

Zur Bedeutung von Amphibienlarven
für die Populationsentwicklung des Gemeinen Gelbrandkäfers
Dytiscus marginalis, L. 1758

Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades (Dr. rer. nat.)

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

vorgelegt von

Jochen Gerhard Mölle

aus

Birkenfeld / Nahe

Bonn 2001

Angefertigt mit Genehmigung der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der
Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

1. Referent: Prof. Dr. Gerhard Kneitz
2. Referent: Prof. Dr. Wolfgang Böhme

Danksagung

Neben dem Dank, der all jenen gilt, die mich bei der Anfertigung dieser Arbeit nicht gestört oder gar unterstützt haben, möchte ich folgenden Personen bzw. Institutionen ganz besonders danken:

- Herrn Prof. Dr. Gerhard Kneitz. für die Betreuung der Arbeit und die herzliche Zusammenarbeit während des Forschungsprojektes und während meiner wissenschaftlichen Hilfskrafttätigkeit innerhalb seiner Arbeitsgruppe
- Herrn Prof. Dr. Wolfgang Böhme für die die Übernahme des Korreferates, die stete Hilfsbereitschaft und die Auskunft zu bisher unpublizierten Beobachtungen, welche von besonderem Interesse für die vorliegende Arbeit sind.
- Herrn Winfried Weiler, für seine hemmungslos harte aber auch konstruktive Kritik zu allen Phasen der Bearbeitung des Themas
- dem Bundesamt für Naturschutz für die Finanzierung der Untersuchungen im Rahmen des E+E-Vorhabens
- Herrn Abs und der Gemeinde Wachtberg, den Eigentümern der Untersuchungsgewässer im Drachenfelser Ländchen, für die Erlaubnis dort Käfer und Amphibien zu fangen
- dem Grafen v. Hatzfeld und Forstdirektor Dr. Straubinger für die Erlaubnis in den Gewässern der Hatzfeld-Wildenburg'schen Forstverwaltung Untersuchungen durchzuführen
- dem Forstamt Röttgen für die Erlaubnis in den Gewässern des Kottenforstes Wasserkäfer zu fangen
- dem Amt für Natur- und Landschaftsschutz des Rhein-Sieg-Kreises, der Stadt Bonn und der Bezirksregierung Koblenz für die Ausnahmegenehmigungen zum Fang und der Entnahme von Tieren der untersuchten Arten

Inhaltsverzeichnis:

Schlüsselwörter / Keywords	1
Zusammenfassung	1
Summary	2
1 Einleitung	4
2 Langfristige Freilandhebungen bei Bonn	7
2.1 Beschreibung der Untersuchungsgebiete	9
2.1.1 Agrarlandschaft „Drachenfesler Ländchen“ (U1)	9
2.1.1.1 Geologie und Landschaft	9
2.1.1.2 Klima	9
2.1.1.3 Die Untersuchungsgewässer	10
2.1.1.3.1 Gewässer 1 („Parkteich“)	11
2.1.1.3.2 Gewässer 2 („Erlenmaar“)	12
2.1.1.3.3 Gewässer 3	15
2.1.1.3.4 Die Folienteiche	15
2.1.1.3.4.1 Gewässer A	18
2.1.1.3.4.2 Gewässer B	19
2.1.1.3.4.3 Gewässer C	19
2.1.1.3.4.4 Gewässer D	20
2.1.2 Staatsforst „Kottenforst“ (U2)	20
2.2 Erfassungsmethoden	21
2.2.1 Wasserkäfer	21
2.2.1.1 Die Auftauchfalle	21
2.2.1.2 Käscher- und Handfänge	22
2.2.1.3 Individuelle Markierungen	22
2.2.2 Amphibien	23
2.2.2.1 Eimer- und Auftauchfallenfänge	23
2.2.2.2 Laichballenzählung	24
2.2.2.3 Erfassung der mittleren Eizahlen pro Gelege	24
2.3 Datenauswertung	25
2.3.1 Die Wasserkäferzönosen	25
2.3.2 Relative Populationsgrößenabschätzung beim <i>D. marginalis</i>	26
2.3.2.1 Die Fangabundanzen (F_i)	27
2.3.2.2 Korrigierte Fangabundanzen (F_i')	27
2.3.2.3 Die Fangdominanzen (D_s)	28
2.3.3 Absolute Populationsgrößenabschätzung beim <i>D. marginalis</i>	29
2.3.3.1 Etablierte Schätzmethoden	29
2.3.3.2 Sequentielle Schätzung anhand kleiner Stichproben (MÖLLE 2000)	30
2.3.3.2.1 Übersicht der verwendeten Parameter und statistischen Größen	31
2.3.3.2.2 Erläuterung der Methode	31
2.3.3.2.3 Überprüfung der Methode durch Simulationen und Freilandbeispiele	32
2.3.4 Berechnung des Jungtieranteils (J_j) der Gelbrandkäferpopulationen	33

2.3.5 Die Amphibienpopulationen	36
2.3.5.1 Die Eizahlen der Froschlurche	36
2.3.5.2 Anzahl abwandernder Jungtiere	36
2.3.5.3 Die mittlere Kaulquappenzahl (\bar{Q}_j)	37
2.3.6 Räuber-Beute-Korrelationen	38
2.4 Ergebnisse	39
2.4.1 Die Wasserkäferzönosen der Untersuchungsgewässer	39
2.4.2 Der Gelbrandkäfer	42
2.4.2.1 Fangentwicklung	42
2.4.2.2 Die individuellen Fangwahrscheinlichkeiten (p_i)	43
2.4.2.3 Häufigkeiten	44
2.4.2.3.1 Verbreitung	44
2.4.2.3.1.1 Fangabundanzen (F_{xi})	44
2.4.2.3.1.2 Korrigierte Fangabundanzen (F_{xi}')	45
2.4.2.3.1.3 Fangdominanzen (D_{xs})	46
2.4.2.3.2 Fluktuation der <i>Dytiscus</i> -Populationen	46
2.4.2.3.3 Überprüfung der Sequentiellen Populationsgrößenschätzung	50
2.4.2.3.3.1 Zum Verlauf der Schätzwertentwicklung bei kleinen Stichproben unter Idealbedingungen	50
2.4.2.3.3.2 Zum Verlauf der Schätzwertentwicklung bei großen Stichproben unter Idealbedingungen	54
2.4.2.3.3.3 Zum Verlauf der Schätzwertentwicklung bei unterschiedlichen Fangwahrscheinlichkeiten (p_i)	56
2.4.2.3.3.4 Zum Verlauf der Schätzwertentwicklung bei offenen Populationen	57
2.4.2.3.3.5 Fallbeispiele aus dem Freiland	58
2.4.2.3.4 Geschätzte Populationsgrößen, Jungtier-, Alttier- und Zuwandereranteile	60
2.4.2.3.5 Geschlechterverhältnis	62
2.4.2.4 Biotopvernetzung	62
2.4.2.5 Die Larven	62
2.4.2.5.1 Verbreitung	62
2.4.2.5.2 Fluktuation	62
2.4.2.5.3 Oszillation	62
2.4.2.6 Aktivitätszeiten der Imagines	62
2.4.3 Die Amphibienpopulationen der Untersuchungsgewässer	62
2.4.3.1 Die Laichpopulationen der Urodela	62
2.4.3.2 Die Eiablage früh ablaichender Froschlurche in den Folienteichen	62
2.4.3.3 Die Metamorphosehäufigkeiten der Amphibien	62
2.4.3.4 Metamorphosehäufigkeiten der früh ablaichenden Froschlurche	62
2.4.3.5 Die geschätzten mittleren Kaulquappenhäufigkeiten (\tilde{Q}_{xj})	62
2.4.4 Räuber-Beute-Vergleiche im Untersuchungsgebiet 1	62
2.4.4.1 Verteilung auf die Gewässer	62
2.4.4.2 Fluktuation	62
2.4.4.3 Differenziertere Betrachtung der Häufigkeitsverhältnisse	62
2.4.4.4 Die Entwicklungszeiten	62
2.5 Diskussion	62
2.5.1 Zum Einfluß großer Amphibienpopulationen auf die Gewässerzoozönosen	62

2.5.2 Die Sequentielle Populationsgrößenschätzung	62
2.5.3 Gemeinsame Verbreitungsmuster von <i>D. marginalis</i> und den Larven früh im Jahr ablaichender Froschlurche	62
2.5.4 Synchronisierung der Larvalzeiten des <i>D. marginalis</i> mit seinen Beutetieren	62
2.5.5 Ressourcennutzung des <i>D. marginalis</i>	62
2.5.5.1 Das Migrationsverhalten	62
2.5.5.2 Reaktionsvermögen bei Umweltveränderungen	62
2.5.5.3 Aktivitätsschwankungen zur Konkurrenzvermeidung	62
3 Überprüfung der Räuber-Beute-Verteilung in einem dritten Untersuchungsgebiet (U3)	62
3.1 Geologie und Landschaft	62
3.2 Klima	62
3.3 Untersuchungsgewässer	62
3.4 Methoden	62
3.4.1 Erfassung	62
3.4.1.1 <i>Amphibia</i>	62
3.4.1.2 <i>D. marginalis</i>	62
3.5 Ergebnisse	62
3.5.1 Amphibien	62
3.5.2 Gelbrandkäfer	62
3.5.3 Räuber-Beute-Korrelationen	62
3.6 Diskussion	62
4 Laboruntersuchungen	62
4.1 Einleitung	62
4.2 Erfassungsmethoden	62
4.2.1 Die Versuchsanlage	62
4.2.2 Beutevergleiche (Versuchsreihen 1-3)	62
4.2.3 Prädationswirkungen im Vergleich mit Nahrungskonkurrenten (Versuchsreihe 4)	62
4.2.4 Schlupfzeitenvergleiche von <i>D. marginalis</i> -Larven und Kaulquappen (Versuchsreihe 5)	62
4.2.5 Eiablage- und Schlupfzeitenvergleiche verschiedener <i>Dytiscus</i> -Arten (Versuchsreihe 6)	62
4.3 Datenauswertung	62
4.3.1 Beutevergleiche (Versuchsreihen 1-3)	62
4.3.2 Prädationswirkungen im Vergleich mit Nahrungskonkurrenten (Versuchsreihe 4)	62

4.3.3 Eiablage- und Schlupfzeitenvergleiche verschiedener <i>Dytiscus</i> -Arten (Versuchsreihe 6)	62
4.4 Ergebnisse	62
4.4.1 Temperaturentwicklung in den Versuchsaquarien	62
4.4.2 Beutevergleiche (Versuchsreihen 1-3)	62
4.4.2.1 Einfluß der Kaulquappendichte (Versuchsreihe 1)	62
4.4.2.2 Die Ausnutzung des Nahrungsangebots (Versuchsreihen 1 u. 3)	62
4.4.2.3 Einseitige Ernährung (Versuchsreihe 2)	62
4.4.3 Prädationswirkungen im Vergleich mit Nahrungskonkurrenten (Versuchsreihe 4)	62
4.4.4 Schlupfzeitenvergleiche von <i>D. marginalis</i> -Larven und Kaulquappen (Versuchsreihe 5)	62
4.4.5 Eiablage- und Schlupfzeitenvergleiche verschiedener <i>Dytiscus</i> -Arten (Versuchsreihe 6)	62
4.5 Diskussion	62
4.5.1 Selbstregulation der <i>D. marginalis</i> -Populationen in Abhängigkeit von der Beutetierqualität	62
4.5.2 Prädationswirkungen des Gelbrandkäfers im Vergleich mit seinen Nahrungskonkurrenten	62
4.5.3 Anpassung der Eiablagezeiten an die Entwicklungszeiten der Kaulquappen	62
4.5.4. Zur Einnischung europäischer <i>Dytiscus</i> -Arten und dem Konkurrenzvorteil des <i>D. marginalis</i>	62
5 Schlußfolgerungen	62
7 Literatur	62
8 Anhang	62
8.1 Zuwanderungsraten der Gelbrandkäferpopulationen (vgl. Kap. 2.4.2.4)	62
8.2 Ergänzende Abbildungen zu den Räuber-Beute-Vergleichen (Kap. 2.4.4.2)	62
9. Vorveröffentlichungen (beiliegend)	62
Lebenslauf	Fehler! Textmarke nicht definiert.

Schlüsselwörter

Dytiscus marginalis, Kaulquappen, Populationsökologie, Räuber-Beute-Beziehung, Auftauchfalle, Populationsgrößenschätzung, Selbstregulation, Ökologische Nische

Keywords

Dytiscus marginalis, tadpoles, population ecology, predator-prey relationship, Surfacing trap, population estimation, self-regulation, ecological niche

Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit der Frage, inwiefern Amphibienlarven sich auf die Populationsentwicklung und Verbreitung des Gemeinen Gelbrandkäfers *Dytiscus marginalis* auswirken können. Dazu wurden in drei getrennten Untersuchungsgebieten und im Labor zahlreiche Indizien für eine eventuelle Abhängigkeit des Käfers von diesen Beutetieren überprüft.

Im Freiland konnten u.a. die Verbreitungsmuster und Fluktuationen beider Tiergruppen präzise dokumentiert werden. Dies geschah ohne Unterbrechung von 1992 bis 2000 in 7 Gewässern einer südlich von Bonn gelegen Agrarlandschaft und von 1995 bis 1997 in 9 Gewässern in einem westlich von Bonn gelegenen Staatsforst. Dafür wurde eine besonders struktur- und tierschonende Lebendfangmethode, die sog. Auftauchfalle, konstruiert. Für die statistische Abschätzung der Käferpopulationen wurde eine der Biologie des *D. marginalis* und den vorliegenden Erfassungsmöglichkeiten angepaßte robuste Fang-Markierungs-Wiederfang-Methode für langfristige Schätzungen mit kleinen Stichproben entwickelt.

Zur Überprüfung der in den ersten beiden Untersuchungsgebieten beobachteten Verteilungsmuster wurden 1998 noch zusätzlich die betreffenden Tierbestände in 26 Kleingewässern dreier etwa 50 km entfernt gelegener Mittelgebirgstäler erfaßt.

Zwecks vergleichender Untersuchungen unter definierten Bedingungen wurde eine Batterie von 24 gleichartigen Versuchsaquarien aufgestellt. Dort wurden die Entwicklungserfolge kleiner *D. marginalis*-Larven-Populationen bei unterschiedlichem Nahrungsangebot ermittelt. Außerdem wurde in diesen Aquarien nach Unterschieden bzw. Gemeinsamkeiten der Phänologien verschiedener *Dytiscus*-Arten im Vergleich zu heimischen Anuren gesucht.

Die Freilandhebungen lieferten gleiche Verbreitungsmuster des Käfers mit der Summe der frühzeitig im Jahr ablaichenden Froschlurcharten *Bufo bufo*, *Rana temporaria* und *Rana*

dalmatina in allen drei Untersuchungsgebieten. Besonders in den künstlich angelegten Kleinteichen der Agrarlandschaft konnte präzise die Synchronverteilung des Räubers mit den Kaulquappen dieser drei Beutetierarten sowie ihr gemeinsames Verschwinden im Verlauf der Untersuchungen dokumentiert werden.

Die Laboruntersuchungen zeigten, daß die gemeinsamen Verbreitungsmuster dieser Tiergruppen auf eine direkte Abhängigkeit der Käferlarven von den Kaulquappen der betreffenden Arten zurückzuführen sind. So hing in den Versuchsaquarien der Entwicklungserfolg einer *Dytiscus*-Larven-Population stets ausschließlich von der Dichte der Amphibienlarven ab und wurde durch den Kannibalismus der Käferlarven selbstreguliert.

Weiterhin konnte sowohl im Freiland als auch im Labor eine präzise Adaptierung der Entwicklungszeiten des *D. marginalis* an jene der frühzeitig ablaichenden Froschlurche beobachtet und als direkte Anpassung des Käfers beschrieben werden. Außerdem wurde die im Vergleich mit interspezifischen Nahrungskonkurrenten ausgesprochen gute und nachhaltige Ressourcennutzung des Gelbrandkäfers dokumentiert.

Diese und alle weiteren hier untersuchten Indizien sprechen eindeutig dafür, daß der *D. marginalis* zwar ein breites Nahrungsspektrum nutzen kann, für seine Larvalentwicklung aber unbedingt auf Amphibienlarven angewiesen ist. Der große Erfolg dieser Käferart ist darin begründet, daß sie sich im Gegensatz zu anderen Arten ihrer Gattung auf die ebenfalls besonders häufigen und weit verbreiteten „Frühlaicher“ unter den Froschlurchen spezialisiert hat. Dafür wurden weitere Anpassungsstrategien entwickelt, von denen einige hier aufgedeckt werden konnten.

Summary

The importance of amphibian larvae in the population development of the large diving beetle *Dytiscus marginalis*, L. 1758

The present study addresses the extent to which amphibian larvae can affect the population development and distribution of the large diving beetle *Dytiscus marginalis*. Numerous indicators of the potential dependency of the beetle on this prey were investigated in three separate field study areas and in the laboratory.

The distribution patterns and fluctuations of both groups were documented in detail in the field. The data were collected without interruption from 1992 to 2000 in seven ponds located in an agricultural landscape south of Bonn, Germany, and from 1995 to 1997 in nine ponds located in a forest west of Bonn. For this purpose, a surfacing trap was constructed as a

method of live-trapping that is particularly easy on the environment and the animals. In order to statistically estimate beetle populations, a reliable mark-release-recapture method (MRR) adapted to the biology of *D. marginalis* and the prevailing study conditions was developed for long-term estimates with small sample sizes.

The distribution pattern observed in the first two study areas was re-examined in 1998 by additionally surveying corresponding populations in 26 small bodies of water located in three hill-country valleys 50 km away.

Twenty-four aquariums were set up for comparative testing under controlled conditions. The development of small populations of *D. marginalis* larvae exposed to different feeding resources was recorded. In addition, similarities and differences between the phenologies of different *Dytiscus* species and indigenous anurans were also analysed in these aquariums.

The field surveys showed that the distribution pattern of the beetle was the same in all three study areas as that of the anuran species *Bufo bufo*, *Rana temporaria* and *Rana dalmatina*, which spawn early in the year. The synchronous distribution of the predator with the tadpoles of these three prey species, as well as the disappearance of the two during the course of the surveys, was documented in particularly great detail in the man-made ponds located in the agricultural region.

The laboratory studies indicated that the common distribution patterns of these animal groups can be attributed to a direct dependence of the beetle larvae on the tadpoles of the respective species. In the aquariums, for example, the successful development of a population of *Dytiscus* larvae was consistently and exclusively dependent on the density of the amphibian larvae and self-regulated by the cannibalism of the beetle larvae.

The precise adaptation of the development phases of *D. marginalis* to the early-spawning anurans was observed in both the field and the laboratory, and could thus be described as a direct adaptation of the beetle. The extremely effective and sustained resource utilisation of the large diving beetle compared to interspecific food competitors was also documented.

These, and all other indicators examined in this study, clearly show that, although *D. marginalis* can utilise a broad food spectrum, its larval development is contingent upon the presence of amphibian larvae. The great success of this beetle species can be attributed to the fact that, unlike other species in the genus, it has specialised on widely distributed species of "early-spawning" anurans that are also very abundant. The large diving beetle has developed additional adaptation strategies for this purpose, several of which have been identified here.

1 Einleitung

Der Gemeine Gelbrandkäfer *Dytiscus marginalis*, L. 1758 ist weit verbreitet und der bekannteste wasserlebende Käfer im deutschsprachigen Raum (BROCKHAUS 1988). So gibt es auch allerhand über diesen Käfer zu lesen, nicht immer in überzeugender Form (Abb. 1).



Abb. 1: Zweifelhafte Darstellung des *Dytiscus marginalis* auf dem Blatt eines Laubbaumes in dem Kinderbuch: „Dein buntes Wörterbuch der Tiere“ (BEAUMONT & PIMONT 1994).

In Fischereikreisen ist der Käfer als Fischräuber gefürchtet (z.B. MUUS & DAHLSTRÖM 1968, REHBRONN 1980, ZEISKE & PLOMANN 1980). Auch wenn bisher kein Fall bekannt ist, in dem der Gelbrand nachweislich meßbaren Einfluß auf die Größe von Fischpopulation genommen hat, hört man immer wieder von großen Schäden, welche diese Tiere angeblich anrichten sollen. Auch WESENBERG-LUND (1943, S. 281) äußert sich dazu und schreibt: „Manche Fischteiche mußten, wie berichtet wird, wegen des Überhandnehmens von Schwimmkäfern aufgegeben werden.“ wobei ausschließlich der *D. marginalis* verantwortlich sein soll. Selbst der Biologe KORSCHOLT (1924) empfiehlt in seiner außergewöhnlich detaillierten und umfangreichen Monographie des *D. marginalis* bezüglich dessen Bekämpfung u.a.: „Ratsamer scheint es, die Käfer auch in den nicht wirtschaftlichen Zwecken dienenden Gewässern zu vernichten.“

Mehr als die Imago ist die Larve als gefräßiger Räuber gefürchtet, weshalb sie auch schon vor langer Zeit ohne Kenntnis systematischer Zuordnung „Pfriem- oder Mordwurm“ (SWAMMERDAM 1669) und in England „watertiger“ (NAUMANN 1955) genannt wurde. Der Verhaltensforscher KONRAD LORENZ (1964, S. 24, 25) nennt die Larve gar ein „furchtbares

Raubtier“, neben dem „gemessen an der verhältnismäßigen Größe der Beutetiere, der Freßgier und dem Raffinement der Tötungsmethode so berüchtigte Räuber wie Tiger, Löwen, Wölfe, Mörderwale, Haie und Raubwespen verblassen. Sie alle sind wahre Lämmer gegen die Dytiscuslarve. ... „Beute“ aber ist diesem Räuber alles, was sich bewegt oder einigermaßen „nach Tier riecht“. Es ist mir wiederholt passiert, daß ich, ruhig im Wasser eines Tümpels stehend, von der Dytiscuslarve „gefressen“ wurde. ... Dytiscuslarven aber fressen gleichgroße Artgenossen auch dann, wenn genug andere Nahrung vorhanden ist. Und das tut, soviel ich weiß, kein anderes Tier.“.

Der *Dytiscus marginalis* ist nicht nur berüchtigt, sondern auch der mit Abstand bestuntersuchte wasserlebende Käfer. Neben einer langen Reihe von Autoren müssen in diesem Zusammenhang vor allem Hans BLUNCK (1909, 1912a, b, 1913a, b, 1914, 1916a, b, 1917, 1923a, 1924, 1929) und Eugen KORSCHOLT (1923, 1924) genannt werden, deren Publikationen heute noch weitgehend den Wissensstand zum Gemeinen Gelbrandkäfer dominieren. Während sich Blunck mit weit über 1000 publizierten Seiten äußerst umfangreich mit der Biologie des Käfers beschäftigte, widmete sich Korscholt in seiner 1827 Seiten starken und ungewöhnlich gründlichen Monographie zu großen Teilen auch der Morphologie und Histologie der Art. Seit dieser Zeit hat sich die Vorstellung von der außergewöhnlichen Aggressivität der Larve, die unter ständiger und uneingeschränkter Kannibalismusbereitschaft alles frißt, was sie überwältigen kann, bis heute gehalten.

Da der Käfer in Mitteleuropa in fast jedem Kleingewässer zu finden ist (KOCH 1995), überrascht es nicht, daß auch ich ihn 1992 bei meinen Untersuchungen innerhalb des E+E-Vorhabens „Amphibienlebensräume“ (SCHÄFER 1993, SCHÄFER & G. KNEITZ 1993, G. KNEITZ et al. 1996, S. KNEITZ 1998), in jedem untersuchten Gewässer antraf. So floß die Art auch in meine 1994 verfaßte Diplomarbeit mit dem Thema „Phänologie und Ausbreitung von Wasserkäfern in einer Agrarlandschaft mit zahlreichen Feuchtgebieten“ maßgeblich ein. Dieses E+E-Vorhaben wurde vom Bundesamt für Naturschutz finanziert und vom Bund für Umwelt und Naturschutz Deutschland (BUND) betreut. Wegen der aktuellen Problematik des "amphibian-decline" (z.B. BLAUSTEIN & WAKE 1990, BEEBEE 1992) und den im Untersuchungsgebiet beobachteten starken Populationsschwankungen der Amphibien (SCHAEFER 1993) war auch die Rolle der Schwimmkäfer als Amphibien-Prädatoren für das Forschungsprojekt von besonderem Interesse. Deshalb wurden von mir dort umfangreiche Untersuchungen zur Biologie und Populationsentwicklung des Gemeinen Gelbrandkäfers, der mit Abstand größten Wasserkäferart im Gebiet, durchgeführt. Nachdem sich daraus erstaunliche Spekulationen zu einem besonderen Räuber-Beute-Verhältnis mit den Amphibien entwickel-

ten, wurden die Untersuchungen ab 1996 noch intensiviert und zu vorliegender Dissertation ausgebaut.

Dabei sollte untersucht werden, ob und wie die Amphibien verschiedener Arten Einfluß auf die Verteilung des *Dytiscus marginalis* in der Landschaft nehmen. Im Vordergrund stand die Rolle der Amphibienlarven als Beutetiere für die Gelbrandkäfer. Insbesondere, ob der Gelbrand ganz entgegen den Literaturangaben in gewisser Weise ein Nahrungsspezialist ist, der zwar ein breites Nahrungsspektrum hat, aber ohne Amphibienlarven nicht in der Lage ist autochthone Populationen zu bilden oder zu erhalten.

Dies sollte vor allem durch Vergleiche der Verbreitungsmuster von Räubern und Beutetieren und durch die Suche nach speziellen Anpassungen des Gelbrandkäfers geschehen.

Dazu wurden die Erhebungen in den Gewässern des E+E-Vorhabens noch durch zusätzliche Freilanduntersuchungen in zwei weiteren Untersuchungsgebieten und durch umfangreiche Laboruntersuchungen ergänzt.

2 Langfristige Freilandhebungen bei Bonn

Der Hauptteil der Freilanduntersuchungen fand südlich von Bonn in zwei klar voneinander getrennten Gebieten statt, die beide am Nordrand des Rheinischen Schiefergebirges gelegen sind (Abb. 2). Während das erste (U1) in der intensiv bewirtschafteten Agrarlandschaft des Drachenfelder Ländchens liegt, befindet sich das zweite (U2) inmitten des großen Staatsforstes Kottenforst.

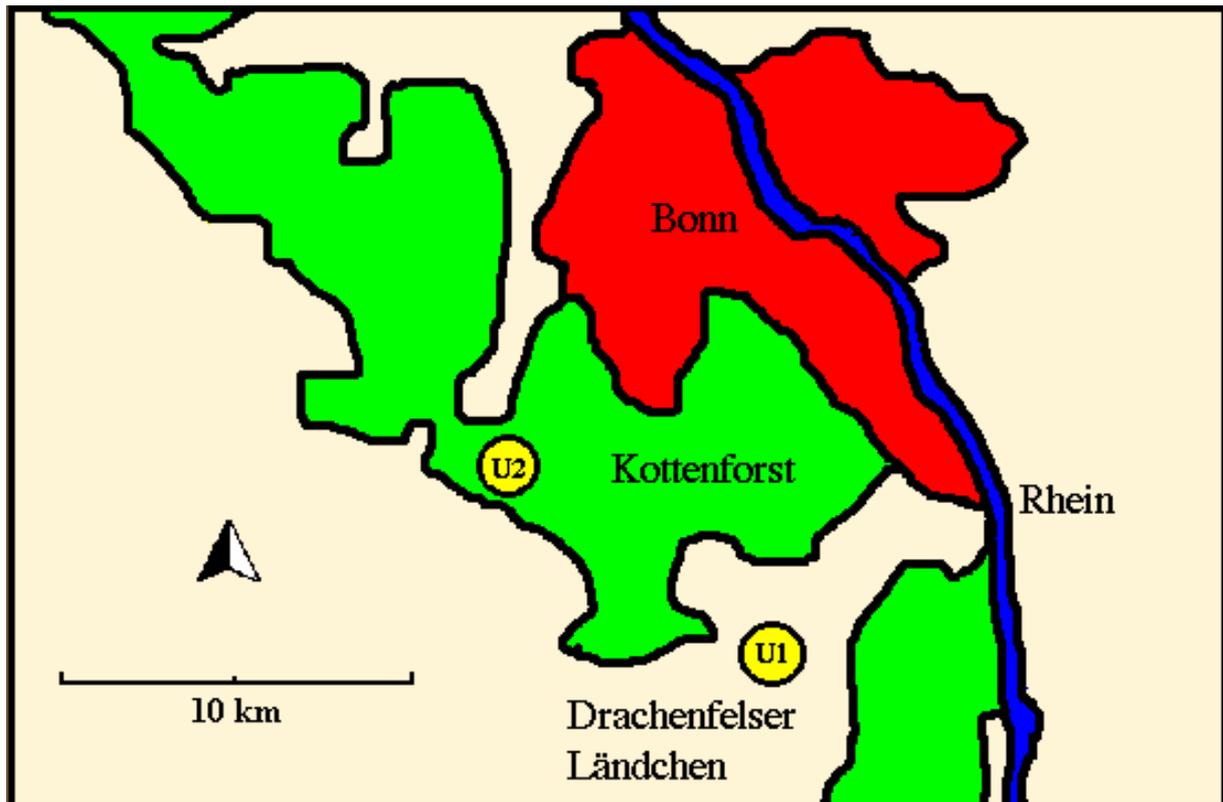


Abb. 2: Lage der Untersuchungsgebiete 1 und 2; größere Waldgebiete sind grün, Agrarlandschaft braun, Wohnflächen der Stadt Bonn rot und der Rhein blau gefärbt.

Im U1 wurden in 7 künstlich angelegten Gewässern unterschiedlichen Alters von 1992 bis 2000 kontinuierlich die Wasserkäfer- und Amphibienpopulationen quantitativ erfasst.

Im U2 wurde in 10 ebenfalls stark anthropogen geprägten Gewässern zwei bis drei Jahre lang unregelmäßig nach zusätzlichen Hinweisen zur Biotopvernetzung und Phänologie des *Dytiscus marginalis* gesucht. Die Gewässer dieses Gebietes waren u.a. auch deshalb eine Bereicherung für die Untersuchungen, da dort, ganz im Gegensatz zum U1, während der Untersuchungen kein Biotop-Management betrieben wurde.

Folgende Größen standen im Vordergrund der Freilandbetrachtungen:

1. Die Häufigkeitsverteilung und -entwicklung von Larven, neuen Imagines (\triangleq jeweils neue Generation eines Untersuchungsjahres), alten (≥ 1 Jahr alt) und zugewanderten Imagines des *Dytiscus marginalis* einerseits und den Eizahlen, mittleren Larvendichten und Metamorphosehäufigkeiten der Froschlurche andererseits als Vergleichsgrößen auf der Suche nach signifikanten Synchronverteilungen von Prädatoren und ihren wichtigsten Beutetieren (U1).
2. Die Phänologien und Aktivitätsmuster von Gelbrandkäfern und Amphibien im Vergleich, um die zeitlichen Grundlagen zur effizienten Nahrungsausnutzung der *Dytiscus*-Larven zu untersuchen und diese als Anpassung des Räubers an seine Beutetiere zu diskutieren (U1, U2).
3. Das Geschlechterverhältnis und die Biotopvernetzung des *D. marginalis* (U1, U2), um die Intensität der Ausnutzung der Ressourcen zu ermitteln.
4. Die Wasserkäferzönosen zur Charakterisierung und Beschreibung der Sukzession der Untersuchungsgewässer auf der Suche nach Wechselwirkungen von Amphibien- und *Dytiscus*-Populationen mit den anderen aquatilen Käfern in den Gewässern (U1, U2).
5. Umfang und Fluktuation der Molchpopulationen als Nahrungskonkurrenten des *D. marginalis* (U1, U2).

Die allermeisten Freilanddaten wurden in der Agrarlandschaft „Drachenfelser Ländchen“ der Gemeinde Wachtberg gesammelt und konnten durch viele Daten aus dem von 1988 bis 1995 dort durchgeführten und in der Einleitung erwähnten E+E-Vorhaben (SCHÄFER 1993, SCHÄFER & KNEITZ, G. 1993, INDEN-LOHMAR 1991, 1997, 1995, MÖLLE 1994, PAAPE 1994, WENZEL 1995, KUPFER 1996, MELZER 1996, RAU 1996, SCHMITZ 1996, KNEITZ, G. et al. 1996, KNEITZ, ST. 1998) ergänzt werden. Hier fanden u.a. präzise Untersuchungen zu den Bestandsgrößen der Amphibien, der Libellen, der Wasserwanzen und eben der Wasserkäfer statt. Da das Projekt 1995 auslief, liegen seitdem teilweise nur noch ungenaue Daten zu den Amphibien- und den Libellenpopulationen vor.

Wie sich zeigen sollte, war die kleinstrukturierte und gewässerarme Agrarlandschaft des Drachenfelser Ländchens für solche Erhebungen besonders gut geeignet, da es aufgrund der Gewässerarmut hier möglich war, alle Populationen und Teilpopulationen zu überblicken und gut gegeneinander abzugrenzen.

2.1 Beschreibung der Untersuchungsgebiete

2.1.1 Agrarlandschaft „Drachenfesler Ländchen“ (U1)

Da das Gebiet in der Vielzahl der hier durchgeführten Arbeiten bereits genau beschrieben wurde, werden hier nur die für die Käferuntersuchungen wesentlichen Aspekte genannt.

2.1.1.1 Geologie und Landschaft

Die Rheinterrassenstufe „Drachenfesler Ländchen“ liegt linksrheinisch am Nordrand des Rheinischen Schiefergebirges im Grenzsäum zur Niederrheinischen Bucht und bedeckt eine Fläche von knapp 5000 ha. Die unterdevonischen Sedimentationsschichten wurden vor 350 Mio. Jahren (= Oberdevon bis Karbon) während der Mittelgebirgsfaltung auf etwa 200 m Höhe gehoben und bildeten den Sockel der Terrassenstufe. Vulkanische Tätigkeiten im Quartär und Tertiär und die Terrassenbildung des Rheins durch den Wechsel von Glazial- und Interglazialzeiten gaben der Landschaft ihre heutige Gestalt. Sie fällt in nordwestlicher Richtung von 269 m bis auf 220 m über NN ab.

So finden wir im Drachenfesler Ländchen zwischen den devonischen Sandstein- und Tonschieferschichten mosaikartig verstreut immer wieder oberflächennahe Kies- und Sandablagerungen aus dem Pleistozän. Die Mutterböden sind erst im Holozän entstanden und bieten als gute bzw. mittelmittlere Parabraunerden und Gley-Parabraunerden zufriedenstellende Voraussetzungen für die landwirtschaftliche Nutzung.

Das Landschaftsbild wird weitgehend durch kleinparzellige, aber intensiv genutzte Acker- und Obstbauflächen bestimmt, die in den feuchteren Tälern häufig dem Grünland weichen (SCHAAKE 1983).

Stauanasse Pseudogleye führten zur Entstehung zahlreicher periodischer Kleingewässer, die größtenteils in der Nachkriegszeit trockengelegt wurden.

Nur der auf der Landesgrenze zu Rheinland-Pfalz liegende „Fritzdorfer Wald“ im Süden und der nördlich gelegene „Kottenforst“ (U2) bilden hier geschlossene Waldgebiete.

Fast ein Fünftel der Fläche des Drachenfesler Ländchens ist Siedlungs- oder Verkehrsfläche (BRÜGGEMANN 1988).

2.1.1.2 Klima

Das subatlantisch-mitteleuropäische Klima der Niederrheinischen Bucht bestimmt auch das Klima des Drachenfesler Ländchens. Dies äußert sich in mäßig warmen Sommern und milden Wintern. Da aber die Terrasse im Übergang der Börde zur Eifel liegt, ist hier auch das rauhere Klima der Hocheifel nicht ohne Einfluß. Dies zeigt sich u.a. in der Vegetationsentwicklung,

die im Allgemeinen 8 bis 10 Tage hinter der des Rheintals zurückbleibt (SCHAAKE 1983). Die mittlere Jahrestemperatur schwankt zwischen 7,8 und 8,5°C. Die Vegetationsperiode ist mit 160 bis 170 Tagen im Jahr deutlich länger als in der angrenzenden Eifel. Der Boden ist im Mittel an 15 bis 30 Tagen im Jahr schneebedeckt (KREMER & CASPERS 1977).

Südwest- und Westwinde mit häufigem Richtungswechsel bedingen die Leelage des Drachenfelder Ländchens im Wind- und Regenschatten der Eifel. In den Jahren von 1961 bis 1990 betrug der durchschnittliche Jahresniederschlag 707,6 l/m² (DEUTSCHER WETTERDIENST 1993). Die langjährige Niederschlagsverteilung hat ihr Maximum in den Monaten Mai bis August.

2.1.1.3 Die Untersuchungsgewässer

Insgesamt wurden 7 künstlich angelegte Gewässer untersucht. Drei der Gewässer (Gewässer 1, 2 und 3) waren schon einige Jahrzehnte vor Beginn des E+E-Vorhabens vorhanden, die vier anderen (Gewässer A, B, C und D) wurden im Oktober/November 1988 für dieses Projekt als Folienteiche angelegt. Während fünf Gewässer relativ nah beieinander und ungefähr in einer Linie entlang des Fritzdorfer Waldes liegen, befinden sich zwei Gewässer etwas isoliert und jenseits der stark befahrenen Landstraße L 123 (Abb. 3).

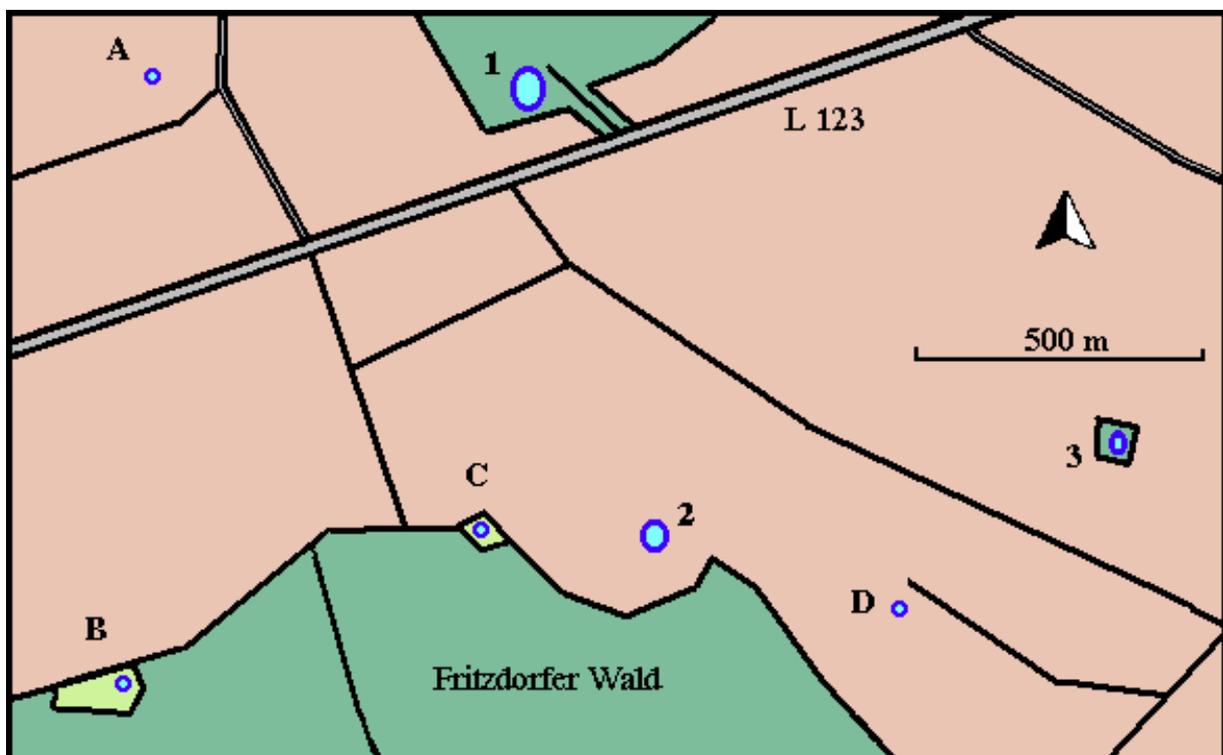


Abb. 3: Lage der Untersuchungsgewässer (ältere Gewässer 1-3 und Folienteiche A-D) im Drachenfelder Ländchen. Gewässer sind blau, Waldflächen dunkelgrün, Wiesenflächen hellgrün und Ackerflächen braun dargestellt.

Weitere Stillgewässer vergleichbarer Struktur und Größe sind im Gebiet nicht zu finden; die nächstgelegenen Amphibienlaichgewässer liegen in größerer Entfernung zum U1.

Da die Gewässer von landwirtschaftlich intensiv genutzten Flächen umgeben sind, waren die Stoffeinträge teilweise beträchtlich, was je nach Gewässer zu recht unterschiedlichen physikalisch-chemischen Parametern führte (Tab. 1).

Tab. 1: Mittelwerte der abiotischen Faktoren in den Untersuchungsgewässern nach den wöchentlichen Messungen von WENZEL (1995); Höchstwerte einer Meßgröße sind rot und Tiefstwerte blau dargestellt.

Gewässer	1	2	3	A	B	C	D
Temperatur (°C)	19,0	19,9	18,3	18,7	20,0	19,4	20,8
pH-Wert	7,7	6,7	6,5	6,9	7,0	6,9	6,9
O₂-Gehalt (%)	73,5	43,0	33,3	54,9	56,5	69,7	83,9
Leitfähigkeit (µS/cm)	490,4	335,4	499,8	860,4	237,2	144,7	84,7
Ammonium (mg/l)	0,32	0,08	0,9	0,16	0,08	0,1	0,08
Nitrit (mg/l)	0,03	0	0,1	0,02	0	0	0
Nitrat (mg/l)	0,6	0	1	0,2	0	0	0,2
Phosphor (mg/l)	0,32	0,03	1,03	0,35	0,02	0,03	0,02

WENZEL (1995) stuft die Gewässer 1, 3 und A im Untersuchungsjahr (1994/95) als stark eutroph ein, während die anderen eher mesotrophen Charakter zeigen. Das wärmste Gewässer ist der nährstoffärmste Folienteich D. Dort wurde außerdem der niedrigste Tageswert der Leitfähigkeit von 58 µS/cm gemessen, während im kältesten Folienteich A mit 1095 µS/cm die höchste Leitfähigkeit nachgewiesen werden konnte.

Insgesamt gesehen waren sich die Gewässer 3 und A sehr ähnlich und unterschieden sich deutlich von allen anderen Gewässern.

2.1.1.3.1 Gewässer 1 („Parkteich“)

Das zu Beginn des 20. Jahrhunderts als „Lustteich“ mit Goldfischen und Seerosen im Park der „Villa Holzem“ angelegte Gewässer ist mit 1200 m² Oberfläche das älteste und größte im Gebiet. Laut Angaben der Bewohner der Villa wurden dazu viele Fuhrwerksladungen Lehm eingetragen, um den Grund abzudichten.

Mit einem Durchlauf und einer Maximaltiefe von 1,2 m ist der Teich bisher nur zweimal ausgetrocknet, nämlich 1976 und 1997. Ein östlich gelegener Entwässerungsgraben dient

periodisch als Zufluß. In westlicher Richtung regelt ein aus Beton gegossener Mönch den Abfluß.

Die Zweige der Ufergehölze überragen rundum das Ufer um mehrere Meter. Nur in südlicher Richtung lockert sich der Wald auf und die intensivere Lichteinstrahlung ermöglicht hier, ebenso wie der geringere Laubeintrag, lockere Uferpflanzenvegetation. Die Sonnenscheindauer ist auch dort jedoch auf ca. 6 Stunden im Maximum reduziert (INDEN-LOHMAR 1991).

Insgesamt ist der Teich sehr arm an höheren Pflanzen. So konnte bisher an submerser Vegetation nur das Krause Laichkraut *Potamogeton crispus* sehr vereinzelt nachgewiesen werden und das auch nur in den Jahren 1993 bis 1995. Frei von Fischen ist der Teich seit seiner ersten Austrocknung 1976 und stellt heute einen ausgezeichneten Amphibienbiotop dar, in dem in den ersten Jahren des E+E-Vorhabens mehrere tausend Berg-, Teich- und Kammolche, mehrere tausend Erdkröten und viele hundert Spring- und Grasfrösche regelmäßig ablaichten (SCHÄFER 1993). In den letzten Jahren des Forschungsprojektes und auch danach hat dort die Amphibienreproduktion deutlich nachgelassen, ist aber immer noch beträchtlich (KNEITZ, ST. 1998, eigene Beobachtungen).

2.1.1.3.2 Gewässer 2 („Erlenmaar“)

Das zweitgrößte Gewässer im Gebiet unterscheidet sich wie Gew. 1 in vielerlei Hinsicht deutlich von allen anderen Gewässern. Es liegt offen inmitten einer landwirtschaftlichen Nutzfläche, ist dicht bewachsen und trocknete in den meisten Untersuchungsjahren in den Sommermonaten aus. Die dichte Vegetation wird vor allem durch *Glyceria fluitans* und in manchen Bereichen durch *Typha latifolia* bzw. *Nymphaea alba* vertreten. Weniger häufig aber in stabilen Beständen sind *Phalaris arundinacea*, *Iris pseudácorus*, *Carex spec.* und *Juncus effusus* anzutreffen. Die Pflanzenverteilung ist im Laufe der Untersuchungen etwa gleich geblieben. Wie in allen anderen Untersuchungsgewässern, erreicht auch im Erlenmaar die Wassertiefe kaum mehr als 1 Meter (Abb. 4).

Der Name „An der Erlenmaar“, der für dieses Gewässer auf topographischen Karten zu finden ist, deutet auf eine ehemalige Bruchwaldfläche der Gewässerumgebung hin. Reste des Bruchwaldes sind noch im etwa 100 m entfernten Fritzdorfer Wald zu finden. Auch die zahlreichen Entwässerungsgräben weisen auf ein ursprünglich sumpfiges Terrain auf dem staunassen tonigen Boden hin. Den Schilderungen eines ortsansässigen Landwirtes zufolge, war das Gebiet noch vor dem letzten Krieg weiträumig von Erlen bestanden, wurde aber in den 30er und 40er Jahren drainiert und in intensiv genutzte Ackerflächen umgewandelt.

Lediglich in einer Senke mit relativ großem Wassereinzugsgebiet blieben Drainierungsmaßnahmen erfolglos (INDEN-LOHMAR 1991).

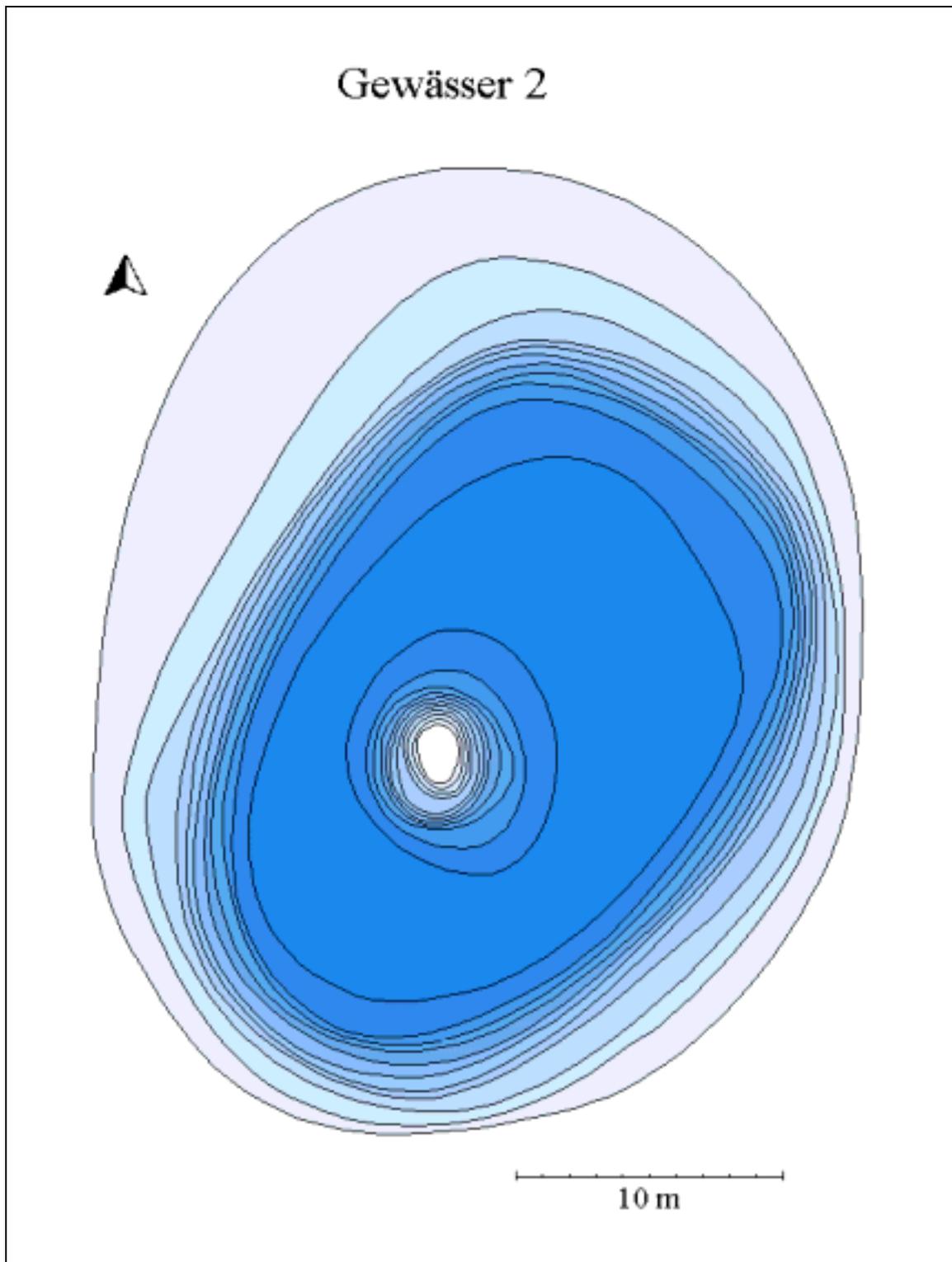


Abb. 4: Isohypsendiagramm des Gewässers 2. Die 22 geschlossenen Linien entsprechen den 11 verschiedenen Wassertiefen in 10cm-Schritten. Dabei sind die Flächen zwischen den Tiefenlinien vom Ufer aus mit zunehmender Tiefe zunehmend dunkler dargestellt bis der tiefste Bereich erreicht ist, wo die Wassertiefe bei hohem Wasserstand zwischen 100 und 110 cm liegt. Etwa zur Gewässermite hin werden die Flächen zwischen den Tiefenlinien wieder heller, da der Untergrund zu einer kleinen Insel hin wieder ansteigt. Die genaue Verteilung der Pflanzenarten aller Untersuchungsgewässer kann der Diplomarbeit (MÖLLE 1994) entnommen werden.

Schließlich nutzten Landwirte und Jäger diesen Zustand und gestalteten die Senke zu einem Angelteich um. Sie baggerten sie tiefer aus, warfen eine Insel auf, pflanzten Seerosen und am Ufer Korkenzieherweiden an, bauten einen Steg, dessen Überreste noch heute im Tümpel umherschwimmen und taufte das Gewässer „Erlenmaar“. Heute liegt das Erlenmaar inselartig inmitten einer fast 100 Morgen großen Agrarparzelle (Abb. 3).

Mit der Fischwirtschaft hatte es 1991 ein Ende, als das Gewässer seit vielen Jahren zum erstenmal vollständig austrocknete. Die Größen der verendeten Karpfen und Aale deuten auf langjährig durchgehende Wasserführung hin. Seitdem trocknete der Tümpel, außer im Jahre 1994, jährlich mindestens einmal aus und war sogar von Oktober 1995 bis September 1998 fast durchgehend trocken (Abb. 5). In diesen Jahren waren die Phasen der Wasserführung zu kurz für die erfolgreiche Reproduktion der Amphibien, deren Zahl dementsprechend kontinuierlich abnahm. Dennoch kamen dann in der wieder wasserreichen Saison 1999 noch etliche Alttiere zum Abläichen, so daß in diesem Jahr auch wieder viele metamorphosierte Jungtiere abwandern konnten.

