenheit eines Individuums andere Individuen anzieht oder dieses Tier selbst zusätzliche Individuen an diesem Platz erzeugt (Begon & al. 1991). Thiele (1977) schließt eine Auslösung von Aggregationen bei Laufkäfern durch Sexual-Pheromone weitgehend aus. Wautier (1971) konnte durch Experimente zeigen, daß Pheromone für die Aggregationen bei *Brachinus explodens* und *B. sclopeta* verantwortlich sind.

Zu uneinheitlichen Ergebnissen führten die Analysen von Probereihen für *Bembidion assimile*, *B. minimum* und *Stenolophus mixtus*. *S. mixtus* zeigt jedoch eine Tendenz zur Aggregation. Von denjenigen Laufkäfern, bei welchen lediglich eine Probereihe bearbeitet wurde, zeigt nur *Bembidion iricolor* einen

eindeutigen Trend zur geklumpten Verteilung, wohingegen die niedrigen s^2/MW -Quotienten von *Bembidion varium*, *Demetrias imperialis*, *D. monostigma* und *Pterostichus minor* gegen Aggregationen innerhalb dieser Arten sprechen. Ob die bei diesen Probereihen gefangenen Individuen gleichmäßig oder zufällig verteilt waren, läßt sich auf dieser Datengrundlage nicht entscheiden.

4.3 Ausbreitungspotential röhrlichtbewohnender Carabiden

Generelle Ausbreitungstendenzen

Für das große Ausbreitungspotential von *Demetrias imperialis* spricht, daß sich die Art in diesem Jahrhundert in Mittel- und Nordeuropa stark ausgebreitet hat. Konnte Westhoff (1881) keinen Fundort aus dem westfälischen Raum, sondern lediglich einen Nachweis aus dem nordöstlich angrenzenden Weser-Leine-Bergland benennen, so konnte Barner (1949) in den Jahren 1936 und 1948 die Art für Ostwestfalen nachweisen. Der erste Nachweis für das Niederelbegebiet und Schleswig-Holstein fällt ebenfalls in das Jahr 1936 (Lohse 1954), woraufhin in den folgenden 15 Jahren eine Vielzahl weiterer Fundorte aus dem Gebiet genannt wurden. In Dänemark trat die Art seit 1946 (Bangsholt 1983), in Bremen ab 1948 auf (Lohse 1954). Die von Gersdorf & Kuntze (1957) aufgeführten Fundorte beziehen sich sämtlich auf Neufunde nach dem Jahr 1941. Für das von Lohse bearbeitete Gebiet vermutete Ziegler (1968) einen starken Rückgang von *D. imperialis*, da keine Funde nach 1958 möglich waren. Allerdings konnten Aßmann & Starke (1990) die Art 1984 im Wendland, d.h. am Ostrand des Bearbeitungsgebietes von Lohse, wieder häufig beobachten, woraufhin sie starke Schwankungen der Populationsgröße für diese Art annahmen. Für

eine in den belgischen Küstendünen beheimatete Lokalpopulation der Schwesterart *D. monostigma* zeigt Desender (1996) das Vorliegen einer ausgeprägten Populationsdynamik, die an verschiedenen Fallenstandorten signifikant synchron verlief. Ein eindeutiger Beweis für eine vergleichbare Dynamik bei *D. imperialis* fehlt bislang.

Desender & Turin (1989) geben für *D. imperialis* eine signifikante Zunahme seit 1950 in Dänemark und den Benelux-Staaten an. Ansteigende Tendenzen vermerken sie ebenfalls für *D. monostigma*, *Agonum thoreyi* und *A. fuliginosum*, wohingegen sie für *Odacantha melanura* nur eine Zunahme in den Niederlanden verzeichnen, während die Bestände in den übrigen Staaten stagnierten. Lindroth (1972) berichtet ebenfalls von Expansionserscheinungen bei *D. imperialis*, da sich die Art seit 1940 von dem bis dahin einzigen skandinavischen Fundort in Süd-Ost-Schweden nach Süden hin ausbreitete und im gleichen Zeitraum eine Besiedlung des Nordostens Dänemarks zu verzeichnen war.

Die Vermutung Barners (1949), es würde sich bei den Neufunden aus Nordwest-Deutschland nicht um eine Arealvergrößerung handeln, sondern die Art wäre in früheren Jahren vielmehr übersehen worden, ist nicht plausibel, da für den häufig syntop auftretenden Laufkäfer *O. melanura* mehrere Nachweise für Westfalen aus den Jahren 1881 bis 1935 vorliegen (vgl. Aßmann & Starke 1990), d.h. der gemeinsame Lebensraum dieser Laufkäfer stand bereits gegen Ende des letzten und zu Beginn dieses Jahrhunderts im Interesse vieler Coleopterologen.