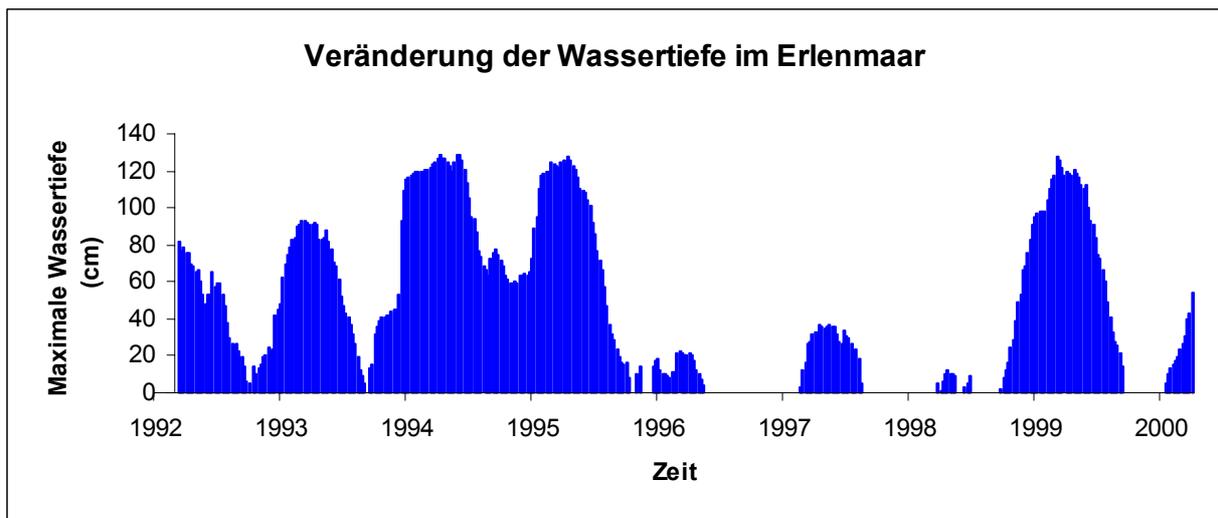


Abb.5: Darstellung der wöchentlichen Wasserstandsschwankungen im Verlauf der Untersuchungsjahre im Gewässer 2.

Da im Erlenmaar der absolute Reproduktionserfolg des *D. marginalis* in Jahren langer Wasserführung innerhalb des Untersuchungsgebietes am größten war und die Käfer bei der herbstlichen Austrocknung i.d.R. die umliegenden Gewässer aufgesucht haben, kommt diesem Tümpel eine besondere Bedeutung für die Gelbrandkäfer im Untersuchungsgebiet zu.

2.1.1.3.3 Gewässer 3

Das dritte der älteren Gewässer ist ebenfalls ein periodisch wasserführender Tümpel und liegt versteckt unter Weiden und Birken in einer Brache, umgeben von Acker- und Grünland am Ortsrand von Werthoven. Auch dieser Tümpel hat seinen Ursprung in einer natürlichen Senke. Diese wurde als Überflutungsbecken in ihrer Form belassen, bis sie in den Nachkriegsjahren mit Bau- und Hausratsabfällen teilweise verfüllt und mit Fichten aufgeforstet wurde. Später wurde das Gewässer renaturiert. Heute sammelt dieser Tümpel weiträumig Wasser aus Drainagen der umliegenden Nutzflächen. Dies führt zu einer starken Eutrophierung, die sich besonders im Frühjahr durch die regelmäßig auftretenden mehrere Dezimeter dicken Algenwatten bemerkbar macht. Der lichte und niedrigwüchsige Baumbestand schirmt das Gewässer kaum gegen Sonne und Wind ab, so daß Mitte Juni fast 14 Stunden Besonnung möglich sind (INDEN-LOHMAR 1991). Die Wasserstandsschwankungen sind deutlich größer als im Gewässer 2, insofern, daß häufig ein Regenguß ausreicht, um den Tümpel zu füllen, der dann aber auch in niederschlagsarmen Zeiten sehr schnell wieder austrocknen kann. Phasen mit monatelanger Wasserführung konnten daher nur unregelmäßig im Winter bzw. Frühjahr beobachtet werden. Die Amphibiendichte war in diesem Gewässer stets vergleichsweise gering und nahm im Laufe der Jahre soweit ab, daß ungewiß ist, ob dort zu Zeit überhaupt noch Amphibien erfolgreich reproduzieren.

2.1.1.3.4 Die Folienteiche

Die vier Folienteiche (Gew. A-D) wurden im Oktober/November 1988 ausgehoben und mit 100 m² Teichfolie von 2 mm Stärke ausgelegt. Alle haben eine einheitliche abgerundet quadratische Form mit einer Seitenlänge von etwa 8 m (Abb. 6). Sie schließen eine 60-70 m² große Wasserfläche ein und haben in der Mitte mit etwa 1m ihre größte Tiefe. Von dort steigt das Profil gleichmäßig flach zum Ufer hin an. Die Gewässer A und D liegen auf offenem Feld inmitten intensiv bewirtschafteter Parzellen, während die beiden anderen auf Brachflächen mit unmittelbarer Waldanbindung angelegt wurden (Abb. 2). Die Gewässer C und D wurden bei ihrer Anlage von einer Gartenbaufirma bepflanzt, die anderen beiden nicht.

Zwecks Optimierung der Reproduktionsvoraussetzungen für die Amphibien wurde unregelmäßig an den Teichen B, C und D die Vegetation stark ausgedünnt. Besonders die Teiche B und C waren davon betroffen. Hiermit sollten ausgedehnte Freiwasserzonen erhalten bleiben und die Wassertemperatur erhöht werden (KNEITZ, G. et al. 1996).

Wie in Tab. 2 zu sehen ist, scheint diese Art der Pflege erfolgreich gewesen zu sein.

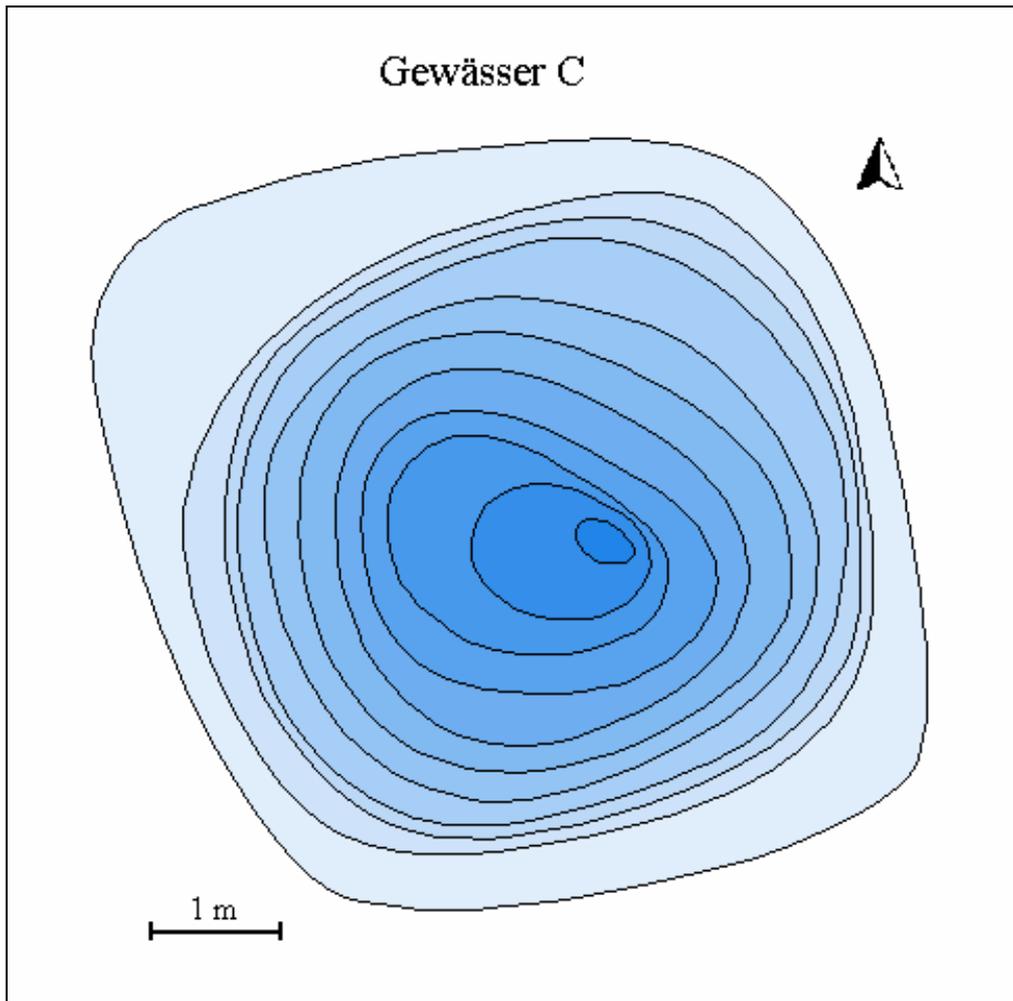


Abb. 6: Beispielhaft für einen der Folienteiche ist hier das Isohypsendiagramm des Gewässers C dargestellt. Die 11 geschlossenen Linien zeigen die Wassertiefe in 10cm-Schritten an, so daß der kleinste Kreis den Bereich einschließt, in dem die Wassertiefe bei maximalem Wasserstand ≥ 100 cm und < 110 cm beträgt. Die genaue Verteilung der Pflanzenarten aller Untersuchungsgewässer kann der Diplomarbeit (MÖLLE 1994) entnommen werden.

Tab. 2: Auflistung der absoluten Häufigkeiten frisch metamorphosiert abwandernder Amphibien an den Folienteichen während der Projektphase; Angaben von 1989 bis 1991 nach SCHÄFER (1993) und von 1992 an nach KNEITZ, ST. (1998).

Gewässer	A	B	C	D
1989	0	503	2746	0
1990	397	319	1881	1015
1991	119	3702	1343	482
1992	821	1683	1950	936
1993	648	1941	1003	426
1994	434	974	1578	1590
1995	290	3130	1680	1052
Mittelwert	387	1750	1740	786

So waren die Abwanderungshäufigkeiten frisch metamorphosierter Jungtiere bezogen auf die Gewässergröße an den drei besagten Teichen extrem hoch, diese wurden dementsprechend von KNEITZ, ST. (1998) treffend als „Massenlaichgewässer“ bezeichnet. Nur an Gewässer A war von vornherein der Reproduktionserfolg vergleichsweise gering, was möglicherweise daran lag, daß dieser Teich von den anderen Gewässern weit entfernt liegt und langsamer besiedelt wurde (SCHÄFER 1993, KNEITZ, ST. 1998). Demzufolge wurde dieses „Stiefkind“ auch nicht „gepflegt“ und ist ungehindert zugewachsen, was vermutlich ebenfalls den Reproduktionserfolg der Amphibien schmälerte.

Bei Betrachtung der Fluktuation von Emergenzen der Großlibellen als potentielle Amphibien-Prädatoren in den Folienteichen (Tab. 3) zeigen die Werte vergleichbare Verhältnisse an.

Tab. 3: Auflistung der Emergenzen der Anisoptera in den Folienteichen von 1989, 1990 und 1992 bis 1996 nach Inden-Lohmar (1997).

Gewässer	A	B	C	D
1989	0	0	0	0
1990	873	845	1179	116
1991	?	?	?	?
1992	349	433	333	245
1993	470	1015	791	638
1994	12	1322	1049	354
1995	0	381	339	234
1996	?	411	154	114
Mittelwert	284	630	549	243

Möglicherweise war das Nahrungsangebot für solch große Räuber an den „gepflegten“ Teichen besonders ergiebig (INDEN-LOHMAR 1997). So wurden auch bei diesen Tieren die Höchstwerte in den Gewässern B und C erreicht. Da die Populationen im Gewässer D in der zweiten Vegetationsperiode noch deutlich hinter denen in den drei anderen Folienteichen zurücklagen, ist dort der Mittelwert aller Untersuchungsjahre niedriger als in A. Auffallend ist der Populationseinbruch 1995, als die Anzahl schlüpfender Imagines nur noch ein Drittel derer im Jahr 1994 betrug.

Das Gewässer C war im Winter stets das kälteste Gewässer im Gebiet und daher am längsten mit Eis bedeckt (Abb.7). Das in einer tiefen Senke geschützt liegende Gew. A war stets im Sommer das kühlfte und im Winter das wärmste Gewässer. Bei Betrachtung der Phasen

völliger Eisbedeckung in den Folienteichen im Verlauf der Untersuchungsjahre fällt vor allem der Winter 1995/96 auf, als alle Folienteiche 15 Wochen lang ununterbrochen mit Eis bedeckt waren.

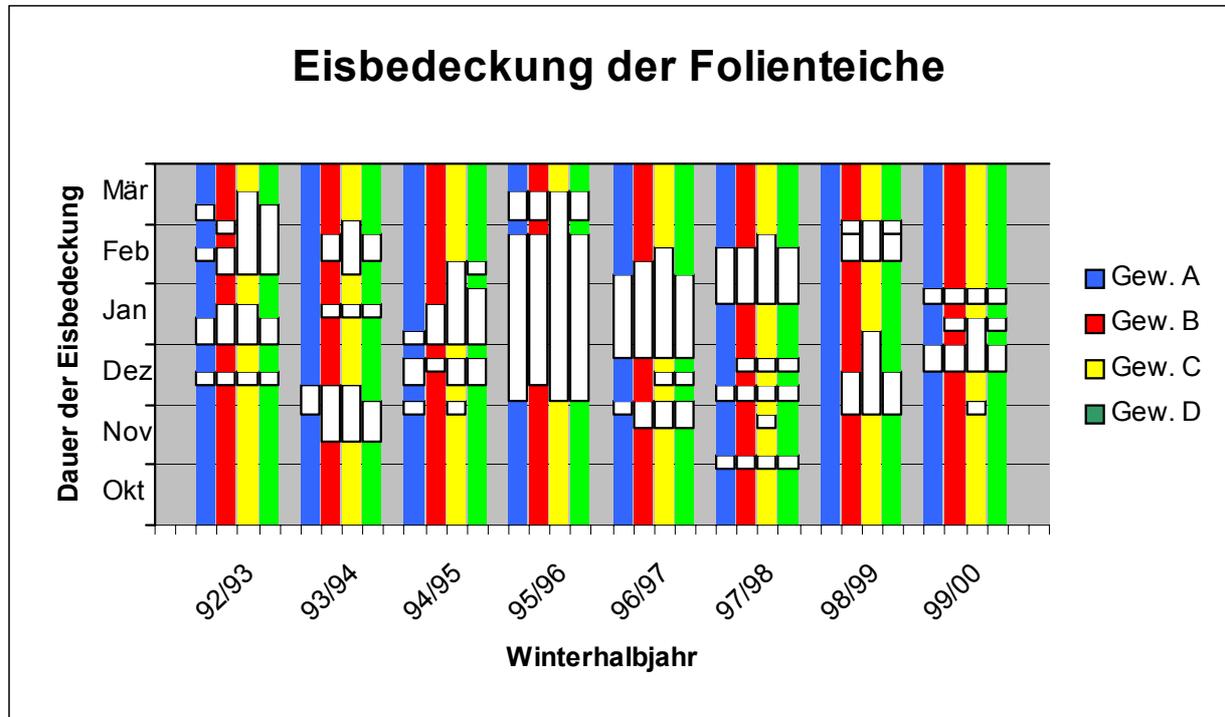


Abb. 7: Anzahl und Dauer der Phasen geschlossener Eisbedeckung in den vier Folienteichen pro Winterhalbjahr. Die Höhen der weißen Einzelsäulen geben jeweils die Dauer einer Phase völliger Eisbedeckung ohne Unterbrechung an.

Dies führte zu großen Verlusten aller erfaßten Tierpopulationen. Nachdem das Eis im März 1996 endlich verschwunden war, trieben viele tote Tiere auf den Wasseroberflächen; vor allem die vielen Grasfrösche und Libellenlarven waren nicht zu übersehen. Im Untersuchungsgebiet 2 wurde in diesem Winter das vorher dicht mit Kleinfischen wie Giebeln *Carassius auratus* und Blaubandbärblingen *Pseudorasbora parva* bevölkerte Rehsprungmaar durch den Dauerfrost der Fische völlig entledigt und war auch Jahre danach noch fischfrei.

2.1.1.3.4.1 Gewässer A

Der langgestreckte Folienteich A liegt etwa 2,5 m unterhalb des Oberflächenniveaus in einer feuchten Senke. Nach Regenfällen wird er von zwei aus Südosten kommenden Entwässerungsgräben gespeist. Der Wasserstand wird dann durch den gegenüberliegenden Abfluß reguliert, der beiderseits von einem etwa 5 m breiten dichten Holunder-, Hasel- und Schlehengebüsch gesäumt wird und dem Godesberger Bach zufließt. Die dem Teich angrenzenden Parzellen werden intensiv landwirtschaftlich genutzt.

Das Gewässer ist heute dicht zugewachsen; halbseitig mit einem bis zu 20 m breiten Schilfgürtel. Außerdem sind im Gewässer *Sparganium erectum*, *Juncus effusus* und *Glyceria fluitans* zu finden. Zeitweise ist die gesamte Oberfläche mit *Lemna minor* bedeckt. Nur in der Gewässermitte ist ein noch ungefähr 3-5 m² großes Stück freie Wasseroberfläche vorhanden; dort wurde die einzige Auftauchfalle (Kap. 2.2.1.1) des Gewässers angebracht. Trotz der Beschattung war auch dieses Gewässer, ähnlich dem ebenfalls stark eutrophen Gewässer 3, im Frühjahr regelmäßig von dicken Algenwatten bedeckt.

2.1.1.3.4.2 Gewässer B

Am nordwestlichen Rand einer brachliegenden Weidefläche, die 1988 mit Eichen aufgeforstet wurde, liegt das Gewässer B. Zur Straße hin (westlich) ist es in etwa 5 m Entfernung durch eine dichte Schlehenhecke abgeschirmt. Im Norden wird eine sehr alte Weißdorn- und Schwarzdornhecke von einzelnen alten Eichen durchsetzt. Die großen Bäume des angrenzenden Fritzdorfer Waldes senkten bereits in den Anfangsjahren (INDEN-LOHMAR 1991) die maximale Sonnenscheindauer am Teich auf 7 bis 10 Stunden.

1991 wurde der damals flächendeckend dichte Rohrkolbenbestand komplett entfernt. Auch danach wurde das Gewässer unregelmäßig bis zum Projektende in ähnlicher Weise „gepflegt“. Nie wieder war die Vegetation auch nur annähernd so dicht wie vor der ersten Pflegemaßnahme 1991. Neben *Typha latifolia* waren stets auch *Juncus effusus*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Alisma plantago-aquatica* und *Callitriche spec.* im Gewässer vertreten.

Am Ende der Untersuchungen im Jahr 2000 haben die 1988 im Süden aufgeforsteten Eichen erheblich an Größe zugenommen und auch die anderen ufernahen Gehölze überragen den Teich fast vollständig, so daß das Gewässer kaum noch direkt besonnt wird.

2.1.1.3.4.3 Gewässer C

Auch der Folienteich C (Abb. 6) hat direkte Waldanbindung. Der angrenzende 20-30jährige Fichtenforst ist im Westen nur etwa 6-8 m vom Ufer entfernt; im Südosten beginnt er hinter einer ca. 20 m breiten Wiesenbrache. Nach den anderen Seiten erstrecken sich weiträumig offene Ackerflächen. Auch hier ist die Besonnung nicht länger als in Gewässer B.

Der Teich wurde 1988 mit folgenden Arten von einer Gartenbaufirma bepflanzt:

Uferbereich:

Typha latifolia, *Carex elata*, *Carex spec.*, *Iris pseudacorus*, *Acorus calamus*, *Caltha palustris*,

Schwimmblattzone:

Potamogeton natans, *Nymphaea alba*,

Tauchblattzone:

Myriophyllum verticillatum, *Callitriche* spec.

Juncus effusus und *Alisma plantago-aquatica* haben sich von selbst eingestellt. Auch hier wurden, wie in den Teichen B und D, jährlich Pflegemaßnahmen durchgeführt, indem jeweils große Teile der Vegetation entfernt wurden.

2.1.1.3.4.4 Gewässer D

Das Gewässer D liegt extrem sonnen- und windexponiert inmitten intensiv genutzter Acker- und Grünlandflächen. Zum Schutz gegen den Eintrag von Dünger und Pflanzenschutzmitteln ist der Teich von einem etwa 50 cm hohen Wall umgeben. Der besonders geringe Nährstoffgehalt (Tab. 1) zeigt den Erfolg dieser Maßnahme an.

Neben den in Gewässer C angepflanzten Arten wurden hier bei der Anlage im Uferbereich noch zusätzlich *Alisma plantago-aquatica* und in der Schwimmblattzone *Hydrocharis morsus-ranae* und *Nuphar lutea* statt *Nymphaea alba* gepflanzt. Aus eigener Kraft konnten sich *Glyceria fluitans* und *Juncus effusus* etablieren.

Nachdem der Wasserstand hier in den ersten Jahren kaum schwankte, nahm er 1998 zum erstenmal drastisch ab und 1999 ist das Gewässer zum erstenmal und als erster Folienteich für zwei Wochen völlig ausgetrocknet.

2.1.2 Staatsforst „Kottenforst“ (U2)

Die Untersuchungen im zweiten Gebiet nahmen im Herbst 1994 in sechs Gewässern ihren Anfang (BERTRAM 1995); 1995 wurden vier weitere hinzugenommen. Die Wasserkäferzönosen wurden mit exakt den gleichen Methoden wie in U1 die erfaßt und miteinander verglichen. Nach zwei bzw. vier Untersuchungsjahren endeten die Erhebungen.

Im Unterschied zu den Gewässern im U1 sind jene des U2 von großen forstwirtschaftlich genutzten Waldflächen umgeben und weniger stark anthropogenen Einflüssen ausgesetzt. Im Mittel sind sie etwas größer, aber nicht tiefer als die Gewässer der Agrarlandschaft. Eine Besonderheit für die vorliegenden Untersuchungen stellte das durch einen Waldweg geteilte „Rehsprungmaar“ dar, weil dort in den ersten Jahren große Bestände der Kleinfischarten Giebel *Carassius auratus gibelio* und Blaubandbärbling *Pseudorasbora parva* beobachtet werden konnten. Nach dem strengen Winter 1995/96 war der größere der beiden isolierten Gewässerteile völlig frei von Fischen und im kleineren Teil war nur noch der Giebel anzutreffen. Genaue Angaben zur Geologie und Morphologie sind der Arbeit von BERTRAM (1995) zu entnehmen.

2.2 Erfassungsmethoden

2.2.1 Wasserkäfer

Da bei den Untersuchungen zu den Wasserkäfern vor allem die Populationsentwicklungen dokumentiert werden sollten, wurde überwiegend mit automatischen Fallen gefangen. Dadurch konnten der Lebensraum geschont und die Vergleichbarkeit der Daten verschiedener Standorte erhöht werden. Alle gefangenen Gelbrandkäfer wurden individuell markiert, um Kenntnisse zur Biotopvernetzung und zu den Abwanderungs- und Schlupfraten zu erhalten.

2.2.1.1 Die Auftauchfalle

Da keine der bekannten Fangmethoden (SCHÄFLEIN 1983, HILSENHOFF 1985, 1987, HENDRICH & BAALKE 1993, SCHMIDL 1999) den Anforderungen der Untersuchungen entsprechen konnte, wurde 1992 eine neuartige Methode entwickelt (MÖLLE 1994, 1998, MÖLLE & KUPFER 1998). Mit dieser sog. „Auftauchfalle“ werden die Tiere beim Auftauchen lebend gefangen, indem ihnen der Rückweg versperrt wird und sie in ein großes Fanggefäß geleitet werden (vgl. BERTRAM 1995, WENZEL 1995, LEHMANN 1996, BÜGEL 1999, SPAETH 2000, TORKA 2000). Bei den vorliegenden Untersuchungen konnten fast alle gefangenen Tiere an Ort und Stelle lebend determiniert und anschließend wieder ausgesetzt werden. Dadurch wurde der Einfluß der Untersuchungen auf die Populationsentwicklungen möglichst gering gehalten. Die Anzahl der Fallen sowie deren Standorte sind, mit einer Ausnahme, von März 1992 bis zum April 2000 nicht verändert worden, so daß im U1 mehr als 8 Jahre lang ohne Unterbrechung in gleicher Weise Wasserkäfer gefangen werden konnten.

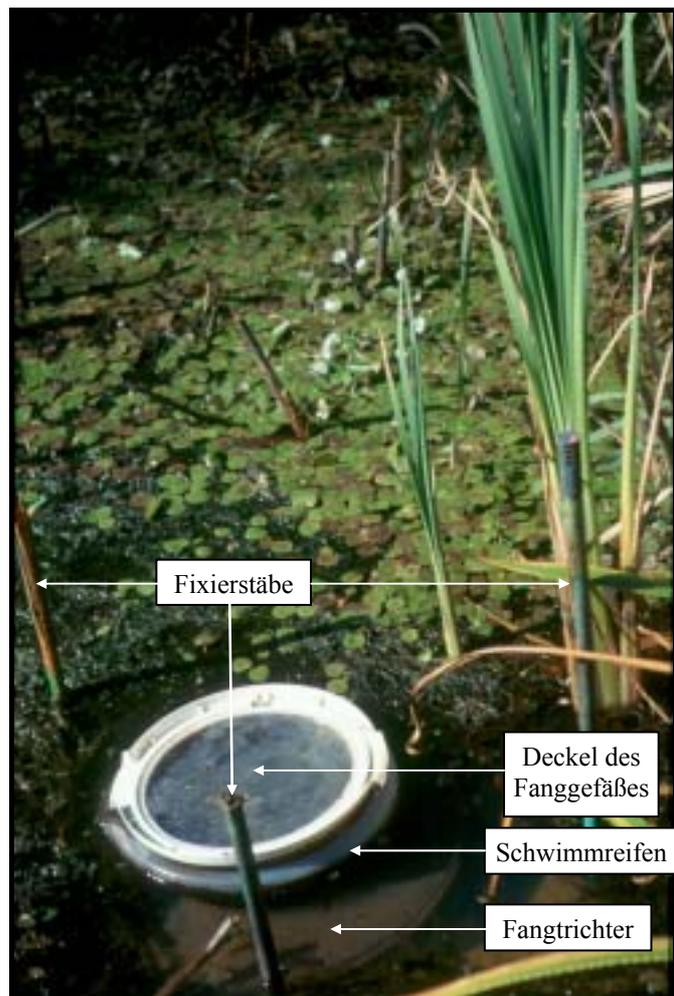


Abb. 8: Auftauchfalle im Gewässer D bei niedrigem Wasserstand im Sommer 1998. Vorne ist ein Teil des untergetauchten Fangtrichters zu sehen; auf Höhe der Wasseroberfläche trägt der luftgefüllte Schwimmreifen die Falle; darüber befindet sich der weißgerandete luftdurchlässige Deckel des Fanggefäßes. Drei Stäbe (hier Besenstiele) verankern die Falle.

Während der Projektphase des E+E-Vorhabens war in allen 7 Gewässern, solange sie nicht ausgetrocknet waren, dauerhaft eine Auftauchfalle in dichter Vegetation etwa 1 Meter über dem Untergrund im Einsatz (Abb. 8) und wurde mindestens einmal in der Woche kontrolliert. In den beiden größten Gewässern (1 u. 2) wurde noch jeweils in offeneren Bereichen eine zweite Falle eingesetzt. Nach Beendigung des E+E-Vorhabens im Jahre 1995 wurden die Fallen des Gewässers 1 entfernt.

2.2.1.2 Käscher- und Handfänge

Zusätzlich zu den Fallenfängen wurden unregelmäßig auch Wasserkäfer mit Handkäschern gefangen. Dies wurde stets so vorsichtig durchgeführt, daß sichtbare Veränderungen der Gewässerstruktur und Schädigungen der Vegetation vermieden werden konnten. Immer wenn ein Gewässer kurz vor der Austrocknung stand, besonders das Gewässer 2 war davon betroffen, konzentrierte sich der gesamte Tierbestand in den verbleibenden Restpfützen und konnte problemlos mit der Hand aufgesammelt werden. Diese zusätzlichen Fänge waren für die Populationsgrößenschätzungen sehr hilfreich.

Außerdem sollten aktive Fangaktivitäten auf der Suche nach den ersten Larven einer Vegetationsperiode die passiven Fangdaten der Fallen ergänzen.

2.2.1.3 Individuelle Markierungen

Jeder gefangene Gelbrandkäfer wurde unmittelbar nach dem Fang individuell markiert oder die bereits vorhandene Markierung wurde abgelesen.

Die Markierung erfolgte durch Gravur eines je nach Gewässer unterschiedlichen Buchstabens und einer getrennt nach Geschlechtern fortlaufenden individuellen Nummer in das Pronotum. Diese Gravur (Abb. 9) wurde mit einer durch schrägen Anschliff der Spitze geprateten Präpariernadel durchgeführt. So konnte gewährleistet werden, daß die Markierung nicht verloren geht und auch nach Jahren noch gut ablesbar ist.

Aufgrund der vergleichbar langen Lebenserwartung markierter Tiere (MÖLLE 1994) wird vermutet, daß diese Markierungsmethode die Tiere in keiner Weise beeinträchtigt.



Abb. 9: Markiertes Gelbrandkäfer-Weibchen, mit der individuellen Nummer +17, die mit einer angeschliffenen Präpariernadel ins Pronotum eingekratzt wurde.

2.2.2 Amphibien

Die Daten zu den Amphibienpopulationen der ersten drei Untersuchungsjahre sind überwiegend den Projektuntersuchungen (KNEITZ, G. ET AL 1996), an denen der Autor drei Jahre lang intensiv beteiligt war, entnommen. Dort wurden täglich mit Hilfe von Eimerfallen entlang von Gewässerabschränkungen die Wanderungsbewegungen der Amphibien registriert.

Ergänzend dazu wurden von Beginn an mit den Auftauchfallen (Kap. 2.2.1.1) Fangdichten der Amphibienlarven und der adulten Molche im Gewässer ermittelt.

Nach dem Ende des E+E-Vorhabens und dem Abbau der Gewässerabschränkungen wurden neben den Auftauchfallen-Fängen zusätzlich noch Laichballenzählungen durchgeführt. Somit fehlen zwar ab 1996 absolute Angaben zu den jährlichen Reproduktionserfolgen der Amphibien durch Mangel an Kenntnis der Abwanderungszahlen frisch metamorphosierter Jungtiere, aber immerhin sind Angaben zu den Intensitäten der Reproduktionsbemühungen der Froschlurche möglich.

2.2.2.1 Eimer- und Auftauchfallenfänge

Alle Gewässer sind von 1989 bis 1995 für Amphibien unüberwindbar eingezäunt gewesen (vgl. SCHÄFER 1993). Den an- oder abwandernden Tieren wurde somit der Weg versperrt und sie fielen auf der Suche nach einem Ausweg entlang der Absperrung in die im Abstand von wenigen Metern beiderseits vom Zaun eingegrabenen Fangeimer. Die Eimer wurden täglich in den Morgenstunden von den Mitarbeitern des Forschungsprojektes kontrolliert. Deshalb

liegen zu diesem Zeitraum ziemlich exakte Daten zu den Zu- und Abwanderungszahlen aller Amphibienarten und deren Entwicklungsstadien vor (SCHÄFER 1993, KNEITZ, ST. 1998).

Diese Erfassungen lieferten einerseits Hinweise zur jährlichen Menge der Eigelege der einzelnen Arten, also dem „input“ an Amphibieneiern. Außerdem sind dadurch die Reproduktionserfolge in den Gewässern bekannt, da die Anzahl abgewanderter frisch metamorphosierter Jungtiere registriert wurde. Auch die Termine der Zu- und Abwanderung sind für die vorliegende Untersuchung von Bedeutung.

Da außerdem auch die Fluktuation der Dichten adulter Molche in den Laichgewässern von Interesse waren und die Fangzäune 1995 abgebaut wurden, mußten zusätzlich die mit den Auftauchfallen erzielten Fanghäufigkeiten vergleichend berücksichtigt werden. Die Summen der Auftauchfallenfänge pro Jahr können jedoch nicht die realen Häufigkeitsunterschiede wiedergeben, sondern werden auch von der Länge der Verweildauer der Tiere im Gewässer und von Aktivitätsunterschieden beeinflusst. Da sich außerdem auch die Lage des Fallenstandortes auf die Fangwahrscheinlichkeit auswirkt, liefern die Fangdaten vor allem Kenntnisse über die Veränderung der Molchaktivitäten im Gewässer während der Untersuchungsjahre.

2.2.2.2 Laichballenzählung

Nachdem im Herbst 1995 die Gewässerabschränkungen abgebaut worden waren, wurden alljährlich an allen Gewässern die Laichballen der Braunfrösche kartiert. Dies geschah jeweils von März bis Mai wöchentlich und lieferte genaue Angaben zur Gesamtzahl der Eigelege pro Saison und Gewässer. Außerdem wurde versucht, die Zahl eierlegender Erdkröten anhand der Laich-schnüre zu schätzen, um durchgehende Angaben zu den Populationsentwicklungen zu erhalten. Die Schätzung der Erdkrötenpopulationen war jedoch unvermeidbar ungenau. Zwar laichte auch der Wasserfrosch *Rana esculenta*, Linné 1758, zunehmend in den Untersuchungsgewässern ab, doch war es sehr schwierig im späten Frühling die Laichballen in der dichten Vegetation zu finden. Deshalb und weil die Kaulquappen dieser Art erst zu schlüpfen pflegen, wenn ein großer Teil der *Dytiscus*-Larven sich bereits verpuppt haben (Kap. 2.4.2.5.3), wurde hier auf die Zählung der Laichballen verzichtet.

2.2.2.3 Erfassung der mittleren Eizahlen pro Gelege

Da für die Räuber-Beute-Vergleiche wenigstens grobe Angaben zu den Kaulquappenhäufigkeiten erforderlich waren, sind die Häufigkeiten der Eigelege pro Jahr und Gewässer zu

ungenau. So sind die Eizahlen pro Gelege je nach Art i.d.R. deutlich verschieden (z.B. BLAB & VOGEL 1996).

Um genauere Angaben zu den Quappenhäufigkeiten zu erhalten, wurden von jeder Art von 40 gesammelten frischen Eigelegen die Eizahlen ermittelt und die Mittelwerte für die Vergleiche verwendet.

Bei den beiden Braunfrosch-Arten wurde dazu jeweils ein Teil des Laichballens (etwa 100 Eier) gewogen und ausgezählt und mit dem Gewicht des gesamten Ballens verglichen. Bei den Laichschnüren der Erdkröten war die Verteilung der Eier so unregelmäßig, daß sie alle einzeln gezählt werden mußten.

2.3 Datenauswertung

2.3.1 Die Wasserkäferzönosen

Im Laufe der acht Untersuchungsjahre wurden stets alle wasserlebenden Käfer, die sich in den Auftauchfallen einstellten, determiniert und gezählt. Die genaue Betrachtung der Fluktuation aller Arten im einzelnen würde an dieser Stelle zu weit vom Thema der Arbeit abweichen. Dennoch sind sowohl die Häufigkeitsentwicklung in der Summe aller Arten als auch die Körpergrößenverhältnisse der Fänge zur allgemeinen Zustandsbeschreibung der Gewässer durchaus interessant. Zur anschaulichen Beschreibung der Fang-Fluktuation ohne störende oszillatorische Schwankungen wurde sowohl für die Entwicklung der Käfersummen aller Arten als auch für die der Art *Dytiscus marginalis* eine Darstellungsform gewählt, bei der je Gewässer die Fänge eines Jahres zusammengefaßt wurden, sich die Werte jedoch nach jedem Fangereignis, also wöchentlich, verändern. Nach jedem Fangtermin werden also die neuen Daten hinzugefügt und die dann länger als ein Jahr zurückliegenden abgezogen. Wenn die sich daraus ergebende Summen-Kurve ansteigt, dann heißt das, daß an dieser Stelle mehr Käfer gefangen wurden als zur gleichen Zeit im Vorjahr. Kurzfristig starke Schwankungen kommen durch die jährlich leichten Verschiebungen der Entwicklungszyklen zustande und können vernachlässigt werden. Durch diese Art der Darstellung kann freilich die Betrachtung der Fluktuation erst mit Vollendung des ersten Untersuchungsjahres beginnen, da vorher keine Jahressummen möglich sind.

Schon bei den Untersuchungen zur Diplomarbeit (MÖLLE 1994) war kaum zu übersehen, daß in einigen Teichen besonders viele große Käfer auch anderer Arten gefangen werden konnten. Dies war vor allem in den Gewässern mit den größten Amphibienpopulationen der Fall.

Außerdem waren in diesen Gewässern die Individuen- und Artenzahlen der Wasserkäfer

auffallend gering. Dieses Phänomen ist jedoch bei unterschiedlichen mittleren Größenverhältnissen zu erwarten, da es einerseits viel mehr kleine als große Wasserkäferarten gibt (z.B. FREUDE et al. 1971) und andererseits die Dichte großer Arten, aufgrund ihrer vielfachen Biomasse pro Individuum, i.d.R. kleiner ist als bei kleineren Arten (z.B. REMMERT 1989). Die „Wachtberger Daten“ deuten also darauf hin, daß auch die mittlere Größe der im Lebensraum vorkommenden Wasserkäfer interessante Hinweise auf das Nahrungsgefüge liefert.

Da fast alle Wasserkäfer von vergleichbar geschlossenem stromlinienförmigem Bau (FREUDE et al. 1971) und genaue Angaben zum Körpervolumen nicht verfügbar sind, wurden hier die mittleren Körperlängen der Käferarten als Vergleichsgrößen verwendet. Dabei wurden die Längen aller gefangenen Individuen, entsprechend der mittleren Körperlängen der betreffenden Arten in der Literatur (FREUDE et al. 1971), addiert und durch die Anzahl der Fänge geteilt. Dies liefert, bezogen auf die Körpergröße, zu allen Untersuchungsjahren für das betreffende Gewässer den jeweiligen „Durchschnittskäfer“.

Die mittlere Fanglänge (\bar{L}_i) der Wasserkäfer eines Gewässers und Untersuchungsjahres wurde folgendermaßen ermittelt:

$$\bar{L}_i = \frac{\sum_{s=1}^n F_s * \bar{L}_s}{\sum_{s=1}^n F_s}$$

wobei:

\bar{L}_i = Arithmetisches Mittel der Körperlänge aller mit einer Auftauchfalle im Jahrgang i eines Gewässers gefangenen Käferindividuen;

F_s = Anzahl der mit einer Auftauchfalle gefangenen Käfer der Art s des zu untersuchenden Gewässers im zu untersuchenden Zeitraum;

\bar{L}_s = Mittelwert der Körperlänge der Art s nach FREUDE et al. (1971).

2.3.2 Relative Populationsgrößenabschätzung beim *D. marginalis*

Da bei den Untersuchungen im Drachenfelder Ländchen (U1) der Vergleich von Populationsgrößen an verschiedenen Lokalitäten in Raum und Zeit Gegenstand der Betrachtungen ist, reichen hier relative Abundanzen völlig aus, um aussagekräftige Ergebnisse zu erhalten. Weil jedoch die Genauigkeit dieser relativen Größen unbekannt ist, diese aber in der

vorliegenden Arbeit mit den Amphibienhäufigkeiten verglichen werden sollen, wurden mehrere Indices berechnet.

Zur Beschreibung der Fluktuation der Gelbrandkäfer wurden in den Gewässern die Häufigkeitsangaben eines Jahres entsprechend der Phänologie des Gelbrandkäfers (vgl. Kap. 2.4.2.5.3 und Kap. 2.4.2.6) zusammengefaßt. Das heißt, daß stets die Werte vom Beginn einer Imaginalschlupfphase bis zum Beginn der folgenden addiert wurden. So wird bei den vorliegenden Untersuchungen der Beginn eines jeden Gelbrandkäfer-Untersuchungsjahres zum 1.7. und das Ende zum 30.6. festgelegt. Zwar schlüpften die ersten Imagines einer Generation nicht immer und überall Anfang Juli, da jedoch in den Sommermonaten ohnehin fast keine Tiere gefangen werden konnten, würde auch ein Jahresbeginn im Juni oder August keine erkennbaren Veränderungen der Jahressummen hervorrufen.

2.3.2.1 Die Fangabundanzen (F_i)

Die einfachste Möglichkeit, Häufigkeiten in Zahlen auszudrücken, ist die Benutzung der apparenten Abundanzen, also der unbearbeiteten Fangzahlen bzw. deren Summen pro Zeiteinheit. Damit die ohnehin nur mäßige Genauigkeit der Werte nicht noch von den bei Käschernfängen unvermeidbaren subjektiven Aktivitätsunterschieden des Bearbeiters gestört wird, ist es ratsam, hierbei nur die Ergebnisse der automatischen Fallen zu verwenden, zumal die Fallen ununterbrochen und stets an der gleichen Stelle eingesetzt werden konnten.

Daraus ergibt sich:

F_i = Anzahl gefangener Gelbrandkäfer in einem Gewässer des Untersuchungsjahres i , das am 1. Juli beginnt und am darauffolgenden 30. Juni endet.

2.3.2.2 Korrigierte Fangabundanzen (F_i')

Bei den Fallenfängen war die Dominanzstruktur der Wasserkäfer weitgehend unabhängig vom Fallenstandort im Gewässer, sofern dieser sich in vegetationsreicher Zone befand (MÖLLE 1994, BERTRAM 1995). Die absoluten Häufigkeiten waren jedoch je nach Fallenstandort verschieden. Außerdem hatte auch die Witterung ihren Einfluß auf das Fangergebnis. So konnten bei Eisbedeckung auffallend mehr Gelbrandkäfer gefangen werden als an eisfreien Wintertagen. Während also die Unsicherheiten bei der Auswahl der Fallenstandorte den Populationsgrößenvergleich zwischen den Gewässern erschwerten, störten die je nach Jahr unterschiedlichen Witterungsbedingungen den Vergleich der Jahrgänge miteinander.

Eine Möglichkeit, die Aussagekraft der Fangzahlen zu erhöhen, ist die Korrektur mit Hilfe der relativen Wiederfangrate (W_R), die mit

$$W_R = \frac{WF}{NF + WF},$$

den Anteil der wiederholt gefangenen Tiere am Gesamtfang angibt, wobei:

NF = Anzahl der Neufänge, also der Fangereignisse bei denen die Tiere zum erstenmal gefangen wurden; dies entspricht der Anzahl aller gefangenen Individuen;

WF = Anzahl der Wiederfänge, also der Fangereignisse, bei denen Individuen gefangen wurden, die im gleichen Untersuchungszeitraum schon mal gefangen wurden.

Dies ergibt für die Korrektur der Fangzahlen:

$$F_i' = \frac{F_i}{W_{Ri}}.$$

Dabei konnten diejenigen Tiere, die beim Fangen zu Tode gekommen sind nur bei der Summe der Fangabundanzen (F_i), und nicht bei der relativen Wiederfangrate (W_{Ri}) des betreffenden Kalenderjahres (i) berücksichtigt werden.

Wenn nun die Falle günstig positioniert wurde oder das Wetter einer Fangsaison positiven Einfluß auf das Fangergebnis hatte, dann fallen die Fangzahlen relativ hoch aus. Gleichermäßen ist dann aber auch die relative Wiederfangrate erhöht.

Die Korrektur entspricht der Methode der absoluten Populationsgrößenschätzung nach PETERSON (1896) und LINCOLN (1930), mit dem Unterschied, daß nicht die Fangzahlen einzelner Termine mit den aus den vorherigen Fängen ermittelten relativen Wiederfangraten multipliziert, sondern die Fangzahlen einer ganzen Fangsaison erst addiert und dann durch ihre eigene relative Wiederfangrate geteilt werden. Dadurch werden die Häufigkeitsunterschiede der Fangergebnisse denen der realen Abundanzen genähert. Absolute Häufigkeitsangaben sind jedoch auch durch die Korrektur nicht zu erhalten.

2.3.2.3 Die Fangdominanzen (D_s)

Eine weitere Möglichkeit, die Aussagekraft der Fangzahlen zu erhöhen, ist die Verwendung der Dominanz (D_s) (MÜHLENBERG 1976), also des Anteils der Art (s) am Gesamtfang, welcher sich im vorliegenden Fall auf die Individuen aller Arten aquatischer Käfer

beschränkt. So wurden hier auch die Fangdominanzen aller Untersuchungsgewässer getrennt nach Untersuchungsjahren berechnet.

Da jedoch, je nach Gewässer, mit recht unterschiedlichen Artenzusammensetzungen zu rechnen war (MÖLLE 1994, BERTRAM 1995), lassen auch die Fangdominanzen nur mäßig genaue Angaben zu der relativen Häufigkeit des *D. marginalis* in der Wasserkäferzönose zu.

2.3.3 Absolute Populationsgrößenabschätzung beim *D. marginalis*

Da für den hier geplanten Vergleich der Populationsgrößen von Gelbrandkäfern und Amphibienlarven möglichst viele Vergleichsdaten zur Verfügung stehen sollten und darüberhinaus keine Angaben zur Zuverlässigkeit der relativen Populationsgrößenabschätzungen möglich sind, wurden zusätzlich auch absolute Schätzungen durchgeführt. Um eine absolute Schätzung mit statistischen Methoden durchführen zu können, muß die Fangsituation allerdings die Einhaltung definierter Grundannahmen (SETTELE et al. 1998) ermöglichen. Da bei den langfristigen Untersuchungen, im Gegensatz zu den Momentaufnahmen im Untersuchungsgebiet 3 (Kap. 3), auf stark strukturbeeinflussende Methoden verzichtet wurde, war es nicht möglich eine Vorgehensweise zu finden mit der regelmäßig hinreichend große Stichproben erzielt werden konnten, die zur Anwendung etablierter Schätzmethode nötig gewesen wären. Zwar wurden mit den Auftauchfallen regelmäßig und zu allen Jahreszeiten Gelbrandkäfer gefangen, doch meist nur einzeln oder einige wenige pro Fallenleerung. Nur in Ausnahmefällen waren die Fangzahlen für bekannte Schätzmethode groß genug.

Da im Freiland die Verletzungen einiger der Grundannahmen meist unvermeidbar sind empfehlen SETTELE et al. (1998), wenn möglich, parallel mit mehreren Methoden zu schätzen. Dies wurde auch hier im Rahmen der durch die Fangsituation gegebenen Möglichkeiten getan.

Zusätzlich wurde eine speziell auf die vorliegende Fangsituation und die Biologie des Gelbrandkäfers zugeschnittene neue Schätzmethode entwickelt (MÖLLE 2000).

2.3.3.1 Etablierte Schätzmethode

Die Ausnahmesituationen, in denen hinreichend große Stichproben für etablierte Schätzmethode erzielt wurden, traten nur dann ein, wenn an mehreren aufeinanderfolgenden Terminen außergewöhnlich viele Tiere auf einmal gefangen werden konnten. Dies war zum Beispiel in einigen Jahren in Gewässer 2 kurz vor dessen Austrocknung möglich. Dann konnten mit geringem Aufwand große Teile der Population in kurzer Zeit mit der Hand eingesammelt und die Mindestfangzahlen um ein Vielfaches überboten werden. In diesen

Fällen wurde versucht, nach PETERSON (1896), BAILEY (1951) und JOLLY (1965) verlässliche Angaben zur absoluten Populationsgröße zu erhalten. Dabei fallen die Ergebnisse üblicherweise je nach Schätzmethode bei gleichem Zahlenmaterial zu unterschiedlich aus, um hiermit sichere Aussagen zu ermöglichen. So fallen die Schätzwerte bei Berechnungen nach Bailey immer niedriger aus als die nach Jolly, die wiederum sind meist niedriger als Schätzwerte nach Peterson (PARR in MÜHLENBERG 1976).

Da es bei den vorliegenden Untersuchungen nicht möglich war, eine ganze Saison hindurch Fangzahlen in für die erwähnten Schätzmethode nötiger Höhe zu erreichen, wäre eine Abschätzung der Gesamtpopulation eines Untersuchungsjahres auch mit der Methode nach FISHER & FORD (1947) nicht möglich gewesen. So sind hier mit Hilfe etablierter Schätzmethoden nur zeitlich punktuelle Angaben zu den Populationsgrößen möglich.

Die Auswahl der entsprechend der Fanghistorie „besten“ Schätzmethode ist meist durch die geforderten Grundvoraussetzungen gegeben. Deren Einhaltung ist im Freiland jedoch meist nur genähert möglich, weshalb dann mehrere Schätzmethoden gleich gut anwendbar sind.

So ist es zwar nicht möglich, bei der Beschreibung der Populationsverhältnisse mit exakten Zahlen zu arbeiten, doch immerhin können Entwicklungen verfolgt werden, wenn man bei einer Schätzmethode bleibt und dadurch die Werte stets gleichermaßen zu hoch oder zu niedrig ausfallen.

2.3.3.2 Sequentielle Schätzung anhand kleiner Stichproben (MÖLLE 2000)

Zur Auswertung der Fangdaten von *D. marginalis* war es in Hinblick auf die kleinen Stichproben notwendig eine neue der Fangsituation und Biologie des Käfers angepaßte Schätzmethode zu entwickeln. Diese „Sequentielle Schätzmethode“, die eng verwandt mit den „Catch-effort“-Methoden und den „Change-in ratio“-Methoden (SEBER 1982, KREBS 1989) ist, spielt der Umfang der Stichproben für die Anwendung kaum eine Rolle, ähnlich wie das bei den verschiedenen „Sample-coverage“-Methoden von CHAO (1989) bzw. LEE & CHAO (1994) der Fall ist. Jene funktionieren jedoch nur bei geschlossenen Populationen, während die vorgeschlagene Methode eingeschränkt auch bei offenen Populationen anwendbar ist, was sie für die vorliegenden Erhebungen auch sein muß.

Ähnlich der Schnellschätzmethode von DU FEU et al. (1983) ist auch bei der Sequentiellen Schätzmethode nur die Veränderung der aufeinanderfolgenden kumulierten Fang-Wiederfang-Verhältnisse für das Ergebnis entscheidend. Gleichbleibende Intervalle zwischen den Fangterminen sind nicht erforderlich. Im Gegensatz zu DU FEU et al. (1983) wird hier an

allen Fangterminen markiert, wodurch zu keiner Zeit größere Stichproben nötig sind. Die Methode funktioniert sogar mit kleinen Stichproben am besten. Im Gegensatz zur genannten Schnellschätzmethode werden hier nur die Erst- und die Zweitfänge berücksichtigt, was zu einem „robusteren“ Ergebnis führt. Unerkannt „falsche“ Ergebnisse, bedingt durch unwissentliche Verletzungen der Voraussetzungen, können ausgeschlossen werden.

Mit zahlreichen Simulationsbeispielen wurden die vorgeschlagene Schätzmethode getestet und die erforderlichen Grundvoraussetzungen ermittelt.

2.3.3.2.1 Übersicht der verwendeten Parameter und statistischen Größen

N = Gesamtzahl der Tiere, die sich zum Zeitpunkt der ersten Erfassung in der Population befinden.

\tilde{N}_i = unmittelbar nach der i -ten Erfassung geschätzte Gesamtzahl der Tiere, die sich zum Zeitpunkt der ersten Erfassung in der Population befanden ($i = 1, \dots, k$).

p_i = Fangwahrscheinlichkeit für alle Tiere, die sich bei der i -ten Erfassung in der Population befinden ($i = 1, \dots, k$).

EF_i = Erstfänge = Summe aller vom ersten bis i -ten Fangtermin mindestens einmal gefangenen und markierten Individuen ($i = 1, \dots, k$).

ZF_i = Zweitfänge = Summe aller vom ersten bis i -ten Fangtermin mindestens zweimal gefangenen und markierten Individuen ($i = 1, \dots, k$).

W_{Ri} = relative Wiederfangrate unmittelbar nach dem i -ten Fangereignis; $W_{Ri} = ZF_i/EF_i$ ($i = 1, \dots, k$).

2.3.3.2.2 Erläuterung der Methode

Bei der vorgestellten Schätzung wird nach jedem Fangtermin i die Summe aller bis dahin mindestens zweimal gefangenen Individuen (ZF_i) durch die Summe aller mindestens einmal gefangenen Individuen (EF_i) geteilt ($W_{Ri} = ZF_i/EF_i$). So steigt mit der Anzahl der Fangtermine auch W_{Ri} an. Das Ende dieser Entwicklung ist vorhersagbar. Wenn nämlich alle Tiere der Population mindestens zweimal gefangen worden sind, was im Freiland meistens nicht annähernd möglich ist, dann ist $ZF_i = ZF_{\max} = EF_i = EF_{\max}$ und $W_{Ri} = 1$. An dieser Stelle ist die Summe aller berücksichtigten Fänge (hier $EF_i + ZF_i$) genau doppelt so groß wie die Populationsgröße (N). Wenn $W_{Ri} < 1$, dann kann geschätzt werden, wie viele Erst- und Zweitfänge noch erforderlich wären, bis $W_{Ri} = 1$. Für diese Schätzung muß eine Funktion gefunden werden, die von der bis dahin bekannten Entwicklung von ΔW_{Ri} möglichst wenig abweicht. Mit Hilfe dieser Funktion können dann EF_{\max} und ZF_{\max} und damit auch \tilde{N}_i errech-

net werden. Da sich ΔW_{Ri} im Verlaufe der Fangtermine zunehmend linear entwickelt, bietet sich die lineare Regression als einfaches Hilfsmittel bei der Suche nach einer geeigneten Funktion an (Abb. 10).

Bei der Sequentiellen Methode beeinflusst, im Gegensatz zu den vielen nach PETERSON (1896) modifizierten Methoden (SEBER 1982, POLLOCK et al. 1990), an keiner Stelle die absolute Stichprobengröße den Schätzwert, sondern immer nur die Weiterentwicklung von W_{Ri} und damit die Fangwahrscheinlichkeit für Erst- und Zweitfänge am Fangtermin i . Deshalb verfälschen Individuenverluste während der Erfassung das Ergebnis nicht, wenn vorausgesetzt wird, daß die Ausfallwahrscheinlichkeit für markierte und unmarkierte Tiere gleich ist. So sinkt durch Emigration oder Mortalität zwar die absolute Populationsgröße, das Verhältnis von markierten zu unmarkierten Tieren bleibt jedoch gleich. Immigration oder Natalität verträgt dagegen die Methode nicht, da alle im Verlaufe der Untersuchungen hinzukommenden Tiere unmarkiert sind und dadurch die Fangwahrscheinlichkeit für Erstfänge erhöht wird.

2.3.3.2.3 Überprüfung der Methode durch Simulationen und Freilandbeispiele

Zur Überprüfung der Genauigkeit der Methode unter festgelegten Voraussetzungen wurden bisher 13 verschiedene Simulationsansätze (Tab. 4) mit dem Programm Borland C++ durchgeführt und jeweils 20mal wiederholt. Außerdem sollen zwei Freilandbeispiele als Diskussionsgrundlage dienen.

Bei den Stichproben aller Simulationen wurden jeweils ein oder mehrere Tiere zufällig ausgewählt, die den Status „einmal gefangen“ bzw. „zweimal gefangen“ erhalten haben. Nachdem das oder die Tiere in die Population „zurückgesetzt“ worden sind, kam es stets zur völligen Durchmischung aller Tiere der Population, bevor die nächste zufällige Stichprobe erfolgte. Dies geschah so lange, bis alle Tiere den Status „zweimal gefangen“ hatten.

In dem Beispiel mit den unterschiedlichen relativen Fangwahrscheinlichkeiten wurde eine individuell heterogene Variation der Fangwahrscheinlichkeit p_i (CHAO 1989) angenommen. Diese betrug für 10 Tiere, also ein Zwölftel der Population, $1p_i$, für weitere zehn Tiere $2p_i$, für andere zehn Tiere $3p_i$ usw. bis zu $12p_i$. Diese individuellen Unterschiede waren zu allen Zeiten der Erfassung gleich.

Tab. 4: Liste der verschiedenen hier verwendeten Simulationsansätze; N = Populationsgröße, n_i = Größe der Stichproben; Δp_i = ganzzahlige Faktoren der Veränderung der individuellen Fangwahrscheinlichkeit; ΔN = Veränderung der Popualtionsgröße während der Erfassung.

N	n_i	Δp_i	ΔN
15	1	1	0
30	1	1	0
45	1	1	0
60	1	1	0
120	1	1	0
5000	1	1	0
60	1-6	1	0
60	10	1	0
60	20	1	0
60	30	1	0
120	1	1-12	0
60	1	1	-20
60	1	1	+20

Aufgrund der bei kleinen Stichproben notwendigerweise langen Fangzeiträume müssen an dieser Stelle auch die Auswirkungen von Populationsgrößenveränderungen während der Erfassungsperiode untersucht werden. Während ein Populationszuwachs beim *Dytiscus marginalis* außerhalb der Imaginalschlupfzeiten kaum vorhanden war, nahm, wenn auch vergleichsweise langsam, die Populationsgröße im Laufe einer Vegetationsperiode deutlich ab. Die Simulationsbeispiele mit Individuenschwund bzw. Individuenzuwachs erlauben Angaben zur Tauglichkeit der Schätzmethode bei offenen Populationen (ΔN). Hier wurden zunächst nur Simulationen mit einseitig offenen Populationen durchgeführt. Dabei fand die Veränderung der Populationsgröße in regelmäßigen Abständen statt. So wurde im ersten Fall nach jedem 10. Fangereignis ein zufällig ausgewähltes Tier entfernt. Dadurch fehlten am Ende ungefähr 20 Tiere, also 1/3 der Ausgangspopulation. Im zweiten Fall wurde nach 10 Fängen jeweils ein neues unmarkiertes hinzugefügt. Deshalb befanden sich hier, anstatt 60, am Ende 80 Tiere in der Population.

2.3.4 Berechnung des Jungtieranteils (J_j) der Gelbrandkäferpopulationen

Um den Reproduktionserfolg einer Vegetationsperiode ermessen zu können, reicht es nicht aus, die Populationsgröße der Imagines (N_j) nach deren Imaginalschlupf zu kennen. Vielmehr ist hierbei die Kenntnis der Anzahl der frisch geschlüpften jungen Imagines (J_j) von Bedeutung. Diese kann nur ermittelt werden, wenn die Anzahl der mindestens ein Jahr im

Gewässer lebenden alten Imagines (A_j) und die der im Untersuchungsjahr j zugewanderten Imagines (Z_j) von der gesamten Populationsgröße abgezogen wird. Um diese abziehen zu können sind Kenntnisse zu den Populationsgrößen und Markierungsraten der benachbarten Gewässer und des vorhergehenden Jahres nötig.

Die alten Imagines bzw. Alttiere

Die Anzahl der Alttiere A_j eines Gewässers im Untersuchungsjahr j ist die Anzahl der Individuen ($N_j \cap N_{j-1}$), die sowohl im aktuellen Untersuchungsjahr (j) als auch im Vorjahr ($j-1$) jeweils vom 1. Juli bis 30. Juni im Gewässer lebten (Abb. 10).

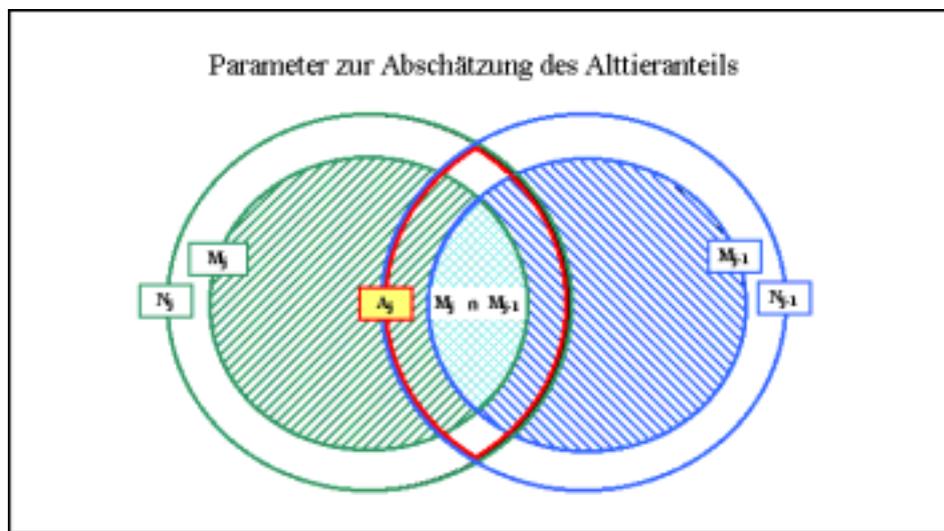


Abb. 10: Darstellung der aus den Untersuchungen hervorgegangenen Populationsteile, welche zur Berechnung des Alttieranteils verwendet wurden; A_j = Anzahl der Alttiere im Untersuchungsjahr j , M_j = Anzahl markierter Individuen im Untersuchungsjahr j , N_j = Populationsgröße im Untersuchungsjahr j .

Da aber nicht alle Individuen beider Jahre bekannt sind, ist auch ungewiß wieviele Tiere in beiden Jahren das Gewässer bewohnten. Bekannt sind nur die gefangenen und markierten Tiere (M_j und M_{j-1}). Von den markierten Tieren ist sehr wohl bekannt, wer in beiden Jahren vorkam ($M_j \cap M_{j-1}$). Da nun $N_j = N_j/M_j * M_j$ und $N_{j-1} = N_{j-1}/M_{j-1} * M_{j-1}$ ist:

$$A_j = N_j \cap N_{j-1} = \frac{N_j}{M_j} * M_j \cap M_{j-1} * \frac{N_{j-1}}{M_{j-1}}$$

wobei:

A_j = Anzahl der Alttiere eines Gewässers des Untersuchungsjahres j ,

M_j = Anzahl gefangener Individuen eines Gewässers des Untersuchungsjahres j ,

N_j = geschätzte Populationsgröße eines Gewässers des Untersuchungsjahres j .

Weil es bei den vorliegenden Untersuchungen nicht vorkam, daß zwischen zwei Fangereignissen eines Tieres mehr als ein Jahr lag, ist hier $M_j \cap M_{j-1} = M_j \cap (M_{j-1} + M_{j-2} + \dots + M_{j-\infty})$.

Da für die Abschätzung des Alttieranteils die Populationsgröße des Vorjahres bekannt sein muß, war sie erst ab dem zweiten Untersuchungsjahr möglich.

Die Zuwanderer

Die Anzahl der Immigranten einer Population Z_j im Untersuchungsjahr j läßt sich in ähnlicher Weise berechnen. Hierzu müssen jedoch die aktuellen und vorjährigen Populationsgrößen und Markierungsraten möglichst vieler der benachbarten Gewässer bekannt sein. So kann der Anteil der Tiere jedes umliegenden Gewässers, in dem Käfer gefangen und markiert wurden, an der Population des betreffenden Untersuchungsgewässers ermittelt werden. Unter diesen Zuwanderern können sich auch Alttiere der Nachbargewässer befinden. Zugeflogene Tiere nicht untersuchter Gewässer können bei der Berechnung nicht als Immigranten erkannt werden.

Die Zahl der Zuwanderer (Z_j) wurde hier folgendermaßen abgeschätzt:

$$Z_{xj} = \sum_{y=1}^g Z_{xyj} + Z_{xy(j-1)},$$

wobei:

$$Z_{xyj} = \frac{M_{xyj} \cdot N_{yj}}{M_{yj}},$$

und:

Z_{xj} = geschätzte Anzahl aller Zuwanderer eines Gewässers im Untersuchungsjahr j ,

Z_{xyj} = geschätzte Anzahl Zuwanderer im Gewässer x , die im Untersuchungsjahr j noch im Gewässer y lebten,

M_{xyj} = Anzahl der Tiere, die im Untersuchungsjahr j zum erstenmal im Gewässer x , aber irgendwann zuvor bereits im Gewässer y gefangen wurden,

M_{yj} = Anzahl der im Untersuchungsjahr j im Gewässer y gefangenen Individuen,

N_y = geschätzte Populationsgröße des Gewässers y im Untersuchungsjahr j ,

g = Anzahl untersuchter Nachbargewässer.

2.3.5 Die Amphibienpopulationen

Als Vergleichsgrößen zur Beschreibung der Verteilung und der Fluktuationen der Amphibienpopulationen in den Untersuchungsgewässern dienten, mit unterschiedlicher Genauigkeit, vor allem die Eizahlen, die mittlere Quappendichte und die Metamorphosehäufigkeiten der Anuren.

2.3.5.1 Die Eizahlen der Froschlurche

Um die Laichmenge der im Gebiet frühzeitig ablaichenden Froschlurcharten (*Bufo bufo*, *Rana temporaria* und *Rana dalmatina*) als Vergleichsgrößen behandeln zu können, wurden die Gelegezahlen jeder Art mit den entsprechenden ermittelten mittleren Gelegegrößen multipliziert und für jedes Gewässer zusammengefaßt.

Da auch das Ausmaß der Verpilzung, der Anteil unbefruchteter und der den Prädatoren zum Opfer gefallener Eier nicht abzuschätzen ist, kann die Anzahl der Eier aus denen letztendlich Quappen schlüpfen ohnehin nur näherungsweise ermittelt werden.

Während der Projektphase wurden die Gelege nicht gezählt. Dafür liegen aus dieser Zeit genaue Angaben zur Anzahl angewanderter weiblicher Alttiere vor, von denen angenommen wird, daß sie alle oder fast alle Eier gelegt haben.

Dies ergibt die Vergleichsgröße E_j , wobei:

E_j = Anzahl der in einem Gewässer im Kalenderjahr j abgelegten Eier der zu Beginn des Frühjahrs ablaichenden Froschlurcharten

2.3.5.2 Anzahl abwandernder Jungtiere

Als zweite Vergleichsgröße der Beutetierhäufigkeiten wurden von 1992 bis 1995 die durch die Eimerfänge bekannten Daten zu den frisch metamorphosierten Jungtieren verwendet.

Dies ergibt:

M_j = Anzahl der aus einem Gewässer im Kalenderjahr j abgewanderten frisch metamorphosierten Jungtiere der zu Beginn des Frühjahrs ablaichenden Froschlurcharten.

2.3.5.3 Die mittlere Kaulquappenzahl (\bar{Q}_j)

Die dritte Größe zur Beschreibung der als Nahrungsgrundlagen einer Saison, die mittlere Quappendichte eines Gewässers (\bar{Q}_j), ist die wichtigste Vergleichsgröße, da weder die Eizahlen noch die Metamorphosezahlen der Froschlurche die tatsächliche Präsenz der Kaulquappen als Nährtiere für den Gelbrandkäfer ausdrücken können, weil nichts über die je nach Gewässer unterschiedlichen Entwicklungsbedingungen für die Quappen bekannt ist. Da eine genauere Erfassung der mittleren Anzahl der Kaulquappen im Gewässer den Rahmen der Untersuchungsmöglichkeiten bei weitem gesprengt hätte, kann sie hier nur mit Hilfe der beiden erfaßten Populationsgrößen am Anfang bzw. am Ende der Entwicklung, den Eizahlen und den Metamorphosezahlen berechnet werden. Dabei würde es wenig Sinn machen, das Arithmetische Mittel beider Größen zu benutzen. Dann hätte bei einer ähnlich großen relativen Ungenauigkeit der Daten die Metamorphosehäufigkeit nur minimalen Einfluß auf das Ergebnis. Bei Verwendung des Harmonischen Mittelwertes wäre es umgekehrt. Nur bei der Berechnung des Geometrischen Mittelwertes haben beide Größen bzw. deren Ungenauigkeiten gleich großen Einfluß auf das Ergebnis, was für die Ermittlung der gesuchten Zwischengröße wünschenswert ist (vgl. SACHS 1997).

\bar{Q}_j wird als Geometrischer Mittelwert der Kaulquappenhäufigkeit eines Gewässers im Kalenderjahr j folgendermaßen berechnet:

$$\bar{Q}_j = \sqrt{E_j * M_j}$$

mit:

E_j = Anzahl der im Kalenderjahr j in einem Gewässer abgelegten Eier (Kap. 2.3.6.1),

M_j = Anzahl der im Kalenderjahr j aus demselben Gewässer abgewanderten frisch metamorphosierten Jungtiere (Kap. 2.3.6.2).

Da für die Berechnung beide Faktoren > 0 sein müssen, wurde $M_j = 1$ gesetzt, wenn keine frisch metamorphosierten Tiere abgewandert sind.

2.3.6 Räuber-Beute-Korrelationen

Der Vergleich der Häufigkeiten von Amphibien und Gelbrandkäfern an verschiedenen Standorten und zu verschiedenen Zeiten ist für die Analyse ihrer Räuber-Beute-Beziehung von besonderem Interesse. Falls Abhängigkeiten zwischen diesen beiden Tiergruppen bestehen, könnten die Korrelationen der betreffenden Populationsgrößen dafür entscheidende Hinweise liefern. Deshalb wurden hier die Häufigkeiten von Amphibien im allgemeinen und von früh im Jahr ablaichende Froschlurche im speziellen mit den verschiedenen verfügbaren Häufigkeitsangaben zu den Gelbrandkäfern miteinander verglichen. In den Fällen in denen schon allein durch Betrachtung der Wertegruppen Parallelentwicklungen unübersehbar waren, wurden die Werte als Koordinaten graphisch dargestellt und dazu passend nach Näherungsfunktionen gesucht. Das Bestimmtheitsmaß und die Funktion der Regression sollen zusätzliche Hinweise zu den gemeinsamen Entwicklungshäufigkeiten von Räubern und Beutetieren ergeben.

Je weiter die Daten für die Vergleiche aufgespalten wurden, desto größer wurde die Streuung der Koordinaten und desto ungenauer wurden die Näherungsfunktionen. In den anderen Fällen, in denen die Parallelentwicklungen nicht eindeutig waren, wurden Rangkorrelationen durchgeführt.

Die Berechnungen wurden mit dem Statistik-Programm SPSS for Windows Student Version 6.1 durchgeführt und die Rang-Korrelationen nach Spearman bzw. Kendall (SACHS 1997) verwendet.

2.4 Ergebnisse

2.4.1 Die Wasserkäferzönosen der Untersuchungsgewässer

Grundsätzlich waren die Fangerfolge mit den Auftauchfallen sowohl zwischen den Gewässern als auch in zeitlicher Folge sehr unterschiedlich und im U2 (Staatsforst) fast ausnahmslos höher als im U1 (Agrarlandschaft). Mit nur einer Ausnahme waren die Individuenzahlen und ausnahmslos der Artenreichtum in den Gewässern des U2 höher. Lediglich im kleineren Teil des bis 1996 mit Kleinfischen dicht besiedelten Rehsprungmaars wurden zu Beginn der Untersuchungen weniger Wasserkäfer gefangen als in den beiden größten Gewässern des U1. Nachdem in dem zunächst ebenfalls vergleichsweise dünn mit Käfern besiedelten größeren Teil des Rehsprungmaars 1996 die Fische verschwunden waren, stiegen dort die Individuen- und Artenzahlen der Wasserkäferfänge erheblich an. Im nach wie vor fischreichen „Kleinen Rehsprungmaar“ dagegen blieben die Werte unverändert deutlich unter jenen aller anderen Gewässer im Gebiet.

Ähnlich den beiden Fischgewässern im U2 erreichten auch die besonders amphibienreichen Folienteiche B-D im U1 (Kap. 2.4.3) gebietsbezogen die mit Abstand niedrigsten Werte.

Maximal konnten im U2 35 und im U1 25 (1992, Gew. 1) Arten pro Jahr und Falle gefangen werden.

Bei Betrachtung der jährlichen Fangsummen aller wasserlebenden Käferarten in den Folienteichen ist insgesamt ein deutlicher Anstieg der Werte im Verlauf der Untersuchungen zu beobachten, auch wenn es zwischenzeitlich teilweise starke Einbrüche gab. (Abb. 11). Nur in C sind seit Anfang 1998 die Werte wieder gesunken.

Im Gewässer A und seit 1997 auch in D stiegen die Fangzahlen besonders steil an. Im letzten Untersuchungsjahr haben allerdings die Werte in A rapide abgenommen. Von diesem Bevölkerungseinbruch waren übrigens alle Tiergruppen betroffen; am deutlichsten die *Gastropoda*, die insgesamt noch individuenreicher als die Käfer in der Falle anzutreffen waren. Ihre Populationsentwicklung war in Gew. A mit jener der Käfer fast identisch. 1999 konnten innerhalb einer Woche bis zu 2000 Schnecken der Art *Planorbis planorbis* mit der Falle gefangen werden und am Ende der Untersuchungen im Jahr 2000 waren sie dort nur noch ausnahmsweise anzutreffen.

Während sich die Werte im Gewässer C in den Anfangsjahren fast synchron zu denen in B verhielten, kam es 1997 kurzfristig zu einem starken Anstieg bis auf 573 Fänge pro Jahr, um danach mit nur noch 61 bis 174 Fängen pro Jahr unter das Anfangsniveau abzusinken. Mit 2497 Käfern pro Jahr wurden im Frühjahr 1999 in Gewässer A die mit Abstand höchsten Fangzahlen pro Falle des gesamten Untersuchungsgebietes erzielt. Auch der Artenreichtum

war in A deutlich höher als in den anderen Folienteichen, wenn auch nicht ganz so hoch wie in den mehrfach größeren Gewässern 1 und 2 (MÖLLE 1994).

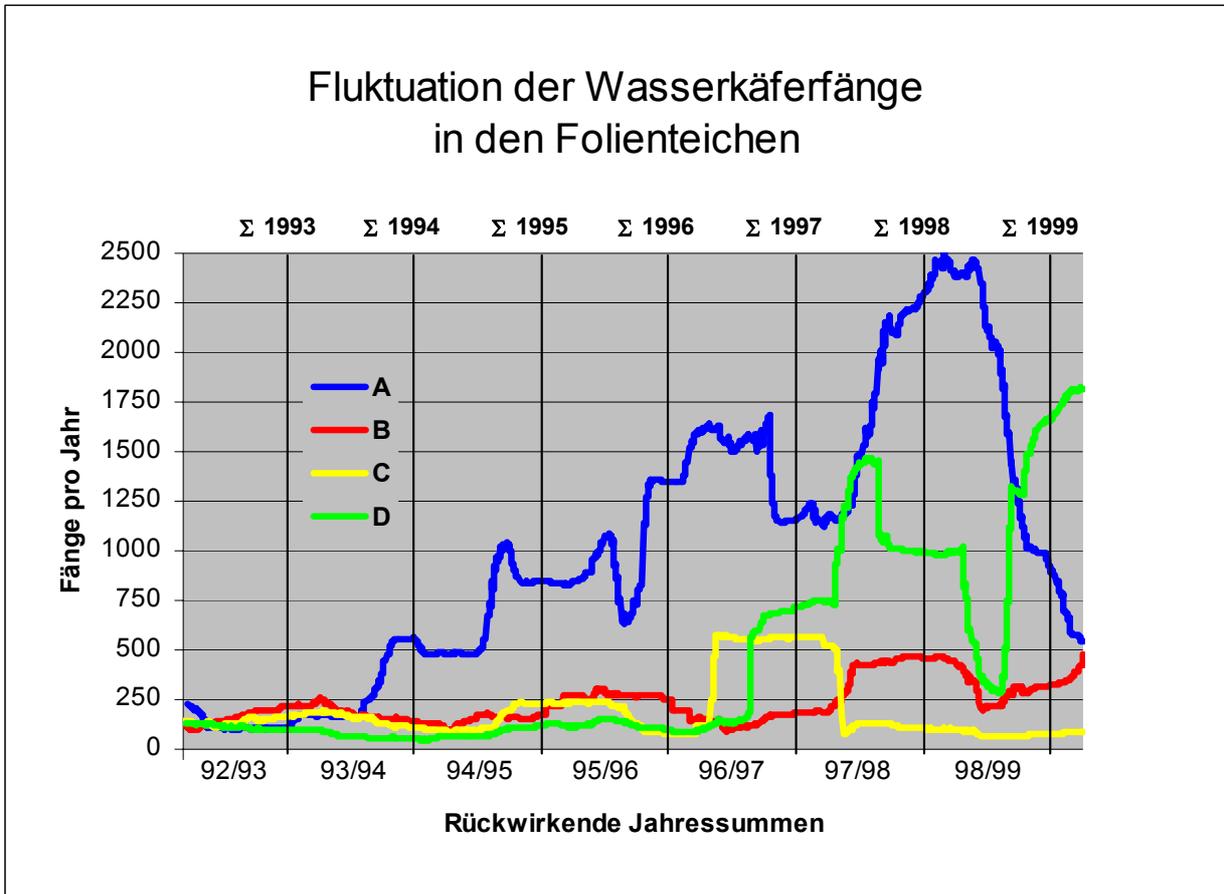


Abb. 11: Entwicklungskurven der Fallen-Fanghäufigkeiten der Wasserkäfer-Imagines in den Folienteichen (Kap. 2.3.1.).

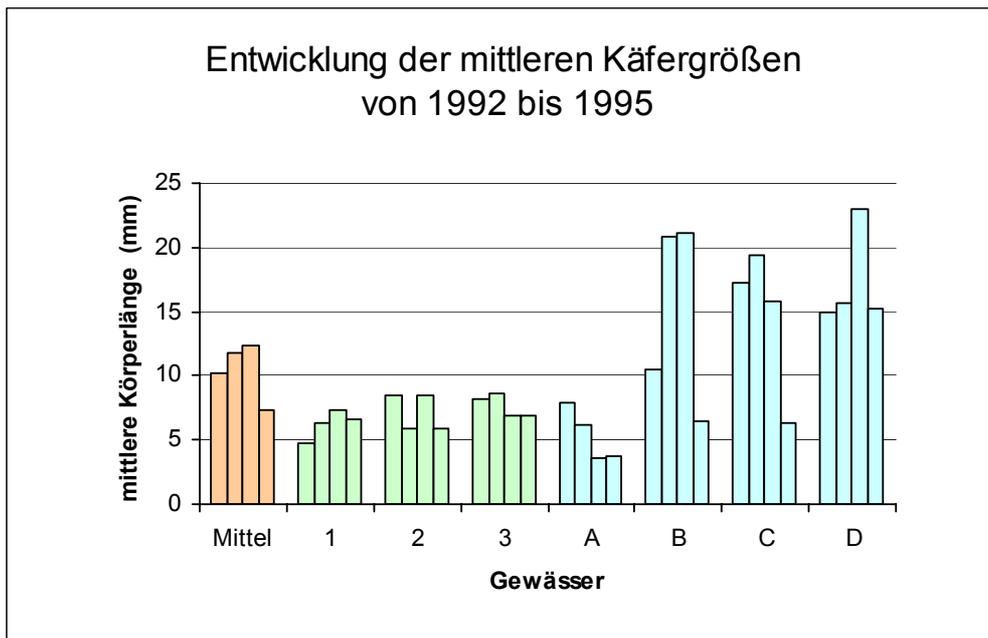


Abb. 12: Entwicklung der Mittleren Körperlängen der Käferfänge und der daraus resultierenden arithmetischen Mittelwerte des Gesamtfangs pro Jahr in den Gewässern des Untersuchungsgebietes 1 von 1992 bis 1995.

Auch die zur Beschreibung der Räuber-Beute-Situation in den Gewässern des U1 ermittelten Körpergrößenverhältnisse der fast ausschließlich räuberischen Käferarten lassen sich klar voneinander abgrenzen (Abb. 12). Innerhalb der jährlichen Gesamtfänge sind zwei Gewässergruppen deutlich unterscheidbar. Während in den arten- und individuenreichen, aber amphibienarmen (KNEITZ, ST. 1998) Gewässern (1,2,3 und A) der „Durchschnitts-Käfer“ kaum länger als 5mm war, wurden in den individuen- und artenarmen, aber amphibienreichen Folienteichen B bis D mittlere Körperlängen von über 20 mm erreicht.

Die Größenschwankungen innerhalb der Untersuchungsjahre verliefen umgekehrt proportional zu den Häufigkeiten der gefangenen Arten und Individuen. Nach 1995 sind in B,C und D die mittleren Körpergrößen entsprechend der Fangzahlen deutlich kleiner geworden und die Artenzahlen haben zugenommen.

Bei Betrachtung der mittleren Körperlängen aller mit den Fallen gefangenen Wasserkäferarten im einzelnen (Abb. 13) zeigt sich, daß für die hohen Werte in den drei Folienteichen vor allem die *Dytiscus*-Arten verantwortlich sind. Alle anderen Käfer sind kürzer, die meisten sogar erheblich kürzer als einige der mittleren Käferlängen pro Jahr. Da *D. circumflexus* mit nur 6 Fangereignissen vernachlässigt werden kann, ist der *D. marginalis* in den Folienteichen B-D mit großer Dominanz im Gesamtfang vertreten.

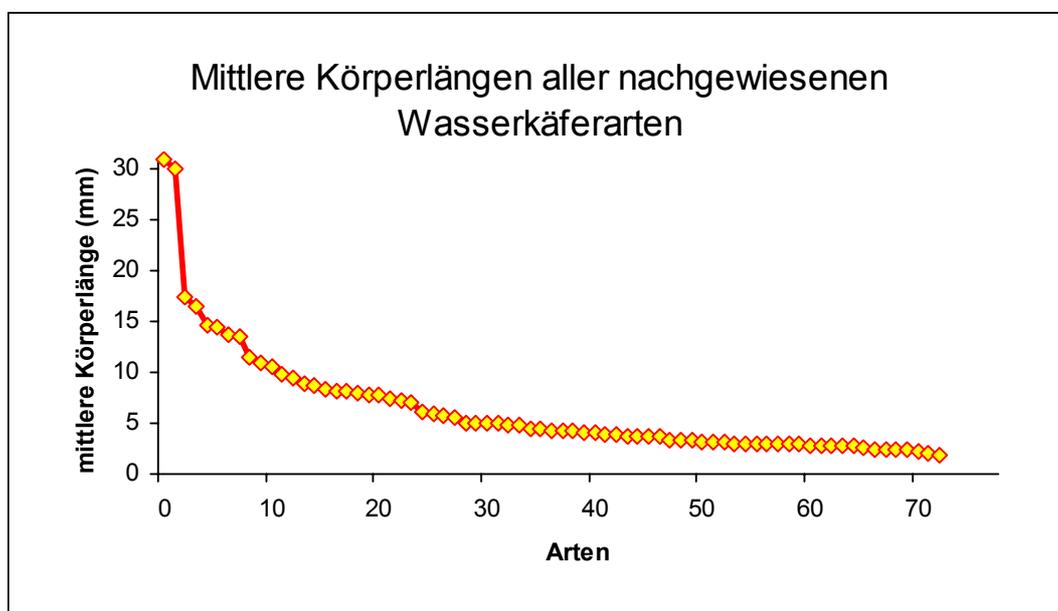


Abb. 13: Aufreihung der Mittelwerte der Körperlängen (FREUDE et al. 1971) derjenigen Käferarten, die im Untersuchungsgebiet 1 mit den Auftauchfallen gefangen werden konnten.

Darüberhinaus fällt auf, daß die Größenunterschiede zwischen den Arten zwar weitgehend fließend sind, die Körperlänge aber oberhalb der drittgrößten Art, dem *Colymbetes fuscus*, zur Gattung *Dytiscus* hin sprunghaft ansteigt und sich fast verdoppelt.

Im Untersuchungsgebiet 2 war der Durchschnittskäfer pro Jahr und Gewässer stets größer als 1994 und 1995 im Folienteich A und, mit Ausnahme der beiden Fischgewässer, stets kleiner als in allen anderen Gewässern der Agrarlandschaft. In den Fischteichen waren auch bei den mittleren Körperlängen die Werte ähnlich denen der Folienteiche B-D.

2.4.2 Der Gelbrandkäfer

2.4.2.1 Fangentwicklung

Von März 1992 bis Februar 2000 konnten im Drachenfelser Ländchen (U1) 1611 mal Gelbrandkäfer-Imagines gefangen und dabei 723 Individuen unterschieden werden; 1066 Fänge erfolgten mit den Auftauchfallen.

Bei den vergleichsweise geringen Fangzahlen des *D. marginalis*, der im Untersuchungsgebiet nur 6,1 % am Gesamtfang aller Wasserkäfer (21.235 Individuen, 87 Arten (MÖLLE 1994)) ausmachte, wurde auch hier zunächst die in Kap. 2.3.1. beschriebene Darstellungsform gewählt (Abb. 14).

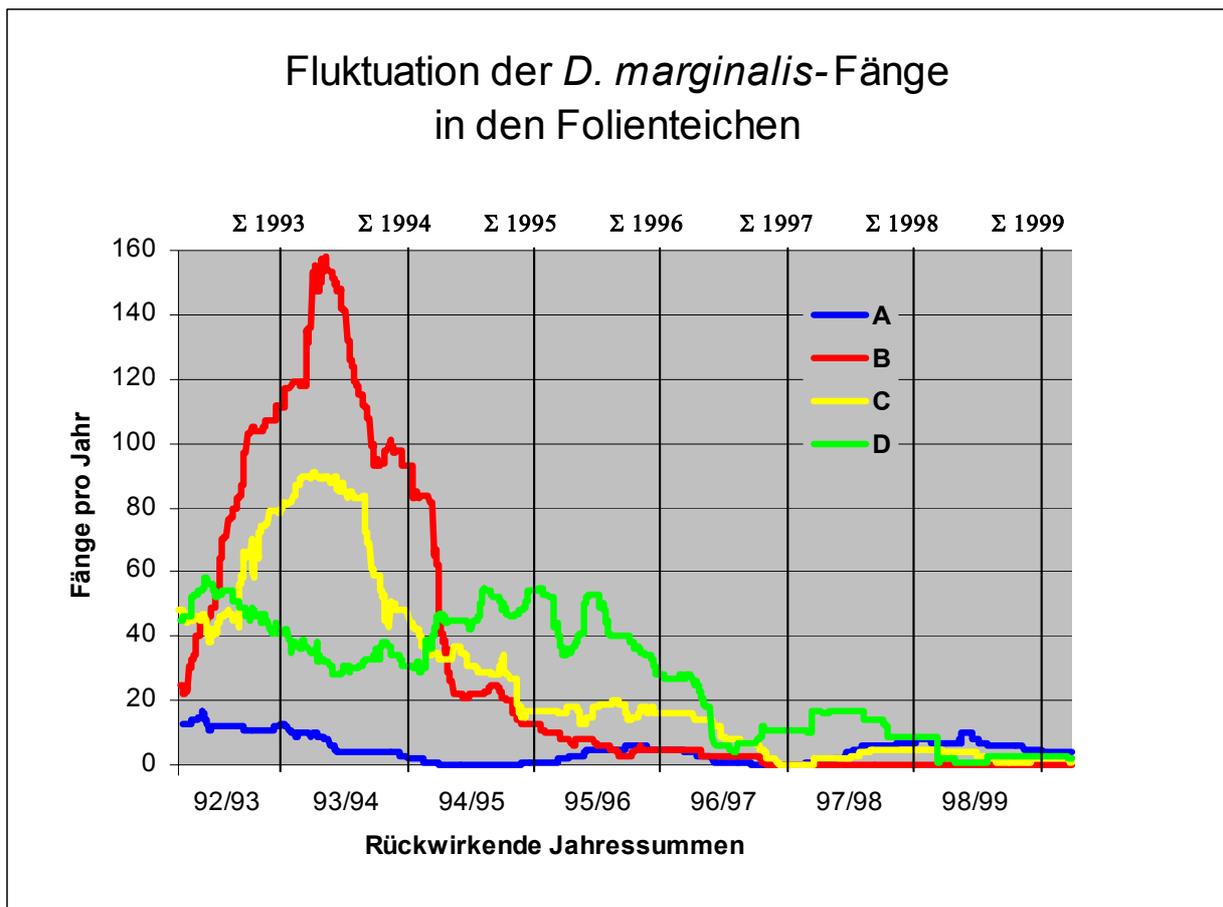


Abb. 14: Entwicklungskurven der Fanghäufigkeiten der *D. marginalis*-Imagines in den Folienteichen (Kap. 2.3.1).

Während in Gewässer 2 die Fangwahrscheinlichkeit in starkem Maße von der Dauer der Wasserführung abhängig war und in Gewässer 3 ohnehin kaum Gelbrandkäfer gefangen wurden, zeigen vor allem die perennierenden Folienteiche klare Entwicklungsrichtungen. Diese Fluktuationen verdeutlichen, daß an allen Teichen, wenn auch in unterschiedlichem Maße, die Populationen nach einem Höhepunkt in den letzten Jahren deutlich kleiner geworden sind.

Die Entwicklungen lassen auch hier erkennen, daß die starken Populationsrückgänge der Gewässer B und C nicht erst im extrem kalten Winter 1995/96, sondern bereits Mitte 1994 ihren Anfang nahmen. Bereits im Kalenderjahr 1995 konnten dort nur noch wenige Tiere gefangen werden. Im Gewässer D dagegen sanken, nach vorhergehenden kleineren Schwankungen, die Fanghäufigkeiten tatsächlich seit 1996, um dann Mitte 1997 einen vorläufigen Tiefpunkt zu erreichen. Allen Teilpopulationen ist gemeinsam, daß sie sich von ihren starken Einbrüchen auch Jahre später nicht wieder erholt haben.

Die Darstellung erweckt den Eindruck, daß die Fanghäufigkeiten umso schneller und auch tiefer abgefallen sind, je höher die Maximalwerte lagen. So sind die Werte im insgesamt individuenreichsten Gewässer B am Ende der Untersuchungen von allen die niedrigsten.

Im individuenarmen Gewässer A war der *D. marginalis* zu allen Zeiten nur sporadisch zu finden.

2.4.2.2 Die individuellen Fangwahrscheinlichkeiten (p_i)

Die Fanghäufigkeiten der Gelbrandkäfer waren auch individuell unterschiedlich (Abb. 15).

Von allen markierten Tieren schwamm etwa ein Drittel (233 Käfer) nicht in die Fallen, sondern konnte nur gekäschert oder beim Austrocknen des Erlenmaars mit der Hand gefangen werden. Ungefähr ein Drittel wurde nur einmal und ein weiteres Drittel mehrmals gefangen. Einige Tiere fanden sich mehrere Wochen lang hintereinander immer wieder in derselben Falle ein, obwohl sie nach den Kontrollen nicht in Fallennähe ausgesetzt wurden. Ein Männchen wurde besonders oft, nämlich 16mal, in der Falle des Gewässers B angetroffen; zunächst 9mal innerhalb von 11 Wochen, dann 5 Monate später 5mal innerhalb von 6 Wochen und zuletzt weitere 6 Monate später noch einmal. Bei den meisten Individuen lagen jedoch deutlich längere Zeiträume zwischen den Fangereignissen.

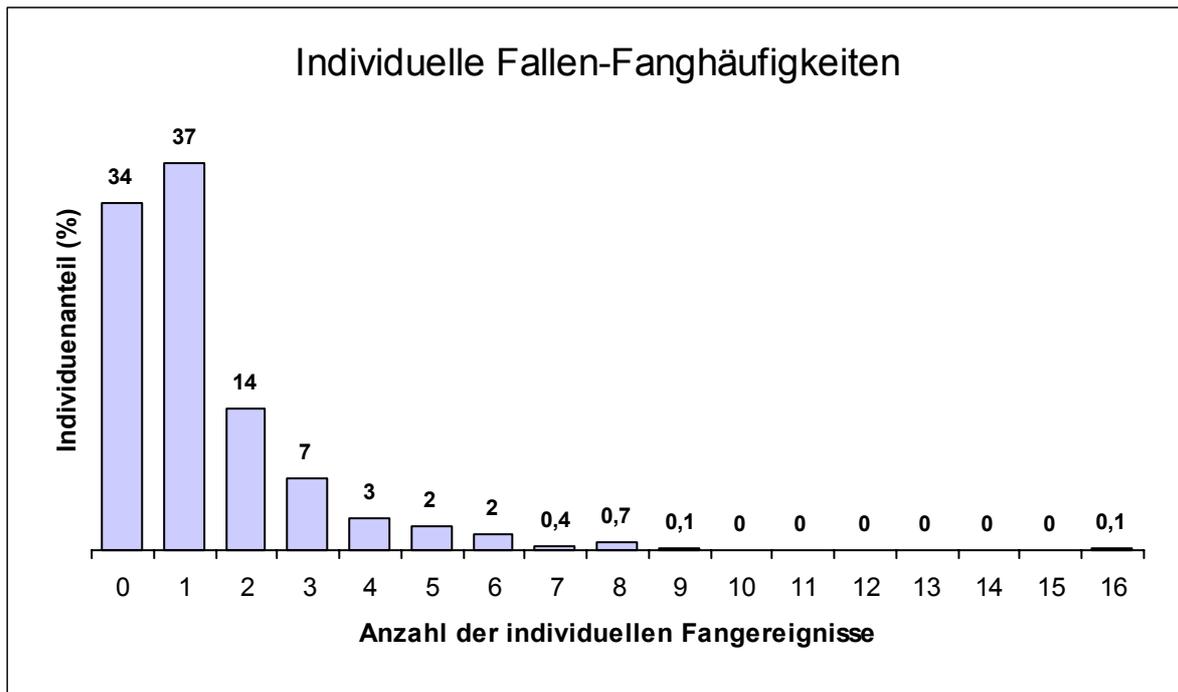


Abb. 15: Darstellung der Verteilung der individuellen Fanghäufigkeiten auf den Gesamtfang der Gelbrandkäfer in den Auftauchfallen.

2.4.2.3 Häufigkeiten

2.4.2.3.1 Verbreitung

2.4.2.3.1.1 Fangabundanzen (F_{xi})

Beim Vergleich der Gewässer, bei dem die Untersuchungsjahre zusammengefaßt wurden, waren die Fanghäufigkeiten pro Falle teilweise sehr unterschiedlich, teilweise ähnlich (Abb. 16).

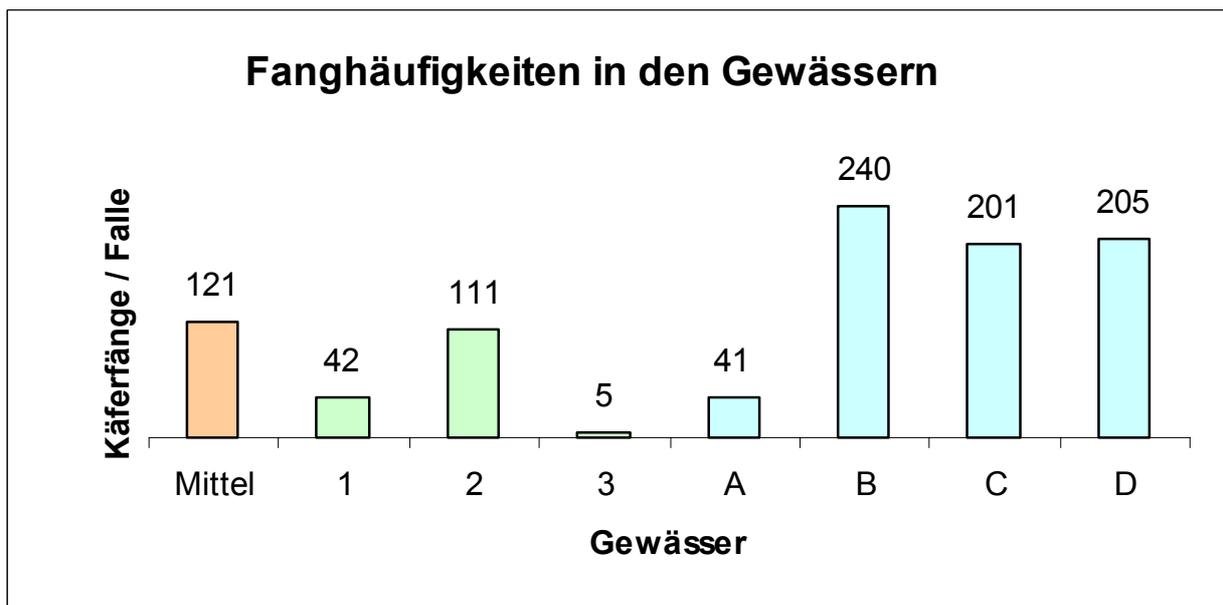


Abb. 16: Vergleich der Fanghäufigkeiten des *D. marginalis* pro Falle und Untersuchungsgewässer über den gesamten Erfassungszeitraum einschließlich des daraus berechneten arithmetischen Mittels. Im Gew. 1 wurde allerdings nur bis Ende 1995 gefangen (Kap. 2.2.1.1).

Die mit Abstand meisten Fangereignisse erfolgten in den amphibienreichen Folienteichen B, C und D, deren Werte untereinander nur geringfügig verschieden waren. Während die Fanghäufigkeiten in Gewässer 2 durchschnittlich waren, waren sie in 1, 3 und A auffallend niedrig. Deutlich zurück liegt hier das Gewässer 3 mit nur 5 Fangereignissen in 7 Jahren. Die Werte der Gewässer 2 und 3 würden wohl etwas höher liegen, wenn diese nicht wiederholt ausgetrocknet wären. Auch im Gewässer 1 wären sicher noch mehr Tiere gefangen worden, wenn nicht Ende 1995 die Fallen entfernt worden wären. Da jedoch nicht anzunehmen ist, daß sich dort durch weiteren Falleneinsatz die Fanghäufigkeiten verdreifacht hätten, dürfte die Verkürzung der Fangperiode keinen Einfluß auf die angestrebte Rangkorrelation haben.

2.4.2.3.1.2 Korrigierte Fangabundanzen (F_{xi}')

Die Korrektur der Fangzahlen mit Hilfe der relativen Wiederfangrate wirkt sich hier nur geringfügig auf die Größenverhältnisse der Gewässer untereinander aus (Abb. 17).

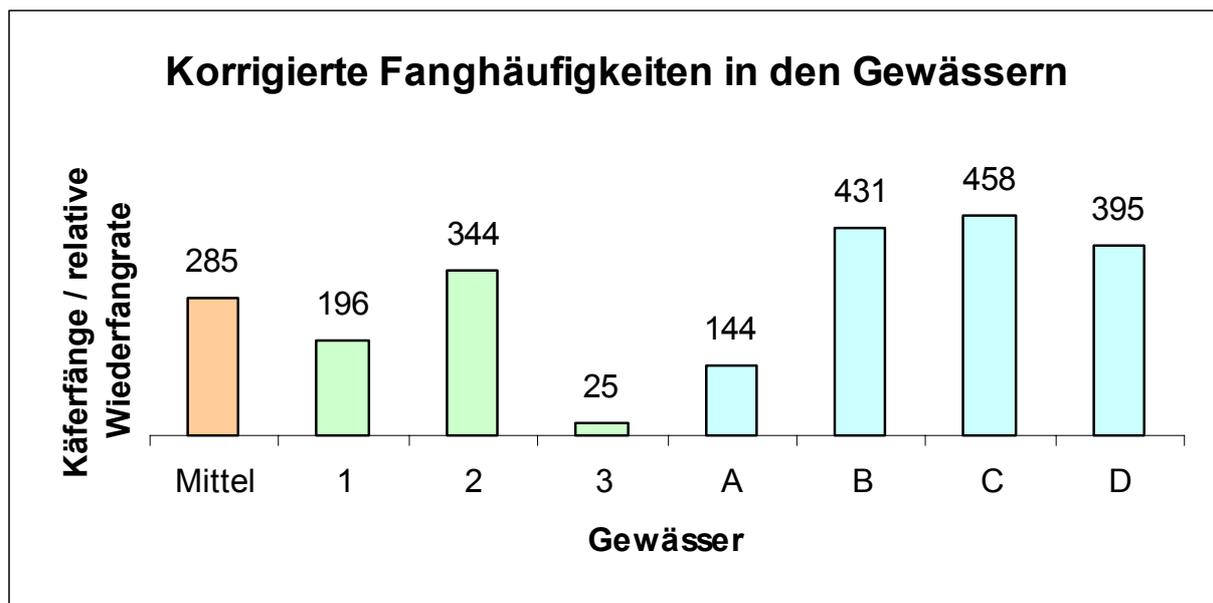


Abb. 17: Vergleich der mit Hilfe der relativen Wiederfangrate korrigierten Fanghäufigkeiten des *D. marginalis* pro Falle und Untersuchungs-gewässer über den gesamten Erfassungszeitraum einschließlich des daraus berechneten arithmetischen Mittels. Im Gewässer 1 wurde nur bis Ende 1995 gefangen (Kap. 2.2.1.1).

Innerhalb der drei individuenreichen Folienteiche B, C und D kommt es zu Verschiebungen in der Rangfolge. Jetzt ist das Gewässer C dasjenige mit der höchsten *Dytiscus*-Dichte. Auch die Werte in den großen Gewässern 1 und 2 sind durch die Korrektur angestiegen, da hier, wie nicht anders zu erwarten, die relative Wiederfangrate deutlich niedriger ist als in den kleineren Gewässern. Auch hier hat vermutlich die verkürzte Fangzeit in 1 keinen Einfluß auf die Rangkorrelation.

2.4.2.3.1.3 Fangdominanzen (D_{xs})

Bei Betrachtung der Dominanz des *D. marginalis*, bezogen auf alle mit den Fallen gefangenen wasserlebenden Käfer, verschieben sich die Verhältnisse etwas deutlicher (Abb. 18).

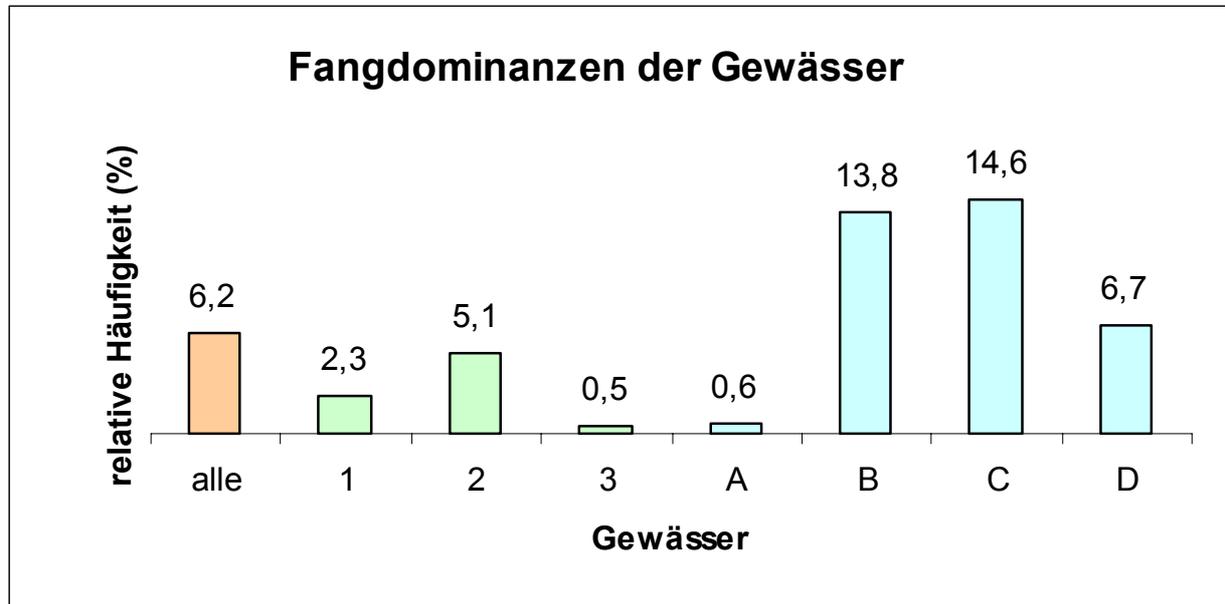


Abb. 18: Vergleich der Fanghäufigkeiten des *D. marginalis* im Verhältnis zur Summe aller gefangenen Wasserkäfer pro Falle und Untersuchungsgewässer über den gesamten Erfassungszeitraum einschließlich des daraus berechneten arithmetischen Mittels. Im Gewässer 1 wurde nur bis Ende 1995 gefangen.

Die Deutlichkeit der Unterschiede erlaubt jedoch trotzdem sichere Angaben zu den relativen Häufigkeitsverhältnissen. So fallen besonders an den Gewässern A und D, wegen der besonders vielen Käferfänge anderer Arten (Abb. 11), die Werte auffallend niedriger aus als bei den absoluten und den korrigierten Fangzahlen. Auch die „Gelbrandkäferarmut“ in den „amphibienarmen“ Gewässern 3 und A ist nicht zu übersehen. In den drei Gewässern mit großen Amphibienpopulationen dagegen waren auch die *Dytiscus*-Populationen besonders groß; in D jedoch deutlich niedriger als in B und C.

2.4.2.3.2 Fluktuation der *Dytiscus*-Populationen

Die Fluktuationen der Fangsummen und der Dominanzverhältnisse aller Gewässer des Untersuchungsgebietes 1 ergaben zusammengefaßt eine ziemlich gleichmäßige Entwicklung. Dabei wurden die Fänge des Gewässers 1 allerdings nicht berücksichtigt, da dort nur bis einschließlich 1995 gefangen wurde. Die Gelbrandkäfer machten in diesem Teich bis dahin ohnehin nur einen sehr kleinen Teil des Gesamtfangs aller Gewässer aus.

Zwischen den absoluten und den relativen Fanghäufigkeiten traten bezüglich der Fluktuationsrichtung keine nennenswerten Unterschiede auf (Abb. 19).