Besiedlung der Renaturierungsflächen an der Großen Aue durch charakteristische Röhrlichtbewohner

Für mehrere flügel dimorphe Laufkäfer konnte den Boer (1970) einen höheren Anteil makropterer Individuen im sieben Jahre alten

E-Flevoland-Polder aufzeigen als in Populationen von älteren, stabileren Fangstellen. Daraus folgerte er, daß makroptere Individuen im Vergleich zu nicht flugfähigen eine größere Ausbreitungsfähigkeit besitzen (den Boer 1970, den Boer & al. 1980). Verlassen diese Individuen ihre Ausgangspopulation, so verringert sich bei Populationen mit dimorpher Flügelausbildung der Anteil der Allele für Makropterie (d.h. der Anteil makropterer Individuen an der Gesamtindividuenzahl der Population nimmt ab). Die Anzahl der die lokalen Populationen verlassenden makropteren Käfer übertrifft in der Regel die Zahl der von außerhalb in die Populationen einfliegenden Individuen (den Boer 1990), da Carabiden schlechte Flieger sind und ihre Flugrichtung stark vom Wind beeinflusst wird. Somit besteht in Populationen, die stabile Lebensräume besiedeln, ein Trend zur Brachypterie (den Boer 1970, den Boer & al. 1980). Andererseits weisen Populationen in neu entstandenen Habitaten bzw. in Habitaten, an denen die Art ausgestorben war, nach der (Wieder-)Besiedlung hohe Anteile makropterer Individuen auf. Die Häufigkeiten solcher Tiere sollten bei dauerhafter Etablierung der Art in jenem Habitat wieder absinken (den Boer & al. 1980). Einen Hinweis auf die relativ junge Besiedlung der Renaturierungsabschnitte durch *Agonum fuliginosum* geben die hohen Anteile makropterer Exemplare (siehe Kap. 3.5). Am Dümmer überwiegt der Anteil brachypterer Tiere sehr stark den Anteil langgeflügelter Exemplare. Obwohl in der Großen Aue nur relativ wenige Individuen gesammelt werden konnten, läßt sich die Verschiedenartigkeit der Populationen in bezug auf die Alaeausbildung mit Hilfe des G-Testes statistisch signifikant absichern. Regelmäßige Barberfallen- und Handfänge in ausgewählten Bauabschnitten würden genauere Daten zur Kolonisierung der renaturierten Flächen durch Carabiden

erbringen und Rückschlüsse auf die Effizienz der Bau- und Pflegemaßnahmen zulassen.

Die Laufkäfer *Agonum thoreyi*, *Demetrias imperialis* und *Odacantha melanura* traten sowohl in den untersuchten Bauabschnitten der Großen Aue als auch in den Röhrichten des Dümmers auf. Die *Phragmites*-Röhrichte der drei Gebiete zeigten während des Sommerhalbjahres in bezug auf die Individuendichten dieser Arten Ähnlichkeiten (vgl. Tab. 4a). Dieses ist besonders bei *D. imperialis* ausgeprägt. Die größte Dichte von *A. thoreyi* konnte im Bauabschnitt 3 der Großen Aue gefunden werden. Eine vergleichbare Individuendichte besteht am Dümmer und an der Großen Aue 3 auch für *O. melanura*. Dagegen konnte im gesamten Bereich der Großen Aue 1 nur 1 Exemplar dieser Art gesichtet werden, obwohl die Renaturierungsarbeiten hier 2 Jahre früher als in dem weiter flußabwärts liegenden Abschnitt Große Aue 3 abgeschlossen wurden. Das betreffende Tier besaß keine funktionstüchtige Flugmuskulatur, was den Angaben von Desender (1989) entspricht. Allerdings kann eine Auflösung von funktionsfähiger Flugmuskulatur nach Beendigung einer Schwärmphase nicht ausgeschlossen werden. Entsprechende Ergebnisse liegen von van Huizen (1977) für *Amara plebeja* vor.

Das Ausbleiben von *D. monostigma* in den Röhrichten der Großen Aue kann im geringen Ausbreitungspotential dieser überwiegend brachypteren Art begründet sein. Eine weitere Population ist vom ca. 25 km westlich der Großen Aue gelegenen Daschfeld bei Bohmte bekannt, welche ebenfalls brachypter zu sein scheint (Aßmann & Starke 1990, n=18). Eine Ausbreitung der Art in weiter entfernt liegende potentielle Habitate kann bei vollständiger Brachypterie als unwahrscheinlich gelten.

Die Besiedlung von *Phragmites*-Röhricht-

ten durch kletterfähige Carabiden ist in der Großen Aue innerhalb weniger Jahre geschehen. Die untersuchten *Typha*-Bestände zeigen jedoch im Vergleich mit dem Dümmer eine verarmte Carabiden-Fauna. Die *Glyceria*-Bestände des Dümmers und der Großen Aue 1 weisen Übereinstimmungen im Artenspektrum röhrlichtbewohnender Carabiden auf. Die Probefläche in der Großen Aue steht jedoch bezüglich der nachgewiesenen Individuenzahl weit hinter dem Dümmer zurück. Die geringe Zahl festgestellter epigäisch aktiver Arten hängt vielleicht mit den Feuchteverhältnissen und damit ungünstigen Fangbedingungen zusammen (vgl. Kap. 4.1). Die *Phalaris*-Röhrlichte der Großen Aue bieten nur sehr wenigen Carabiden Lebensraum. Diese Beobachtung ist nicht allgemein übertragbar, da Handke & Menke (1995) für ein *Phalaris*-Röhrlicht in der Bremer Flußmarsch mit Hilfe von Barberfallen an 1015 Fallentagen 291 Laufkäfer aus 31 Arten nachweisen konnten.