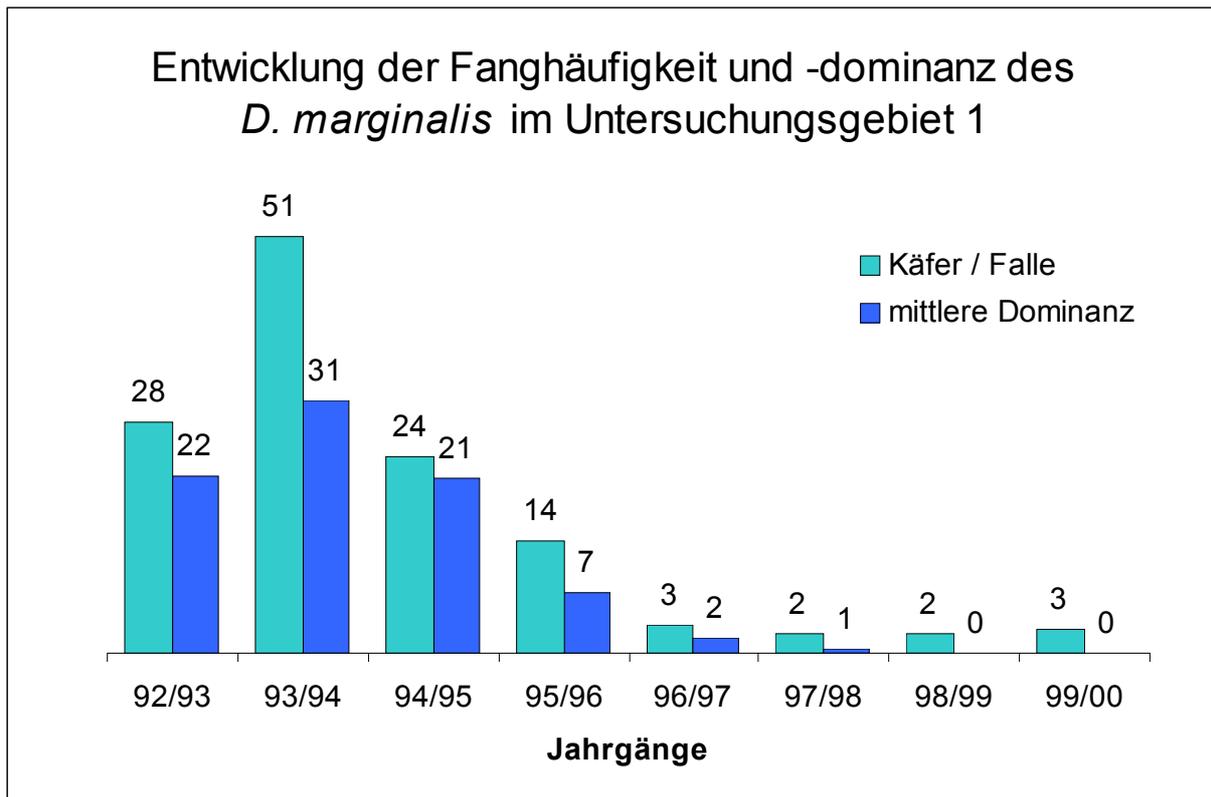


Abb. 19: Vergleich der Entwicklung der absoluten und der, bezogen auf die wasserlebenden Käferarten, relativen Fanghäufigkeiten im U1. Das Gewässer 1 wurde dabei nicht berücksichtigt.

Bei beiden Vergleichsgrößen sind recht hohe Werte im ersten Jahr zu beobachten, die im zweiten Jahr noch deutlich angestiegen sind, um danach ebenso deutlich wieder abzusinken bis zum Ende der Untersuchungen, wo die Werte um ein Vielfaches niedriger als in den Anfangsjahren waren. Obwohl im letzten Untersuchungsjahr zum erstenmal seit 1993/94 die mittlere Häufigkeit pro Falle wieder, wenn auch nur leicht, angestiegen ist, spielte die Fangdominanz der Art, genauso wie im Vorjahr, in der Dominanzstruktur der Wasserkäferzönosen kaum noch eine Rolle.

Die Fluktuation in den Einzelgewässern zeigte, daß die Häufigkeitsentwicklung keineswegs in allen Fällen synchron verlaufen ist (Abb. 20). In den Folienteichen waren die Fluktuationen, nicht nur im Vergleich mit den älteren Gewässern 1-3, sondern auch untereinander sehr verschieden; auch wenn am Ende der Untersuchungen überall die Populationen so gut wie erloschen sind.

Differenzierte Entwicklung der Fanghäufigkeiten des *D. marginalis* in den Folienteichen

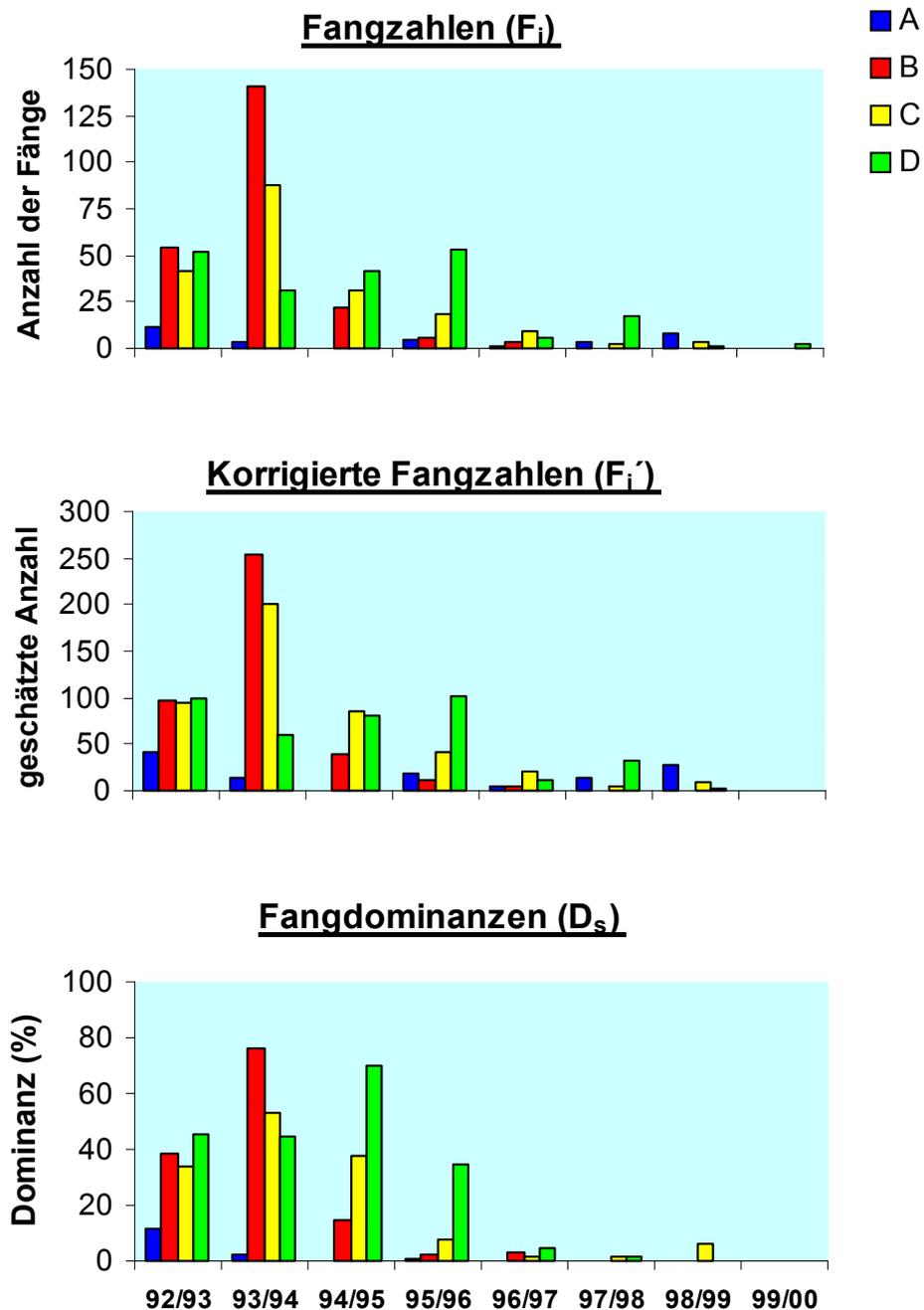


Abb. 20: Fluktuation der Fanghäufigkeiten, der korrigierten Fanghäufigkeiten und der Dominanzen des *D. marginalis* in den Folienteichen der sich jeweils vom 1. Juli bis 30. Juni erstreckenden Untersuchungsjahre.

Die Korrektur der absoluten Fangsummen anhand der relativen Wiederfangraten führte nur in Einzelfällen zu leichten Verschiebungen in der Rangfolge der Häufigkeiten. Teilweise ist jedoch die Korrektur sehr ungenau, da die Wiederfangraten häufig zu niedrig waren, um verlässliche Berechnungen zu ermöglichen.

Doch auch die Dominanzen zeigen vergleichbare Entwicklungen auf und stützen dadurch die Ergebnisse. Teilweise waren diese mit über 70% erstaunlich hoch.

Da im Gewässer D in den ersten Jahren insgesamt vergleichsweise wenig Wasserkäfer gefangen wurden, fallen die Dominanzen im Vergleich mit den anderen Teichen insgesamt deutlich höher aus als die absoluten Fangzahlen.

Die Fanghäufigkeiten im Gewässer 2 (Abb. 21) können nur sehr ungenau die Populationsentwicklungen verdeutlichen, da hier durch die unterschiedlich langen Trockenphasen (Abb. 4) die Einsatzmöglichkeiten der Auftauchfallen und die Fangwahrscheinlichkeiten mit den Wasserständen stark schwankten.

Deshalb sollte den Fangdominanzen mehr Aufmerksamkeit geschenkt werden. Allerdings entspricht hier, wie schon bei den Folienteichen, die Dominanz-Entwicklung weitgehend jener der Fangzahlen.

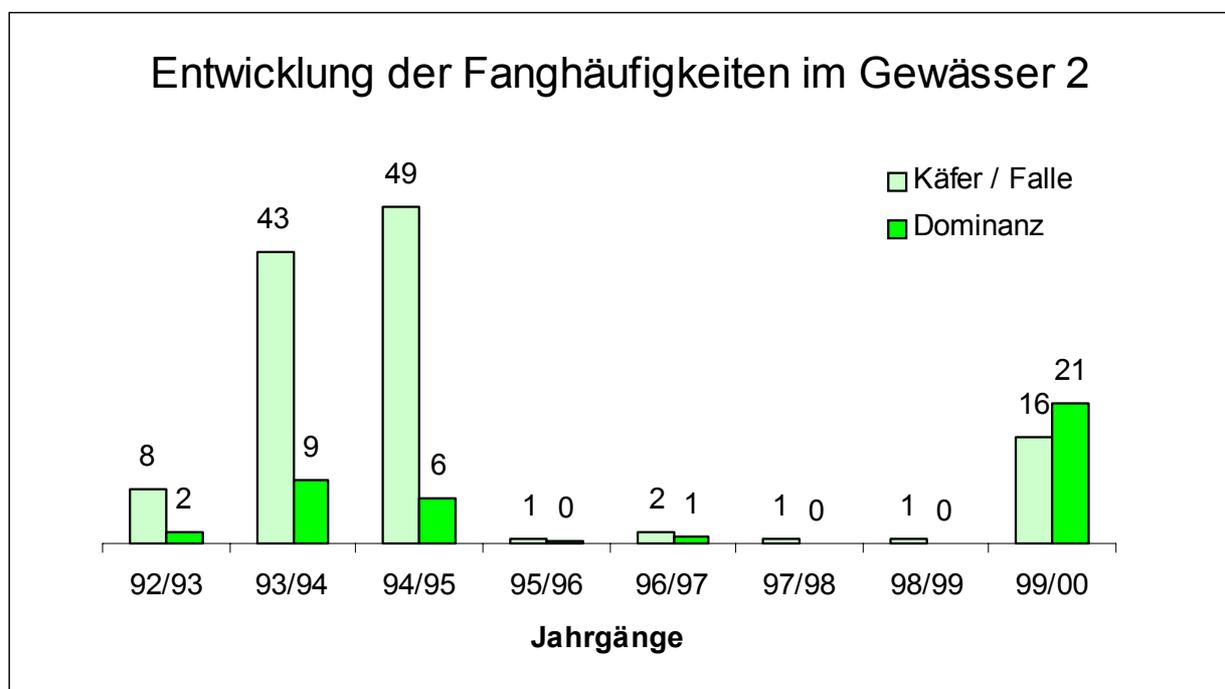


Abb. 21: Entwicklung der Fanghäufigkeiten der Gelbrandkäfer pro Falle und der Fangdominanzen im Erlenmaar (Gewässer 2). Im Untersuchungsjaar 1999/2000 fehlen die letzten 4 Monate.

Die anfangs vergleichsweise niedrigen Werte steigen im zweiten und dritten Untersuchungs-jahr deutlich an, um 1995/96 abrupt abzusinken. Im extrem kalten 4. Untersuchungsjahr war, wie in den Folienteichen A, B und C, kaum noch ein Gelbrandkäfer zu finden. In den darauffolgenden trockenen Jahren (Abb. 4) änderte sich daran nur wenig. Erst im 8. Untersuchungsjahr führte der Tümpel wieder lange genug Wasser, um Reproduktionserfolge bei Amphibien und Gelbrandkäfern zu ermöglichen. Sofort konnten ab August wieder regelmäßig Gelbrandkäfer gefangen werden, bis im Herbst das Gewässer erneut ausgetrocknet ist. Die 16 gefangenen Tiere waren alle gerade erst ausgehätet und stammten somit von der derzeit neuen Generation des Erlenmaars. Da in den 6 Wochen bis zur Austrocknung auch mit zusätzlichen Käscherfängen kein Tier zweimal oder öfter gefangen werden konnte, wird für dieses Jahr ein großer Reproduktionserfolg vermutet, obwohl das Gewässer noch im Winter trocken lag und nur einige wenige Alttiere dort zur Eiablage gekommen sein dürften. Jedenfalls konnte vom Sommer 1998 bis zum Sommer 1999 nur ein Gelbrandkäfer im Gewässer 2 gefangen werden und zwar ein Weibchen am 26. Juni 1999.

2.4.2.3.3 Überprüfung der Sequentiellen Populationsgrößenschätzung

Beispielhaft werden im Folgenden die Ergebnisse einiger der Simulationsdurchläufe in graphischer Form vorgestellt. Dabei sei erwähnt, daß die verwendeten Beispiele typisch für den jeweiligen Ansatz sind und jeweils auch die 19 anderen Simulationsdurchgänge im Ergebnis nur minimale Abweichungen lieferten.

2.4.2.3.3.1 Zum Verlauf der Schätzwertentwicklung bei kleinen Stichproben unter Idealbedingungen

Die Abbildung 22 zeigt die Entwicklung der Erst- und der Zweitfänge von einem typischen Simulationsbeispiel einer geschlossenen Population von 120 Tieren mit gleichbleibend homogenen Fangwahrscheinlichkeiten und Stichprobengrößen von 1. Außerdem ist die Veränderung von W_{Ri} und die Veränderung der daraus berechneten Regressionsgeraden im Verlaufe der Fangtermine dargestellt.

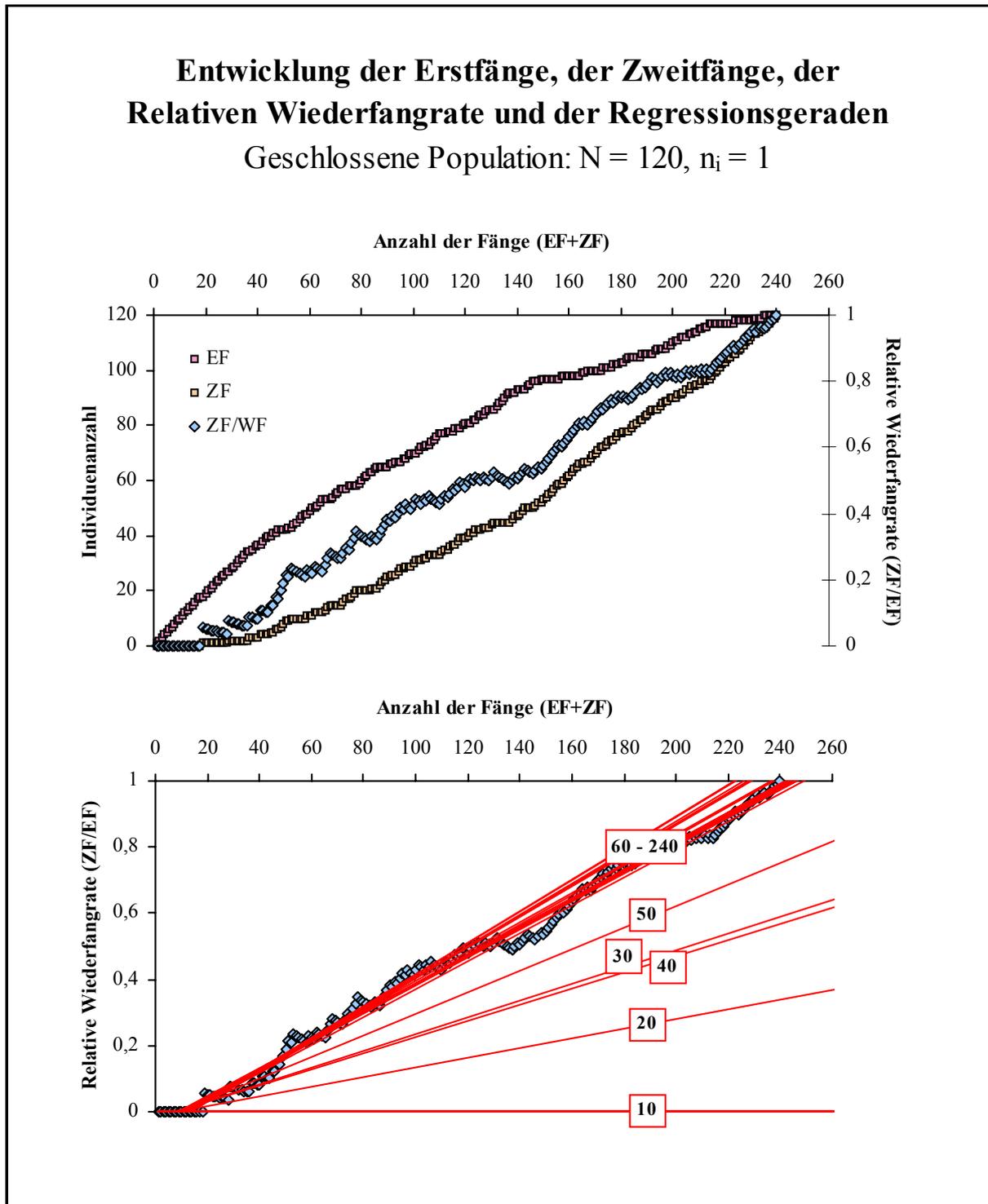


Abb. 22: Fangentwicklung der Erst- und Zweitfänge und Entwicklung (oben), von W_{Ri} im Verlauf der Fangtermine (oben und unten) und von den entsprechenden Regressionsgeraden nach jedem 10. Fangereignis (unten) eines typischen Simulationsbeispiels; die Anzahl der Fangereignisse, die den Regressionen zugrunde liegt, ist auf den Geraden angezeigt; EF = Erstfänge, N = Populationsgröße, n_i = Stichprobengröße, ZF = Zweitfänge.

Am Anfang der Fangentwicklung gibt es bis etwa zum 20. Fangereignis nur Erstfänge und $W_{Ri} = 0$, da hier der Zähler (= ZF) den Wert null hat. Mit jedem Zweitfang steigt W_{Ri} zunächst in großen, dann in immer kleiner werdenden Schritten an. Die Wahrscheinlichkeit

einen Erstfang zu erzielen nimmt kontinuierlich ab und die Entwicklung der Erstfänge flacht zunehmend ab. Die Wahrscheinlichkeit, daß ein relevantes Fangereignis einen Zweitfang liefert nimmt dagegen stetig zu und der Zuwachs der Zweitfänge wird immer steiler. Da an jeder Stelle W_{Ri} mit allen bis dahin gefangenen Erst- und Zweitfängen berechnet wird, nimmt der Einfluß eines hinzukommenden Fangereignisses mit steigender Fangzahl kontinuierlich ab und die Entwicklung wird immer geradliniger und stabiler. Die daran angelegten Regressionsgeraden verändern sich auch immer weniger und schneiden mit zunehmender Genauigkeit die x-Achse bei $2N$, also an der Stelle, an der jedes Tier genau zweimal gefangen wurde. Da dies schon einige Zeit bevor jedes Tier zweimal gefangen worden ist geschieht, liefert die Populationsgrößenschätzung nach etwa einem Viertel der möglichen relevanten Fangereignisse ein brauchbares Ergebnis.

Zur Verdeutlichung, ab wann ungefähr der Schnittpunkt der Regressionsgeraden mit der x-Achse sich nur noch geringfügig verändert und das Schätzergebnis einigermaßen stabil ist, wird in der Abb. 22 unten nach jeweils 10 gefangenen Tieren eine Regressionsgerade angezeigt. Da es sich hier um eine Population von 120 Tieren handelt, sind also 12 Geraden dargestellt.

Bevor erstmalig ein Tier zum zweiten Mal gefangen wird, haben die Regressionsgeraden keine Steigung und keinen Schnittpunkt mit $y = 1$. Ab dem ersten Wiederfang steigen die Geraden an und liefern die ersten, noch nutzlosen, Schätzwerte. Je nachdem in welcher Reihenfolge danach die Erstfänge und Zweitfänge erfolgen, verändern sich die Geraden gerichtet, bis sich die Steigung jeder hinzukommenden Geraden kaum noch verändert oder die Steigung geht zunächst über den Bereich der gesuchten stabilen Regressionen hinaus, um danach wieder abzunehmen und sich einzupendeln.

In Abb. 23 sind, wie in allen folgenden Abbildungen, die halbierten Werte der Schnittpunkte der Regressionsgeraden mit der x-Achse, also der gesuchten Schätzwerte, nach jedem Fangtermin aufgetragen. Außerdem sind die Toleranzgrenzen für Schätzungenauigkeiten, die 10% bzw. 5% von der tatsächlichen Populationsgröße abweichen, angegeben.

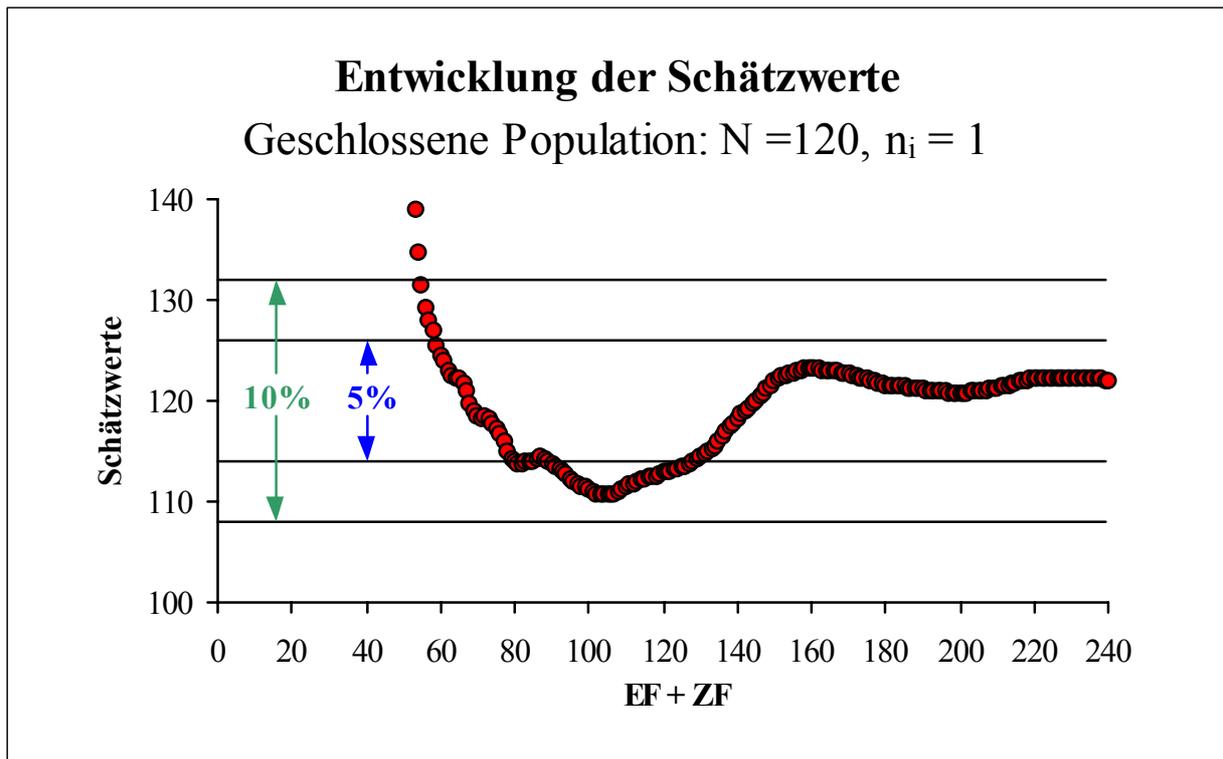


Abb. 23: Entwicklung der Schätzwerte nach jedem Fangtermin des in der Abb. 10 vorgestellten Simulationsbeispiels; die Querbalken grenzen die Toleranzbereiche der Schätzgrößenfehler von 5% bzw. 10% ein; EF = Erstfänge, N = Populationsgröße, n_i = Stichprobengröße, ZF = Zweitfänge.

Im vorliegenden Beispiel liegen nach etwa einem Viertel bzw. der Hälfte der maximal möglichen Fangtermine die Schätzwerte innerhalb der Toleranzgrenzen.

Simulationsbeispiele bei gleichen Voraussetzungen, aber anderen Populationsgrößen, haben gezeigt, daß die Stabilisierung der Schätzwerte um so eher eintritt, je größer die Population ist. Bei $N = 5000$ geschah dies schon nach etwa einem Zehntel bis einem Fünftel der maximal möglichen Fangereignisse (Abb. 24) und bei $N = 15$ teilweise erst, nachdem alle Tiere zweimal gefangen worden waren.

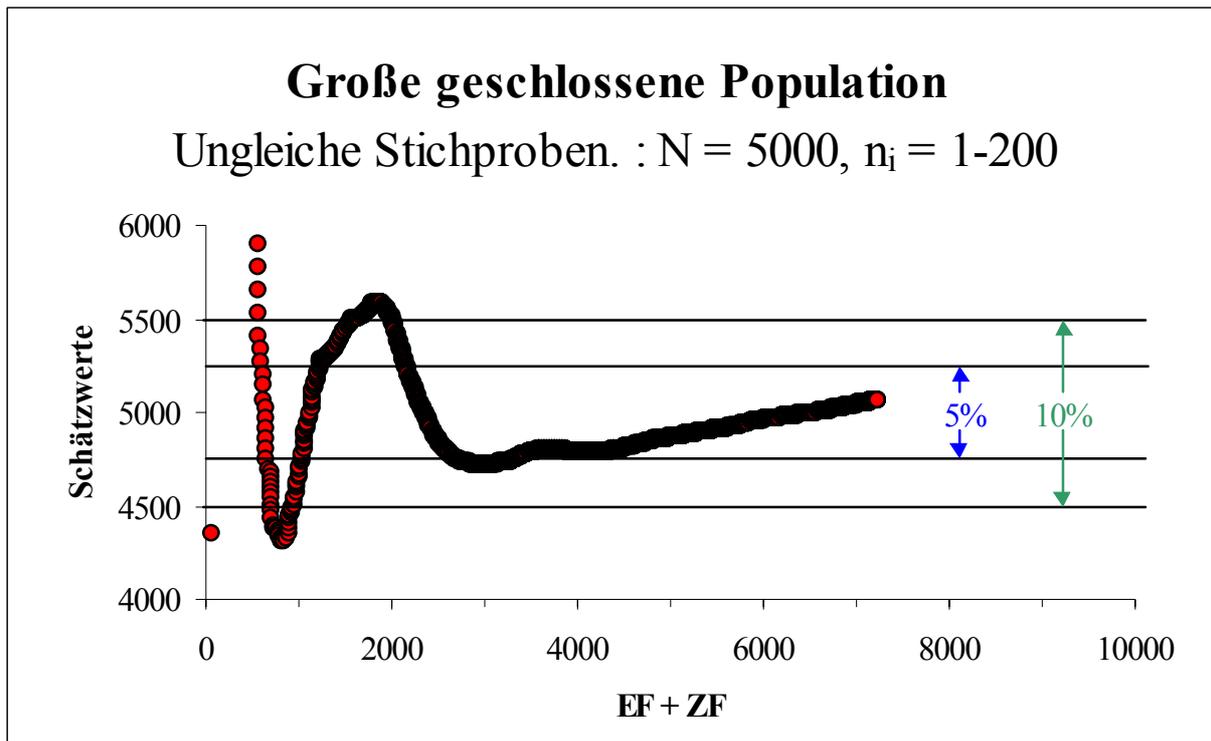


Abb. 24: Entwicklung der Schätzwerte nach jedem Fangtermin; die Querbalken grenzen die Toleranzbereiche der Schätzgrößenfehler von 5 bzw. 10% ein; EF = Erstfänge, N = Populationsgröße, n_i = Stichprobengröße, ZF = Zweitfänge.

2.4.2.3.3.2 Zum Verlauf der Schätzwertentwicklung bei großen Stichproben unter Idealbedingungen

Die Simulationsbeispiele mit Stichproben >1 haben gezeigt, daß kleine Stichproben zur Anwendung der Methode nicht zwingend notwendig sind. Eine große Stichprobe hat zur Folge, daß für die Schätzung Daten verlorengehen können, da eine große Stichprobe nur eine zusätzliche relative Wiederfangrate und einen zusätzlichen Schätzwert liefert. Dies hat jedoch ebenso wie die geringe Verschiebung von W_{Ri} , die durch die Verhinderung der völligen Durchmischung der Tiere nach jedem Fangereignis hervorgerufen wird, keinen Einfluß auf das Ergebnis. Selbst wenn bei jedem Fangtermin ein Drittel der Population gefangen wird, stabilisieren sich die Regressionsgeraden und liefern brauchbare Schätzwerte (Abb. 25).

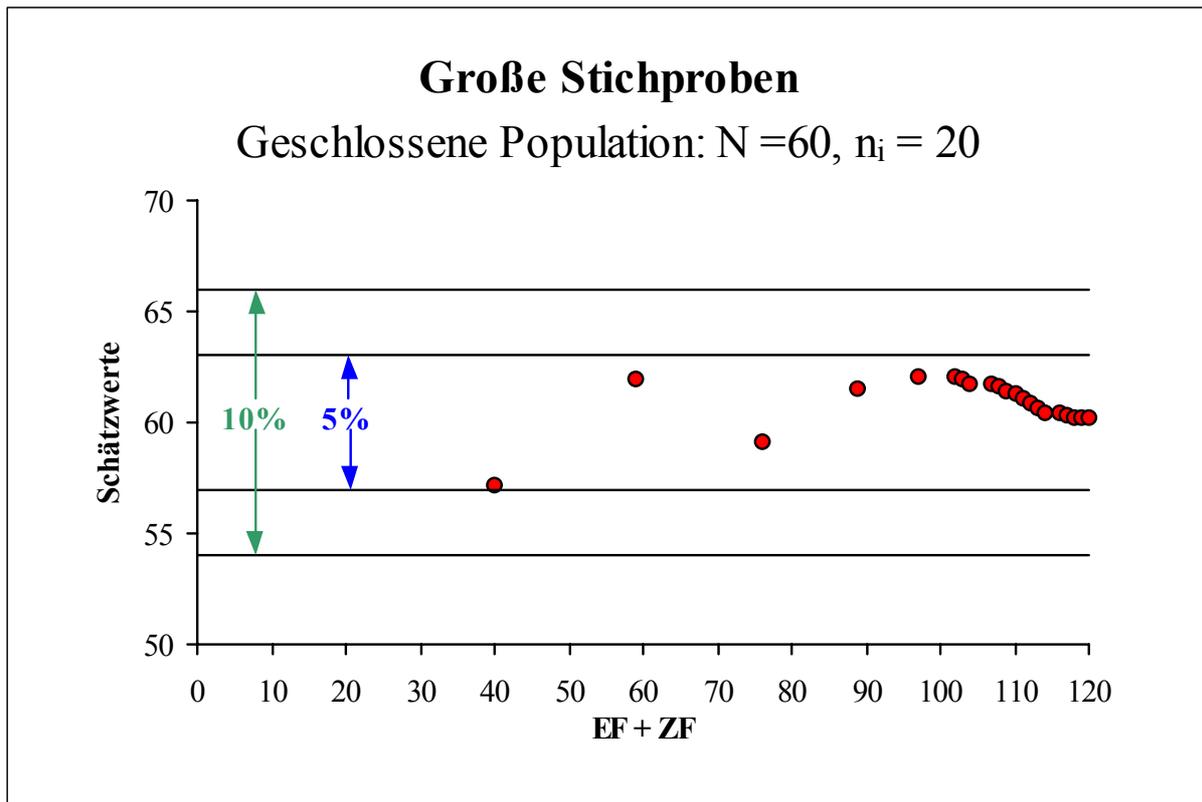


Abb. 25: Entwicklung der Schätzwerte bei großen Stichproben; die Querbalken grenzen die Toleranzbereiche der Schätzgrößenfehler von 5 bzw. 10% ein; EF = Erstfänge, N = Populationsgröße, n_i = Stichprobengröße, ZF = Zweitfänge.

Da hier die erste Stichprobe - wegen des eingeschränkten Ordinatenbereichs in Abb. 25 nicht zu sehen - gezwungenermaßen 20 Erstfänge und keinen Zweitfang enthält, tritt die Ausrichtung der Geraden erst viel später ein, als dies bei kleinen Stichproben der Fall wäre. Dies wird dadurch kompensiert, daß durch die großen Stichproben sehr schnell hohe Fangsummen erzielt werden. Im vorliegenden Beispiel liefert bereits die zweite Stichprobe einen Schätzwert, der nur 5% von der tatsächlichen Populationsgröße abweicht.

2.4.2.3.3.3 Zum Verlauf der Schätzwertentwicklung bei unterschiedlichen Fangwahrscheinlichkeiten (p_i)

Bei individueller Variabilität von p_i , wie sie auch bei den vorliegenden Freilanduntersuchungen angetroffen wurde (Abb. 15), steigt zunächst W_{Ri} schneller an und die Schätzwerte fallen niedriger aus als bei homogener Fangwahrscheinlichkeit. Die Steigung von W_{Ri} nimmt dann aber langsam wieder ab, da jedes Tier nur maximal zweimal innerhalb von W_{Ri} berücksichtigt wird und die individuellen Unterschiede geringer werden. So verläuft hier die Folge der relativen Wiederfangraten nicht linear. Dies hat zur Folge, daß bei linearer Regression erst verspätet eine stabile Ausrichtung der Geraden erfolgen kann (Abb. 26). Trotz dieser Verzögerung ist die Methode auch bei individuell heterogenen Fangwahrscheinlichkeiten verhältnismäßig robust.

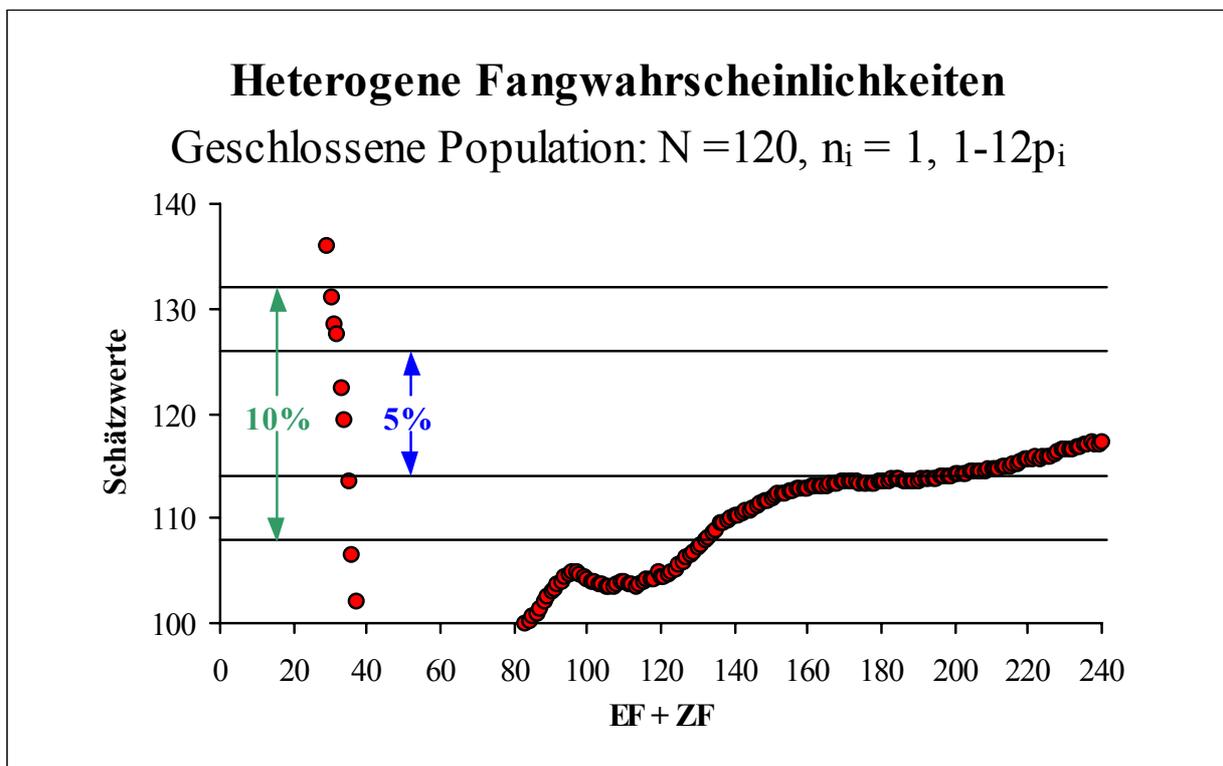


Abb. 26: Entwicklung der Schätzwerte bei individuell heterogenen Fangwahrscheinlichkeiten; die Querbalken grenzen die Toleranzbereiche der Schätzgrößenfehler von 5 bzw. 10% ein; EF = Erstfänge, N = Populationsgröße, n_i = Stichprobengröße, p_i = individuelle Fangwahrscheinlichkeit, ZF = Zweitfänge.

2.4.2.3.3.4 Zum Verlauf der Schätzwertentwicklung bei offenen Populationen

Wie in Abb. 27 zu sehen ist, hat ein stetiger Individuenausfall keinen Einfluß auf das Ergebnis der Abschätzung. Hierbei wird lediglich der Fang bzw. Wiederfang der fehlenden Tiere verhindert. Da aber markierte wie unmarkierte Tiere bei gleicher Mortalität zu gleichen Anteilen ausfallen, wirkt sich dies nicht auf die relative Wiederfangrate und damit auf die Schätzung aus.

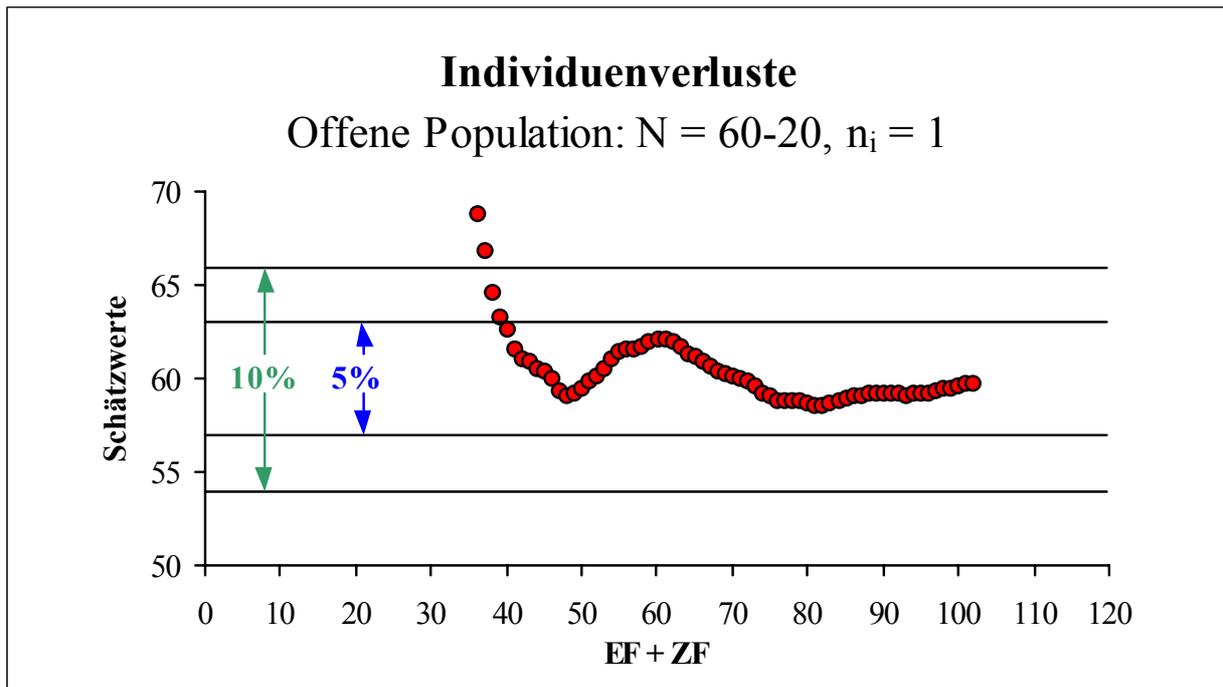


Abb. 27: Entwicklung der Schätzwerte nach jedem Fangtermin bei Individuenschwund; die Querbalken grenzen die Toleranzbereiche der Schätzgrößenfehler von 5 bzw. 10% ein; EF = Erstfänge, N = Populationsgröße, n_i = Stichprobengröße, ZF = Zweitfänge.

Im umgekehrten Falle, bei dem ständig neue Tiere hinzukommen, sind dagegen deutliche Auswirkungen zu erkennen, da selbstverständlich nur unmarkierte Tiere eintreffen. Die Geraden stabilisieren sich nicht, sondern erreichen entsprechend dem Individuenzuwachs immer höhere Werte (Abb. 28). Am Ende der Entwicklung, das bei der gegebenen Konstellation aufgrund der immer wieder hinzukommenden Tiere nicht ganz erreicht werden kann, liegt der Schätzwert knapp unter der Gesamt-Populationsgröße, also der Größe der Anfangspopulation einschließlich der hinzu gekommenen Tiere. Da die Schätzwerte aber, anstatt sich einzupendeln, immer weiter ansteigen, kommt hier kein Ergebnis zustande, das vom Bearbeiter akzeptiert werden kann. Im Falle zu schneller Zuwachserwartung ist es daher ratsam, die Fangaktivitäten zu verstärken und möglichst schnell zum Abschluß zu bringen, um die relative Zuwachsrage zu senken.

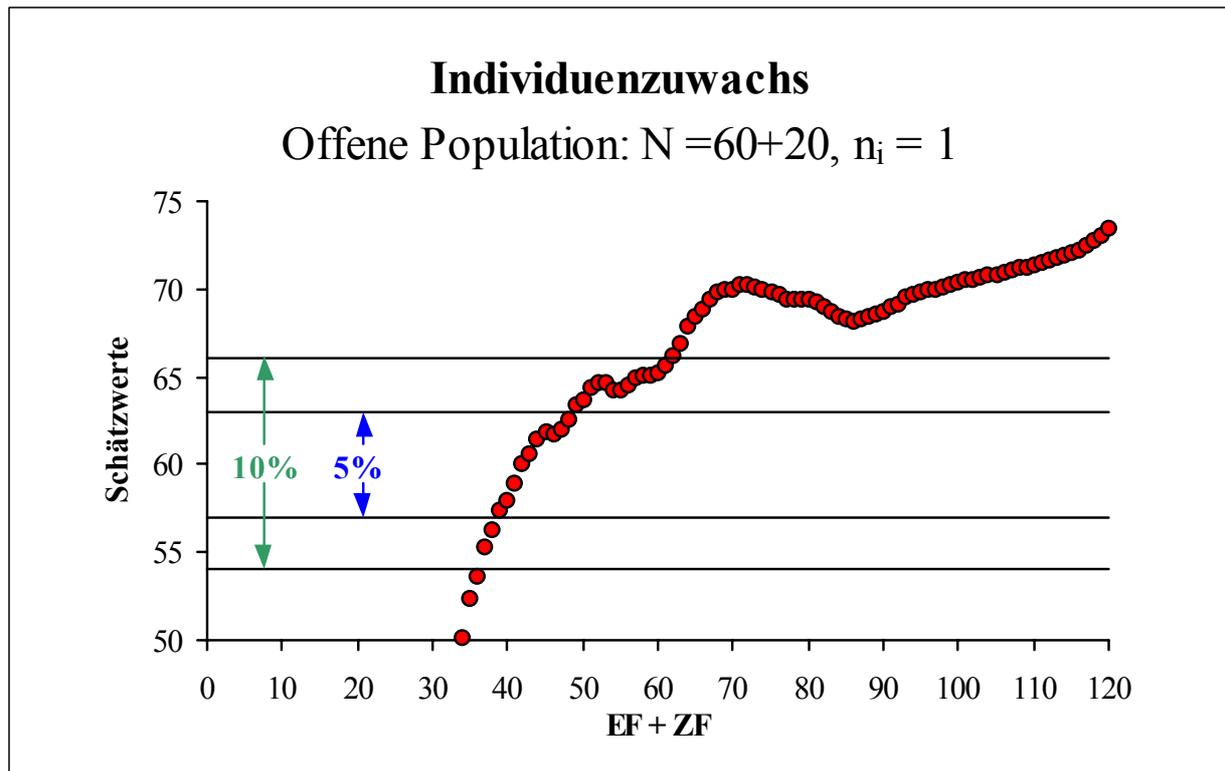


Abb. 28: Entwicklung der Schätzwerte nach jedem Fangtermin bei Individuenzuwachs; die Querbalken grenzen die Toleranzbereiche der Schätzgrößenfehler von 5 bzw. 10% ein; EF = Erstfänge, N = Populationsgröße, n_i = Stichprobengröße, ZF = Zweitfänge.

2.4.2.3.3.5 Fallbeispiele aus dem Freiland

Beispielhaft werden hier die Populationsgrößenschätzungen zu den Fangdaten zweier Untersuchungsgewässer mit deutlich unterschiedlichen Populationsgrößen detailliert vorgestellt: das „Kleine Rehsprungmaar“ des Untersuchungsgebiets 2 im Jahre 1997 einerseits und das Gewässer C des Untersuchungsgebiets 1 im Jahre 1999 andererseits.

Das perennierende Rehsprungmaar bedeckt bei einer Maximaltiefe von 1,2 m eine Grundfläche von etwa 800 m². Zum Fang der Gelbrandkäfer wurden ohne Unterbrechung zwei Auftauchfallen eingesetzt und wöchentlich kontrolliert. Damit konnten vom 3.10.1997 bis 9.4.1998 mit 26 Stichproben 201 Gelbrandkäfer gefangen werden. Davon wurden 111 Individuen nur einmal, 55 zweimal, 24 dreimal, 9 viermal und 2 fünfmal gefangen. Da die Imagines der neuen Generation, wie in allen Untersuchungsjahren, auch 1997 in den Monaten Juni bis August geschlüpft sind und die Immigrationsrate dieser Art auch dort (Kap. 2.4.2.4) sehr gering war, war die Population bezogen auf Individuenzuwachs weitgehend geschlossen.

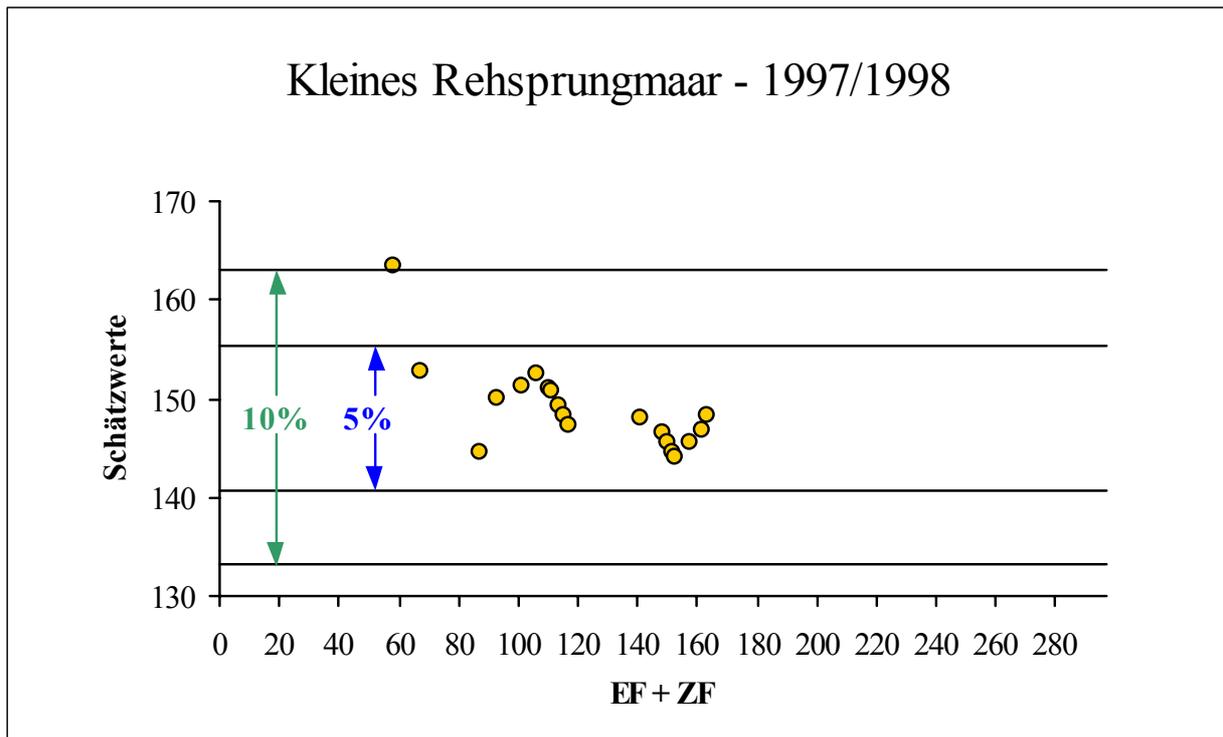


Abb. 29: Entwicklung der Schätzwerte im „Rehsprungmaar“ 1997/98; die Querbalken grenzen die Toleranzbereiche der Schätzgrößenfehler von 5 bzw. 10% des letzten Schätzwertes ein; EF = Erstfänge, ZF = Zweitfänge.

Da hier vom 67. (7. Stichprobe) bis zum 163. Fangereignis (24. Stichprobe) die Schätzwerte den 5%-Toleranzbereich nicht mehr verlassen haben, wird aufgrund der Simulationserfahrungen eine Anfangs-Populationsgröße von 149 Tieren \pm 5% vermutet, da der letzte Schätzwert 148,5 beträgt (Abb. 29). Die ersten 101 Fangereignisse bzw. 10 Stichproben hätten für ein brauchbares Ergebnis bereits ausgereicht; dann hätte der letzte Schätzwert eine Populationsgröße von ungefähr 151 Tieren vermuten lassen.

Im nur 64 m² bedeckenden Folienteich C war die Population erwartungsgemäß erheblich kleiner. Hier wurden drei Fallen eingesetzt, um trotz der geringen Fangwahrscheinlichkeit genügend Daten für eine Schätzung zu erhalten. Nach dem Imaginalschlupf im Sommer wurde der erste Käfer erst am 15.10.1999 gefangen und am 9.3.2000 der letzte.

So wurden mit 18 Stichproben insgesamt 51 Fangereignisse erzielt und 20 verschiedene Individuen gefangen. 4 Käfer wurden nur einmal gefangen, 6 Käfer genau zweimal, 2 dreimal, 3 viermal, 3 fünfmal, 1 sechsmal und 1 siebenmal. Das ergibt für die Schätzmethode 20 Erst- und 16 Zweitfänge und somit 36 für die Schätzung relevante Fangereignisse bei 15 relevanten Stichproben.

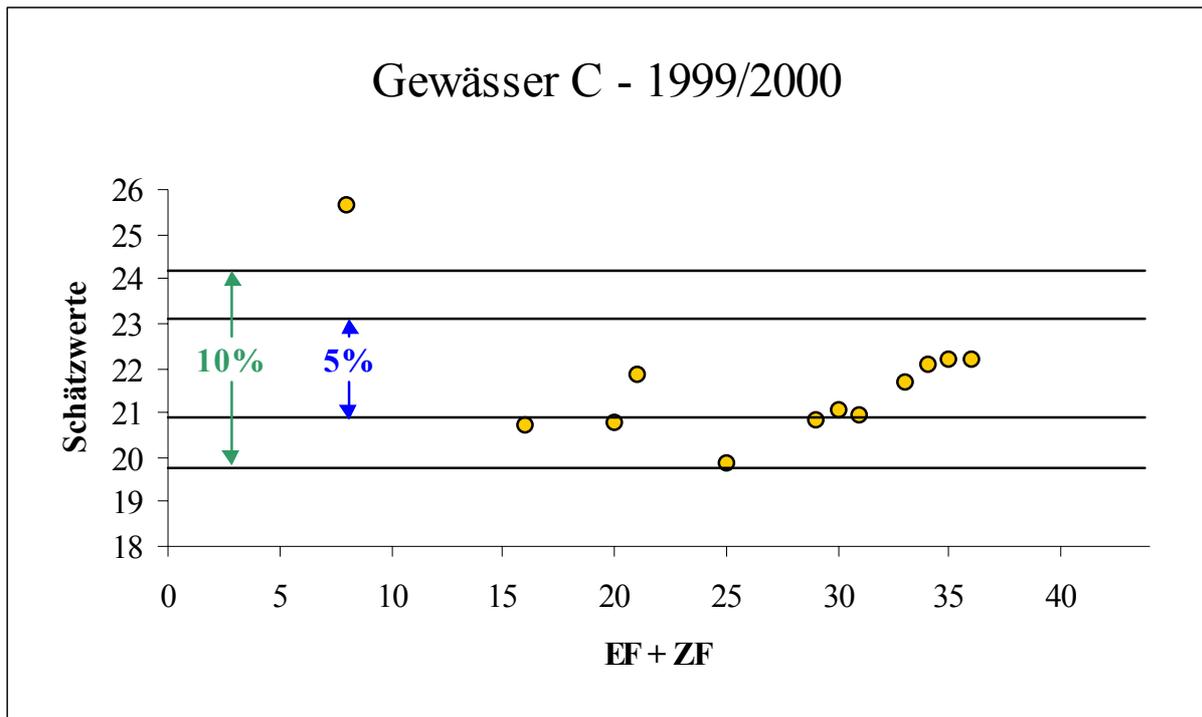


Abb. 30: Entwicklung der Schätzwerte im Gewässer C 1999/2000; die Querbalken grenzen die Toleranzbereiche der Schätzgrößenfehler von 5 bzw. 10% des letzten Schätzwertes ein; EF = Erstfänge, ZF = Zweitfänge.

Ab dem 16. dieser relevanten Fangereignisse (5. relevante Stichprobe) lagen die Werte innerhalb des 10%-Toleranzbereichs (Abb. 30). Dadurch wird eine Populationsgröße von 22 +/- 2 Tieren geschätzt. Lange Zeit, d.h. bis zum 31. Fangereignis (12. Stichprobe), schien sich die Entwicklung bei einer Toleranz von 5% auf dem Schätzwert 21 einzupendeln, bevor sie dann sprunghaft anstieg.

2.4.2.3.4 Geschätzte Populationsgrößen, Jungtier-, Alttier- und Zuwandereranteile

Der Versuch, mit Hilfe von etablierten Schätzmethoden Hinweise zu den absoluten Populationsgrößen des Gelbrandkäfers im Untersuchungsgebiet zu erhalten war nur in Einzelfällen möglich, in denen innerhalb weniger Wochen mehrere große Stichproben ($\geq 9\%$ der geschätzten Populationsgröße) aufeinander folgten. Doch auch dann kamen wiederholt äußerst zweifelhafte Ergebnisse zutage. Nur im Gewässer 2 und im Rehsprungmaar (U2) konnten mit Hilfe der Methoden nach Jolly bzw. Peterson (SACHS 1997) vertretbare Ergebnisse erreicht werden. Da für die angestrebten Räuber-Beute-Vergleiche über mehrere Jahre durchgehend einigermaßen zuverlässige Schätzwerte der Populationsgrößen einzelner Generationen benötigt wurden und dies besonders in den Folienteichen, wurden die wenigen akzeptablen Schätzwertergebnisse der herkömmlichen Methoden lediglich zum Vergleich mit

den Ergebnissen durch die Sequentielle Schätzmethode verwendet und konnten diese weitgehend stützen.

Die Ergebnisse der Sequentiellen Populationsgrößenschätzungen waren in den Fällen, in denen große Populationen errechnet wurden, vor allem deshalb sehr zuverlässig, weil sich fast immer die Werte der Regressionsanalyse so weit einpendelten, daß sie sich kaum noch veränderten. Da es bisher noch nicht möglich ist, die Fehlerspanne genauer zu berechnen, muß jedoch stets ein gewisses Maß an Unsicherheit bleiben.

Die Ergebnisse der Populationsgrößenabschätzung ab 1992/93 und daraus die Berechnung der Alttier- und Zuwandererhäufigkeiten ab 1993/94 in den populationsstarken Gewässern 2 und C-D sind in den Abbildungen 31-34 dargestellt. In den Gewässern 1, 3 und A waren die Fangzahlen für eine Schätzung zu niedrig.

Im Gewässer 2, in dem durch die enormen Wasserstandsschwankungen und vielen Trockenphasen die Lebensbedingungen sehr wechselhaft waren, schwankten auch die Populationsgrößen und die Zuwanderungszahlen enorm (Abb. 31).

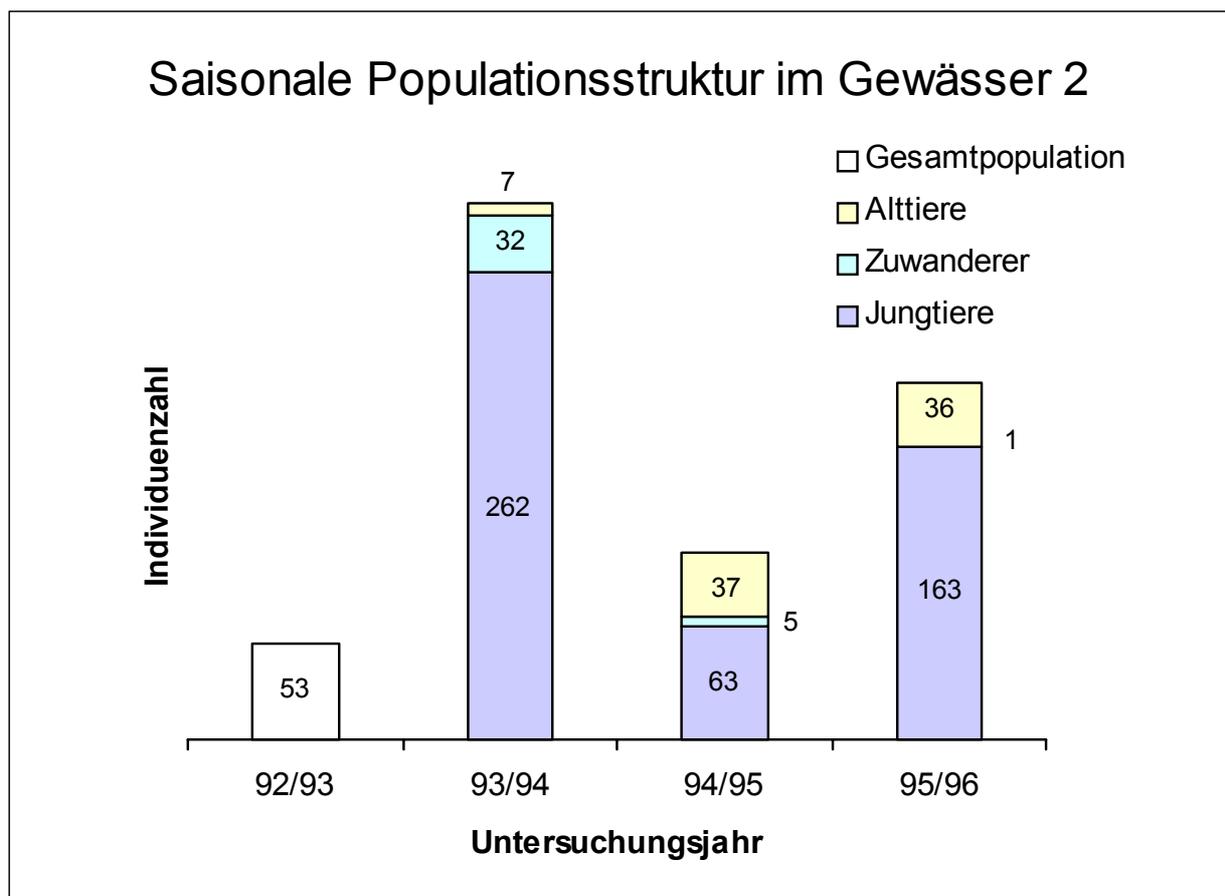


Abb. 31: Entwicklung der mit der „Sequentiellen Schätzmethode“ geschätzten absoluten Häufigkeiten des *D. marginalis* an Gewässer 2 mit Aufteilung nach Zuwanderern, Alttieren und Jungtieren.

Den größten Reproduktionserfolg, aber auch die meisten Immigranten gab es im zweiten Untersuchungsjahr, was die Populationsgröße im Vergleich zum Vorjahr versechsfachte. Dementsprechend gab es im dritten Jahr viele Alttiere, während die Reproduktion und die Zuwanderung erheblich geringer wurden. Im vierten Jahr war der Reproduktionserfolg wieder ziemlich groß, während fast keine Immigration stattfand.

Im Gewässer 2 gab es fünf Termine an denen mehrmals hintereinander so viele Gelbrandkäfer gefangen werden konnten, daß auch die Voraussetzungen für Schätzungen mit einer oder mehreren etablierten Schätzmethode erfüllt waren (Tab. 5). Teilweise waren die erzielten Stichproben sogar so groß, daß die geforderten 9% der Populationsgröße um ein Vielfaches überboten werden konnten. Dennoch waren die Ergebnisse je nach Schätzmethode sehr unterschiedlich und teilweise äußerst zweifelhaft.

Tab. 5: Darstellung der Schätzwerte verschiedener Methoden an Terminen an denen im Gewässer 2 genügend Gelbrandkäfer für die entsprechende Schätzung gefangen werden konnten. Im August 1993 und im März 1994 liegen nur zwei individuenreiche Fangtermine vor, so daß in diesen Monaten nur nach Peterson geschätzt werden konnte; gef. Ind. = Anzahl der im Zeitraum der Schätzungen gefangenen Individuen, \tilde{N} = geschätzte Populationsgröße.

Fangtermine	gef. Ind.	\tilde{N} nach Peterson			\tilde{N} nach Bailey		\tilde{N} nach Jolly		
8. / 10. / 12. / 27. Oktober 1992	33	26	76	102	54 ± 30	57 ± 39	86	99	104
25. / 29. August 1993	45	73							
3. / 15. / 23. / 30. März 1994	38	51							
3. / 10. / 17. / 24. Februar 1995	47	43	60	45	24 ± 15	15 ± 15	246	98	142
7. / 12. / 16. / 21. September 1995	169	188	228	456	144 ± 40	329 ± 122	265	272	
					83 ± 83				

Bei allen drei Methoden schwankten die Schätzwerte auch bei aufeinanderfolgenden Schätzterminen oft erheblich. Im Oktober 1992 nahm bei allen drei Methoden der Schätzwert von Termin zu Termin zu; im September 1995, abgesehen von Baileys Triple-catch-Methode ebenfalls. Die Werte nach Peterson und Bailey waren teilweise niedriger als die Anzahl der für die Berechnung gefangenen Individuen. Die Ergebnisse nach Jolly überzeugen am ehesten. Glaubt man den Werten nach Peterson, dann sank die Populationsgröße der Gelbrandkäfer von August 1993 bis März 1994 um etwa 30 %. Wenn die Werte nach Jolly

auch in ihrer Höhe zutreffen sollten, dann fielen die Schätzwerte der Sequentiellen Schätzmethode in diesem Gewässer (Abb. 31) grundsätzlich zu niedrig aus.

In den drei Folienteichen B-D ermöglichten die hohen Fangzahlen, trotz der deutlich kleineren Populationen als im Gewässer 2, mit wenigen Ausnahmen, bei Anwendung der Sequentiellen Schätzung klare Ergebnisse (Abb. 32, 33 und 34).

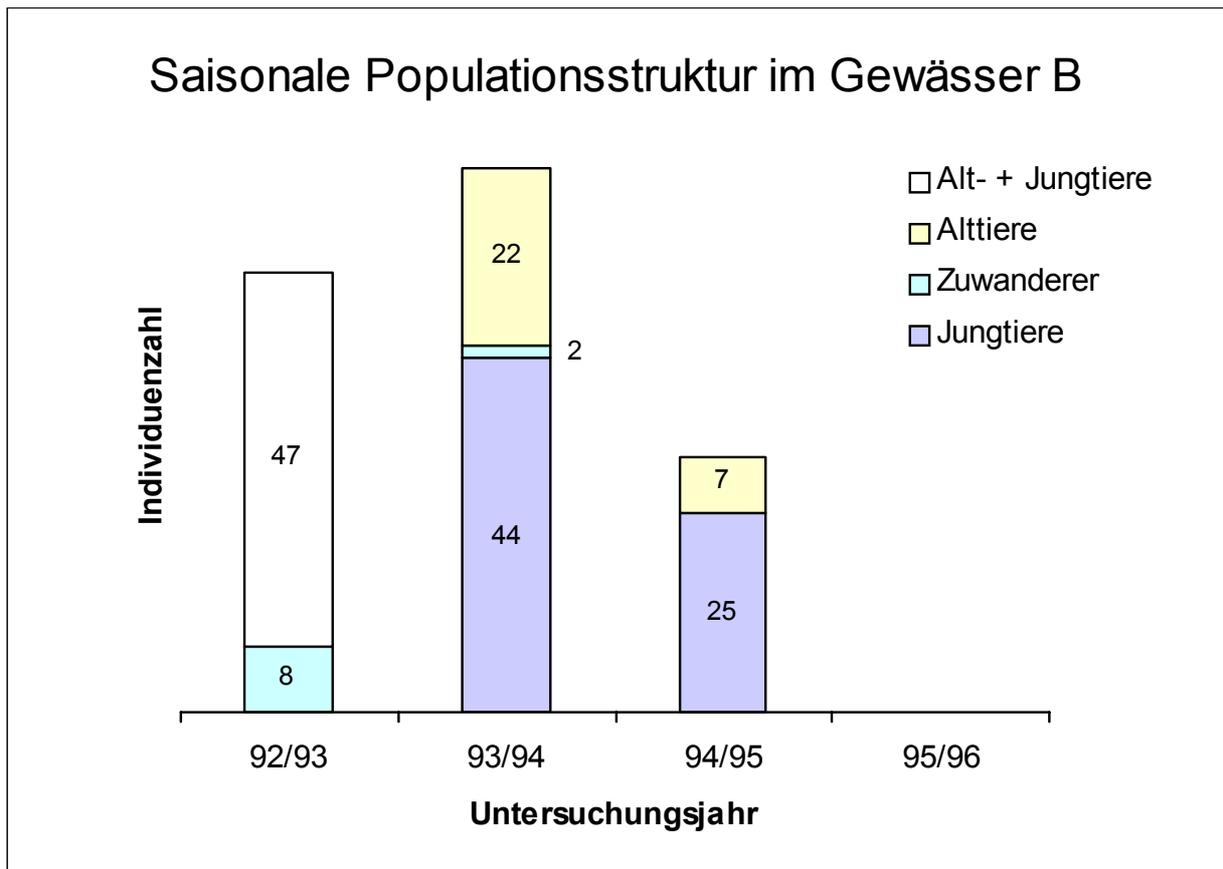


Abb. 32: Entwicklung der mit der „Sequentiellen Schätzmethode“ geschätzten absoluten Häufigkeiten des *D. marginalis* in Gewässer B mit Aufteilung nach Zuwanderern, Alttieren und Jungtieren.

Zum Folienteich B fällt vor allem auf, daß es hier zwar, bezogen auf die Gewässergröße, stattliche Populationen gab, aber kaum Zuwanderer (Abb. 32). Ab dem Jahrgang 95/96 waren die Fangzahlen für einen brauchbaren Schätzwert zu niedrig.

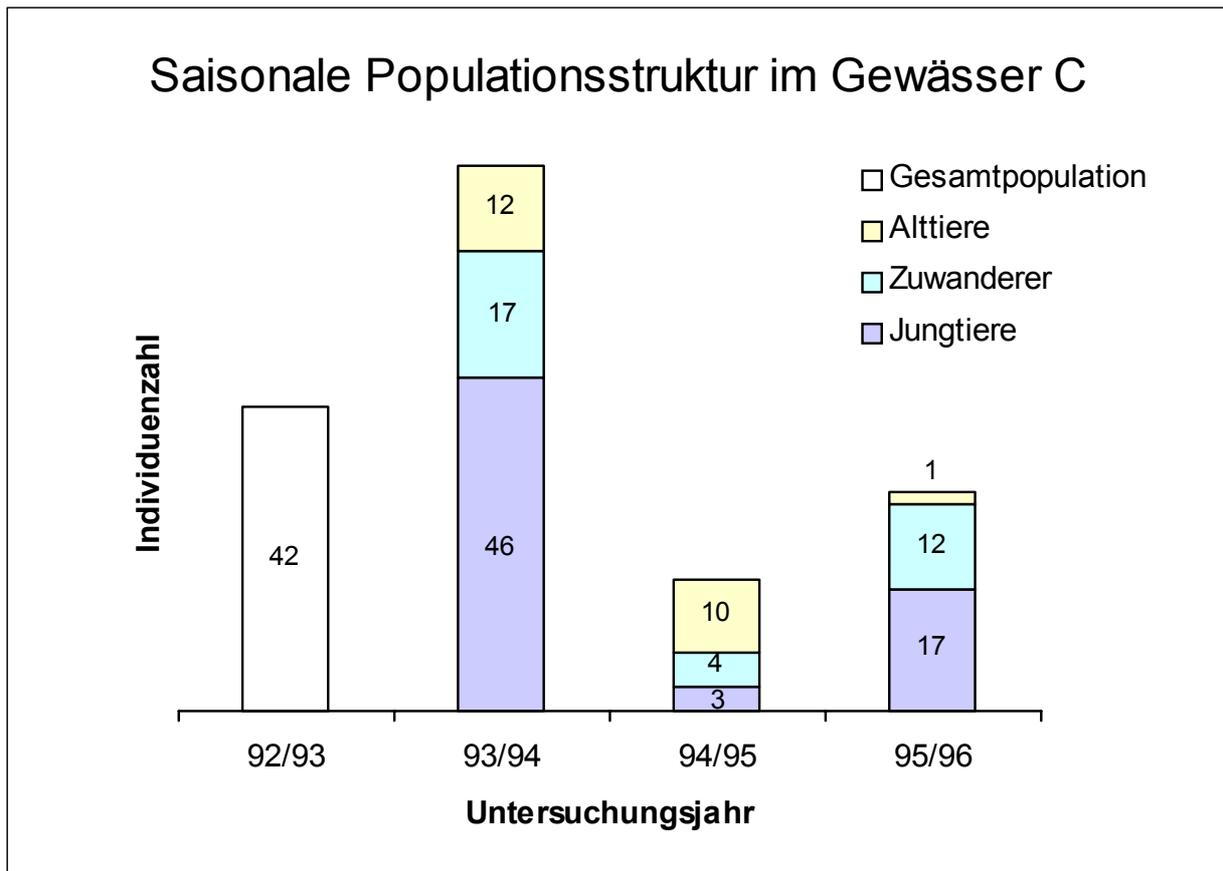


Abb. 33: Entwicklung der mit der „Sequentiellen Schätzmethode“ geschätzten absoluten Häufigkeiten des *D. marginalis* in Gewässer C mit Aufteilung nach Zuwanderern, Alttieren und Jungtieren.

Ganz im Gegensatz zum Gewässer B war in C die Anzahl der Zuwanderer verhältnismäßig hoch (Abb. 33). Im Jahrgang 1995/96 machten sie sogar 40% der Gelbrandkäfer aus. Wie in den anderen bisher aufgeführten Gewässern war auch hier die Population im Jahrgang 93/94 besonders groß. Der Alttieranteil schwankte stark und entsprach jeweils der Populationsgröße vom Vorjahr.

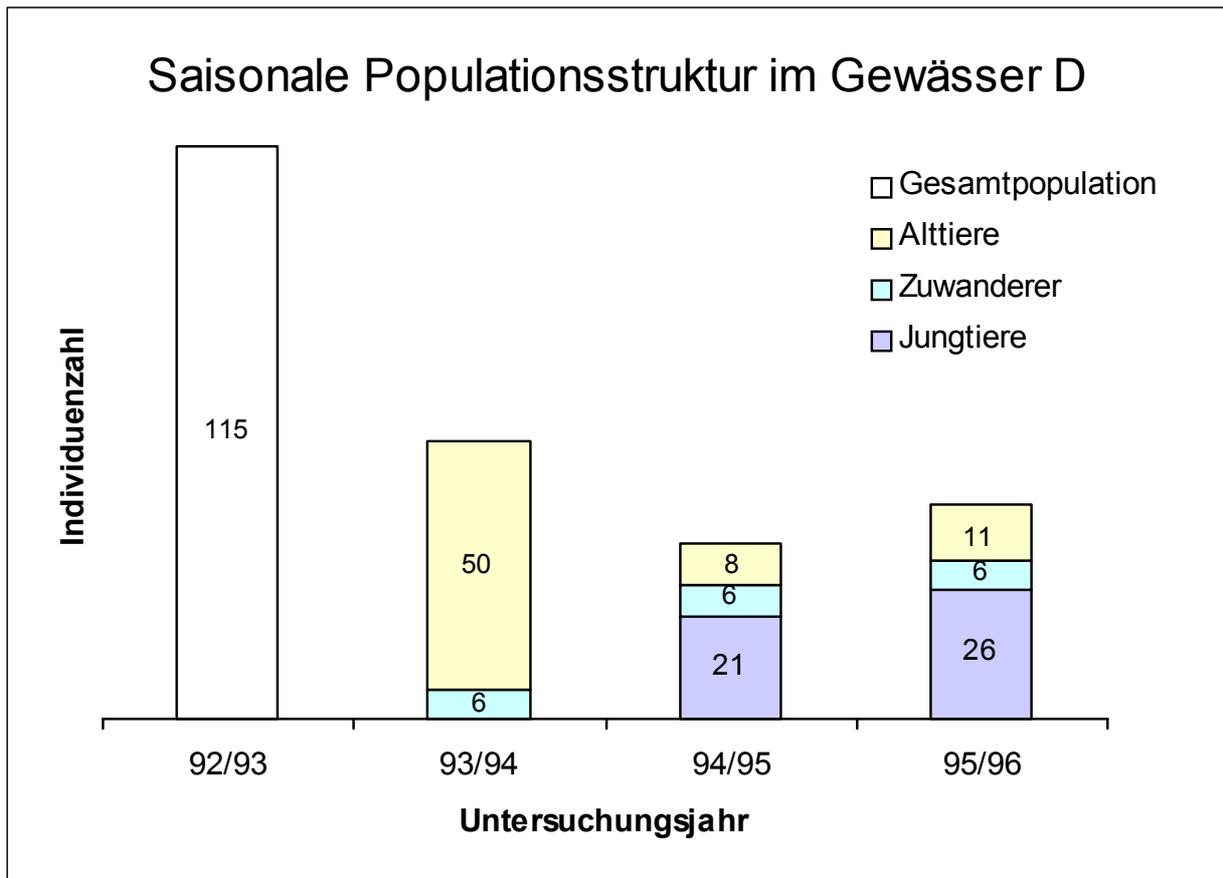


Abb. 34: Entwicklung der mit der „Sequentiellen Schätzmethode“ geschätzten absoluten Häufigkeiten des *D. marginalis* in Gewässer D mit Aufteilung nach Zuwanderern, Alttieren und Jungtieren.

Im Folienteich D war, im Gegensatz zu allen anderen Gewässern, die Population im ersten Untersuchungsjahr am größten und das mit großem Abstand (Abb. 34). Am zweitgrößten war sie im zweiten Jahr, obwohl Jungtiere völlig fehlten. In den folgenden Jahren waren dann wieder Reproduktionserfolge erkennbar. Die Zuwandererzahlen sind in allen Jahren, zu denen sie vorliegen, konstant und erreichen, trotz etwa gleicher Entfernung zum Gewässer 2, bei weitem nicht die Höhe der Werte von C 1993/94.

2.4.2.3.5 Geschlechterverhältnis

Von den 986 Fallenfängen im U1 waren 329 weiblich und 657 männlich. Unter den 484 verschiedenen Individuen waren 207 Weibchen und 277 Männchen. So konnten zwar ziemlich genau zweimal öfter Männchen als Weibchen gefangen werden, doch war bei den Männchen die Wiederfangrate erheblich höher, so daß unter allen Fängen nur 1,34-mal mehr männliche als weibliche Individuen zu unterscheiden waren. Deshalb wird davon ausgegangen, daß die Männchen mit den Auftauchfallen etwa 1,5-mal leichter zu fangen waren als die Weibchen. Demzufolge wäre das Geschlechterverhältnis im Untersuchungsgebiet insgesamt ausgeglichen.

Unter den insgesamt 553 Käschern befanden sich 291 verschiedene Individuen. Da von diesen 151 männlich und 140 weiblich waren, deuten auch die Käschernfänge auf ein ausgeglichenes Geschlechterverhältnis hin. Die allermeisten, nämlich 269, der mit dem Käschern gefangenen Tiere wurden allerdings in Gewässer 2 jeweils kurz vor dessen Austrocknung im Herbst gefangen. Dann konzentrierte sich in niederschlagsarmen Jahren die gesamte Population in den verbliebenen „Restpfützen“ und die Käschern konnten leicht aufgesammelt werden. So spiegeln die Käschernfang-Ergebnisse überwiegend die Verhältnisse im Erlenmaar wider.

Bei Betrachtung der Geschlechterverhältnisse in den Fängen der einzelnen Untersuchungsgebiete zeigt sich, daß diese zwar untereinander recht unterschiedlich sein konnten, doch in den meisten Fällen einigermaßen ausgeglichen waren (Abb. 35). Abweichungen gab es zu beiden Seiten.

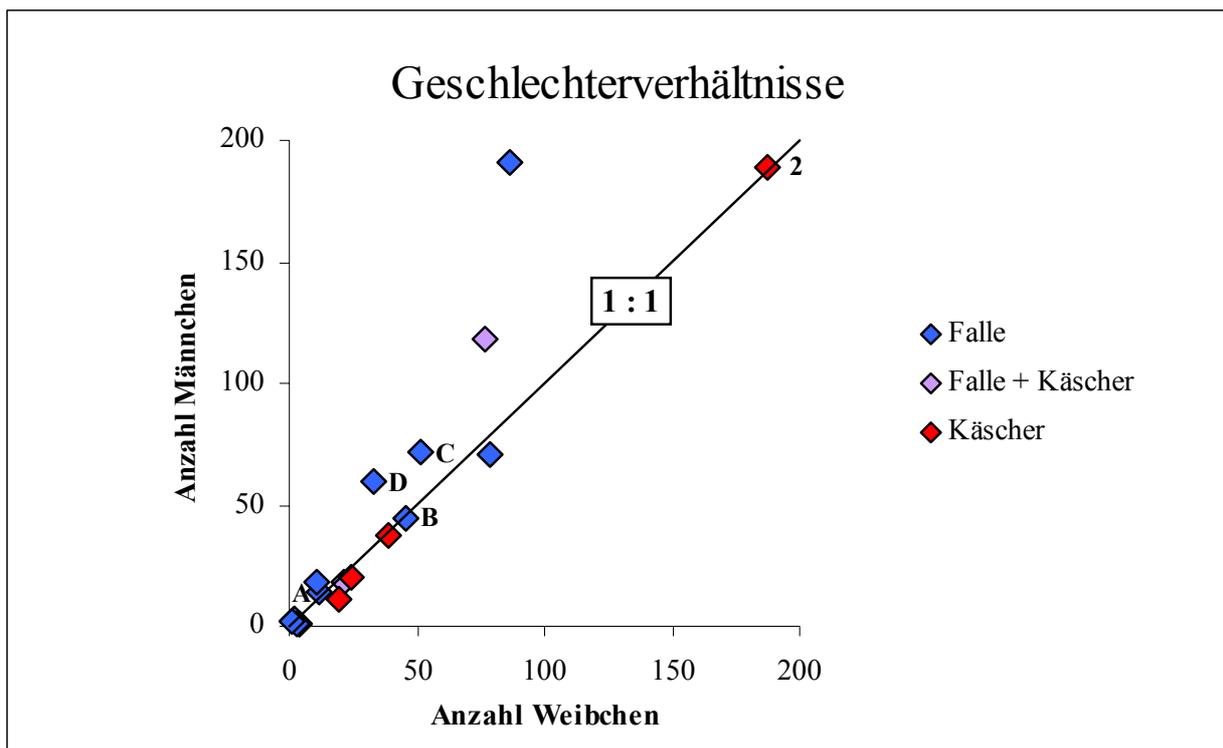


Abb. 35: Darstellung der Geschlechterverhältnisse und Häufigkeiten in den Fängen von 18 verschiedenen Gewässern in den Untersuchungsgebieten 1 und 2. Die theoretische Strecke ausgeglichener Geschlechterverhältnisse (1 : 1) ist als Diagonale dargestellt. Die Fangverhältnisse der Folienteiche (A-D) und des Erlenmaars (2) sind beschriftet.

Von den 18 mit unterschiedlicher Intensität in den Gebieten 1 und 2 untersuchten Gewässern war ausschließlich in solchen, in denen vorwiegend mit den Fallen gefangen wurde, das Geschlechterverhältnis zu den Männchen hin verschoben. In allen anderen war es annähernd

ausgeglichen. Besonders ausgeglichen war es zu allen Zeiten im Gewässer 2, in dem nicht nur am Ende 186 markierte Weibchen 189 markierten Männchen gegenüber standen, sondern sich die Ausgeglichenheit auch über den gesamten Untersuchungszeitraum erstreckte (Abb. 36).

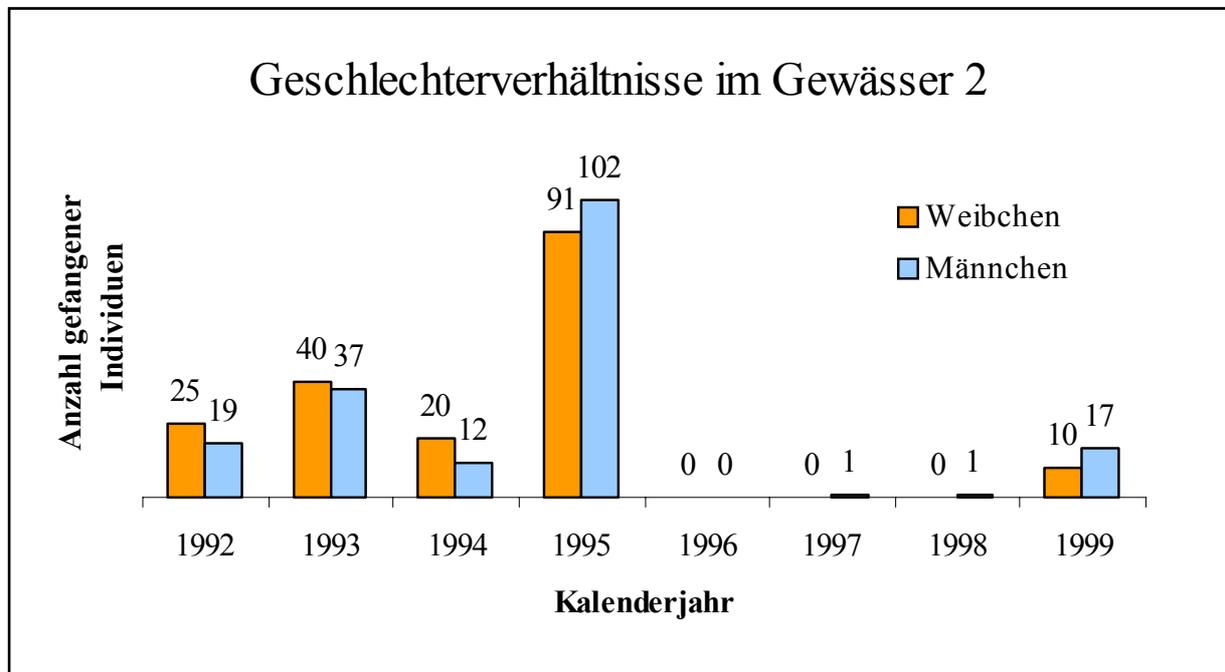


Abb. 36: Entwicklung der absoluten Häufigkeiten von Männchen und Weibchen des *D. marginalis* im Fang des Gewässers 2.

2.4.2.4 Biotopvernetzung

Von den 288 *Dytiscus*-Individuen, die im Drachenfelser Ländchen mindestens zweimal gefangen worden sind, wurden 218 stets im selben Gewässer und 70 in zwei oder drei verschiedenen Gewässern angetroffen. D.h., daß mindestens 24 % der Käfer mindestens einmal den Biotop gewechselt haben. 8 Tiere (3 %) haben nachweislich zweimal und nur ein Tier dreimal gewechselt.

Der Anteil der Emigranten dürfte aber noch etwas höher liegen, da hier nur die Tiere berücksichtigt werden konnten, die im Untersuchungsgebiet verblieben sind. So wurden zwei Käfer, die im Untersuchungsgebiet 1 markiert wurden, im zweigeteilten „Rehsprungmaar“ des Untersuchungsgebietes 2 wieder gefangen. Die beiden Untersuchungsgebiete liegen getrennt durch die Autobahn 565 etwa 8 km voneinander entfernt. Eines der beiden Tiere war ein Männchen, das im Februar 1995 im Gewässer 2 markiert wurde und dort vor der Austrocknung des Gewässers im September mehrmals wieder gefangen werden konnte, bevor es im Mai 1996 im „Kleinen Rehsprungmaar“ angetroffen wurde. Das andere Tier war ein Weibchen, das im März 1996 im Gewässer A markiert und im November im „Großen Rehsprungmaar“ zum zweiten und letzten Mal gefangen wurde.

Wie groß also der tatsächliche mittlere Anteil der Gewässerwechsler unter den Gelbrandkäfern war, kann hier nicht zuverlässig geklärt werden. Grundsätzlich sind wohl alle flugfähigen Tiere bei der Austrocknung eines Gewässers weggeflogen, um nicht zu verenden. So konnten wiederholt auf dem Grund des Gewässers 2 nach einigen Tagen Trockenheit zahlreiche tote, noch nicht ausgehärtete, junge Imagines aufgesammelt werden (Abb. 37), während alle bereits erhärteten Tiere rechtzeitig verschwunden waren. Die Mortalitätsrate unter den frischen Imagines war dabei in Gew. 2 stets vom Zeitpunkt der Austrocknung abhängig. Teilweise fand die Austrocknung so früh statt, daß kaum einer der im Gewässer befindlichen Käfer ausgehärtet genug war, um wegzufiegen, in anderen Jahren kam sie für die meisten Tiere spät genug, so daß nur noch einige Nachzügler sterben mußten.

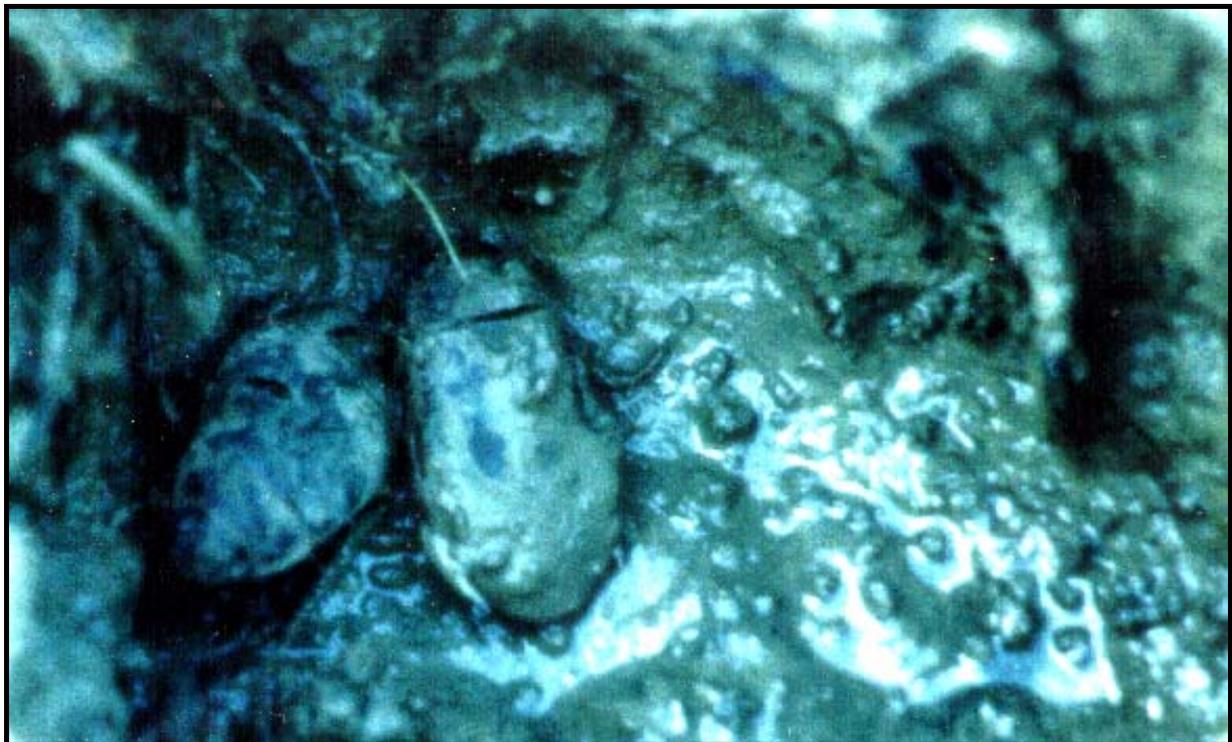


Abb. 37: Photographie zweier *Dytiscus*-Imagines, die im Sommer 1993 schlammverklebt nicht mehr in der Lage waren, eine Vertiefung des vertrocknenden Gewässers 2 zu verlassen und bald gestorben sind.

So überrascht es nicht, daß unter den Käfern des Gewässers 2 ein besonders großer Anteil war, der nachweislich abgewandert ist (Tab. 6). Erstaunlich dagegen ist die noch höhere Emigrationsrate im benachbarten Folienteich C. Genau ein Drittel der in dem perennierenden Gewässer markierten Tiere hat nachweislich mindestens einmal den Lebensraum gewechselt.

Tab. 6: Häufigkeiten der mehrfach gefangenen Gelbrandkäferindividuen, die zwischen allen Fangterminen standorttreu waren und jener die in dieser Zeit das Gewässer gewechselt haben; GW= Gewässerwechsel.

Gewässer	1	2	3	A	B	C	D	Summe
♀ ohne GW	3	28	0	1	15	9	14	70
♀ mit GW	1	9	1	1	1	5	6	24
♂ ohne GW	4	48	0	4	29	33	30	148
♂ mit GW	0	19	0	0	5	16	6	46
Σ ohne GW	7	76	0	5	44	42	44	218
Σ mit GW	1	28	1	1	6	21	12	70

Von den wenigen im Gewässer 3 gefangenen Gelbrandkäfern wurde überhaupt nur ein Tier zweimal gefangen. Da der zweite Fang dieses Käfers in einem der Nachbargewässer erfolgte, ergibt sich in 3 eine Emigrationsrate von 100%. Am niedrigsten waren die Abwanderungsraten in den Gewässern 1 und B.

Unterschiede zwischen den Geschlechtern scheint es, bezüglich der Bereitschaft das Gewässer zu wechseln, nicht zu geben.

Den Anteilen der nachgewiesenen Immigranten am Gesamtfang eines Gewässers nach zu urteilen (Anhang, Kap. 8.1), liegen die Gewässer A und B sehr isoliert.

Da im Gewässer 2 die mit Abstand größten *Dytiscus*-Populationen des U1 lebten und sehr viele dieser Tiere wegen der Trockenphasen wegfliegen mußten, wird in Abb. 38 der Austausch dieses Tümpels mit seinen Nachbargewässern beispielhaft dargestellt.

Beim Austausch der Käfer war, mit zwei Ausnahmen, die Zahl der vom Gewässer 2 weggeflogenen Nachweise größer als die zu diesem nachweislich hingeflogenen Tiere; die beiden Ausnahmen sind die Gewässer 3 und B. Mit Gewässer 3 wurde überhaupt kein Austausch beobachtet. Auch zum Gewässer B ist keine Zuwanderung vom Gewässer 2 nachgewiesen worden, obwohl hier die mit Abstand größten Wiederfangraten im Gebiet erreicht wurden. Dagegen haben immerhin mindestens 6 Käfer den Folienteich B, genauso viele wie von Gewässer D, Richtung Gewässer 2 verlassen.

Deutlich mehr als die Hälfte der Austauschereignisse des Gewässers 2 fanden mit dem nächst-gelegenen Gewässer C statt.

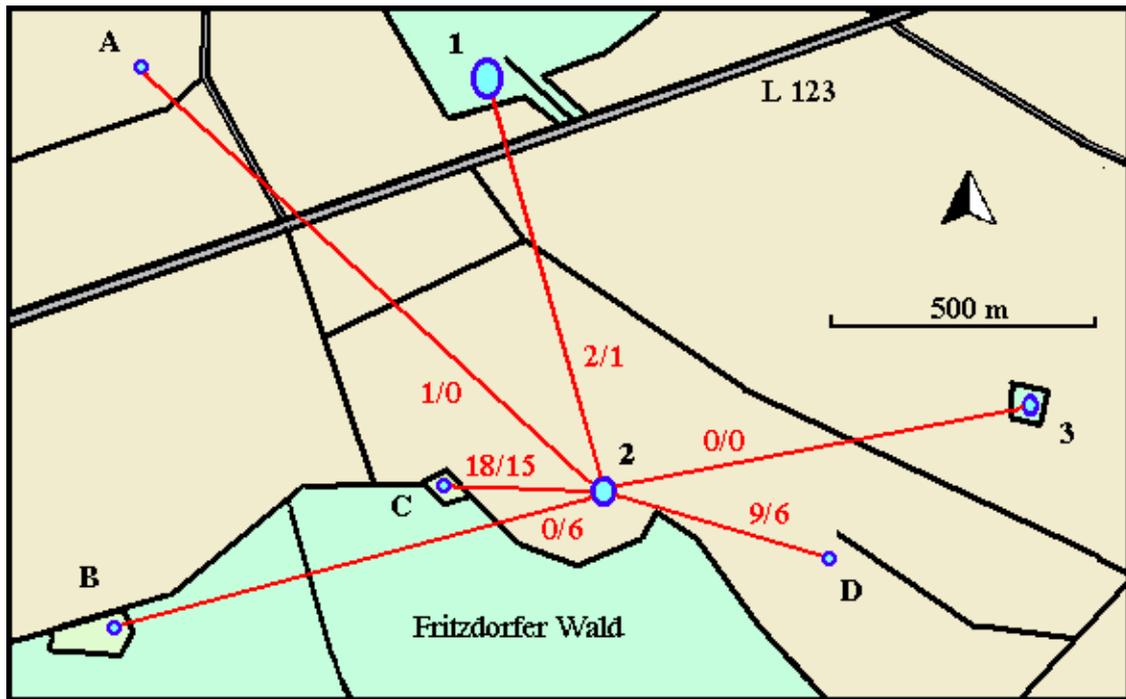


Abb. 38: Darstellung der Anzahl aller nachgewiesenen Immigranten / Emigranten des Gewässers 2 von bzw. zu den benachbarten Gewässern.

Beim Vergleich der Häufigkeitsverhältnisse von nachgewiesenen Zu- und Abwanderern in allen Gewässern des Untersuchungsgebietes 1 ist eine bemerkenswerte Ausgeglichenheit zu beobachten (Abb. 39).

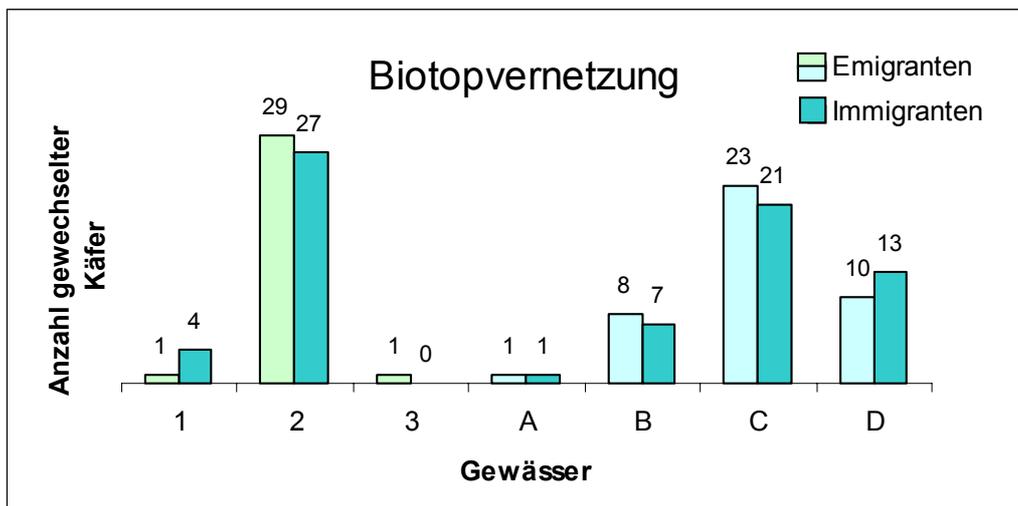


Abb. 39: Häufigkeiten der Nachweise von Zu- und Abwanderung in den UntersuchungsGewässern des U1.

Weil überall die Emigration fast gleichgroß der Immigration war, scheinen sich dort die Populationsgrößen durch den Individuenaustausch nicht wesentlich verändert zu haben, vorausgesetzt, daß der Austausch mit den weit entfernten Gewässern außerhalb des Untersuchungsgebietes nicht zu größeren Verschiebungen der Verhältnisse geführt hat.

2.4.2.5 Die Larven

2.4.2.5.1 Verbreitung

Beim Vergleich der Fangzahlen zwischen den Gewässern zeigt sich bei den Larven ein ganz anderes Bild als bei den Imagines (Abb. 40).

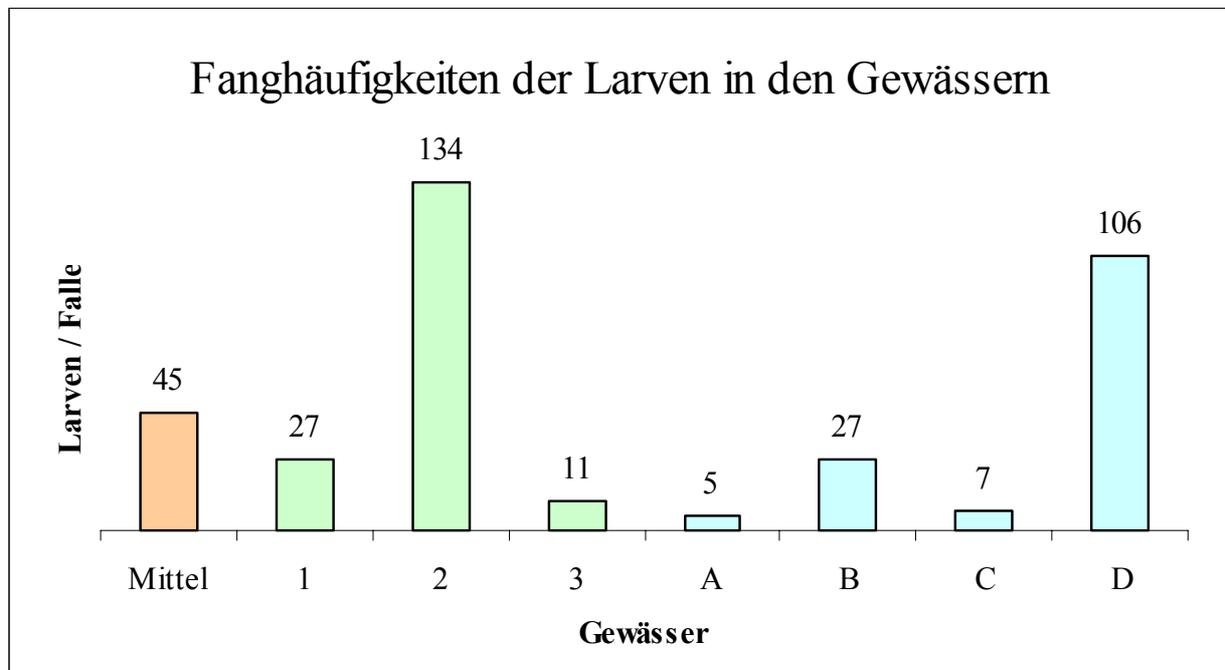


Abb. 40: Darstellung der absoluten Fanghäufigkeiten pro Auftauchfalle der Larven des *D. marginalis* in den Untersuchungsgewässern und des daraus errechneten arithmetischen Mittelwertes.

Die höchsten Werte erreichen hier die Gewässer 2 und D. Alle anderen Werte liegen deutlich darunter; so auch die des Gewässers C, in dem neben dem Gewässer B die meisten Imagines gefangen werden konnten. Dort sind die Fangzahlen der Larven kaum höher als in A und sogar niedriger als im Gewässer 3, in dem insgesamt nicht einmal halb so viele Imagines wie Larven gefangen wurden (Abb. 41).

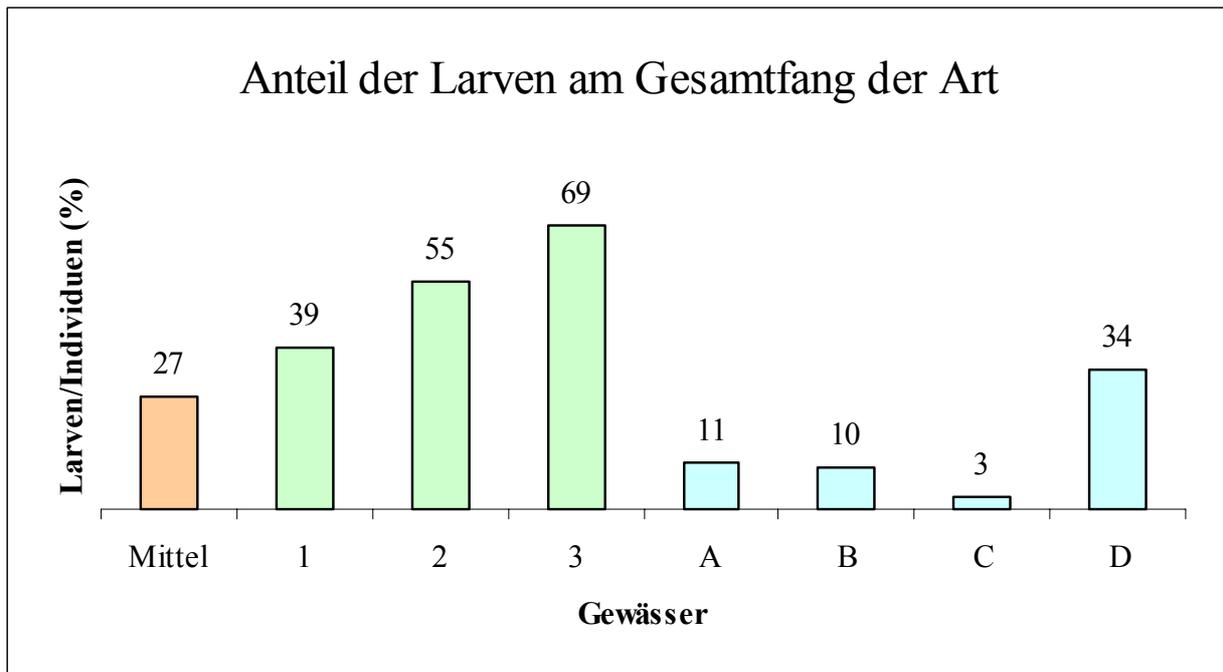


Abb. 41: Darstellung der prozentualen Fanghäufigkeiten der Larven des *D. marginalis*, bezogen auf den Gesamtfang der Art, in des Auftauchfallen der Untersuchungsgewässer und dem daraus errechneten arithmetischen Mittelwert.

Der Anteil der Larven am Gesamtfang aller gefangenen *Dytiscus*-Individuen ist in den drei älteren Gewässern deutlich höher als in den Folienteichen. Nur im Folienteich D ist der Larvenanteil mit etwa 1/3 annähernd so groß. Im Gewässer C wurden fast nur Imagines gefangen.

Bei genauerer Betrachtung der Fangzahlen (Tab. 7 und 8) zeigt sich, daß nur in den Gewässern 1, 2 und D fast regelmäßig Larven angetroffen wurden. In den Gewässern 3 und B war dies nur in den beiden Anfangsjahren der Fall, während in A und in C nur sporadisch Larven in die Fallen schwammen. Im Frühjahr 1996, also unmittelbar nach der außergewöhnlich langen Eisbedeckung, wurden nur in D und ausgerechnet im kältesten Gewässer C Larven gefangen. Ein Jahr später tauchten sie dann auch wieder in 1, 2 und A auf.

Tab. 7: Fangzahlen der *Dytiscus*-Larven pro Auftauchfalle in den älteren Gewässern; L1, L2 und L3 = 1., 2. und 3. Larvenstadium; da im Gew. 2 zwei Fallen im Einsatz waren, ist hierzu der Mittelwert angegeben.