Ein Vergleich mit 1994 von Andretzke & Zoeckler (1997) am 1988 renaturierten Wümme-Nordarm nordöstlich von Bremen erhobenen Daten zeigt, daß eine Vielzahl von feuchtigkeitsliebenden Arten, die in der Großen Aue regelmäßig auftreten, dort noch sechs Jahre nach Abschluß der Bauarbeiten vergeblich gesucht wurden. Als Beispiele seien *Acupalpus parvulus*, *Agonum thoreyi*, *Badister dilatatus*, *Demetrias imperialis* und *Odacantha melanura* genannt. Schoppenhorst & al. (1997) konnten dagegen an den Ufern der 1989 durch die Verlegung der Ochtum neu entstandenen Huchtinger Ochtum bei Bremen eine Besiedlung durch *O. melanura* und *D. imperialis* bereits im Zeitraum von 1990 bis 1994 nachweisen. Die Röhrlichtbesiedler *A. thoreyi* und *A. fuliginosum* hatten ihren Schwerpunkt an den Ufern der Restfragmente des ehemaligen Ochtumverlaufes, besiedelten aber bereits

1994 die inzwischen mit Röhrlichten bestehenden neuen Ufer in der Huchtinger Ochtum.

4.4 Naturschutzaspekte

Besiedlung der Renaturierungsflächen durch Schilfkäfer der Gattung Donacia

Bemerkenswert hoch ist die Zahl nachgewiesener Schilfkäfer (Donaciinae). Wurden vor 1900 noch 22 Arten dieser Unterfamilie aus dem Weserbergland und dem nördlich angrenzenden Tiefland nachgewiesen, so konnten nach 1950 lediglich Nachweise für elf Arten erbracht werden (Kroker 1986). Als Hauptursache wird das Verschwinden von geeigneten Habitaten genannt. 1997 konnte der Nachweis von neun Schilfkäfer-Arten im Bereich der Großen Aue erfolgen. Unter diesen befinden sich drei Arten (*D. dentata*, *D. versicolore* und *D. marginata*), von denen Kroker (1986) für das Untere Weserbergland und angrenzende Teile der Dümmer-Geest-Niederung keinen Nachweis nach 1950 nennt. Die Besiedlung des 1990 fertiggestellten Abschnittes Große Aue 1 durch *D. thalassina* kann spätestens 1994 erfolgt sein, da Bienkowski (1996) für die Art eine dreijährige Entwicklungsdauer vom Ei bis zum schlüpfenden Imago angibt. Vier Arten (*D. crassipes*, *D. dentata*, *D. simplex* und *D. marginata*) wurden am alten Verlauf der Aue gesammelt. Für diese Arten kann eine Besiedlung des alten Verlaufs bereits vor der Renaturierung angenommen werden, die beiden letztgenannten Arten profitieren aber eindeutig von der Neuanlage der Parallel- und Kleingewässer in den Renaturierungsflächen. Dagegen sind für *D. versicolore*, *D. semicuprea*, *D. vulgaris* und *D. thalassina* erst durch die Renaturierungsarbeiten entsprechende Habitate geschaffen worden. *D. cinerea* wurde in der Nähe der Großen Aue

am „See am Kleihügel“ bei Espelkamp gefunden, von wo aus eine Besiedlung der Renaturierungsflächen möglich erscheint.

Bedeutung der Phragmites-Röhrichte für den Schutz röhrichtbewohnender Laufkäfer
Die Ausbreitung von *Glyceria* in den Verlandungszonen des Dümmer im Laufe dieses Jahrhunderts führte zu einer Abnahme der *Phragmites*-Röhrichte (Dahms 1972; Belting, mdl. Mitteilung). Wegen der zunehmenden Eutrophierung des Sees verbesserten sich die Wuchsbedingungen für den Wasserschwaden, der sich unter diesen Umständen aufgrund des frühen Austriebes im Frühjahr gegenüber *Phragmites* als konkurrenzstärker erweist (Buttery & Lambert 1965, Wilmanns 1998).

Ein Vergleich der Käferzönosen beider Dominanzbestände zeigt, daß die Charakterarten hochwüchsiger Röhrichte in beiden Beständen häufig auftreten, einige Arten (*D. imperialis*, *O. melanura*, *P. bipunctatus*) in den *Glyceria*-Beständen sogar die höchsten Dichten aufweisen. Die Betrachtung der Winterproben hebt jedoch die Bedeutung der *Phragmites*-Röhrichte für diese Arten hervor. In den *Glyceria*-Beständen wurden keine typischen Röhrichtbewohner angetroffen, wohingegen alle Laufkäferarten dieser Gruppe während des Winterhalbjahres die *Phragmites*-Röhrichte aufsuchen. Der *Typha*-Bestand stellt ebenfalls ein potentielles Winterquartier dar. Die Überwinterer weisen dort jedoch deutlich geringere Abundanzen als im benachbarten *Phragmites*-Bestand auf. Die Ergebnisse aus der Großen Aue entsprechen weitgehend denen vom Dümmer. Eine dauerhafte Besiedlung von reinen *Glyceria maxima*-Röhrichten durch röhrichtbewohnende Laufkäfer ist nicht möglich. Eine Bewahrung der Arten ist nur durch den Schutz der als Winterquartiere obligaten *Phragmites*- und *Typha*-Röhrichte gewährleistet.

Trägt der Schilfkäfer Donacia clavipes zum Schilfsterben am Dümmer bei?

Im Laufe dieses Jahrhunderts haben die Verlandungszonen des Dümmer sowohl in bezug auf ihre flächenmäßige Ausdehnung als auch in ihrer strukturellen Zusammensetzung große Veränderungen erfahren. Für die ersten fünfzig Jahre dieses Jahrhunderts beschreibt Dahms (1972) ein Vorrücken der Schilfgrenze um 300–400 Meter gegen den See, vor allem in der Südbucht. Gleichzeitig erfolgte eine Rückverlegung der Schilfgrenze am Westufer um bis zu 180 m. Die Ausbreitungstendenzen von *Typha* und *Glyceria* werden auf die steigende Nährstoffzufuhr etwa ab 1900 zurückgeführt. Die Eindeichung des Binnensees im Jahr 1953 bewirkte neben der Erhöhung der Oberflächenwellen bei steigender Wassertiefe und daraus resultierender Erosionsprozesse eine zunehmende Eutrophierung des Gewässers, da eine Ablagerung von pflanzlichen Resten und Detrituspartikeln außerhalb der Gewässergrenzen unterbunden ist (Dahms 1972). In den letzten Jahrzehnten erfolgte ein starker Rückgang des Röhrichts, der über eine inselartige Auflösung der Bestände am seewärtigen Rand voranschreitet. Des weiteren ist ein Einwandern eutraphenter Röhrichtbildner in die Schilfbestände zu verzeichnen, so daß heutzutage Mischbestände über reine, großflächige *Phragmites*-Bestände dominieren (Ludwig & al. 1990).

Vom Bodensee-Untersee sind ebenfalls lokale Rückgangerscheinungen in seewärtigen Uferschilfbeständen beobachtet worden, bei denen eine Abnahme der Halmdichte und ein Ausbleiben neuer Halmgenerationen zu verzeichnen war. Fuchs (1991) konnte für die von der „Einzelhalmauflösung“ betroffenen Bereiche im Vergleich mit unbeeinträchtigt erscheinenden Referenzflächen eine signifikant höhere Befallsrate der *Phragmites*-Rhizome durch Larven von

Donacia clavipes konstatieren. Eine Schädigung der Wirtspflanze erfolgt jedoch nicht über den direkten Sauerstoffentzug durch die Larve (Houlihan 1969), sondern ist wahrscheinlich die Folge des Abwanderns der Larven und des damit verbundenen Eindringens von Wasser durch die Fraß- und Bohrlöcher der Larven in das Rhizomgewebe (Fuchs 1991). Eine „Auslöserfunktion“ der *Donacia*-Larven für den lokalen Schilfrückgang, wie von Fuchs (1991) vermutet, erscheint möglich.

Am Dümmer konnte die monophag an *Phragmites* fressende Art *Donacia clavipes* im Sommer 1997 nur in einem Exemplar gefunden werden. Gezielte Kontrollen an den seewärtigen Rändern verschiedener Schilfröhrichte des Ostufers erbrachten keine weiteren Funde, so daß für das Jahr 1997 für diesen Schilfkäfer eine Bestandsdichte nur knapp überhalb der Nachweisgrenze angenommen werden kann. Einer der wenigen Nachweise aus früheren Jahren stammt aus dem Jahr 1951 (Rehage, mdl. Mitteilung). Kumerloeve (1955) zählt *D. clavipes* zu den selteneren Schilfkäfern des Dümmer. Dagegen trat die Art im NSG „Heiliges Meer“ bei Hopsten in den Jahren 1996, 1997 (eigene Beobachtung) und in den Vorjahren regelmäßig auf (Rehage, mdl. Mitteilung). Somit sind noch unbekannt klimatische Ursachen für die geringe Populationsgröße von *D. clavipes* am Dümmer nicht auszuschließen. Da die Art einen dreijährigen Lebenszyklus besitzt (Bienkowski 1996), können endgültige Aussagen zur Populationsdynamik und Individuendichte der Art und deren Auswirkungen auf die *Phragmites*-Röhrichte am Dümmer nur mittels langfristiger Untersuchungen getroffen werden.

Bedeutung des Alters von Röhrichten

Das Alter des Dümmer wird von Dahms (1972) mit über 12.000 Jahren angegeben.

Es ist zu vermuten, daß während der gesamten Zeit hochwüchsige Röhrichte, wenn auch in wechselnder Ausdehnung und Ausprägung, am Dümmer vorhanden gewesen sind. Die große Zahl charakteristischer Röhrichtbewohner sowie deren hohe Individuenzahlen am Dümmer unterstreichen die Bedeutung alter Röhrichte für den Schutz der hier beheimateten Käferzönosen (siehe Tab. 3a, 3b, 4a und 5). Die Renaturierung von Gewässern, die die Wiederherstellung ausgedehnter Röhrichte und Verlandungszonen berücksichtigt, schafft neue Lebensräume für diese Zönosen. Arten mit hohem Ausbreitungspotential sind in der Lage, diese Flächen innerhalb weniger Jahre zu besiedeln. Allerdings sollte der Schutz bereits bestehender, historisch alter Röhrichte absolute Priorität besitzen, um das Überleben derjenigen Arten zu sichern, die nur über ein geringes Ausbreitungspotential verfügen (z.B. brachyptere Arten) und somit neugeschaffene Lebensräume nur in Ausnahmefällen oder erst nach langen Zeiträumen besiedeln können.