	Gewässer 1				Gewässer 2				Gewässer 3				Σ
	L1	L2	L3	Σ	L1	L2	L3	Σ	L1	L2	L3	Σ	
1992	5	4	6	15	22	25	49	96	2	1	1	4	115
1993	1	1	3	5	8,5	2,5	8	19	1	2	3	6	30
1994	-	1	-	1	2	0,5	1	3,5	-	-	1	1	5,5
1995	1	-	-	1	-	1,5	4	5,5	-	-	-	-	6,5
1996	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1997	-	2	3	5	1,5	-	1,5	3	-	-	-	-	8
1998					-	-	-	-					-
1999					0,5	0,5	7	8					8
Σ	7	8	12	27	34,5	30	70,5	135	3	3	5	11	173

Tab. 8: Fangzahlen der *Dytiscus*-Larven pro Auftauchfalle in den Folienteichen; L1, L2 und L3 = 1., 2. und 3. Larvenstadium.

	Gewässer A				Gewässer B				Gewässer C				Gewässer D				Σ
	L1	L2	L3	Σ	L1	L2	L3	Σ	L1	L2	L3	Σ	L1	L2	L3	Σ	
1992	1	2	1	4	12	2	3	17	2	-	-	2	6	-	32	38	61
1993	-	-	-	-	1	1	8	10	-	-	-	-	-	2	10	12	22
1994	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	7	7
1995	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	27	29	29
1996	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2	2	1	13	16	18
1997	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	1	2	4
1998	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	2	2
1999	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	2	-	-	-	-	2
Σ	2	2	1	5	13	3	11	27	4	-	3	7	12	4	90	106	145

Gekäschert wurde in den Gewässern nur um zusätzliche Nachweise der Reproduktionsbemühungen der Käfer zu erhalten. So konnten 1998 in den Gewässern A und B einzelne Larven (L1) gekäschert werden, obwohl in diesem Jahr dort keine Larve in eine der Fallen schwamm.

Außerdem konnten wiederholt die ersten Larven, schon einige Wochen bevor sie mit den Fallen nachgewiesen wurden, gekäschert werden.

2.4.2.5.2 Fluktuation

Auch die Veränderung der Fanghäufigkeiten im Laufe der Untersuchungsjahre entspricht bei den Larven nicht denen der Imagines (Abb. 42). Lediglich der langfristige Rückgang ist bei beiden Entwicklungsstadien gemein.

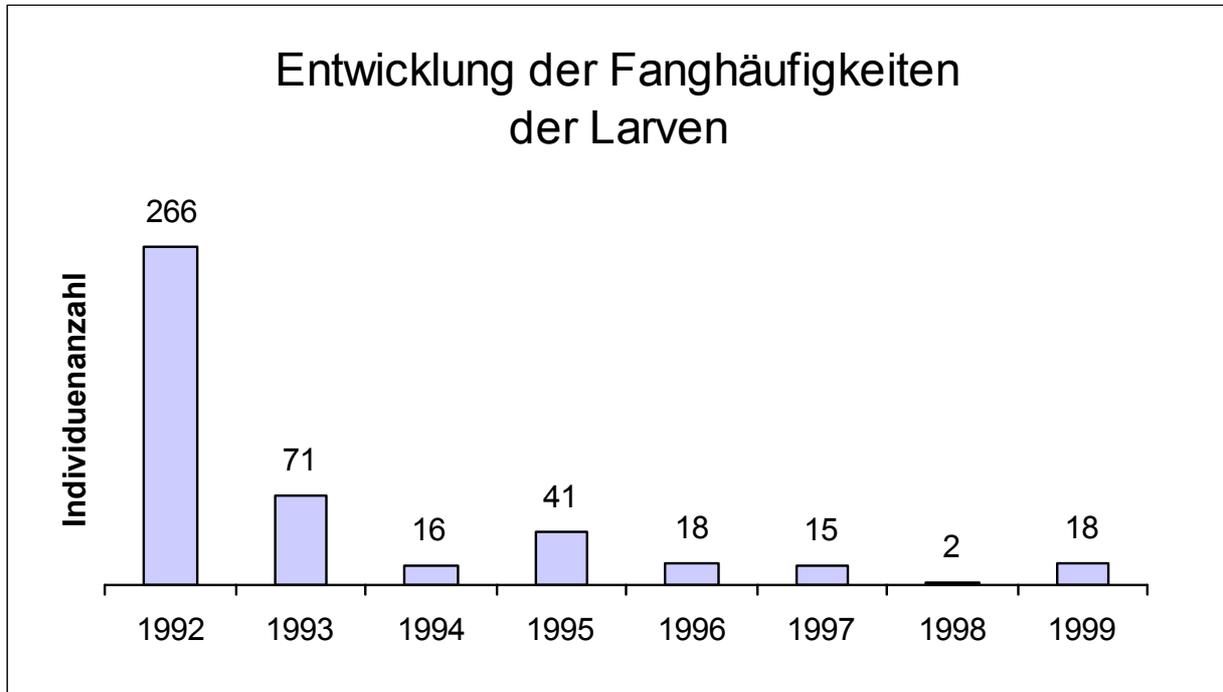


Abb. 42: Darstellung der Fanghäufigkeiten der *Dytiscus*-Larven im Laufe der Jahre im Untersuchungsgebiet 1.

Während im Jahrgang 1993/94 die meisten Imagines gefangen wurden, war im Frühjahr ihrer Entwicklung die Larvendichte erheblich geringer als im Jahr zuvor. Auch im folgenden Jahr kam es trotz der vielen Alttiere nicht zu hohen Larvendichten. Diese waren 1994 sogar besonders niedrig.

2.4.2.5.3 Oszillation

Die differenziertere Betrachtung der Larvenfangtermine aller Untersuchungsjahre unterschieden nach den drei Entwicklungsstadien und zusammengefaßt nach Monaten (Abb. 43) zeigt, daß die Tiere des letzten Stadiums am häufigsten gefangen werden konnten und dies etwa drei Monate lang, während sich die höchsten Fangzahlen zu den ersten beiden Larvenstadien auf den Mai beschränkten.

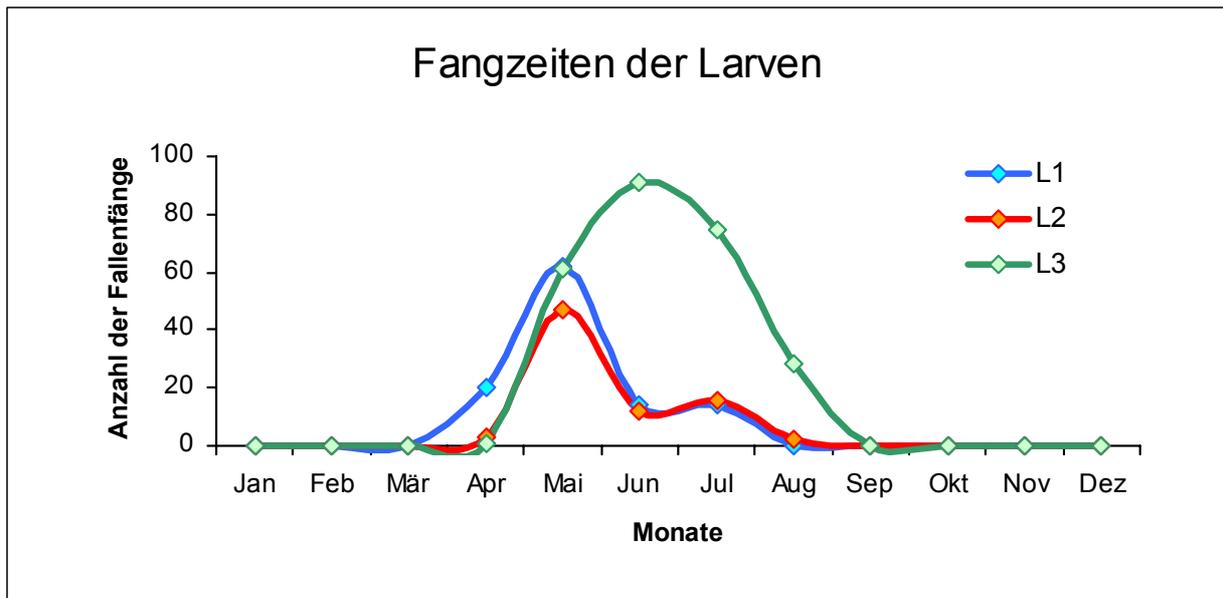


Abb. 43: Entwicklung der Fanghäufigkeiten der drei Larvenstadien des *D. marginalis* im Jahresverlauf; die Daten von 1992 bis 1999 wurden monatlich zusammengefaßt.

Dadurch kam auch das Maximum der Summe aller Larvenfänge im Mai (Abb. 44) zustande, als alle drei Stadien ähnlich stark vertreten waren. Im Juli kam es zu einem zweiten kleineren Peak der „kleinen“ Larven, was sich nur geringfügig oder gar nicht auf die Oszillation der L3-Larven auswirkte. Bei diesen verliefen Zu- und Abnahme auffallend gleichförmig.

Deutliche Verzögerungen der Larvalzeit konnten nach dem extremen Winter im Jahr 1996 beobachtet werden. In diesem Jahr wurden die erste L1-Larve am 27. Juni, die erste L3-Larve am 25. Juli und die letzte L3-Larve am 15. August gefangen.

2.4.2.6 Aktivitätszeiten der Imagines

Die ersten frisch geschlüpften Imagines – leicht zu erkennen an dem noch weichen Chitinskelett – wurden, je nach Untersuchungsjahr, von Juni bis August gefunden (Tab. 9). Im August und September waren sie besonders häufig.

Tab. 9: Liste der Termine, an denen jeweils die ersten Imagines einer neuen Generation gefangen werden konnten. Im Jahre 1996 geschah dies nur im Untersuchungsgebiet 2 (U2).

1992	13.7.	1996	5.8. (U2)
1993	21.6.	1997	-
1994	8.8.	1998	-
1995	27.7.	1999	5.8.

Die frühest im Jahr nachgewiesene neue Imago konnte 1993 im Gewässer B gefangen werden; also in dem Fallenjahr mit den insgesamt höchsten Fangzahlen. Hier war die Wahrscheinlichkeit, eine der ersten Imagines zu fangen, die kurz vorher im terrestrischen Bereich geschlüpft und zum erstenmal ins Wasser gegangen sind, am größten. Die späteren Termine in anderen Jahren können also dadurch zustande gekommen sein, daß dann die Fangwahrscheinlichkeiten erheblich geringer waren. In den Jahren 1997 und 1998 konnten überhaupt keine nachweislich frisch geschlüpften Imagines gefunden werden.

Im Untersuchungsgebiet 2 wurden hin und wieder auch frische Tiere in den Wintermonaten gefangen. Diese „Nachzügler“ waren erheblich kleiner als alle anderen Gelbrandkäfer, die während der Untersuchungen in einem der Untersuchungsgebiete gefangen wurden, und konnten danach nicht noch einmal gefangen werden.

Beim Vergleich der Fanghäufigkeiten von Larven und Imagines im Jahresverlauf zeigen sich bei beiden Entwicklungsstadien deutliche Maxima (Abb. 44).

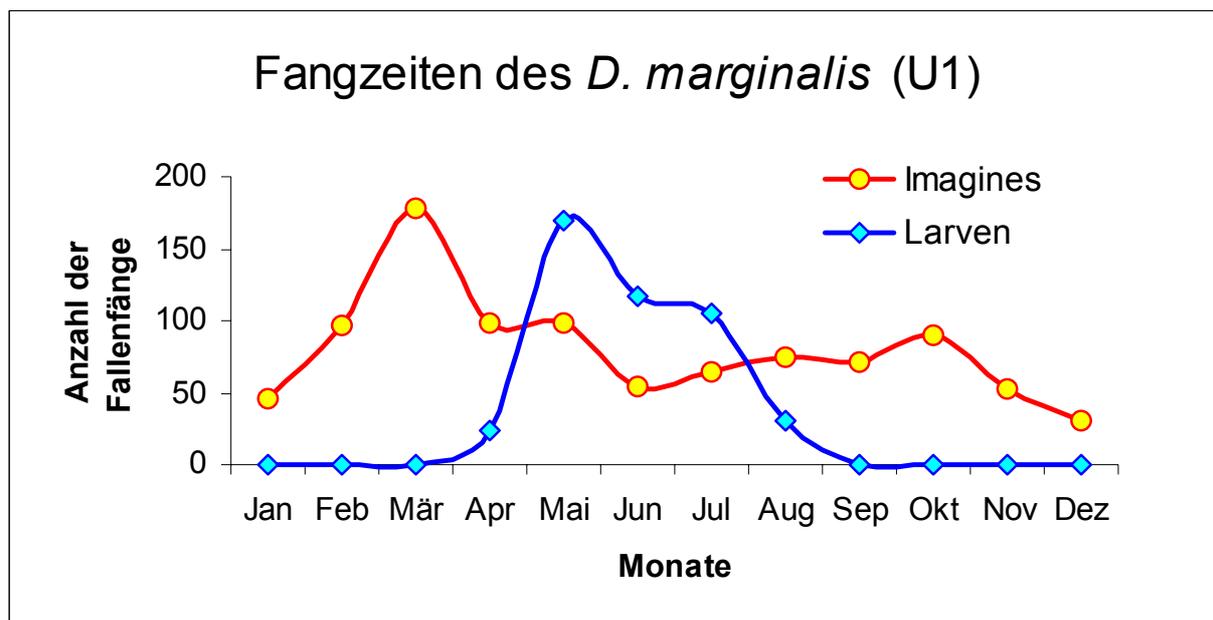


Abb. 44: Fang-Oszillation aller im Untersuchungsgebiet 1 gefangenen Larven und Imagines des *D. marginalis*, zusammengefaßt nach Monaten.

Die Imagines konnten das ganze Jahr über gefangen werden. Besonders häufig besuchten sie im März zu Beginn der Eiablagezeit die Fallen. Im Juni und in den Wintermonaten von November bis Januar wurden sie besonders selten in den Fallen angetroffen, obwohl bei Eisbedeckung die Fangwahrscheinlichkeit deutlich erhöht wurde.

Bei Differenzierung der Fangzahlen der Imagines nach Geschlechtern, zeigten sich einerseits Parallelentwicklungen, zum anderen aber auch deutliche Unterschiede (Abb. 45).

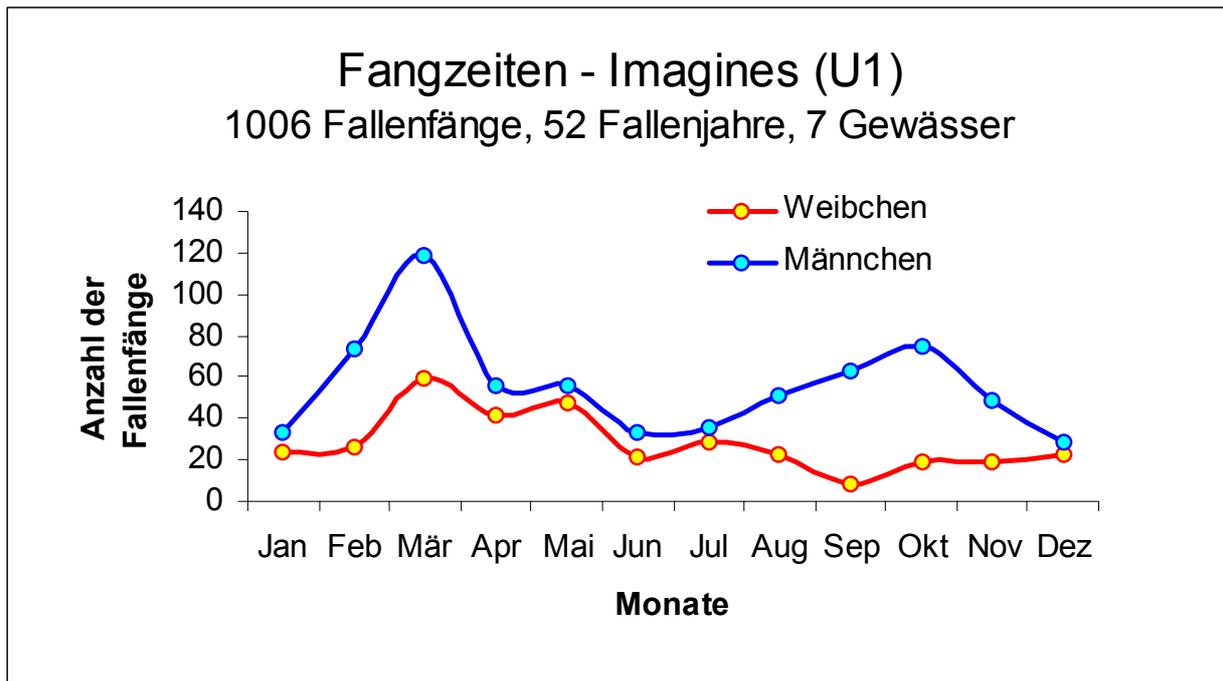


Abb. 45: Veränderung der Fanghäufigkeiten im Jahresverlauf zusammengefaßt nach Monaten aller im Untersuchungsgebiet 1 gefangenen Imagines des *D. marginalis* getrennt nach Geschlechtern.

Fast das ganze Jahr über war, unter der Voraussetzung des ausgeglichenen Geschlechterverhältnisses (Kap. 2.4.2.3.5), die Aktivität der Männchen höher als die der Weibchen. Nur in den Monaten April bis Juli waren die Unterschiede vernachlässigbar. Beide Gruppen waren im März am aktivsten, während dem Herbstmaximum der Männchen ein Herbstminimum der Weibchen gegenüber stand. Diese niedrigsten Werte heben sich umso deutlicher ab, da zu dieser Jahreszeit die größten Abundanzen vorhanden sind.

Der direkte Vergleich der Anteile der Geschlechter am Gesamtfang aller in beiden Untersuchungsgebieten mit Auftauchfallen gefangenen Gelbrandkäfer im Jahresverlauf ist in der Abb. 46 dargestellt.

Da von einem insgesamt ausgeglichenen Verhältnis der Geschlechter ausgegangen werden kann, werden die absoluten Fanghäufigkeiten als Meßgrößen der Aktivität verwendet. Dabei spiegeln sich die relativen Häufigkeiten auf der 50%-Abzisse.

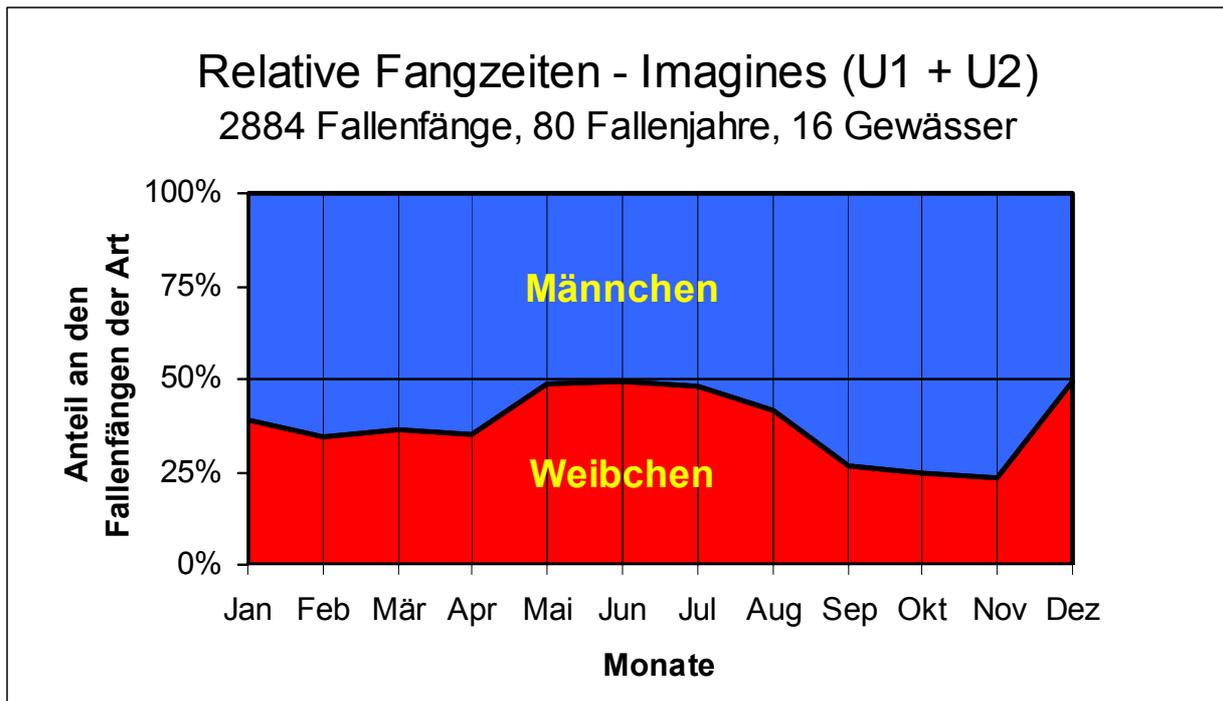


Abb. 46: Differenzen der Aktivitätsabundanzen von Männchen und Weibchen des *D. marginalis* in den Auftauchfallen der Untersuchungsgebiete 1 und 2.

In den 16 Gewässern wurden in 80 Fallenjahren 2884-mal Gelbrandkäfer-Imagines gefangen, bei 136 (Juni) bis 378 (April) Tieren pro Monat. Daraus ergibt sich, daß in den Monaten Mai bis Juli und im Dezember die Aktivität gleichgroß ist und sonst die Männchen stets aktiver sind als die Weibchen. Besonders groß ist der Aktivitätsunterschied im Herbst.

2.4.3 Die Amphibienpopulationen der Untersuchungsgewässer

2.4.3.1 Die Laichpopulationen der Urodela

Die Größe der Laichgesellschaften der Schwanzlurche war je nach Gewässer sehr unterschiedlich und die Fluktuationen teilweise von großen Schwankungen betroffen.

In den Fangeimern konnten bei der Frühjahrsanwanderung im Mittel in A 275, in B 486, in C 1290 und in D 520 Tiere pro Jahr gezählt werden (vgl. KNEITZ, ST. 1998). Dies ergibt bei einem Verhältnis von ungefähr 1 : 2 : 5 : 2, daß in C etwa gleich viele Molche zur Fortpflanzung angewandert sind, wie in den drei anderen Folienteichen zusammen. Dabei sind die Gesamtabundanzen der vier Gewässer von Jahr zu Jahr angestiegen und waren 1995 etwa viermal so hoch wie 1992. Die geringste Dichte wurde mit 1 adulten Molch / m² 1992 in B gezählt und die höchste Individuendichte mit 29 Molchen / m² 1995 in C. Die Fänge mit den Auftauchfallen zeigen, daß auch nach 1995 die Häufigkeiten weiter zugenommen haben (Abb. 47). 1998 verringerten sich die Fangzahlen gegenüber dem Vorjahr deutlich, ansonsten stiegen sie seit 1993 kontinuierlich an.

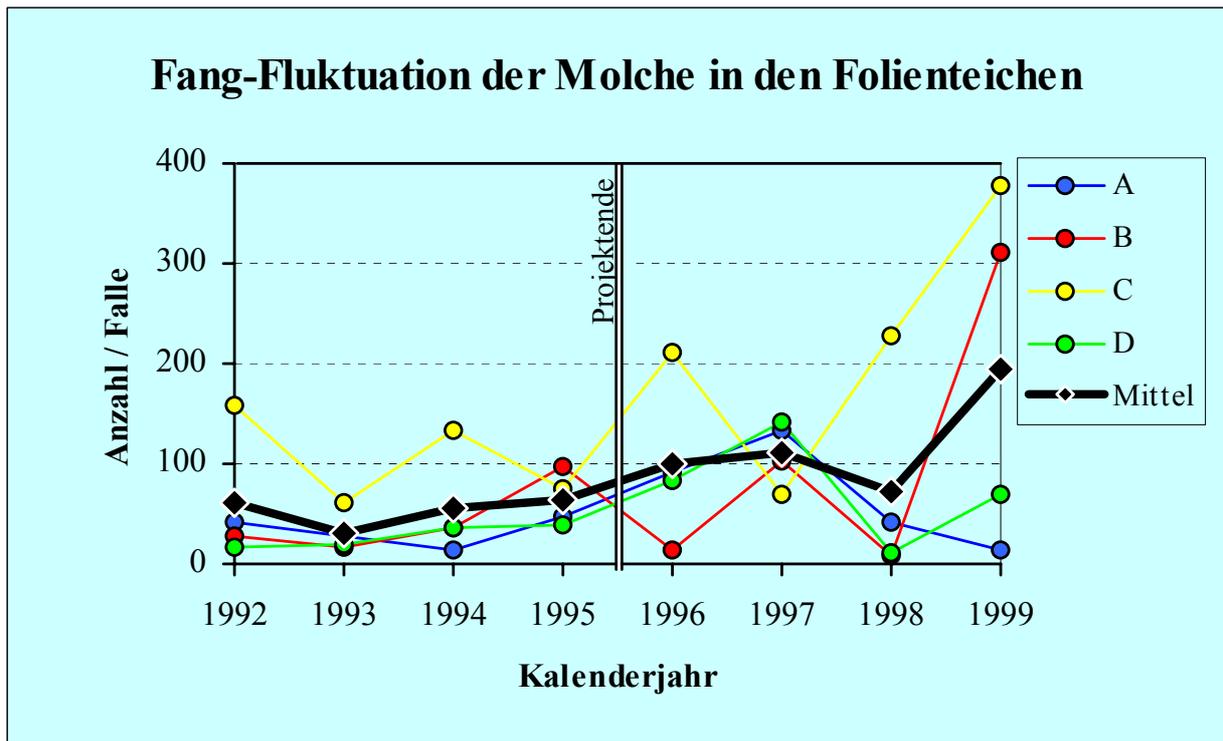


Abb. 47: Entwicklung der Fangzahlen adulter Molche pro Auftauchfalle in den Folienteichen (A-D); Projektende = Ende des E+E-Vorhabens.

Bei der Betrachtung der Fangzahlen differenziert nach Gewässern, fällt auf, daß unter fast gleichmäßig wellenförmigen Schwankungen die Werte in C meist deutlich höher als in den anderen Gewässern waren.

Da sich die Werte der ersten Jahre nicht mit den realen Abundanzen der Eimerfänge decken, lassen die Fangzahlen keine präzisen Rückschlüsse auf die reinen Häufigkeitsverhältnisse zu, doch die Tendenz allgemeiner Zunahme nach Projektende ist nicht zu übersehen. Vor allem der starke Anstieg in B und C im Jahr 1999 scheint nicht bloß auf Aktivitätssteigerungen oder Zufallsereignisse zurückzuführen zu sein. Bemerkenswert ist die bis 1998 gleichmäßig wellenförmige Entwicklung in C und teilweise, aber entgegengesetzt in B, während sich die Werte in A und D gleichmäßig erhöhten.

Der Dauerfrost im Winter 1995/96 läßt keine Einwirkungen auf die Fanghäufigkeiten von adulten Molchen erkennen, doch ließen sich 1996 erst etwa einen Monat später als sonst die ersten Tiere fangen, wenn die ersten Fänge im Februar oder im März und die letzten im Juli stattfanden. Im August konnten stets nur noch im einzigen stark beschatteten und daher sommerkühlen Folienteich A adulte Molche gefangen werden; dies geschah dort ab 1995 regelmäßig und beschränkte sich auf den Bergmolch.

Auch die Artenzusammensetzung war verschieden. Der Kammolch *Triturus cristatus* wurde erst 1992 mit einigen Tieren einer nahegelegenen Tongrube (SCHÄFER 1993) im Gewässer C angesiedelt und hat sich dort mit einigen Exemplaren mindestens bis zum Ende der

Untersuchungen im Jahr 2000 gehalten. In den anderen Folienteichen wurde er, trotz des Vorkommens in allen umliegenden Gewässern, nur sporadisch angetroffen. Das Verhältnis der anderen beiden Molcharten zueinander war bei den Eimerfängen bis 1995 in B und C etwa ausgeglichen, während in A der Teichmolch *Triturus vulgaris* etwa 2,6 mal und in D etwa 7,6 mal häufiger war als der Bergmolch *Triturus alpestris*. Insgesamt haben sich die Häufigkeitsverhältnisse der beiden Arten in den Auftauchfallen im Laufe der Jahre kontinuierlich und deutlich zum *Triturus alpestris* hin verschoben.

Im temporären Gewässer 2 verlief die Fluktuation der Molche in den Fallen zunächst ähnlich der in den Folienteichen, um dann jedesmal, wenn Austrocknung den Abschluß der Larvalentwicklung verhinderte, deutlich abzusinken (Abb. 48). Insgesamt lag dort die Fangdichte deutlich unter dem Mittelwert der Folienteiche. Hier wurde mit zwei Fallen gefangen, einer (Falle 1) bei leichter Beschattung in dichter Vegetation und der anderen (Falle 2), sonnenexponiert in der Freiwasserzone. Dadurch sind Angaben zur Verteilung der beiden kleineren Molcharten *Tr. vulgaris* und *Tr. alpestris* möglich, die insgesamt stets etwa zu gleichen Teilen und mit Ausnahme von 1999 klar häufiger als der große *Tr. cristatus* mit den Fallen gefangen werden konnten. So war in Falle 1 der Bergmolch 2,8-mal häufiger als der Teichmolch und in Falle 2 der Teichmolch 4,9-mal häufiger als der Bergmolch zu finden.

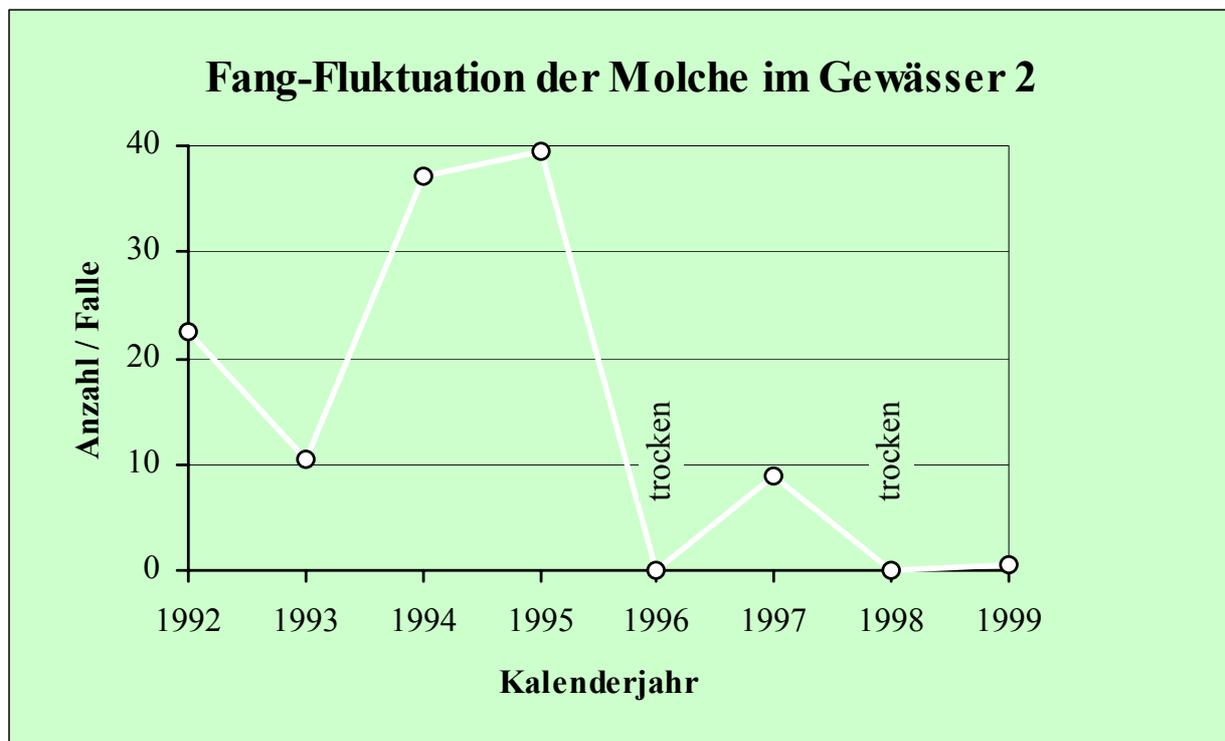


Abb. 48: Entwicklung der mittleren Molch-Fangzahlen pro Auftauchfalle im Gewässer 2; in den Jahren 1996 und 1998 war der Tümpel im Frühling ausgetrocknet.

Auch in den Gewässern des Untersuchungsgebiets 2 war die Fangdichte fast immer erheblich niedriger als in den Folienteichen B-D, aber im Mittel deutlich höher als im Gewässer 2 des Untersuchungsgebiets 1. In dem einzigen exponiert gelegenen Wiesentümpel des Staatsforstes konnten dabei die meisten Molche pro Falle gefangen werden; im Frühjahr 1995 waren es immerhin 197 pro Falle. Im Mittel betrug dort die Fangdichte in den 19 Gewässerjahren von 1995 bis 1997, in denen die Wasserführung bis mindestens einschließlich Juli andauerte, 44 Molche pro Falle. Dabei ist zu bemerken, daß hier neben den drei Arten des U1 auch der Fadenmolch *Triturus helveticus* in großen Populationen, teilweise eudominant, aufgetreten ist. Alle Gewässerjahre zusammengefaßt wurden jedoch - mit 507 Fängen - mehr Bergmolche gefangen als Molche der anderen drei Arten (185 Teichmolche, 87 Fadenmolche und 56 Kammolche) zusammen.

2.4.3.2 Die Eiablage früh ablaichender Froschlurche in den Folienteichen

Die Zusammenfassung der Abweichereignisse der Untersuchungsjahre 1992 bis 2000 zeigt, daß jede der drei untersuchten Anurenarten in jedem der vier Folienteiche mindestens einmal ablaichte (Abb. 49). Die absoluten und die relativen Häufigkeiten der Gelege pro Art unterschieden sich dabei jedoch deutlich. Während die Laichgesellschaften in A und D vergleichsweise klein waren, waren jene in B und C um ein Vielfaches größer. Im Gewässer A war die Laichaktivität von Anfang an am geringsten, und in den letzten vier Jahren wurden dort überhaupt keine Anureneier mehr abgelegt (Abb. 51). Die Laichgesellschaft im Gewässer D fällt durch ihre Ausgeglichenheit auf, während in B die Grasfrösche und in C die Springfrösche deutlich dominierten.

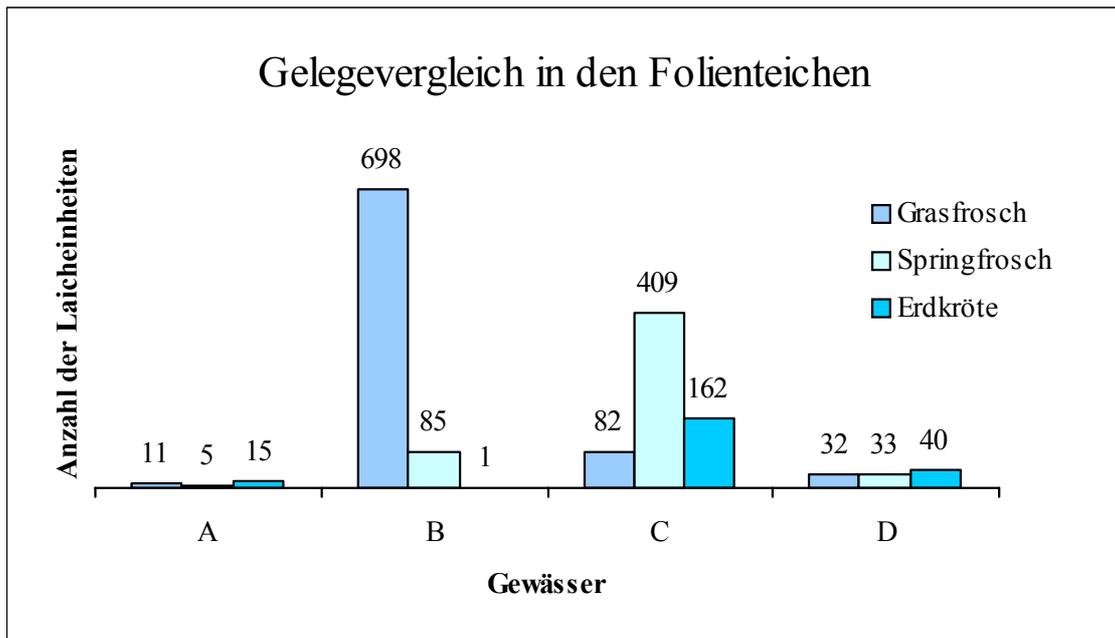


Abb. 49: Summen der Häufigkeiten der Laicheinheiten früh im Jahr ablaichender Froschlurche der 9 Untersuchungsjahre von 1992 bis 2000.

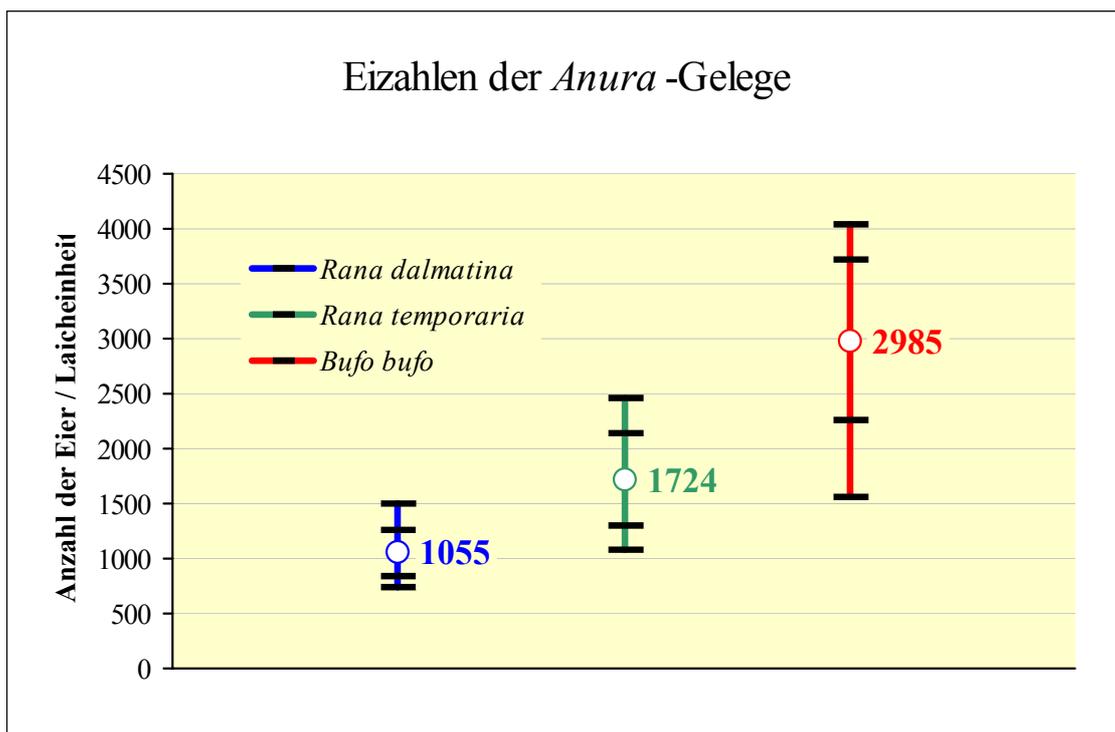


Abb. 50: Ermittelte Eizahlen der drei im Untersuchungsgebiet früh ablaichenden Froschlurcharten. Die Mittelwerte sind als weiße Punkte eingefügt und daneben stehend als Zahlenwerte ausgedrückt. Die Standardabweichungen und die Extrema sind als Querstriche auf den farbigen Balken der gezählten Eihäufigkeiten zu erkennen.

Die Abschätzung bzw. Zählung der Eizahlen pro Laicheinheit ergab deutliche Differenzen zwischen den Arten (Abb. 50). Die Höhe der Standardabweichung und die Abweichungen der Extrema waren proportional zur Höhe der Werte.

Die Multiplikation der gezählten Häufigkeiten der Laicheinheiten mit den artverschiedenen mittleren Gelegegrößen führte nur zu leichten Verschiebungen in der, für die angestrebten Korrelationen wichtigen Rangfolge der Häufigkeiten. Die großen Häufigkeitsunterschiede, sowohl zwischen den Gewässern als auch im Verlaufe der Fluktuation (Abb. 51), blieben erhalten.

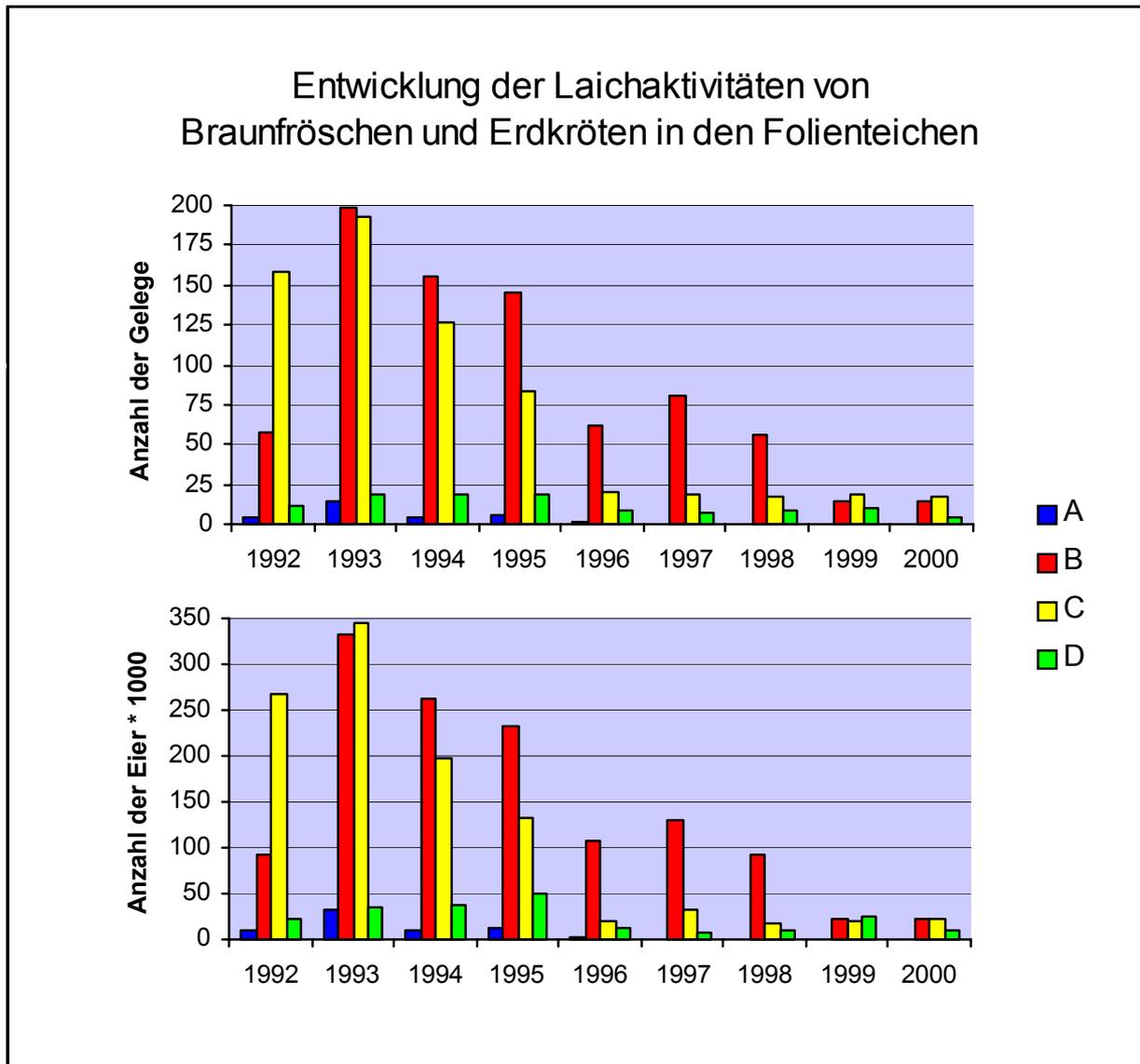


Abb. 51: Fluktuation des Laichgeschehens der Braunfrösche und Erdkröten an den Folienteichen. Oben sind jeweils die Summen der Häufigkeiten der Laicheinheiten, darunter die der daraus errechneten Eizahlen dargestellt.

Beide Entwicklungen zeigen vergleichsweise hohe Werte im ersten Untersuchungsjahr und, mit Ausnahme des Gewässers D, Maximalwerte im zweiten Jahr. Danach fallen die Häufigkeiten stark ab, um im Frühjahr 2000 ihr bisheriges Minimum zu erreichen. Besonders nach dem extrem kalten Winter 1995/96 (Kap. 2.1.1.3.4) kommt es zu starken Einbrüchen, von denen es nur kurzfristige Erholung gibt. Im Frühjahr 1996 trieben Ende März nach der

späten Eisschmelze in den Gewässern zahlreiche tote Tiere an der Oberfläche, darunter waren auch sehr viele adulte Grasfrösche. Im Gewässer D stiegen die Eizahlen bis 1995 und nach dem harten Winter bis 1999 erneut an.

Die jährlich ersten Eiablageereignisse der Froschlurche fanden i.d.R. im März statt. Dabei begannen im Frühjahr 2000 die Springfrösche etwas früher und sonst zur gleichen Zeit wie die Grasfrösche und gut zwei Wochen vor den Erdkröten (Tab. 10). Bei den Grasfröschen wurde meist innerhalb eines oder weniger Tage abgelaicht, während sich das Laichgeschäft der Erdkröten und der Springfrösche über mehrere Wochen hinzog; bei den Springfröschen meist noch etwas länger als bei den Erdkröten. Insgesamt war der Eiablagebeginn je nach Gewässer jedoch sehr unterschiedlich und konnte sich innerhalb einer Art um bis zu zwei Wochen unterscheiden.

Tab. 10: Beginn der Eiablagezeiten der drei früh ablaichenden Froschlurcharten im Untersuchungsgebiet 1.

	<i>Rana dalmatina</i>	<i>Rana temporaria</i>	<i>Bufo bufo</i>
1996	26.3.	26.3.	15.4.
1997	2.3.	2.3.	22.3.
1998	2.3.	2.3.	25.3.
1999	15.3.	15.3.	27.3.
2000	5.3.	9.3.	14.3.
Mittel	10.3.	11.3.	27.3.

Im Jahr 1996 begann die Laichzeit erheblich (bis zu einen Monat) später als in den folgenden Jahren, nämlich etwa vier Tage nach Aufbrechen des Eises auf den Gewässern.

2.4.3.3 Die Metamorphosehäufigkeiten der Amphibien

Auch der Vergleich der Häufigkeiten frisch metamorphosiert abgewanderter Jungtiere zeigt deutliche Unterschiede zwischen den Gewässern.

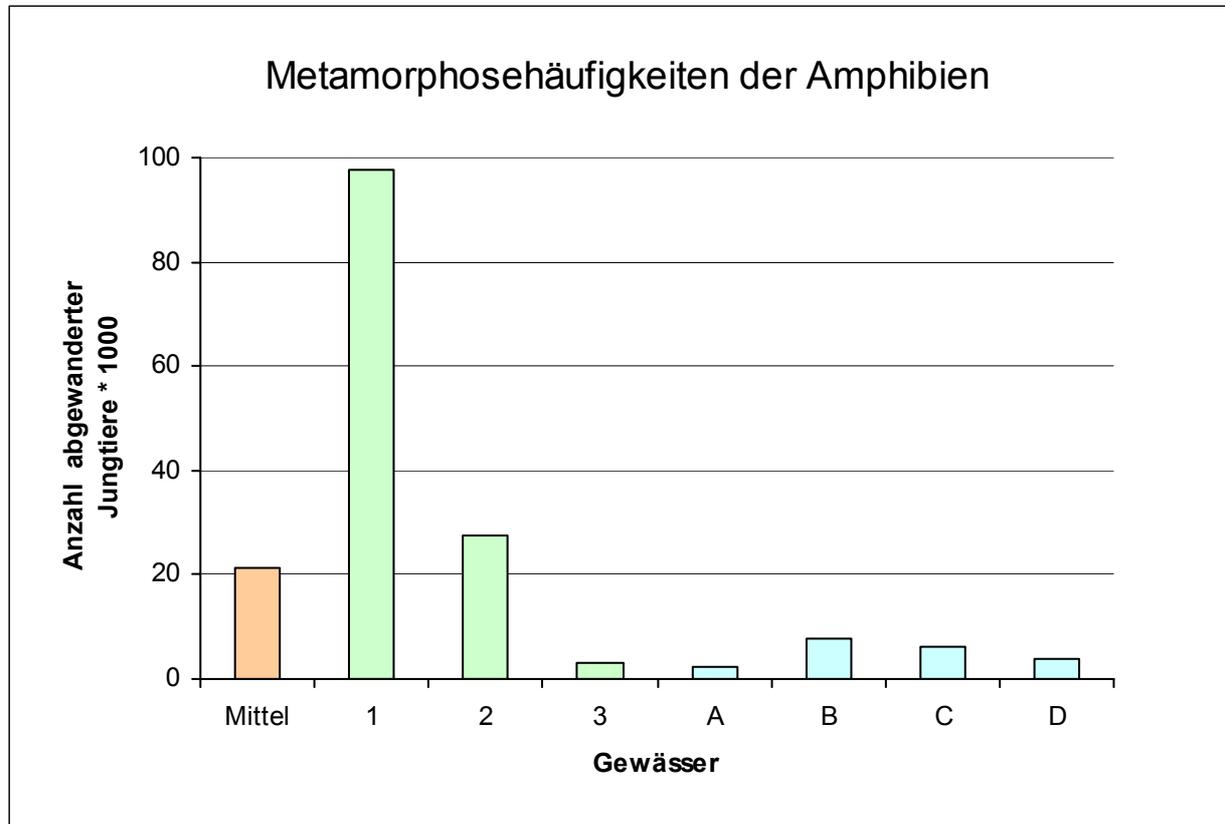


Abb. 52: Summen der absoluten Häufigkeiten frisch metamorphosiert abwandernder Amphibien der Jahre 1992 bis 1995.

Absolut betrachtet war in der Summe der Jahre von 1992 bis 1995 die Metamorphose-Häufigkeit der Amphibien aller Arten in den größten Gewässern mit Abstand am größten (Abb. 52). Nur in Gewässer 3 wurden trotz seiner mehr als fünffachen Größe nicht mehr Amphibien der neuen Generationen in den Landlebensraum entlassen als in den kleinen Folienteichen.

Für den Vergleich der Populationsgrößen von Räubern und Beutetieren lagen auf Seiten der Käfer in manchen Untersuchungsjahren nur die Fallen-Fangzahlen als Projektionen der Individuendichten vor. Deshalb war es erforderlich, auch die realen Abundanzen der Amphibien in Dichten umzurechnen. Dabei wurde die Anzahl der Tiere durch die mittlere Ausdehnung der Wasseroberfläche geteilt (Abb. 53); auch ein Bezug zum Gewässervolumen wäre denkbar gewesen.

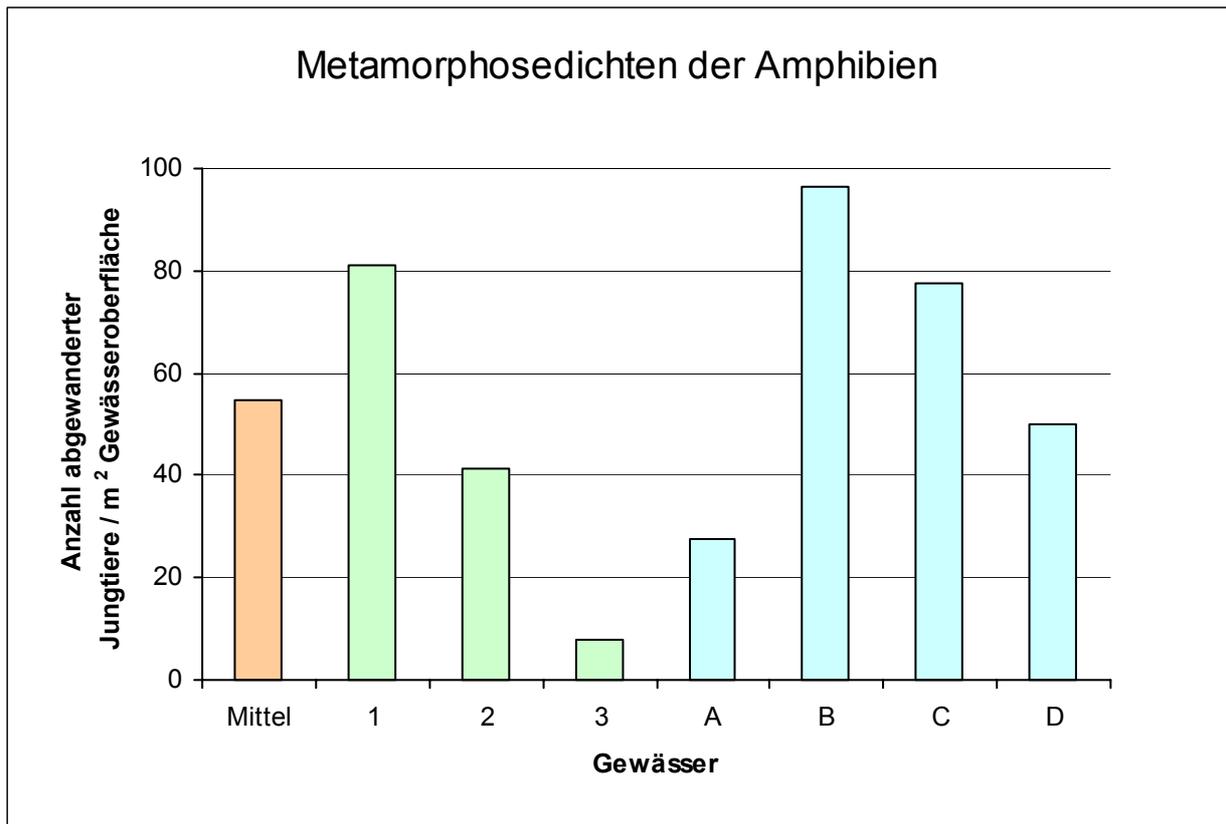


Abb. 53: Häufigkeiten frisch metamorphosiert abwandernder Amphibien / m² Gewässeroberfläche (Mittelwerte) in der Summe der Untersuchungsjahre 1992 bis 1995.