Dank

Unser herzlicher Dank für zahlreiche Diskussionen zu den Inhalten dieser Arbeit und für Hilfestellungen beim Erhalt der Fang- und Betretungserlaubnisse gilt:

Dipl.-Biol. Heinrich Belting, Bezirksregierung Hannover; Dipl.-Biol. Bodo Falke, Osnabrück; Dipl.-Biol. Uwe Fuellhaas, Osnabrück; Dipl.-Biol. Jens Guenther, Osnabrück; Dipl.-Biol. Helmut Kruckenber, Emden; Dipl.-Ing. Jürgen Langmann, Biologische Station Minden-Lübbecke; Dipl.-Biol. Jutta Niemann, Biologische Station Minden-Lübbecke; Heinz-Otto Rehage, Biologische Station Heiliges Meer; Dr. Ullrich Wasner, LÖBF/LaFAO; Dr. Joachim Weiss, LÖBF/LaFAO.

Literatur

- Andretzke, H. & Zöckler, C. (1997): Reaktionen ausgewählter Faunengruppen (Libellen, Laufkäfer, Heuschrecken und Tagfalter) auf Flußrenaturierungsmaßnahmen an der Wümme. – Bremer Beiträge Naturkunde Naturschutz 3: 129 – 142.
- Aßmann, T. (1983): Über die Bodenkäferfauna des Naturschutzgebietes „Lengener Meer“ im Kreis Leer (Ostfriesland) (Coleoptera: Carabidae et Silphidae). – *Drosera* 83(1): 5 – 12.
- Aßmann, T. (1991): Die ripikole Carabidenfauna der Ems zwischen Lingen und dem Dollart. – *Osnabrücker Naturwiss. Mitt.* 17: 95 – 112.
- Aßmann, T. & Starke, W. (1990): Coleoptera Westfalica: Familia Carabidae, Subfamiliae Callistinae, Oodinae, Licininae, Badistrinae, Panagaeinae, Colliurinae, Aephniidinae, Lebiinae, Demetriinae, Cymindinae, Dromiinae et Brachininae. – *Abh. Landesmus. Naturkde. Münster* 52(1): 1 – 61.
- Bangsholt, F. (1983): Sandspringernes og løbebillernes udbredelse og forekomst i Danmark ca. 1830 – 1981 (Coleoptera: Cicindelidae and Carabidae). 271 S. – Dansk Faunistisk Bibliotek, Bind 4, Scandinavian Science Press Ltd.: København.
- Barndt, D., Brase, S., Glauche, M., Gruttke, H., Kegel, B., Platen, R. & Winkelmann, H. (1991): Die Laufkäfer von Berlin (West) – mit Kennzeichnung und Auswertung der verschollenen und gefährdeten Arten (Rote Liste, 3. Fassung). – In: Auhagen, A. & al.: Rote Listen der gefährdeten Pflanzen und Tiere in Berlin. – Landschaftsentwicklung und Umweltforschung S 6: 243 – 275.
- Barner, K. (1937): Die Cicindeliden und Carabiden der Umgebung von Minden und Bielefeld I. – *Abh. Landesmus. Naturkde. Münster* 8(3): 1 – 34.
- Barner, K. (1949): Die Cicindeliden und Carabiden der Umgebung von Minden und Bielefeld II. – *Abh. Landesmus. Naturkde. Münster* 12(2): 3 – 28.
- Barner, K. (1954): Die Cicindeliden und Carabiden der Umgebung von Minden und Bielefeld III. – *Abh. Landesmus. Naturkde. Münster* 16(1): 3 – 64.
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. (1991): Ökologie: Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften. 1024 S. – Birkhäuser Verlag: Basel.
- Bienkowski, A.O. (1996): Life cycles of Donaciinae (Coleoptera, Chrysomelidae). – In: P.H.A. Jolivet & Cox, M.L.: *Chrysomelidae Biology, vol. 3: General Studies*. – SPB Academic Publishing, Amsterdam: 155 – 171.
- Bröring, U., Dahmen, R., Haeseler, V., von Lemm, R., Niedringhaus, R. & Schultz, W. (1993): Dokumentation der Daten zur Flora und Fauna terrestrischer Systeme im Niedersächsischen Wattenmeer, Band 2. – Ökosystemforschung Wattenmeer. Teilvorhaben „Niedersächsisches Wattenmeer“. Forschungsbericht 10802085/02.
- Buttery, B.R. & J.M. Lambert (1965): Competition between *Glyceria maxima* and *Phragmites communis* in the region of Surlingham Broad. I. The competition mechanism. – *The Journal of Ecology* 53: 163 – 181.
- Dahl, H.-J. & H. Heckenroth (1978): Landespflegerisches Gutachten zur Emsumleitung durch den Dollart. – *Naturschutz Landschaftspfl. Niedersachs.* 6: 1 – 214, Hannover.
- Dahlgren, G. (1979): Cantharidae. – In: Freude, H., Harde, K.W. & Lohse, G.A.: *Die Käfer Mitteleuropas*, Band 6. Goecke & Evers: Krefeld.
- Dahms, E. (1972): Limnogeologische Untersuchung im Dümmer-Becken im Hinblick auf seine Bedeutung als Natur- und Landschaftsschutzgebiet. – Dissertation, FU Berlin.
- den Boer, P.J. (1970): On the significance of dispersal power für populations of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). – *Oecologia* 4: 1 – 28.
- den Boer, P.J. (1990): The survival value of dispersal in terrestrial arthropods. – *Biological Conservation* 54: 175 – 192.
- den Boer, P.J., van Huizen, T.H.P., den Boer-Daanje, W., Aukema, B. & den Bieman, C.F.M. (1980): Wing polymorphism and dimorphism in ground beetles as stages in an evolutionary process (Coleoptera: Carabidae). – *Entomologia Generalis* 6 (2/4): 107 – 134.

- Desender, K. (1989): Dispersievermogen en ecologie van loopkevers (Coleoptera, Carabidae) in België: een evolutionaire benadering. 136 S. – Studiedoc. Kon. Belg. Inst. Natuurwet. 54.
- Desender, K. (1996): Diversity and dynamics of coastal dune carabids. – Ann. Zool. Fennici 33: 65 – 75.
- Desender, K. & Turin, H. (1989). Loss of habitats and changes in the composition of the ground and tiger beetle fauna in four west European countries since 1950 (Coleoptera: Carabidae, Cicindelidae). – Biological Conservation 48: 277 – 294.
- Döberl, M. (1994): Ergänzungen und Berichtigungen zu Band 9. Familie Chrysomelidae. U.F. Alticinae. – In: Lohse, G.A. & Lucht, W.H.: Die Käfer Mitteleuropas. 3. Supplementband mit Katalogteil. Goecke & Evers: Krefeld, 92 – 142.
- Evers, A.M.J. (1979): Malachiidae. – In: Freude, H., Harde, K.W. & Lohse, G.A.: Die Käfer Mitteleuropas, Band 6. Goecke & Evers: Krefeld, 53 – 68.
- Evers, A.M.J. (1992): Ergänzungen und Berichtigungen zu Band 6. Malachiidae. – In: Lohse, G.A. & Lucht, W.H.: Die Käfer Mitteleuropas. 2. Supplementband mit Katalogteil. Goecke & Evers: Krefeld, 15 – 19.
- Freude, H. (1976): Die Käfer Mitteleuropas, Aephaga 1. – In: Freude, H., Harde, K.W. & Lohse, G.A.: Die Käfer Mitteleuropas, Band 2. Goecke & Evers: Krefeld, 302 S.
- Freude, H., K.W. Harde & G.A. Lohse (1965): Einführung in die Käferkunde. – In: Freude, H., Harde, K.W. & Lohse, G.A.: Die Käfer Mitteleuropas, Band 1. Goecke & Evers: Krefeld, 214 S.
- Frömel, R. (1980): Die Verbreitung im Schilf überwinternder Arthropoden im westlichen Bodenseegebiet und ihre Bedeutung für Vögel. – Die Vogelwarte 30: 218 – 254.
- Fuchs, C. (1991): Der Schilfkäfer *Donacia clavipes* als mögliche Ursache für den lokalen Schilfrückgang am Bodensee-Untersee. – Erweiterte Zusammenfassungen der Jahrestagung 1991 der Deutschen Gesellschaft für Limnologie e.V.: 126 – 130.
- Fürsch, H. (1967): Coccinellidae. – In: Freude, H., Harde, K.W. & Lohse, G.A.: Die Käfer Mitteleuropas, Band 7. Goecke & Evers: Krefeld, 227 – 277.
- Fürsch, H. (1992): Ergänzungen und Berichtigungen zu Band 7. Coccinellidae. – In: Lohse, G.A. & Lucht, W.H.: Die Käfer Mitteleuropas. 2. Supplementband mit Katalogteil. Goecke & Evers: Krefeld, 164 – 170.
- Gersdorf, E. & Kuntze, K. (1957): Zur Faunistik der Carabiden Niedersachsens. – Ber. Naturhist. Ges. Hannover 103: 101 – 136.
- Goecke, H. (1943): Monographie der Schilfkäfer, II. Die fossilen Funde und ihre Bestimmung. – Nova Acta Leopoldina NF 12(86): 339 – 380.
- Gräf, H. (1987): Beitrag zur Käferfauna Langeoogs. – Entomol. Blätter 83(2/3): 65 – 90.
- Gräf, H. (1992): 2. Beitrag zur Käferfauna Langeoogs. – Entomol. Blätter 88(1): 28 – 32.
- Handke, K. (1995): Zur Blattkäferfauna eines Nordwestdeutschen Flußmarschen-Gebietes – Niedervieland/Ochturniederung (Coleoptera, Chrysomelidae). – Drosera '95(2): 145 – 153.
- Handke, K. (1997): Die Laufkäferfauna (Coleoptera: Carabidae) von Brachen und unterschiedlich genutzten Salzwiesen am östlichen Jadebusen. – Faun. – Ökol. Mitt. 7: 197 – 211.
- Handke, K. & Menke, K. (1995): Laufkäferfauna von Röhrichten und Grünlandbrachen – Naturschutz-Bedeutung feuchter Brachflächen in der Bremer Flußmarsch. – Naturschutz und Landschaftsplanung 27(3): 106 – 114.
- Hehmann, M. (1995): Untersuchungen zur Carabidenfauna in einem Feuchtegradienten eines extensiv genutzten Grünlandbereiches westlich des Dümmers. – Diplomarbeit, Universität Osnabrück (unveröff.).
- Hildebrandt, J. (1990): Terrestrische Tiergemeinschaften der Salzwiesen im Ästuarbereich. – Dissertation, Universität Bremen.
- Houlihan, D.F. (1969): Respiratory physiology of the larvae of *Donacia simplex*, a root-piercing beetle. – J. Insect Physiol. 15: 1517 – 1536.
- Kippenberg, H. (1994): Ergänzungen und Berichtigungen zu Band 9. Familie Chrysomelidae. – In: Lohse, G.A. & Lucht, W.H.: Die Käfer Mitteleuropas. 3. Supplementband mit Katalogteil. Goecke & Evers: Krefeld, 17 – 91.