Im Gegensatz zu den absoluten Häufigkeiten, sind die Dichten an den Folienteichen vergleichsweise hoch. Bei dieser Betrachtung sind vor allem die Gewässer 1, B und C als sehr „amphibienreich“ zu bezeichnen, während die Gewässer 3 und A durch besonders geringe Amphibienmetamorphosezahlen auffallen. Diese Dichteverteilung deckt sich weitgehend auch mit den relativen Zahlen anwandernder Alttiere (KNEITZ, ST. 1998).

Bei zusätzlicher Differenzierung der relativen Häufigkeiten nach Untersuchungsjahren zeigt sich, daß die Reproduktionserfolge verglichen mit den Eizahlen größeren Schwankungen unterlagen (Abb. 54).

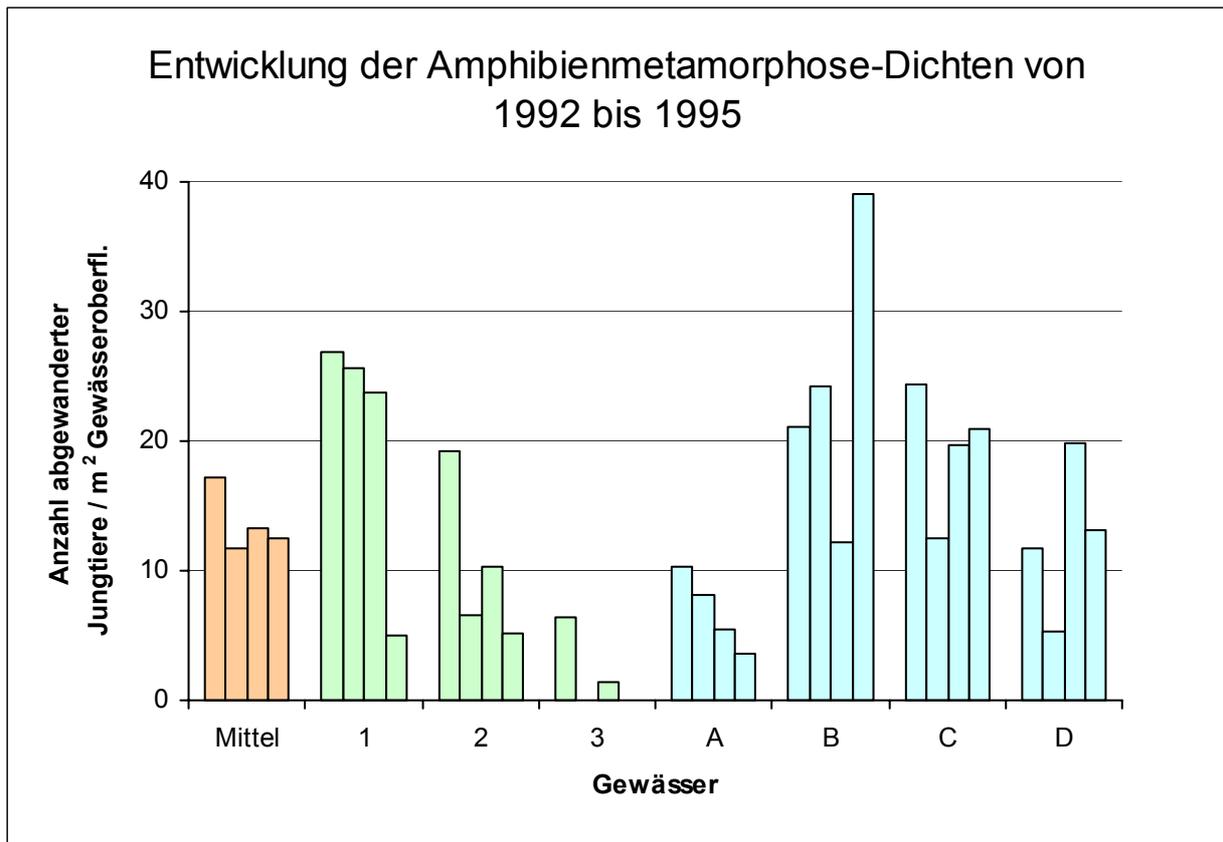


Abb. 54: Entwicklung der Häufigkeiten frisch metamorphosiert abgewanderter Amphibien / m² Gewässeroberfläche in den vier Untersuchungs Jahren von 1992 bis 1995 getrennt nach Gewässern.

So nahm die Reproduktion in den Gewässern 1 und A kontinuierlich ab und fiel 1995 im Gewässer 1 sprunghaft. In den beiden temporären Gewässern 2 und 3, im Folienteich D und im arithmetischen Mittel aller Gewässer gingen die Zahlen schon 1993 zurück, um dann wieder anzusteigen und erneut abzufallen. Wie D hatte auch das Gewässer C 1993 die geringsten Abwanderungszahlen, während dies in B 1994 der Fall war. Dort wurden 1995 die mit Abstand höchsten Werte überhaupt erzielt.

2.4.3.4 Metamorphosehäufigkeiten der früh ablaichenden Froschlurche

Berücksichtigt man bei der Betrachtung der Metamorphosewerte anstatt aller Amphibienarten nur die zeitig im Frühjahr ablaichenden Froschlurche, also *Bufo bufo*, *Rana temporaria* und *Rana dalmatina*, so zeigt sich, daß die hohen Werte im Gewässer B vor allem durch die Braunfrösche zustande kamen (Abb. 55).

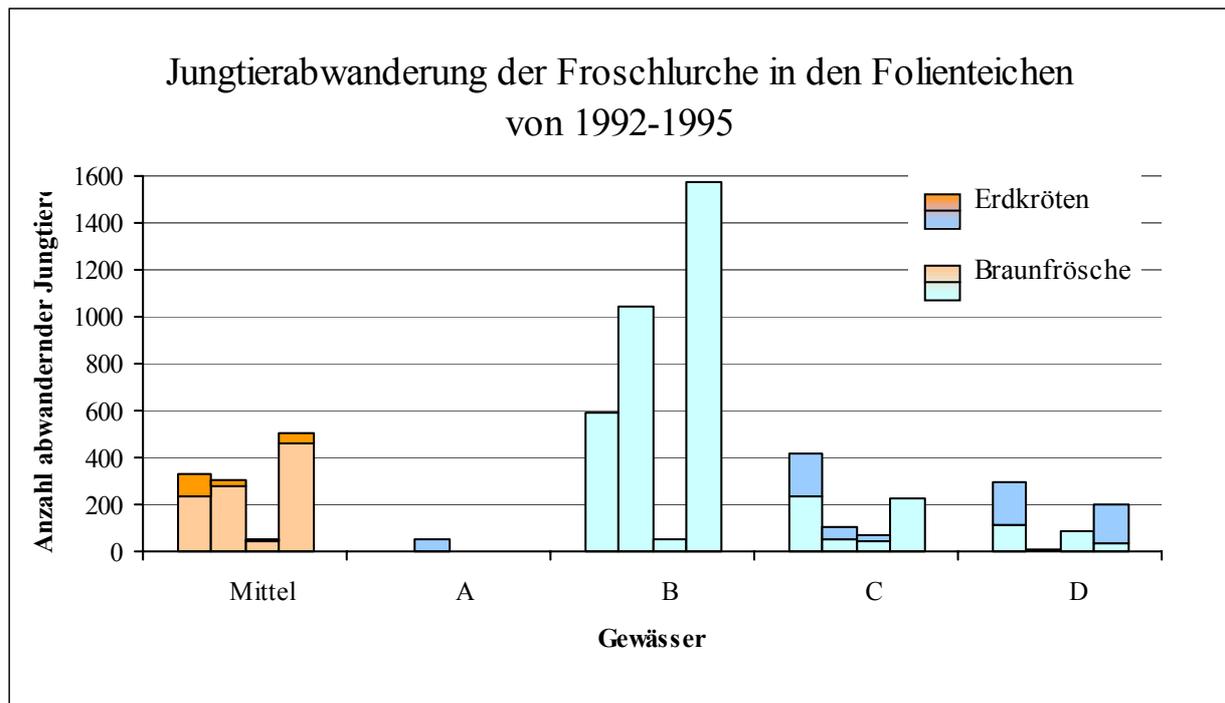


Abb. 55: Entwicklung der jährlichen absoluten Häufigkeiten frisch metamorphosiert abwandernder Braunfrösche und Erdkröten der Jahre 1992 bis 1995 in den Folienteichen und der daraus resultierenden arithmetischen Mittelwerte pro Jahr.

Demgegenüber kam es im Gewässer A nur einmal, nämlich 1993, zur Metamorphose einiger Erdkröten. In keinem Jahr konnten dort junge Frösche abwandern. Ebenfalls augenfällig ist das allgemein äußerst „schwache“ Jahr 1994.

Auch nach 1995 waren vermutlich die Abwanderungszahlen in den Folienteichen geringer als in den ersten Untersuchungsjahren, da allein die stetig sinkende Zahl der Gelege kaum noch größere Abwanderungshäufigkeiten zuließ. Besonders die Grasfrösche sind deutlich weniger geworden und wenigstens im Frühjahr 2000 dürfte kein einziger frisch metamorphosierter Frosch dieser Art einen der Folienteiche verlassen haben. Nur im Gewässer B wurden in dieser Saison noch Grasfroschballen abgelegt. Aus diesen 10 Ballen konnte jedoch keine Kaulquappe schlüpfen, da die Eier alle innerhalb einer Woche, wie Beobachtungen gezeigt haben, den adulten Molchen im Gewässer zum Opfer gefallen sind (Abb. 56).

Auch in den Gewässern 1 und 2 wurden im letzten Untersuchungsjahr nur unwesentlich mehr Grasfroschballen abgelegt; doch fiel dort nur ein Teil der Eier, wenn auch ein großer, den Molchen zum Opfer.



Abb. 56: Von Molchen leergefressene Grasfroschlaichballen im Gewässer B im Jahr 2000 eine Woche nach der Eiablage.

2.4.3.5 Die geschätzten mittleren Kaulquappenhäufigkeiten (\tilde{Q}_{xj})

Die mittlere Quappenhäufigkeit in der Summe der drei einheimischen Frühlaicherarten unter den Amphibien (z.B. FRÖHLICH et al. 1987, HEUSSER 2000), bei der sowohl die Eihäufigkeiten als auch die Abwanderungszahlen der Jungtiere berücksichtigt wurden, zeigt ebenfalls besonders hohe Werte am Gewässer B und besonders niedrige an A (Abb. 57).

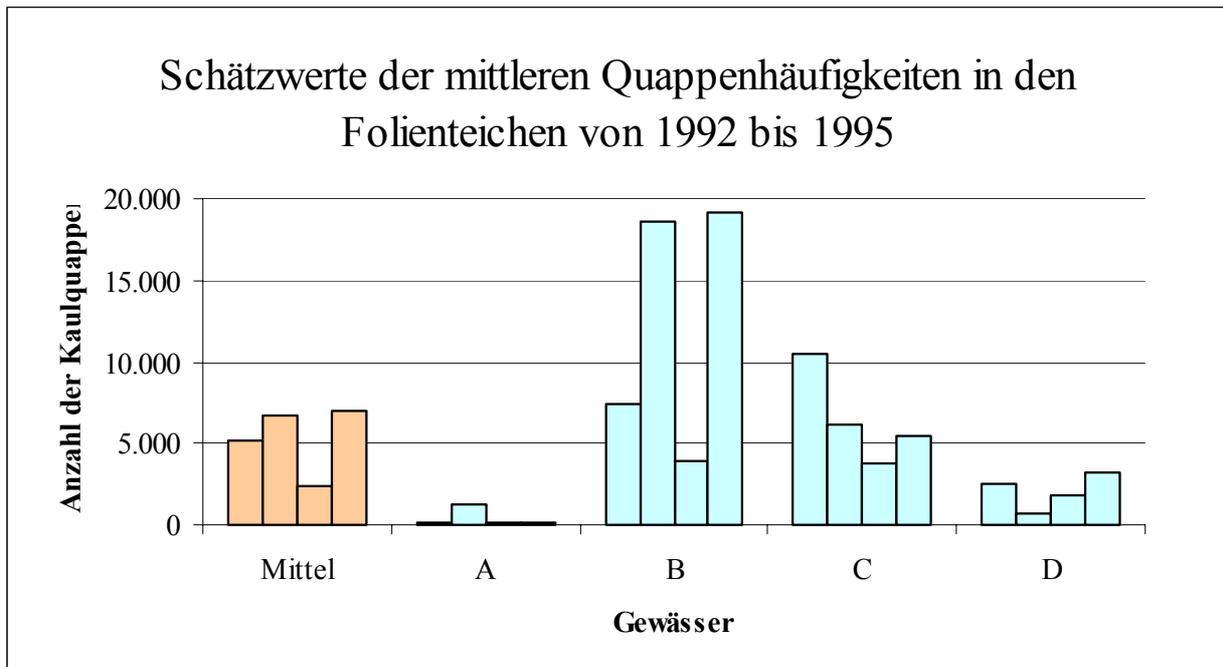


Abb. 57: Entwicklung der geschätzten mittleren Kaulquappenhäufigkeiten der Braunfrösche und Erdkröten der Jahre 1992 bis 1995 in den Folienteichen und der daraus resultierenden arithmetischen Mittelwerte pro Jahr.

Die dabei auftretenden fluktuativen Schwankungen waren je nach Gewässer sehr unterschiedlich mit leichten Verschiebungen gegenüber den beiden hier vereinten Meßgrößen.

2.4.4 Räuber-Beute-Vergleiche im Untersuchungsgebiet 1

2.4.4.1 Verteilung auf die Gewässer

Die drei an dieser Stelle durchgeführten Häufigkeitsvergleiche zeigen in der Summe aller Fänge der letzten vier Jahre des Forschungsprojektes, unterschieden nach Gewässern, deutlich positive Korrelationen auf. Sowohl im Vergleich der Fangabundanzen (Abb. 58) als auch im Vergleich der Fangdominanzen (Abb. 59) des Gelbrandkäfers mit den Summe aller Amphibienmetamorphosen während dieser Zeit zeigen sich somit deutliche Parallelverteilungen beider Tiergruppen im Untersuchungsgebiet. Rang-Korrelationen erübrigen sich, da die Häufigkeitsränge von Räubern und Beutetieren hier fast identisch sind.

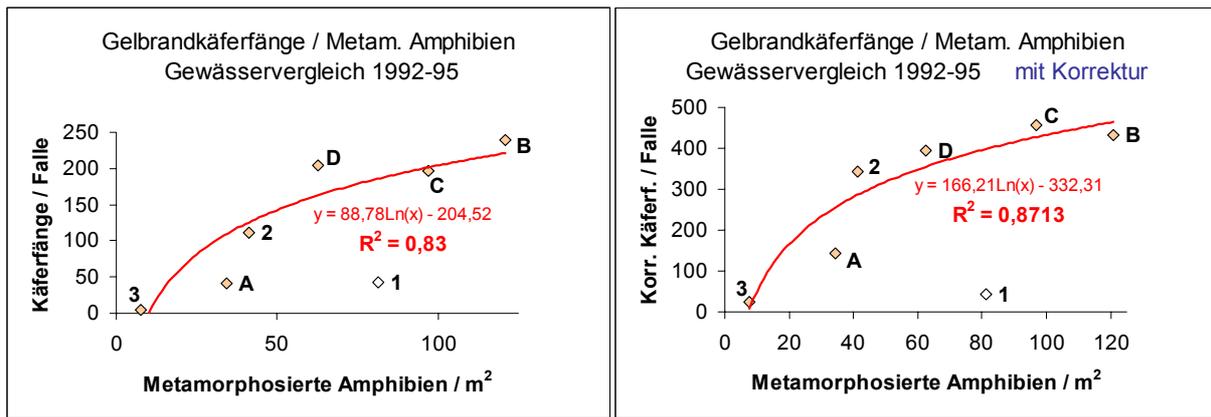


Abb. 58: Vergleich der relativen Häufigkeiten von frisch metamorphosiert abgewanderten Amphibien in der Summe aller Arten mit den Gelbrandkäfer-Fangzahlen pro Falle einerseits und den korrigierten Gelbrandkäfer-Fangzahlen andererseits in den Gewässern des Untersuchungsgebietes 1. Den Wertepaaren wurde durch logarithmische Regression eine Trendlinie und die entsprechende Funktion hinzugefügt, wobei das Gewässer 1, wegen zu starker Abweichung, in der Regression nicht berücksichtigt wurde. R^2 = Korrelationskoeffizient.

Betreffend der Fanghäufigkeiten, ob mit oder ohne Korrektur durch die relative Wiederfangrate, liegen, mit einer Ausnahme, die Werte aller Untersuchungsgewässer besonders nahe bei einer logarithmischen Regression mit einem für Freilandverhältnisse sehr hohen Korrelationskoeffizienten (R^2) (Abb. 58). Auch bei Verwendung einer linearen Regression erreichen die Korrelationskoeffizienten mit 0,8444 (ohne Korrektur) bzw. 0,7408 (mit Korrektur) ähnlich hohe Werte. Nur im Gewässer 1 waren im Vergleich zu den anderen Gewässern bezogen auf die Amphibienhäufigkeiten die Gelbrandkäferzahlen erheblich zu niedrig. Dieser Teich unterscheidet sich in vielerlei Hinsicht grundlegend von allen anderen Gewässern, u.a. mangelt es an Eiablagemöglichkeiten für den *D. marginalis* (Kap. 2.5.3). Deshalb wurde dieses im Gebiet größte Gewässer bei dieser und den folgenden Korrelationen nicht berücksichtigt. Desweiteren ist zu beachten, daß hier als Bezugsgröße die Metamorphosehäufigkeiten pro m² Wasseroberfläche verwendet wurden. Wäre stattdessen das Gewässervolumen benutzt worden, wäre zwar die Abweichung von 1 etwas geringer, dafür aber die von 2 und 3 etwas größer.

Bei beiden Vergleichen liegt das Gewässer A deutlich unterhalb der Kurve, da die Käferhäufigkeiten im Vergleich zu denen der Amphibien, (hier vor allem Molche) relativ zu niedrig ausfallen. Der Folienteich D dagegen fällt bei den reinen Fangzahlen durch relativ zur Amphibiendichte etwas zu große *Dytiscus*-Populationen auf. Durch die Korrektur der Daten wird dort jedoch der Abstand zu der den Wertepaaren genäherten „Ideallinie“ erheblich kürzer.

Der Vergleich der Dominanz des *D. marginalis* unter allen Wasserkäferfängen pro Gewässer mit der saisonalen Amphibienreproduktion verläuft den Vergleichen mit den Fangabundanzen sehr ähnlich, wenn auch hierbei die lineare Regression den Werten deutlich näher liegt als die gefundene logarithmische Regression (Abb. 59). Auch hierbei sind die *Dytiscus*-Häufigkeiten in 1 und A relativ zu niedrig, und sogar der Folienteich D liegt, im Gegensatz zu den Fangzahlen, jetzt unterhalb der Kurven.

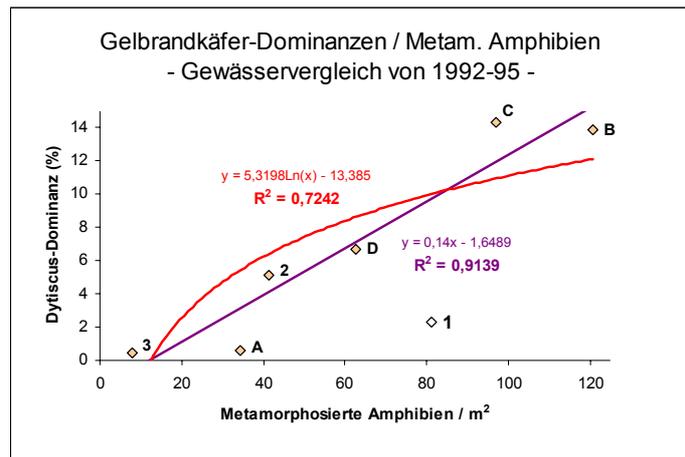


Abb. 59: Vergleich der relativen Häufigkeiten von frisch metamorphosiert abgewanderten Amphibien aller Arten mit den Gelbrandkäfer-Dominanzen in den Gewässern des Untersuchungsgebietes I. Den Wertepaaren wurde durch logarithmische und durch lineare Regression jeweils eine Trendlinie hinzugefügt, bei der das Gewässer 1 wegen zu starker Abweichung nicht berücksichtigt wurde; R^2 = Korrelationskoeffizient.

Bei allen nun folgenden Vergleichen, bei denen unter den Amphibien nur die Erdkröten, Gras- und Springfrösche, also die im Gebiet bereits im März ablaichenden Froschlurche, berücksichtigt wurden, erreichen die Korrelationskoeffizienten vergleichbar hohe Werte. Hier wurden nicht mehr nur die Häufigkeiten frisch metamorphosierter Abwanderer der drei Anurenarten mit den Käferzahlen verglichen, sondern zusätzlich die Eizahlen und die mittleren Quappenhäufigkeiten dieser Froschlurche.

Die reinen Fanghäufigkeiten auf Seiten der Gelbrandkäfer korrelieren dabei nur mäßig mit den Eizahlen der Froschlurche, während die geschätzten Quappenhäufigkeiten und vor allem die Metamorphosehäufigkeiten nur geringe Abweichungen zu der logarithmischen Regression haben (Abb. 60).

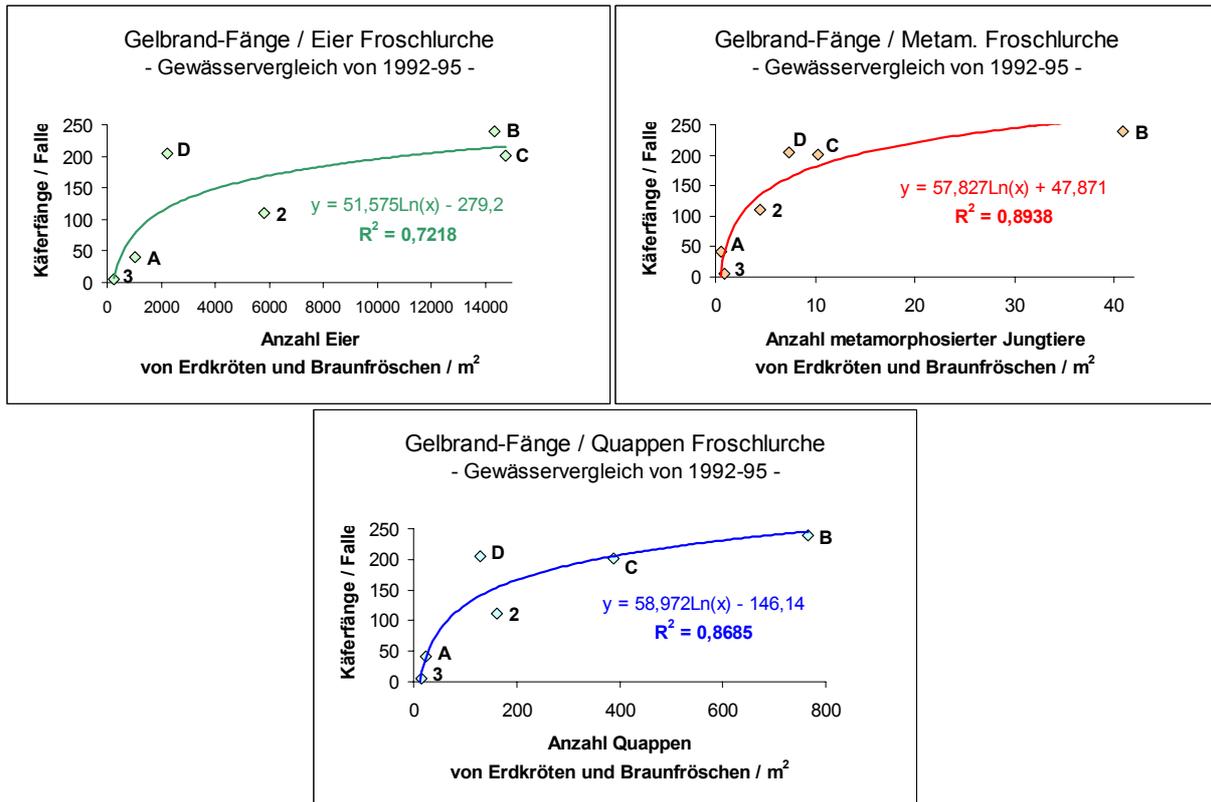


Abb. 60: Vergleiche der Gelbrandkäfer-Fanghäufigkeiten mit den relativen Häufigkeiten der Eier, der frisch metamorphosiert abgewanderten Jungtiere und den abgeschätzten mittleren Kaulquappenhäufigkeiten der Froschlurche früh im Jahr ablaichender Arten in den Gewässern des Untersuchungsgebietes I ohne das Gewässer I. Den Wertepaaren wurden durch logarithmische Regression Trendlinien und deren Funktionen hinzugefügt. R^2 = Korrelationskoeffizient.

In allen drei Fällen weichen vor allem die Gewässer 2 und D ab, wobei das Erlenmaar „zu wenige“ und der Folienteich „zu viele“ Käfer hervorgebracht hat.

Bei einer linearen Regression würde hier das Gewässer B sehr stark von der Beziehung abweichen.

Durch die Korrektur der Käfer-Fangzahlen mit Hilfe der relativen Wiederfangrate werden die Gemeinsamkeiten in der Anzahl von Räubern und Beutetieren nicht größer, aber die Unterschiede in der Genauigkeit der Näherung zwischen Eiern, Quappen und Jungtieren zu den Käfern kehren sich um (Abb. 61).

Jetzt korrelieren die Eizahlen erheblich besser als die Metamorphosehäufigkeiten. Die geschätzten Quappendichten jedoch, deren Werte im Einzelnen zwischen denen der beiden anderen Entwicklungsstadien liegen, haben die geringsten Abweichungen von der Kurve. Wieder liegt in allen Fällen der Folienteich D auffallend über der Kurve, während das Gewässer 2 jetzt fast darauf liegt.

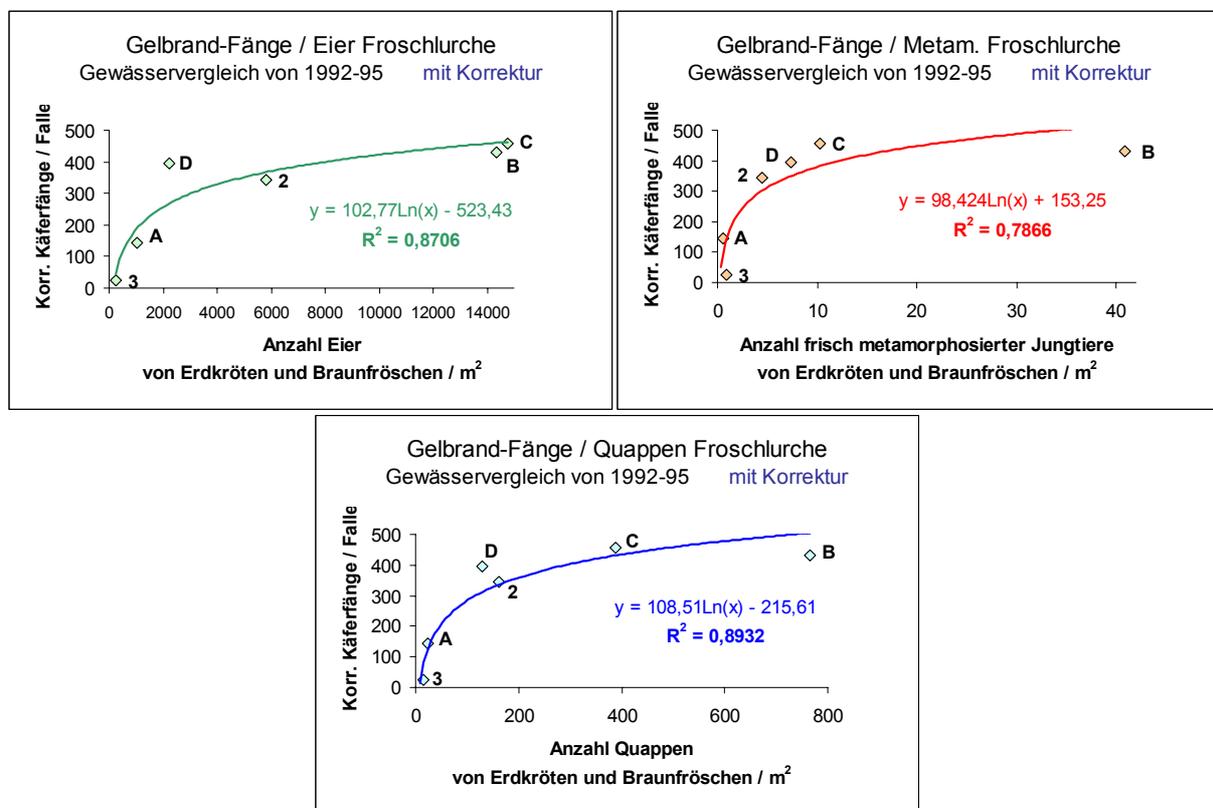


Abb. 61: Vergleiche der korrigierten Gelbrandkäfer-Fanghäufigkeiten mit den relativen Häufigkeiten der Eier, der frisch metamorphosiert abgewanderten Jungtiere und den abgeschätzten mittleren Kaulquappenhäufigkeiten der Froschlurche früh ablaichender Arten in den Gewässern des Untersuchungsgebietes 1 ohne das Gewässer 1. Den Wertepaaren wurden durch logarithmische Regression Trendlinien und deren Funktionen hinzugefügt. R^2 = Korrelationskoeffizient.

Auch bei den Gelbrandkäfer-Dominanzen gibt es deutliche Parallelverteilungen (Abb. 62).

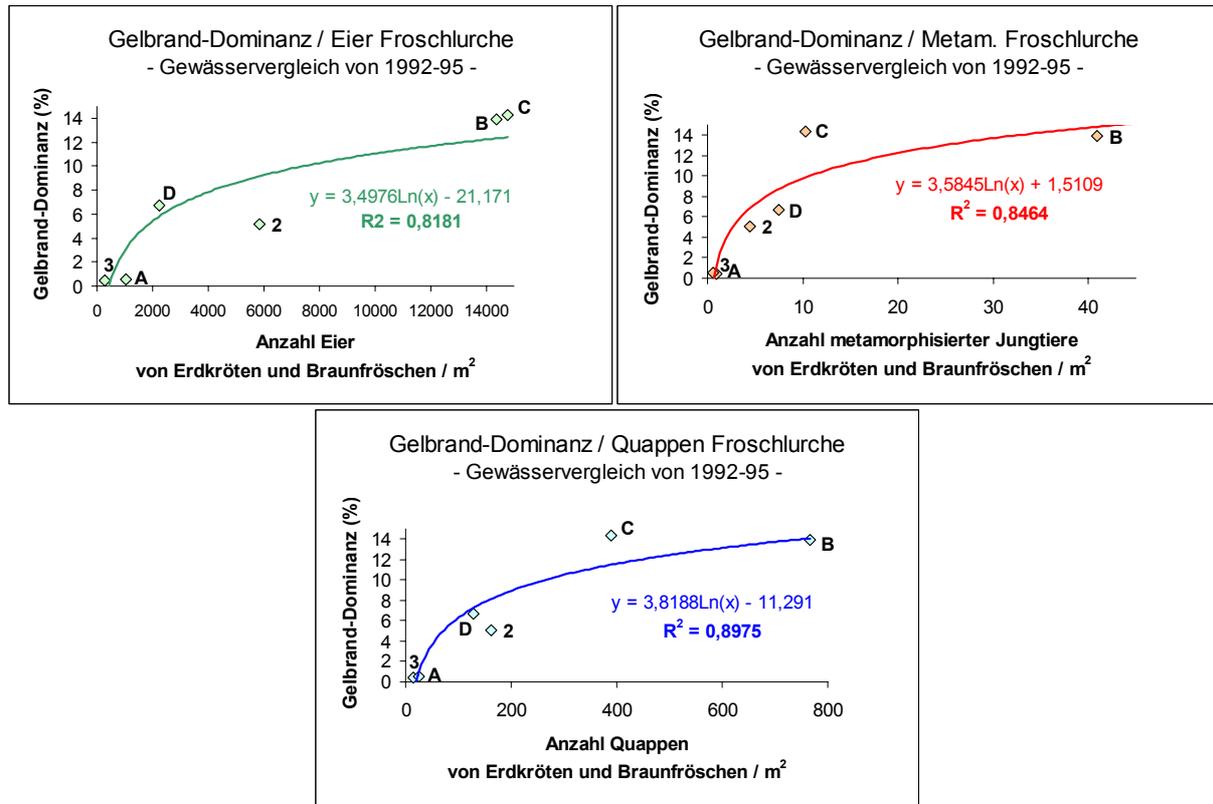


Abb. 62: Vergleiche der Gelbrandkäfer-Dominanzen mit den relativen Häufigkeiten der Eier, der frisch metamorphosiert abgewanderten Jungtiere und den abgeschätzten mittleren Kaulquappenhäufigkeiten der Froschlurche früh ablaichender Arten in den Gewässern des Untersuchungsgebietes 1 ohne das Gewässer 1. Den Wertepaaren wurden durch logarithmische Regression Trendlinien und deren Funktionen hinzugefügt. R^2 = Korrelationskoeffizient.

Diesmal liegt jedoch nicht mehr der Folienteich D, sondern der Teich C deutlicher als alle anderen über der Kurve, und das Gewässer 2 liegt wieder, teilweise mit großem Abstand, darunter. Die geringsten Abweichungen sind wiederum in der Beziehung der geschätzten Quappenhäufigkeiten zu denen der Käfer zu beobachten, während die Eihäufigkeiten am meisten abweichen.

2.4.4.2 Fluktuation

Bei der zweiten zusammenfassenden Vergleichsmöglichkeit der Daten, der Unterscheidung nach Untersuchungsjahren unter Addition der Häufigkeiten der Einzelgewässer, sind ähnlich klare Parallelentwicklungen wie beim Vergleich der Verbreitung der beiden Tiergruppen zu erkennen. Dabei beginnt für die Käfer wiederum ein Untersuchungsjahr am 1. Juli des genannten und für die Amphibienwerte relevanten Kalenderjahres und endet am 30. Juni des darauffolgenden. Zunächst wird auf die Häufigkeiten der frisch metamorphosiert abwandernden Amphibien nicht eingegangen, da diese nur von 1992 bis 1995 vorliegen. Zum Vergleich

der Eihäufigkeiten der Froschlurche stehen dagegen Daten aus acht Untersuchungsjahren zur Verfügung (Abb. 63).

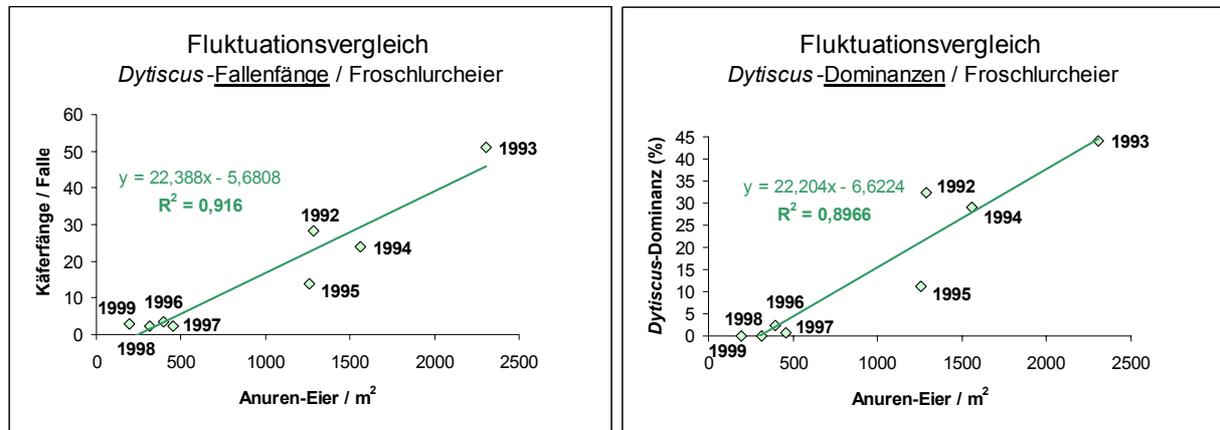


Abb. 63: Entwicklung der Fanghäufigkeiten und -dominanzen des Gelbrandkäfers im Vergleich mit den relativen Häufigkeiten der Froschlurcheier früh ablaichender Arten in den Gewässern des Untersuchungsgebietes 1 ohne das Gewässer 1. Den Wertepaaren wurden durch lineare Regression Trendlinien und deren Funktionen hinzugefügt. R^2 = Korrelationskoeffizient.

Dabei zeigt sich, daß nach den bereits verhältnismäßig hohen Werten 1992 und dem Anstieg 1993 sowohl die Froschlurch- als auch die Gelbrandkäferpopulationen allmählich abgenommen haben, bis sie fast verschwunden sind. Dabei sind die Unterschiede zwischen den Fanghäufigkeiten und den Fangdominanzen kaum zu erkennen. Die größten Abweichungen von der gemeinsamen Regressionsgeraden gibt es jeweils im Untersuchungsjahr 1995/96.

Bei der Betrachtung der Metamorphosehäufigkeiten aller Amphibien bzw. der drei Anuren-Arten (Anhang Kap. 8.2) von 1992 bis 1995 wird die Abweichung von 1995 noch augenfälliger. Da hier nur die amphibienreichen Jahre berücksichtigt werden konnten, weil danach die Projektuntersuchungen beendet wurden, liegen hier nur vier Wertepaare vor. Die Unregelmäßigkeit ihrer Platzierung im Koordinatenkreuz, vor allem durch die Abweichung von 1995/96, läßt keine sinnvolle Regression zu. Auch Rangkorrelationen führen hier, aufgrund des Datenmangels, zu keinem Ergebnis. Bei der mittleren Quappendichte liegen zwar die Wertepaare der Jahre 1992 bis 1994 fast auf einer Linie, doch das 4. Untersuchungsjahr fällt auch hier völlig aus der Reihe und läßt keine gemeinsame Näherungsfunktion zu (Anhang, Kap. 8.2). Da die Werte des Untersuchungsjahres 1995/96 nicht vorbehaltlos mit denen der anderen Jahre vergleichbar sind (vgl. Kap. 2.5.3), wurden sie bei den folgenden vergleichenden Betrachtungen teilweise vernachlässigt.

2.4.4.3 Differenziertere Betrachtung der Häufigkeitsverhältnisse

Bei einem Vergleich aller Datenpaare der Folienteiche von 1992 bis 1995 untereinander scheint die bis dahin beobachtete Abhängigkeit zunächst nur noch tendenziell vorhanden zu sein (Abb. 67).

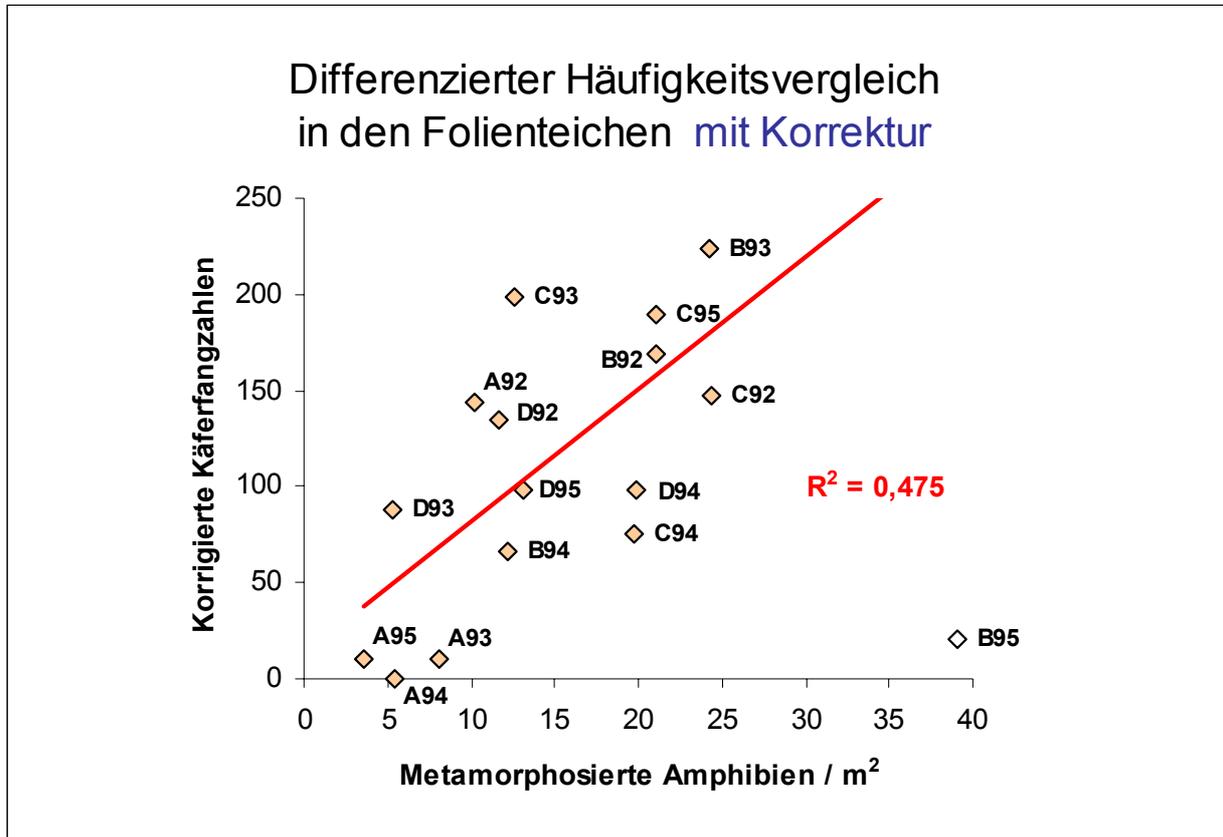


Abb. 67: Vergleich der korrigierten Gelbrandkäfer-Fanghäufigkeiten mit den relativen Häufigkeiten der frisch metamorphosiert abgewanderten Jungtiere der Froschlurche früh ablaichender Arten in den Folienteichen, differenziert nach Gewässer und Untersuchungsjahr. Den Wertepaaren, mit Ausnahme der Häufigkeiten im Gewässer B im Untersuchungsjahr 1995/96, wurde durch lineare Regression eine Trendlinie hinzugefügt. R^2 = Korrelationskoeffizient.

Auch bei Verwendung der Dominanzen oder der mittleren Körperlängen anstatt der korrigierten Fangzahlen wird die Beziehung zur Anzahl metamorphosierter Amphibien nicht deutlicher. Genauso verhält es sich, wenn anstatt aller Amphibienarten nur die Braunfrösche und Erdkröten berücksichtigt werden. Daraus ergibt sich, daß die spezielle Räuber-Beute-Beziehung als populationsregulierender Faktor, so sie denn existiert, hier nicht eindeutig genug ist, um genaue Vorhersagen zu ermöglichen. Desweiteren fällt auf, daß ausgerechnet in dem Gewässerjahr, in dem der größte Reproduktionserfolg der Amphibien zu beobachten war, nämlich 1995/96 im Gewässer B, abgesehen vom Gewässer A, die wenigsten Käfer überhaupt gefangen wurden.

Weil sich die Folienteiche in Alter und Morphologie sehr ähnlich sind, aber deutlich von allen anderen Gewässern unterscheiden, stehen sie im Folgenden im Vordergrund der Betrachtungen. Als Bezugsgrößen wurden zunächst nur die Käferfangzahlen und die Dichte der metamorphosierten Amphibien einer Generation verwendet (Abb. 66).

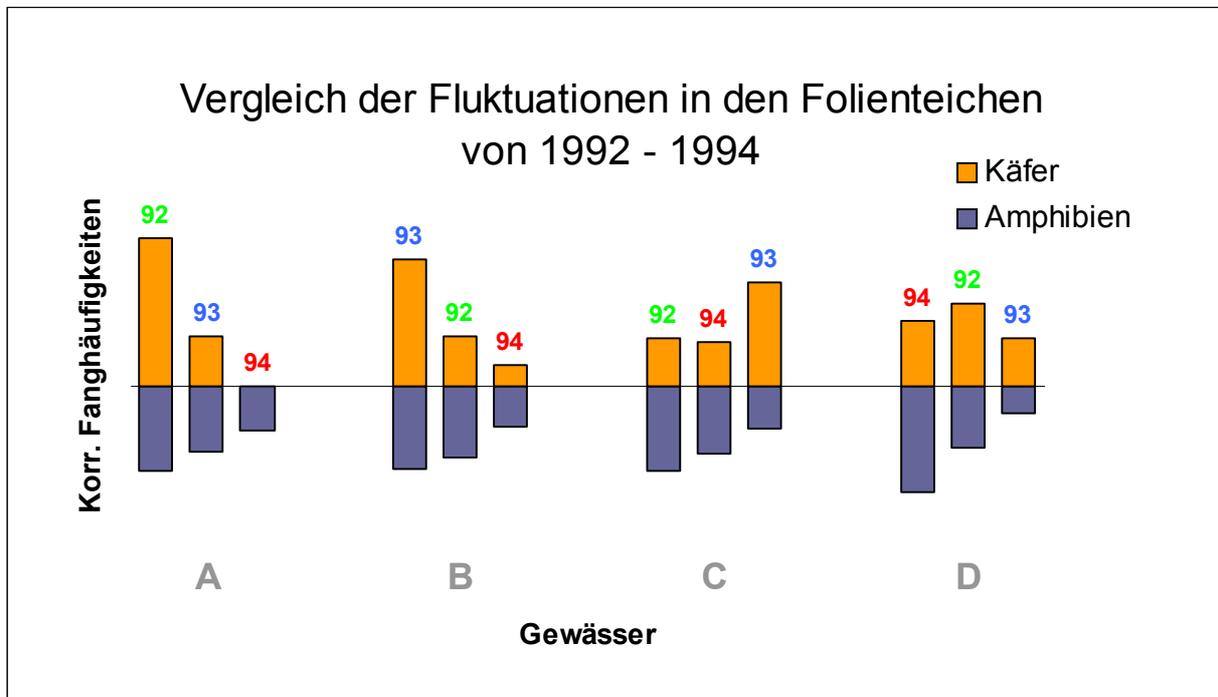


Abb. 66: Entwicklung der Fanghäufigkeiten des Gelbrandkäfers im Vergleich mit den geschätzten mittleren Häufigkeiten frisch metamorphosiert abgewandelter Amphibien innerhalb der einzelnen Folienteiche von 1992 bis 1994. Die Größenverhältnisse zwischen den Gewässern entsprechen dabei nicht den tatsächlichen Verhältnissen.

Dabei zeigt sich, daß es keine zwei Folienteiche mit gleicher Fluktuationsrichtung gab. Da in der Abbildung die Untersuchungsjahre der Größe nach geordnet wurden, ist die Reihenfolge der Jahre stets eine andere. Trotz dieser Unterschiede verliefen, mit nur einer Ausnahme, die Entwicklungen von Amphibien und Gelbrandkäfern synchron. Nur 1993 in Gewässer C war für eine Parallelentwicklung die Käferdichte, bezogen auf die der metamorphosierten Amphibien, erheblich zu hoch.

Weil bei differenzierterer Betrachtung der Ergebnisse die Datenmengen pro Vergleichswert abnehmen, wird zwangsläufig die Unschärfe größer und die Verwendung von Rangkorrelationen erstrebenswert.

Korreliert man die Daten nach Rängen (Spearman- bzw. Kendall-Rangkorrelation), so deuten die Ergebnisse auf unbestreitbare Parallelentwicklungen hin. Da im Folgenden nur die Ergebnisse der Spearman-Rangkorrelation vorgestellt werden, sei darauf hingewiesen, daß die

nach Kendall durchgeführten Rangkorrelationen keine bzw. bedeutungslose Abweichungen in der Signifikanz ergeben haben.

Die umfangreichsten Vergleichsmöglichkeiten bieten die Eizahlen der Froschlurche in Verbindung mit den Fanghäufigkeiten und den Dominanzen der Gelbrandkäfer. Nur hierzu liegen für die vier Folienteiche die in 8 Jahren maximal möglichen 32 Datenpaare vor (Abb. 68).

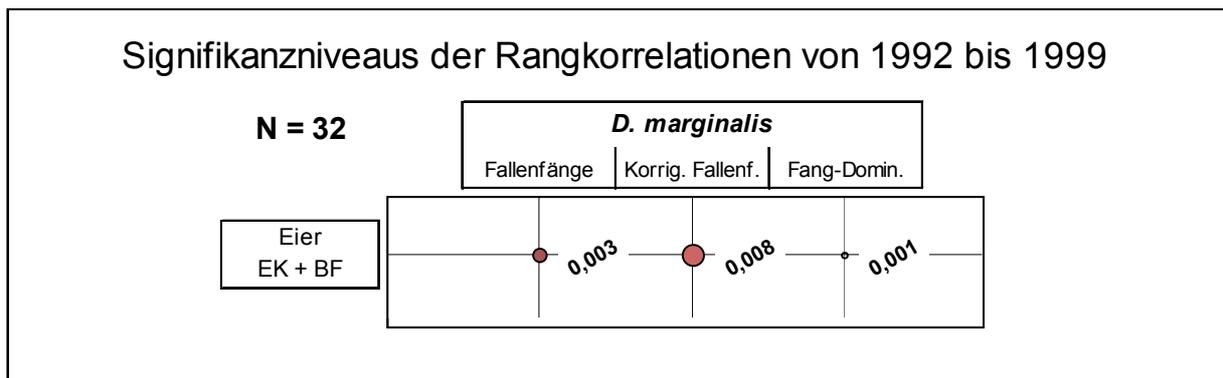


Abb. 68: Darstellung der Signifikanzverhältnisse bei den Spearman-Rang-Korrelationen der Summen der Eihäufigkeiten von Erdkröten und Braunfröschen mit den Käferfangzahlen, deren Korrektur und den Fangdominanz in den Folienteichen von 1992 bis 1999; die Größe der dargestellten Blasen entspricht der nebenstehenden Irrtumswahrscheinlichkeit. N = Anzahl der Wertepaare, BF = Braunfrosch, EK = Erdkröte.

Dabei zeigt sich, daß bei allen drei Kombinationsmöglichkeiten sich die Häufigkeits-Beziehung nach Spearman hochsignifikant synchron verhält und das, obwohl hier das abweichende Untersuchungs Jahr 1995/96 ebenfalls berücksichtigt wurde.

Will man auch die Häufigkeiten der metamorphosierten Abwanderer und die mittlere Quappendichte als Vergleichsgrößen seitens der Beutetiere verwenden, dann stehen, wegen der Beendigung des Projektes im Jahre 1995, nur noch 12 Gewässsjahre zum Vergleich zur Verfügung (Abb. 69).