- Klausnitzer, B. (1996): Käfer im und am Wasser. – 2. Aufl., Spektrum Akad. Verlag: Heidelberg, 200 S.
- Klausnitzer, B. & Klausnitzer, H. (1986): Marienkäfer (Coccinellidae). 104 S. – 3. Aufl., A. Ziemsen Verlag: Wittenberg.
- Koch, K. (1989): Die Käfer Mitteleuropas, Band E2 Ökologie, Pselaphidae – Lucanidae. 382 S. – Goecke & Evers: Krefeld.
- Koch, K. (1992): Die Käfer Mitteleuropas, Band E3 Ökologie, Cerambycidae – Curculionidae. 389 S. – Goecke & Evers: Krefeld.
- Kroker, H. (1986): Coleoptera Westfalica: Familie Chrysomelidae (ohne Unterfamilie Alticinae). – Abh. Landesmus. Naturkde. Münster 48(4): 1 – 121.
- Kumerloewe, H. (1955): Die Tierwelt des Dümmer. Ein Überblick für Natur- und Heimatfreunde. – Veröff. Naturwiss. Verein Osnabrück 27: 102 – 114.
- Lindroth, C.H. (1943): *Oodes gracilis* Villa. Eine thermophile Carabide Schwedens. – Notulae Entomol. 22: 109 – 157.
- Lindroth, C.H. (1972): Changes in the Fennoscandian Ground-beetle fauna (Coleoptera, Carabidae) during the twentieth century. – Ann. Zool. Fennici 9: 49 – 64.
- Lindroth, C.H. (1985): The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. – Fauna Entomologica Scandinavia, Scand. Science Press, Leiden – Copenhagen, Vol. 15, part 1.
- Lindroth, C.H. (1986): The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. – Fauna Entomologica Scandinavia, Scand. Science Press, Leiden – Copenhagen, Vol. 15, part 2.
- Lohse, G.A. (1954): Die Laufkäfer des Niederelbegebietes und Schleswig-Holsteins. – Verhandl. des Vereins für naturwiss. Heimatforschung zu Hamburg 31: 1 – 39.
- Lohse, G.A. & Lucht, W.H. (1992a): Ergänzungen und Berichtigungen zu Band 6. Cantharidae. – In: Lohse, G.A. & Lucht, W.H.: Die Käfer Mitteleuropas. 2. Supplementband mit Katalogteil. Goecke & Evers: Krefeld, 12 – 15.
- Lohse, G.A. & Lucht, W.H. (1992b): Ergänzungen und Berichtigungen zu Band 7. Cucujidae. – In: Lohse, G.A. & Lucht, W.H.: Die Käfer Mitteleuropas. 2. Supplementband mit Katalogteil. Goecke & Evers: Krefeld, 112.
- Lompe, A. (1989): Ergänzungen und Berichtigungen zu Band 2: Adephaga (I). Familie Carabidae. – In: Lohse, G.A. & Lucht, W.H.: Die Käfer Mitteleuropas. 1. Supplementband. Goecke & Evers: Krefeld: 23 – 59.
- Ludwig, J., Belting, H., Helbig, J. & Bruns, H. A. (1990): Die Vögel des Dümmer-Gebietes. Avifauna eines norddeutschen Flachsees und seiner Umgebung. – Naturschutz Landschaftspfl. Niedersachs. 21: 1 – 229, Hannover.
- Meissner, A. (1997): Strukturpräferenzen von Staphyliniden und Carabiden im Laborversuch. – Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Ent. 11: 423 – 428.
- Mohr, K.-H. (1966): Chrysomelidae. – In: Freude, H., Harde, K.W. & Lohse, G.A.: Die Käfer Mitteleuropas, Band 9. Goecke & Evers: Krefeld, 95 – 299.
- Mohr, K.-H. (1985): Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Coleoptera – Chrysomelidae: Donaciinae, Orsodacninae, Criocerinae, Clytrinae. – Beitr. Ent. 35(2): 219 – 262.
- Mühlenberg, M. (1993). Freilandökologie. 512 S. – 3. Aufl., Quelle & Meyer: Heidelberg, Wiesbaden.
- Nordmann, M. & Hielscher, M. (1994): Zum Vorkommen der Laufkäfer (Coleoptera, Carabidae) auf der ostfriesischen Insel Norderney. – Drosera 94(1/2): 37 – 61.
- Ostendorp, W. (1993): Schilf als Lebensraum. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 68: 173 – 280.
- Palmen, E. (1945): Über Quartierwechsel und submerse Überwinterung einiger terrestrischer Uferkäfer. – Annales Entomologici Fennici 11: 22 – 34.
- Palmen, E. (1949): Felduntersuchungen und Experimente zur Kenntnis der Überwinterung einiger Uferarthropoden. – Suomen Hyönteistieteellinen Aikakauskirja 14, Liite Supplement: 169 – 178.
- Peetz, F. (1932): Beiträge zur Käferfauna des westfälisch-lippischen Weserberglandes (Lamellicornia, Palpicornia, Diversicornia, Heteromera) (Fortsetzung). – Abh. aus dem westfälischen Provinzial-Museum für Naturkunde 3: 287 – 305.

- Pott, R. (1980): Die Wasser- und Sumpflvegetation eutropher Gewässer in der Westfälischen Bucht – Pflanzensoziologische und hydrochemische Untersuchungen. – Abh. Landesmus. Naturkde. Münster 42 (2): 1 – 156.
- Pott, R. (1995): Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. 622 S. – 2. Aufl., Ulmer: Stuttgart.
- Preising, E., Vahle, H.-C., Brandes, D., Hofmeister, H., Tüxen, J. & Weber, H.E. (1990): Die Pflanzengesellschaften Niedersachsens. Bestandsentwicklung, Gefährdung und Schutzprobleme. 20/7: Salzpflanzengesellschaften der Meeresküste und des Binnenlandes. 20/8: Wasser- und Sumpfpflanzengesellschaften des Süßwassers. – Naturschutz Landschaftspfl. Niedersachs. 20/7-8: 1 – 161, Hannover.
- Ricklefs, R.E. (1990): Ecology. 896 S. – 3. Aufl., W.H. Freeman and Company: New York.
- Sachs, L. (1992): Angewandte Statistik: Anwendung statistischer Methoden. 846 S.- 7. Aufl., Springer Verlag: Berlin, Heidelberg, New York.
- Schmidt, J. (1994): Revision der mit *Agonum* (s.str.) *viduum* (Panzer, 1797) verwandten Arten (Coleoptera, Carabidae). – Beitr. Ent. 44(1): 3 – 51.
- Schoppenhorst, A., Handke, U., Carius, W. & Hellbernd, L. (1997): Huchtiger Ochtum: Zwischenbilanz einer fünfjährigen Untersuchung über die Ansiedlungserfolge verschiedener Tiergruppen an einem neu angelegten Flußlauf in Bremen. – Bremer Beiträge für Naturkunde und Naturschutz 3: 165 – 176.
- Terlutter, H. (1995): Das Naturschutzgebiet Heiliges Meer. 144 S. – Westfälisches Museum für Naturkunde, Landschaftsverband Westfalen-Lippe: Münster.
- Thiele, H.U. (1977): Carabid beetles in their environments. 369 S. – Springer: Berlin.
- Topp, W. (1988): Besiedlung einer neu entstandenen Insel durch Laufkäfer (Col., Carabidae). – Zool. Jb. Syst. 115: 329 – 361.
- Turin, H., Alders, K., den Boer, P.J., van Essen, S., Heijerman, Th., Laane, W. & Penterman, E. (1991): Ecological characterization of carabid species (Coleoptera, Carabidae) in the Netherlands from thirty years of pitfall sampling. – Tijdschrift voor Entomologie 134: 279 – 304.
- van Huizen, T.H.P. (1977): The significance of flight activity in the life cycle of *Amara plebeja* Gyl. (Coleoptera, Carabidae). – Oecologia 29: 27 – 41.
- Vogt, H. (1967): Cucujidae. – In: Freude, H., Harde, K.W. & Lohse, G.A.: Die Käfer Mitteleuropas, Band 7. Goecke & Evers: Krefeld, 83 – 103 S.
- Wasner, U. (1977): Die *Europhilus*-Arten (*Agonum*, Carabidae, Coleoptera) des Federseerieds. Vergleichende Studien zur Ökologie sympatrischer Arten engster Verwandtschaft. – Diss. Univ. Tübingen.
- Wasner, U. (1979): Zur Ökologie und Biologie sympatrischer *Agonum* (*Europhilus*)-Arten (Carabidae, Coleoptera). I. Individualentwicklung und Gonadenreife, Generationsaufbau, Eiproduktion und Fruchtbarkeit. – Zool. Jb. Syst. 106: 105 – 123.
- Wautier, V. (1971): Un phenomene social chez les Coleopteres: Le gregarisme de *Brachinus* (Caraboidea, Brachinidae). – Insectes Soc. 18: 1– 84.
- Westhoff, F. (1881): Die Käfer Westfalens 1. – Verh. Naturhist. Ver. Preuß. Rheinl. Westf. Suppl. 38: 1 – 140.
- Wilmanns, O. (1998): Ökologische Pflanzensoziologie. 405 S. – Quelle & Meyer: Wiesbaden.
- Ziegler, W. (1968): Ergänzungen zur Laufkäferfauna des Niederelbegebietes und Schleswig Holsteins. – Bombus 2(40/41): 158 – 162.