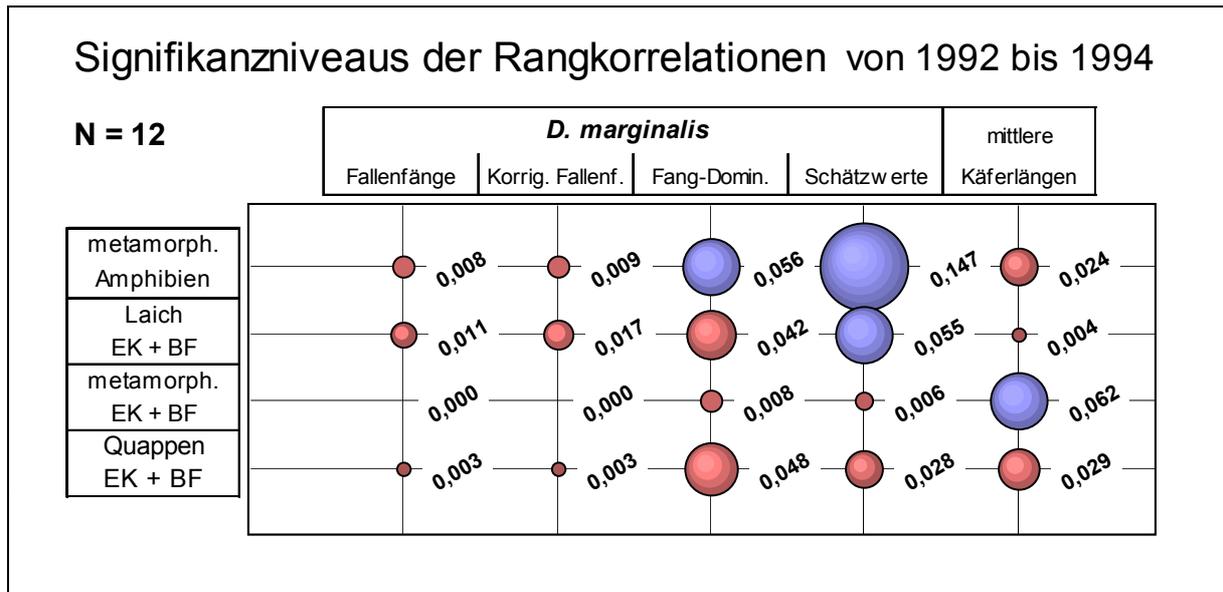


Abb. 69: Darstellung der Signifikanzverhältnisse bei den Spearman-Rang-Korrelationen der Häufigkeiten von Amphibieneinheiten mit denen der Gelbrandkäfer in den Folienteichen von 1992 bis 1994. Die Größe der dargestellten Blasen entspricht der nebenstehenden Irrtumswahrscheinlichkeit; rote Blasen zeigen Signifikanz an, blaue nicht; die Schätzwerte sind jene der Sequentiellen Schätzung; N = Anzahl der Wertepaare, BF = Braunfrosch, EK = Erdkröte.

Hier erreichen die Korrelationen größtenteils Irrtumswahrscheinlichkeiten, die unter einem halben Promill liegen, obwohl nur 12 Wertepaare vorliegen und die individuenarmen Jahrgänge fehlen.

Unter den Beutetierangaben weisen die Abwanderungszahlen und die geschätzten mittleren Larvendichten der Braunfrösche und Erdkröten die höchsten Signifikanzen auf. Am niedrigsten sind die Signifikanzen der Metamorphosehäufigkeiten in der Summe aller Amphibienarten, wobei jedoch auch diese mit den mittleren Käferlängen signifikant und mit den Käferfangzahlen hochsignifikant in Beziehung stehen. Bei den Käferlängen werden sie nur von den Eizahlen der Froschlurche in der Signifikanz übertroffen. Unter den Prädatorenwerten sind die Fangzahlen am sichersten gefolgt von den Schätzwerten, wobei die Schätzwerte nicht einmal tendenziell mit den Metamorphosezahlen der Summe der Amphibien aller Arten korrelieren und die mit deutlichem Abstand größte Irrtumswahrscheinlichkeit aller hier durchgeführten Vergleiche erreichen.

Die Einbeziehung des frostreichen Jahrganges 1995/96 in die Vergleiche mit den Abwanderungshäufigkeiten der juvenilen Lurche und deren geschätzten Quappenhäufigkeiten ist nur im Vergleich mit den Schätzwerten der Käferpopulationen möglich (Abb. 70). Dies läßt 16 Wertepaare im Falle der gesamten *Dytiscus*-Populationen und nur noch 11 bzw. 8 Wertepaare im Falle der Jungtierhäufigkeiten unter den Gelbrandkäfern zu, da die Jungtierzahlen in den ersten Untersuchungsjahr nicht ermittelt werden konnten.

Die berechnete Annahme, daß im Gewässer A bei den hohen Wiederfangraten die Populationsgrößen nur deshalb nicht abgeschätzt werden konnten, weil sie zu klein und damit erheblich kleiner als in den anderen Folienteichen waren, erlaubt die Berücksichtigung dieser kleinen Population bei der Rangkorrelation, ohne Kenntnis ihres genauen Umfangs. Somit ergeben sich 11 Wertepaare und acht Kombinationsmöglichkeiten.

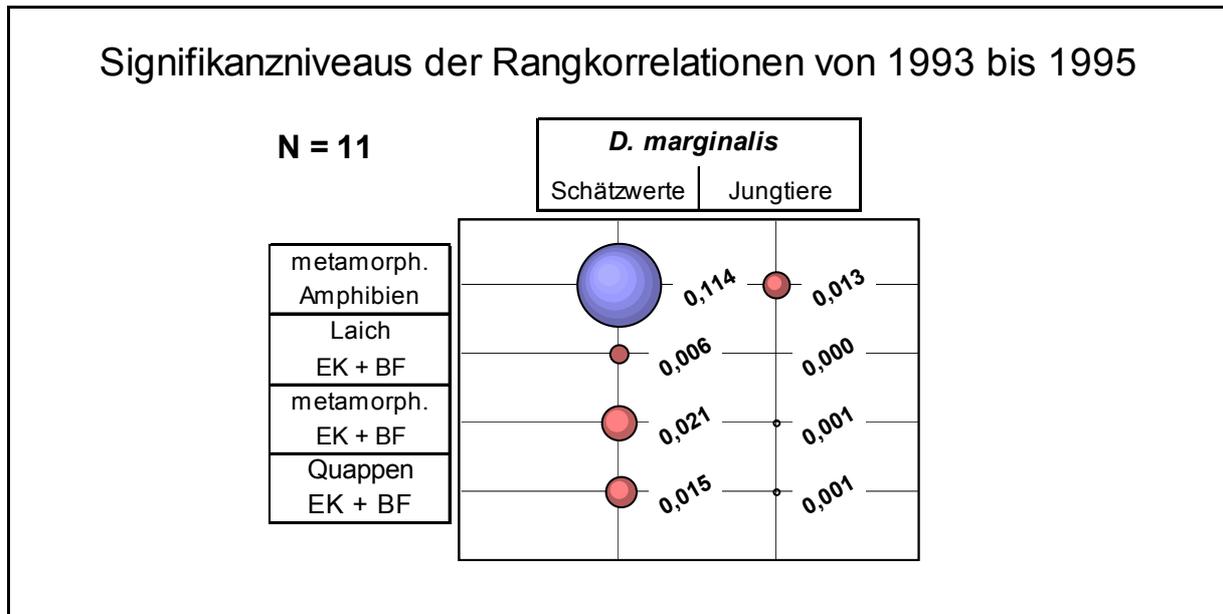


Abb. 70: Darstellung der Signifikanzverhältnisse bei den Spearman-Rang-Korrelationen der Häufigkeiten von Amphibieneinheiten mit den Schätzgrößen der Gelbrandkäferpopulationen in den Folienteichen von 1993 bis 1995. Die Größe der dargestellten Blasen entspricht der nebenstehenden Irrtumswahrscheinlichkeit; rote Blasen zeigen Signifikanz an, blaue nicht; die Schätzwerte sind jene der Sequentiellen Schätzung; N = Anzahl der Wertepaare, BF = Braunfrosch, EK = Erdkröte.

Dabei fallen wiederum der Vergleich der Amphibienpopulationen aller Arten mit den Gesamtpopulationen des *D. marginalis* durch deutlichen Mangel an Signifikanz und die anderen Kombinationen durch hohe Signifikanzen auf. Grundsätzlich erreichten seitens der Käfer die Reproduktionserfolge die höchsten Signifikanzniveaus; im Falle des Vergleiches mit den Eizahlen wird sogar die mit dem Statistikprogramm SPSS minimal mögliche Irrtumswahrscheinlichkeit von $< 0,0005$ erreicht.

Wenn die niedrigen Werte des Gewässers A vernachlässigt werden und nur noch die großen Populationen Berücksichtigung finden, dann bleiben nur noch 8 Vergleichsmöglichkeiten pro Kombination übrig (Abb. 71).

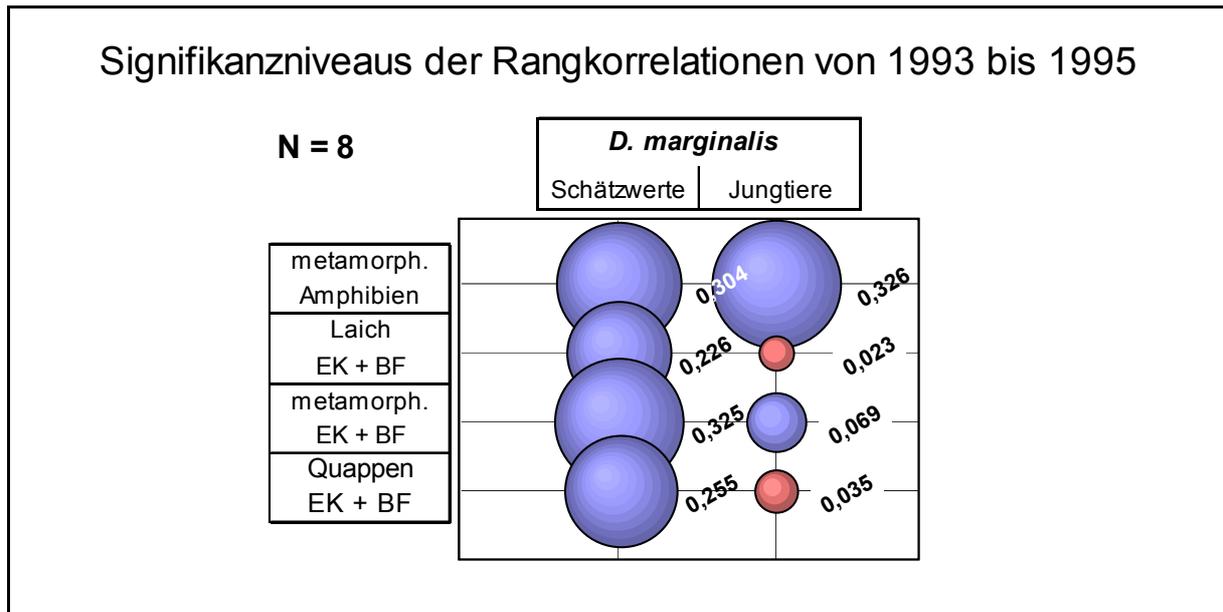


Abb. 71: Darstellung der Signifikanzverhältnisse bei den Spearman-Rang-Korrelationen der Häufigkeiten von Amphibieneinheiten mit den Schätzgrößen der Gelbrandkäferpopulationen in den Folienteichen B bis D von 1993 bis 1995. Die Größe der dargestellten Blasen entspricht der nebenstehenden Irrtumswahrscheinlichkeit; rote Blasen zeigen Signifikanz an, blaue nicht; die Schätzwerte sind jene der Sequentiellen Schätzung; N = Anzahl der Wertepaare, BF = Braunfrosch, EK = Erdkröte.

Hier zeigt sich erneut die deutliche Beziehung des Eier- und Larvenvorkommens der Froschlurche zum Reproduktionserfolg des Gelbrandkäfers. Im Falle der Abwanderung der juvenilen Froschlurche zeigt die Berechnung nur noch tendenziell Zusammenhänge an, während sich alle anderen Parallelentwicklungen, so sie denn überhaupt vorhanden, bei ausschließlicher Betrachtung der großen Populationen auch rein zufällig ergeben haben könnten.

Die Häufigkeitsentwicklungen von Käfern und Amphibien lassen im temporären Gewässer 2 von 1992 bis 1995 in keiner der möglichen Daten-Kombinationen Parallelentwicklungen erkennen. Ob und inwiefern hier die starken und sehr unregelmäßigen Wasserstandsschwankungen die Daten beeinflusst haben, kann an dieser Stelle nicht geklärt werden. Grundsätzlich war es so, daß in allen Jahren mit dauerhafter Wasserführung während der Reproduktionszeiten sowohl Räuber als auch Beutetiere vergleichsweise große Reproduktionserfolge erzielten. Auch als im Jahre 1999 nach drei Jahren Trockenheit zum erstenmal die Käfer wieder die Möglichkeit zur Reproduktion hatten, gab es sofort wieder hohe Jungtierzahlen, obwohl dort, trotz großer Anstrengungen, im entsprechenden Frühjahr und einige Jahre zuvor keine Imago gefangen werden konnte.

2.4.4.4 Die Entwicklungszeiten

Wie zahlreiche Beobachtungen gezeigt haben, begann die Schlupfzeit der Käferlarven stets unmittelbar vor denjenigen der ersten Amphibienlarven (vgl. Kap. 4.5.3). Nur von den spät im Jahr ablaichenden Wasserfröschen (*Rana esculenta*) schlüpften die ersten Kaulquappen erst dann, wenn die Larvalphase des *D. marginalis* sich bereits dem Ende neigte. In allen Untersuchungsjahren wurden, mit Ausnahme des Jahres 1996, die ersten Laichballen der Braunfrösche Anfang März abgelegt (Tab. 10) und jene der Erdkröten ein paar Tage danach. Die ersten Kaulquappen sind dann Anfang April geschlüpft. Ebenfalls Anfang April, teilweise am gleichen Tag, konnten zum erstenmal *Dytiscus*-Larven beobachtet werden. 1996, als die Gewässer bis Ende März vollständig zugefroren waren, konnten erst am 29.3. Laichballen abgelegt werden. Da die Eientwicklung schneller verlief als sonst, begannen die Schlupfzeiten von Fröschen und Gelbrandkäfern in diesem Jahr etwa 10 bis 12 Tage später als in anderen Jahren.

Zur Überprüfung der zeitlichen Parallelentwicklung nach dem Schlupf werden hier beispielhaft die monatlichen Fanghäufigkeiten der L3-Käferlarven in den Auftauchfallen mit den Abwanderungszeiten der frisch metamorphosierten Erdkröten und Braunfrösche im Jahr 1992 verglichen (Abb. 72).

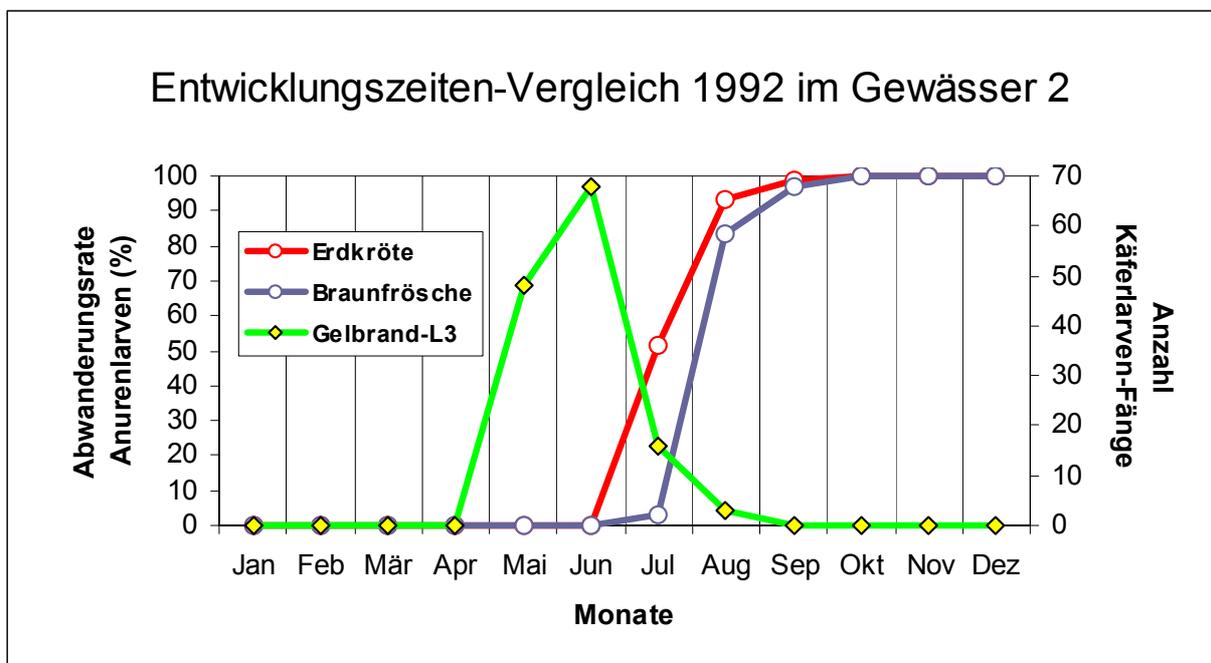


Abb. 72: Vergleich der Abwanderungsentwicklungen der Anurenlarven mit den Fanghäufigkeiten der *Dytiscus*-Larven im letzten Stadium (L3) von 1992 in Gewässer 2. Bei den Froschlurchen ist der monatlich steigende Anteil in diesem Jahr abgewanderten Individuen dargestellt. Vom Gelbrandkäfer sind die absoluten Fanghäufigkeiten in den beiden Auftauchfallen im Jahresverlauf dargestellt.

Dies zeigt, daß die höchsten *Dytiscus*-Larven-Fangraten im 3. Stadium zu der Zeit aufgetreten sind, als sowohl die Braunfrosch- als auch die Erdkrötenlarven ihre maximale Körpergröße erreicht und kurz bevor die ersten damit begonnen hatten, ihr Gewässer zu verlassen. Während die Quappenhäufigkeiten der Erdkröten in dieser Zeit im Gewässer recht schnell durch die Abwanderung abnahmen, verlief der Rückgang der Frösche zunächst etwas langsamer. Zur gleichen Zeit nahmen auch die Larvendichten der Käfer rapide ab. Nach der Abwanderung der juvenilen Braunfrösche und Erdkröten wurden in dem Gewässer auch keine *Dytiscus*-Larven mehr gefangen, obwohl dann die Larven der Grünfrösche und Molche sehr zahlreich vorhanden waren, da sie grundsätzlich die Gewässer erst viel später verlassen (KNEITZ, ST. 1998, BLAB 1995).

Nicht nur zeitlich, sondern auch räumlich sind die Käferlarven meist gemeinsam innerhalb des Gewässers mit den Kaulquappen der Frühlaicher (z.B. FRÖHLICH et al. 1987, HEUSSER 2000) aufgetreten. Als in den Frühjahren 1997 und 1998 frische *Dytiscus*-Larven für die Laborversuche gesucht wurden, konnten sie stets nur in unmittelbarer Nähe oder mitten in den zerfallenden Laichballenhaufen der Grasfrösche (*Rana temporaria*) gefunden werden, wo gerade die ersten Kaulquappen geschlüpft waren.

2.5 Diskussion

2.5.1 Zum Einfluß großer Amphibienpopulationen auf die Gewässerzoozöosen

Wie sich gezeigt hat, waren die an einigen Gewässern durchgeführten Pflegemaßnahmen, wobei die Vegetationsentwicklung regelmäßig gebremst wurde (Dr. Hans-Jürgen Schäfer mündl., Dr. Stephan Kneitz mündl., Dr. Christoph Inden-Lohmar mündl.), erfolgreich und haben sich deutlich auf die Größe und Zusammensetzung der Amphibienpopulationen ausgewirkt. Besonders die drei Arten früh im Jahr ablaichender Froschlurche haben von der regelmäßigen Dezimierung höherer Wasserpflanzen profitiert (vgl. BLAB 1986). Dabei waren die Auswirkungen auf Frosch- und Schwanzlurche gegenläufig. Die aufgetretenen Nebenwirkungen auf die Größenverhältnisse der Insektzöosen und wahrscheinlich auch des gesamten Artengefüges im Gewässer, können mit dem Einfluß der ungewöhnlich großen Amphibienpopulationen (KNEITZ, ST 1998) erklärt werden. Die vielen Kaulquappen lieferten eine gute Nahrungsgrundlage für die Molche und die großen Prädatoren unter den Insekten, wie *D. marginalis* und *Aeshna cyanea*, welche besonders große Populationen entwickeln konnten. Dies erhöhte den Prädationsdruck auf alle kleineren Organismen, die ebenfalls von den großen Prädatoren verzehrt werden. Dadurch hat sich das Artenspektrum insgesamt zu

größeren Arten hin verschoben, was zu einer erheblichen Verarmung der biologischen Vielfalt geführt hat.

Bei der Betrachtung der Fluktuationen von Amphibien- und Käferpopulationen sind zwei Zeitabschnitte zu unterscheiden. Einerseits die Projektphase mit den erwähnten Pflegemaßnahmen, andererseits die Zeit danach, in der die Sukzession ungestört ablaufen konnte.

In der Projektphase waren in den künstlich vegetationsarm gehaltenen Folienteichen die größten Amphibiendichten des gesamten Gebietes anzutreffen. Dies wirkte sich insofern auf das gesamte Artengefüge der drei Gewässer aus, daß fast ausschließlich euryöke und überdurchschnittlich große Insektenarten mit den individuenreichen Amphibienpopulationen vergesellschaftet waren (KNEITZ, G. et al. 1996). Auch ohne die großen Schwimmkäfer war dort mit bis zu 29 adulten Molchen und 19 ausgewachsenen *Aeshna*-Larven pro m² Wasseroberfläche der Prädationsdruck im Gewässer enorm. Mit diesen extremen Lebensbedingungen, bei denen kleinere Beutetiere rar, Kaulquappen aber und große Nahrungskonkurrenten, wie Molche (KNEITZ, ST. 1998) und Libellenlarven (INDEN-LOHMAR 1997), sehr zahlreich waren, kam der *D. marginalis* offenbar besonders gut zurecht. So gut, daß er dabei die mit Abstand höchsten beobachteten Populationsdichten der Untersuchungen hervorbrachte. Scheinbar war also der Gelbrandkäfer unter den vielen anderen Kaulquappenprädatoren (Kap. 4.5.2) sehr konkurrenzstark.

Somit hat also die Pflege aus den Gewässern nicht nur „Amphibienzuchtteiche“, sondern indirekt auch „*Dytiscus*- und *Aeshna*-Zuchtteiche“ entstehen lassen. Grundsätzlich war innerhalb der aquatilen Käfer, auch ohne Berücksichtigung des Gelbrandkäfers, die mittlere Körpergröße der Käferfänge eines Gewässers umso kleiner und die Vielfalt sowie die Individuenzahl umso größer, je weniger Amphibien dort lebten.

Nur im Folienteich A wurde schon bald nach dessen Anlage die Pflege vernachlässigt (Dr. Hans-Jürgen Schäfer mündl.), da hier die, neben dem Gewässer 3, mit Abstand kleinsten Amphibienpopulationen anzutreffen waren. Weil das Gew. A von der Pflege verschont blieb, konnte dort die Sukzession ungestört ablaufen und es entwickelte sich ein reich strukturierter Lebensraum mit einer, entsprechend dem 1. biozönotischen Grundprinzip nach Thienemann (z.B. in BICK 1989), artenreichen Biozönose (KNEITZ, G. et al 1996). Vor allem die Wasserkäferzönose war hier besonders individuen- und artenreich mit einigen stenöken Arten (MÖLLE 1994), die in keinem der drei anderen Folienteiche nachgewiesen werden konnten. Große Prädatoren waren im Gew. A stets selten.

Nach Projektende und damit dem Ende pflegerischer Maßnahmen kam es dann zu deutlichen Populationsverschiebungen in vielerlei Hinsicht. Jetzt wuchsen auch die Folienteiche B-D zu. Die einst so außergewöhnlich zahlreichen Kaulquappen früh ablaichender Froschlurche sowie der *Dytiscus marginalis* sind im Laufe der Jahre fast völlig verschwunden und auch die Libellenlarvenpopulationen sind dramatisch geschrumpft (Dr. Christoph Inden-Lohmar mündl.). Nur die Molche sind nach wie vor stark vertreten, wenn sich auch das Verhältnis der Molcharten zueinander deutlich zugunsten des Bergmolches verschoben hat. Einiges spricht dafür, daß der Bergmolch von der starken Zunahme submerser Vegetation und ufernaher Gehölze profitiert hat. Dies paßt auch zu den unterschiedlichen Verteilungen der beiden häufigsten Molcharten im Gewässer 2, wo stets fast nur Bergmolche in den kühlen Gewässerbereichen und fast nur Teichmolche in den sonnenexponierten Zonen mit den Fallen gefangen werden konnten. Auch war unter den Folienteichen das einzig sonnenexponierte und wärmste Gewässer D dasjenige mit dem zu allen Zeiten mit Abstand größten Teichmolchanteil. Vom Teichmolch ist vielfach von einer Bevorzugung gut besonnener Gewässer zu lesen (z.B. BLAB & VOGEL 1996, GÜNTHER 1996), wobei dem Vorhandensein dichter submerser Vegetation für den Bergmolch geringere Bedeutung beigemessen wird als für den Teichmolch. Laut GÜNTHER (1996) spielt die Sonnenexposition des Gewässers für den Bergmolch keine Rolle. Vielmehr ist für beide Arten die Waldanbindung bei der Wahl des Laichhabitats entscheidend. Der Bergmolch bevorzugt walddnahe und der Teichmolch offene Biotop. BLAB (1978), MALKMUS (1971) und SCHIEMENZ (1981) ziehen eine kaltstenotherme Ausrichtung des Bergmolchs in Betracht.

Die fortschreitende Populationsgrößenzunahme der Molche im Verlauf der Sukzession und das gleichzeitige Schwinden der Gras- und Springfroschpopulationen in den Untersuchungs-gewässern scheinen, wie die Beobachtungen im Freiland und auch die Aquarienunter-suchungen (Kap. 4.5.2) zeigen konnten, in direktem Zusammenhang zu stehen. Durch den umfangreichen Fraß von Eiern und Kaulquappen haben die Molche die Froschpopulationen zunehmend dezimiert. Auch BEEBEE (1996) beschreibt deutliche Wirkungen des Eierfraßes der Molche auf Froschpopulationen. Andere Autoren führen dagegen negative Einflüsse großer Molchpopulationen auf die Entwicklung der Braunfrosch-Larven durch interspezifische Konkurrenz zurück (vgl. Kap. 4.5.2). GÜNTHER (1996, S. 447) schreibt für *Rana temporaria*: „In Gewässern, in denen große Molchpopulationen existieren, entwickeln sich kaum Tiere“. Bemerkenswert war in diesem Zusammenhang die große Stabilität der Anuren-Populationen im temporären Gewässer 2. In diesem Tümpel sind, nachdem dort nach

der Eisschmelze mehr als 30 tote Grasfrösche gezählt werden konnten und außerdem danach wegen der Trockenheit drei Jahre lang keine erfolgreiche Reproduktion möglich war, im Frühjahr 1999 sofort wieder viele Braunfrösche zur Eiablage erschienen. Offenbar konnten die jahrelang widrigen Lebensbedingungen von diesen Tieren problemlos überdauert werden. Die Berg- und Teichmolche haben dagegen unter den vielen Phasen sommerlicher Austrocknungen gelitten, da deren Larvalentwicklung, die meist bis in den Herbst andauert (z.B. SCHÄFER 1993, GÜNTHER 1996), nicht vollendet werden konnte.

Irgendwelche Auswirkungen globaler anthropogen beeinflusster Ursachen, wie überhöhte UV-Belastung oder Luftverschmutzung, wie sie zur Zeit in der Literatur vielfach diskutiert und unter den Schlagwörtern „amphibian decline“ zusammengefaßt werden (z.B. BEEBEE 1992, BLAUSTEIN et al. 1994, HOPKINS et al. 1999, ROUSE et al. 1999, BRIDGES 1999), konnten in den Untersuchungsgewässern nicht bemerkt werden. Vielmehr spricht alles dafür, daß in den perennierenden Folienteichen des Drachenfelder Ländchen natürliche Ursachen, wie Sukzession und der damit verbundene steigende Prädationsdruck durch die Molche (Kap. 4.5.2) die Froschpopulationen und damit die Nahrungsgrundlagen für die großen Prädatoren unter den Insekten haben schwinden lassen. Dadurch konnten sich kleinere Käferarten allmählich wieder in größerer Vielfalt etablieren.

2.5.2 Die Sequentielle Populationsgrößenschätzung

Die vorgestellte Schätzmethode lieferte, da sie speziell für die vorliegende Fangsituation und die Biologie des *D. marginalis* entwickelt wurde, vertrauenswürdige Ergebnisse und war dadurch eine wichtige Säule der Arbeit. Mit den Sequentiellen Schätzungen konnten, im Gegensatz zu den anderen verwendeten Methoden, brauchbare absolute Häufigkeitsangaben zu individuenreichen Jahrgängen gefunden werden. Die Nähe der Schätzwerte zu den realen Abundanzen konnte durch die zahlreichen Simulationen dokumentiert aber nicht verifiziert werden. Wie bei allen Schätzmethode müssen einige Unsicherheiten bleiben, die nicht beseitigt, bestenfalls diskutiert werden können.

So ist es, trotz zahlreicher Publikationen zu dem Thema (WHITE et al. 1982, POLLOCK et al. 1990), generell sehr schwierig, das Ausmaß verschiedener Ausprägungen unterschiedlicher Fangwahrscheinlichkeiten zu ermessen, besonders wenn sie kombiniert auftreten. Es können zeitlich und individuell heterogene Fangwahrscheinlichkeiten unterschieden werden. Zusätzlich können auch verhaltensbedingte Unterschiede auftreten. Verhaltenseffekte könnten z.B. durch die Fangaktivitäten verursacht werden. Wäre dies der Fall, so würde dies, wie die Überprüfung mit zwei konstruierten Extremfällen gezeigt hat, zu Verzögerungen der

Schätzwertentwicklung führen und unter Umständen deren Stabilisierung verhindern.

Im Falle saisonal unterschiedlicher Fangwahrscheinlichkeiten ist die vorgestellte Schätzmethode bemerkenswert robust, da alle Tiere gleichermaßen betroffen sind und weder die Stichprobengröße noch der Abstand zwischen den Stichproben Einfluß auf das Ergebnis haben. Auch kurzfristig individuelle Aktivitätsunterschiede wirken sich nicht aus, wenn die Fangzeiten zwischen den Kontrollterminen lang genug sind.

Verglichen mit der Fangsituation der vorliegenden *Dytiscus*-Untersuchungen ist der in der Simulation getestete Zuwachs außerhalb der Sommermonate als sehr hoch einzuschätzen. Da außerdem die Gelbrandkäfer trotz ihrer hohen Mobilität nur selten ihre Gewässer wechselten (Kap. 2.5.5.1), ist der insgesamt geringe Individuenzuwachs in den Gewässern außerhalb der Hauptschlupfzeiten für die Schätzungen durchaus erträglich.

Die 260 Simulationen, die bisher durchgeführt wurden, können bei weitem nicht ausreichen, um sichere Angaben zur Güte eines Ergebnisses oder gar Konfidenzintervalle zu liefern. Bisher ist immerhin ein erster Hinweis zur Genauigkeit der Schätzwerte möglich. So war bei allen Simulationen das Ergebnis immer dann richtig, wenn mindestens 30% der Fangereignisse innerhalb des geforderten Fehler-Toleranzbereiches des letzten Schätzwertes lagen.

Bemerkenswert war der im zweiten Freilandbeispiel zu beobachtende ungewöhnlich rasche Schätzwertanstieg im Januar, nachdem sich die Werte eigentlich schon eingependelt hatten. Möglicherweise haben kurz vor dem Anstieg einige Immigranten die Population erweitert und sind kurz darauf in die Fallen geschwommen, wo sie als Erstfänge zu dem unerwarteten Anstieg führten. Jedenfalls waren die überraschend vielen Erstfänge keine Jungtiere, die als Nachzügler erst im Winter ihre Puppenhöhle verlassen hatten. Dafür war ihr Chitinpanzer schon zu sehr ausgehärtet und -gefärbt. Möglicherweise geschah jedoch der außergewöhnlich späte Anstieg der Schätzwerte rein zufällig, was bei solch kleinen Populationen nicht ausgeschlossen werden kann. Grundsätzlich ist der durch diese Erstfänge verursachte Unterschied von einem Tier für das Ergebnis ohne Bedeutung, da nach einer Schätzung ohnehin nicht behauptet werden darf, daß die Populationsgröße mit absoluter Genauigkeit bekannt ist.

Die Analyse der Simulationen und Freilanderfahrungen ergeben folgende Grundvoraussetzungen für die Anwendung der Methode:

1. Die Population muß „einseitig“ geschlossen sein, d.h. daß während der Erfassungen keine Zuwanderung von Tieren stattfinden sollte.
2. Die markierten Tiere dürfen ihre Markierungen nicht verlieren.
3. Die markierten Tiere müssen sich zwischen den Fangterminen vollständig mit den anderen Tieren der Population vermischen.
4. Die Markierung darf keinen Einfluß auf Lebenserwartung bzw. Mobilität der Tiere haben.
5. Die Markierung darf keine Auswirkungen auf das Verhalten der Tiere haben.

2.5.3 Gemeinsame Verbreitungsmuster von *D. marginalis* und den Larven früh im Jahr ablaichender Froschlurche

Die Korrelationen haben gezeigt, daß die Häufigkeit mit der die Imagines, insbesondere frisch geschlüpfte Tiere, des *D. marginalis* aufgetreten sind in starkem Maße von der Häufigkeit der Kaulquappen im vorangegangenen Frühjahr abhing. Deshalb haben sich auch die Vorkommen beider Tiergruppen im Laufe der Jahre in gleicher Weise verändert, bis beide im U1 so gut wie verschwunden waren. Die direkten Räuber-Beute-Vergleiche zeigten schon bei oberflächlicher Betrachtung der apparenten Abundanzen von Gelbrandkäfern und Froschlurchen unübersehbare gemeinsame Verteilungen beider Tiergruppen in Raum und Zeit, ohne daß die Gewässerpopulationen mit Hilfe von Rang-Korrelationen präzise verglichen werden mußten.

Da sich dann auch bei genauerer Betrachtung die verwendeten relativen und absoluten Populationsgrößenangaben zum Gelbrandkäfer gut mit den Häufigkeitsangaben der Kaulquappen korrelieren ließen, ist, unter Berücksichtigung der Laborergebnisse (Kap.4), eine zufällige Parallelverteilung und –entwicklung des Räubers *D. marginalis* und seiner Beutetiere den Amphibienlarven äußerst unwahrscheinlich. Schließlich wurden hier alle 72 verfügbaren Kombinationsmöglichkeiten überprüft, ohne daß dabei klare Abweichungen aufgetreten sind. Doch vor allem die Vergleiche der Käfer mit den Froschlurchen *Rana temporaria*, *Rana dalmatina* und *Bufo bufo* zeigten signifikante Parallelverteilungen auf. Besonders im Folienteich A wird dies deutlich. Dort waren die Käferpopulationen relativ zu klein im Vergleich mit den Häufigkeiten aller Amphibienarten. Nur bei ausschließlicher Berücksichtigung der Anuren-Larven der drei genannten Arten waren die Verhältnisse denen der anderen Folienteiche sehr ähnlich. Demnach war der „Beutewert“ der Urodelenlarven, die in A fast den gesamten Amphibienlarvenbestand ausmachten, für die *Dytiscus*-Larven

erheblich geringer ist als jener der drei früh im Jahr ablaichenden Froschlurcharten. Grundsätzlich waren in allen Gewässern mit kleinen Froschlurch-Populationen nur ausnahmsweise Gelbrandkäfer anzutreffen, während in den Gewässern mit besonders großen Amphibienpopulationen stets auch überdurchschnittlich große Gelbrand-Populationen gefunden wurden. Die Tatsache, daß selbst bei den Vergleichen ausschließlich der Gewässergenerationen mit großen Populationen die Häufigkeiten beider Tiergruppen signifikant korrelierten, bringt den hohen Stellenwert der untersuchten Abhängigkeit zum Ausdruck.

1994 konnte synchron der erste kurzfristige Populationseinbruch von Froschlurchen und Gelbrandkäfern in den Folienteichen B-D beobachtet werden, der sich nach Datenlage gut auf die enorme Populationsentwicklung der Großlibellen in diesem Jahr zurückführen läßt (INDEN-LOHMAR 1997). Vermutlich können die großen Libellenlarven kurzfristige Schwankungen der Fluktuationen der Froschlurche hervorrufen, doch der langfristige allgemeine Anuren-Schwund in den Folienteichen muß andere Ursachen haben und läßt sich nicht anhand der Häufigkeitsmuster der Libellen erklären. So sind ähnlich wie die *Anura* auch die *Anisoptera* nach 1995 in den Folienteichen stark zurückgegangen (Dr. Christoph Inden-Lohmar mündl.).

Die grundsätzliche Ausnahme bei den Vergleichen der Häufigkeitsverteilungen von Räubern und Beutetieren war das Gewässer 1. Dort sind die Gelbrandkäfer, trotz sehr großer Anuren-Populationen, vor allem durch die Erdkröte, nur mit mäßiger Häufigkeit aufgetreten. Dabei fiel auf, daß in diesem Gewässer in 7 von 8 Untersuchungsjahren höhere Pflanzen völlig fehlten. Deshalb mangelte es den Käfern, die ihre Eier bekanntlich in Pflanzenstengeln abzulegen pflegen (z.B. WESENBERG-LUND 1943, NAUMANN 1955, KLAUSNITZER 1984), an Eiablagemöglichkeiten.

Die ebenfalls relativ zu niedrigen Käferzahlen der gesamten Generation 1995/96 sind wohl auf die außergewöhnlich kalte Witterung im Winter dieses Untersuchungsjahres zurückzuführen. Einerseits, weil zu dieser Zeit die Fallen monatelang eingefroren und dadurch nicht fangbereit waren und andererseits, weil aufgrund der vielen Totfunde, besonders der Grasfrösche und Libellenlarven, aber auch der Dytisciden, nach der Eisschmelze angenommen werden muß, daß große Teile der Tierpopulationen die monatelange Eisbedeckung nicht überstanden haben. Besonders augenfällig war die hohe Mortalität im kältesten der Teiche, dem Gewässer C. Die 1995/96 neben den absoluten Fangzahlen im Vergleich mit den Amphibiendichten ebenfalls zu niedriger Dominanz des *D. marginalis* unter den Wasserkäfern

dürfte bedeuten, daß die Gelbrandkäferpopulationen mehr unter der Eisbedeckung gelitten haben als einige oder viele der kleineren Arten.

Neben den möglicherweise vielen unbekanntem Fehlerquellen, welche die Aussagekraft der Fangzahlen geschmälert haben, tragen sicher auch die unterschiedlichen klimatischen Gegebenheiten verschiedener Untersuchungsjahre und Standorte zur Unschärfe der Ergebnisse bei. So deutet beispielsweise alles darauf hin, daß bei Eisbedeckung und bei niedrigen Wasserständen die Fangwahrscheinlichkeiten deutlich erhöht wurden. Da jedoch mit den herkömmlichen Schätzmethode nur äußerst zweifelhafte Ergebnisse erzielt werden konnten und auch mit der hier vorgestellten Sequentiellen Methode nur bei Populationsgrößen von mindestens 10-15 Tieren brauchbare Schätzwerte möglich waren, sind auch die reinen Fangzahlen und besonders deren Korrekturen mit Hilfe der relativen Wiederfangraten für die Beschreibung der Verteilung des *D. marginalis* sehr wichtig. Schließlich waren auf der Suche nach den Einflüssen auf die Populationsgrößen des *D. marginalis* gerade die kleinen Populationen, denen es deutlich an Kaulquappen mangelte, besonders interessant. Je größer der Mangel an Nahrung war, desto weniger konnten sich andere limitierende Faktoren, wie z.B. die Eiablagemöglichkeiten (Gewässer 1), störend auf die Populationsgrößen auswirken.

Die zuverlässige Abschätzung der Eizahlen pro Froschlurch-Gelege ergab erwartungsgemäß deutliche Unterschiede zwischen den Arten und entgegen den Erwartungen teilweise deutliche Abweichungen von den Literaturangaben.

So war die mittlere Eizahl der Springfrösche um 16 % höher als die von RAU (1996) in den gleichen Gewässern postulierte und lag geringfügig höher als die von BLAB & VOGEL (1996) angegebene maximale Gelegegröße, die ebenfalls im gleichen Untersuchungsgebiet ermittelt wurde. Lediglich die groben Angaben von GÜNTHER (1996) decken sich mit dem Untersuchungsergebnis.

Da beim Grasfrosch entsprechend den Angaben von HEUSSER (1970) von nur einem Laichballen pro Weibchen ausgegangen wird, passen die ermittelten Eizahlen pro Muttertier gut zu den Angaben von BLAB & VOGEL (1996) und GÜNTHER (1996).

Bei den Erdkröten lagen die präzise erfaßten Mittelwerte an der Obergrenze der von BLAB & VOGEL (1996) und an der Untergrenze der von GÜNTHER (1996) angegebenen Gesamtbreite.

Wieviele Amphibienlarven letztendlich zu verschiedenen Zeiten der Entwicklung tatsächlich im Gewässer lebten und ihren Prädatoren als potentielle Beutetiere verfügbar waren, kann

leider nicht einmal grob geschätzt werden. Außerdem ist nicht bekannt, in welchem Ausmaß sich die Amphibienlarven der verschiedenen Arten bezüglich ihrer Nutzbarkeit für den Gelbrandkäfer unterscheiden. Weder ist der Energiegewinn für den Käfer durch den Verzehr eines Beutetieres einer bestimmten Art und eines bestimmten Entwicklungsstadiums bekannt, noch der Aufwand, den die Käferlarve aufbringen muß, um dieses Tier zu erbeuten. Auch auf Seiten der Käferlarvenhäufigkeiten zu verschiedenen Zeiten liegen nur Näherungswerte mit unterschiedlicher Genauigkeit vor. Trotz dieser Unschärfe haben die vielen Rangkorrelationen gezeigt, daß wenigstens in den perennierenden Gewässern die Häufigkeitsverteilungen und -veränderungen beider Tiergruppen ungefähr vorhersagbar waren.

Die Freilandergebnisse alleine würden drei theoretische Möglichkeiten der Wechselbeziehung zwischen *Dytiscus*- und Amphibienlarven zulassen:

1. Kaulquappen sind als Beutetiere für den Gelbrandkäfer verzichtbar und haben ähnliche Habitatansprüche wie dieser.
2. Konsumenten höherer Ordnung beeinflussen entscheidend die Populationsgrößen beider Tiergruppen.
3. Die Gelbrandkäfer sind auf Kaulquappen als Nährtiere angewiesen und daher gezwungen, sich der Beutedichte anzupassen, um diese effektiv auszunutzen.

Wenn keine dieser Möglichkeiten zutreffen würde, hieße das, daß zwar die Amphibienlarven für die Käferlarven eine attraktive Nahrungsquelle darstellen, aber zusätzlich auch noch andere vergleichbar günstige Beute existiert. Dann müßten aber die Fälle, in denen die Populationsgrößen negativ korrelieren, überwiegen. Das wäre nämlich jedesmal dann der Fall, wenn die betreffende andersartige Beute reichlich vorhanden wäre. Dann wäre die Populationsgröße der Käfer von der der Amphibienlarven unabhängig. Die Käferlarven könnten die Amphibien stark dezimieren und dabei trotzdem sehr große Populationen hervorbringen. Die Ergebnisse der Rangkorrelationen können dies jedoch ausschließen.

Wie die weiteren Untersuchungen, vor allem jene im Labor (Kap. 4), zeigten, kommt für die Situation im Drachenfelder Ländchen nur die dritte Möglichkeit in Frage. Schließlich waren die Amphibienlarven die einzige Nahrungsquelle, mit der sich parallel mehrere *Dytiscus*-Larven in einem Aquarium entwickeln konnten.

Die Häufigkeitsverteilungen gefangener *Dytiscus*-Larven waren in jeder Hinsicht von jener der daraus hervorgehenden Imagines deutlich verschieden und konnten deshalb auch nicht mit den Verteilungen der Kaulquappen korrelieren. So gab es Gewässer, in denen im Frühjahr

sehr viele *Dytiscus*-Larven, im folgenden Sommer aber kaum Imagines gefangen werden konnten und umgekehrt. Auch dies deutet darauf hin, daß, mit Ausnahme des Gewässers 1, die Anzahl der bis zur Imago sich entwickelnden Larven einer Gewässergeneration kaum von der Anzahl der abgelegten Käfereier, sondern vielmehr von den Lebensbedingungen im Gewässer abhing und die Larven empfindlich und schnell auf wechselnde Bedingungen reagiert haben.

2.5.4 Synchronisierung der Larvalzeiten des *D. marginalis* mit seinen Beutetieren

Von den im Untersuchungsgebiet ablaichenden Amphibien haben nur die drei frühzeitig im Jahr (z.B. FRÖHLICH et al. 1987) gleichzeitig („Explosionslaicher“ (HEUSSER 2000)) ablaichenden Anurenarten *Rana temporaria*, *Rana dalmatina* und *Bufo bufo* ähnliche Entwicklungszeiten wie der *D. marginalis*, während die Molche und die Grünfrösche sich im Mittel erheblich später entwickelten (vgl. GÜNTHER 1996). Wie die vorliegenden Untersuchungen zeigen, waren in den Wachtberger Gewässern die Entwicklungszeiten des Gelbrandkäfers den drei genannten Frühlaichern nicht nur ähnlich, sondern mit diesen so gut wie identisch. Sie fingen stets gleichzeitig an, endeten zur gleichen Zeit und die Larvenstadien beider Tiergruppen hatten ungefähr gleichzeitig ihre größte Biomasse. Neben den Laborergebnissen (Kap. 4.5.3) dürften diese Übereinstimmungen deutliche Hinweise für eine präzise Anpassung der Phänologie des *D. marginalis* an die Entwicklungszeiten der frühen Explosionslaicher unter den Anuren als Folge der Nahrungsspezialisierung sein.

Auch in den kälteren Gewässern des höher gelegenen Mittelsieg-Berglands (Kap. 3) wurden stets jeweils nur so lange große *Dytiscus*-Larven angetroffen, wie dort Kaulquappen von Braunfröschen oder Erdkröten zu finden waren. Dies war vereinzelt sogar noch im Oktober der Fall. Ansonsten konnten in allen Untersuchungsgebieten nach der Metamorphose der genannten Froschlurche entweder gar keine *Dytiscus*-Larven mehr gefangen werden oder nur noch einige wenige im 1. Larvenstadium, die demzufolge die nächste Häutung nicht mehr erlebt haben oder, wie vereinzelt im Rehsprungmaar des Untersuchungsgebietes 2 zu beobachten war, sich scheinbar durch die Ernährung mit „minderwertigen“ Beutetieren kümmerlich entwickelten und als Zwergformen erst im Winter aus der Puppenhaut geschlüpft sind. Da diese wenigen extrem kleinen Individuen beim Fang noch sehr weich waren, ist davon auszugehen, daß sie erst einige Tage zuvor geschlüpft sind. Weil sich dort gerade von dieser Generation bei guten Entwicklungsbedingungen im Frühjahr sehr viele Gelbrandkäfer

mittlerer Körpergröße entwickelt haben, wird es sich bei den Zwergformen um Tiere spät abgelegter Eier mit durch pessimale Entwicklungsbedingungen deutlich verzögerter Larvalentwicklung gehandelt haben. Über die Bedeutung dieser Käfer für die Population gibt es keine Hinweise. Jedenfalls konnten sie jeweils nur einmal gefangen werden. Auch BLUNCK konnte die Schicksale einiger Nachzügler, welche „...infolge ungünstiger Lebensbedingungen in der Entwicklung zurückgeblieben...“ sind (in KORSCHOLT 1924, S. 711) verfolgen: „...mehrfach wurden spät im Jahre ... nahezu ausgewachsene Individuen gefangen, die in Ermangelung von Nahrung nicht die Puppenreife gewinnen konnten.“ (in KORSCHOLT 1924, S. 569).

Der allgemein verspätete Beginn der Larvalzeiten nach dem extrem kalten Winter 1995/96 läßt eine direkte oder indirekte Abhängigkeit der Entwicklung von der Witterung erkennen. Da 1996 die Eiablage gezwungenermaßen Richtung Sommer verschoben wurde, aber fast zur gleichen Zeit wie in den anderen Untersuchungsjahren endete, verlief sie bei beiden Gruppen schneller als sonst üblich.

Die unterschiedlichen Formen der Oszillation der drei Larvenstadien des Gelbrandkäfers im Untersuchungsgebiet deuten auf schnelle und konsequente Reaktionen bei wechselnden Lebensbedingungen hin. Obwohl es bei der Häufigkeitsentwicklung der ersten beiden Stadien auffällige Schwankungen gab, die in jeweils zwei deutlich voneinander abgesetzten Maxima zum Ausdruck kamen, gab es im dritten und letzten Stadium nur noch ein Maximum mit sehr gleichmäßigen Steigungen. Diese Unabhängigkeit der L3-Larven von den L1- und L2-Häufigkeiten deutet also ebenfalls auf ein gleichmäßiges Schwinden günstiger Lebensbedingungen gegen Ende der Kaulquappen-Entwicklung hin, wenn immer mehr Froschlarven der früh im Jahr ablaichenden Arten die Gewässer verlassen. Es gab also in den Gewässern wohl keine Nährtiere, mit denen die Käferlarven den steigenden Mangel an Kaulquappen hätten kompensieren können, obwohl die Larven aller anderen anwesenden Amphibienarten erst einige Wochen später mit der Abwanderung begonnen haben (z.B. SCHÄFER 1993, GÜNTHER 1996).

Daß grundsätzlich mehr *Dytiscus*-Larven im dritten Stadium mit den Fallen gefangen werden konnten als in den ersten beiden Stadien zusammen, ist wahrscheinlich auf die erheblich längere Entwicklungsdauer des letzten Larvenstadiums (Kap. 4.4.2.2, KORSCHOLT 1924) und auf die höhere Mobilität der größeren Tiere zurückzuführen.

2.5.5 Ressourcennutzung des *D. marginalis*

Die Freilanduntersuchungen lieferten drei bemerkenswerte Beispiele zur Dokumentation der ausgesprochen guten Ausnutzung der Lebensgrundlagen durch den *D. marginalis*:

1. Das Migrationsverhalten der Käfer zeigte, daß sich die Populationsgrößen der Imagines stets an den Kapazitätsgrenzen der Gewässer bewegten (Kap. 2.5.5.1).
2. Die plötzliche Neubesetzung des temporären Gewässers 2 verdeutlichte, wie schnell die *Dytiscus*-Populationen auf Änderungen der Lebensbedingungen reagieren konnten (Kap. 2.5.5.2).
3. Alljährlich wurde die Aktivität der Imagines im Frühjahr plötzlich und deutlich gesenkt und somit die Nahrungskonkurrenz zu den Larven minimiert (Kap. 2.5.5.3).

Solch konsequente Ressourcennutzung ist eher von einem Spezialisten als von einem Generalisten zu erwarten (z.B. BEGON et al. 1997) und kann daher die hier vertretene These der Nahrungsspezialisierung des Gelbrandkäfers stützen.

2.5.5.1 Das Migrationsverhalten

Bemerkenswerterweise war in allen Wachtberger Gewässern stets die Abwanderung der Gelbrandkäfer fast genauso groß wie die Zuwanderung. Ausserdem sind die Käfer trotz ihres ausgeprägten Flugvermögens (BAUER 1986, Kap. 2.5.3.4) ausgesprochen standorttreu gewesen, wenn sie nicht, z.B. durch Austrocknung ihres Gewässers, zur Emigration gezwungen wurden.

Man hätte erwarten können, daß in Gewässern mit kleinen Populationen die Zuwanderung größer als die Abwanderung wäre, da aus den Teichen mit größeren Populationen mehr Tiere abwandern sollten. Doch die Abwanderungsrate war je nach Gewässer sehr unterschiedlich und bei einigermaßen stabilen Bedingungen umgekehrt proportional zur Populationsgröße, da die Abwanderungsrate abhängig von der Zuwanderungsrate war. Diese Unabhängigkeit der Gewässerpopulationsgrößen vom Migrationsgeschehen deutet darauf hin, daß in allen Gewässern stets die entsprechend den Lebensbedingungen maximal mögliche Populationsgröße vorhanden war. Durch eine gewisse Anzahl von Immigrationen wurde eine Population, da sie sich vorher schon an der Kapazitätsgrenze des Gewässers bewegte, zu groß, wodurch etwa ebenso viele Emigrationen ausgelöst wurden und sich die Anzahl der Käfer im Gewässer nicht wesentlich veränderte. Nur in temporären Gewässern führte Immigration häufig zu erheblichen Vergrößerungen der durch die Trockenphasen stark dezimierten Populationen.

In den perennierenden Gewässern konnten viele Individuen über Jahre hinweg regelmäßig gefangen werden, ohne daß sie jemals nachweislich geflogen sind. Dies legt die Vermutung nahe, daß ein beträchtlicher Teil der Gelbrandkäferpopulationen bei guten Lebensbedingungen überhaupt nicht fliegt. So sind von allen mehrfach gefangenen Individuen in temporären Gewässern nur 38% und in perennierenden Gewässern nur 29% nachweislich weggeflogen. Besonders in den temporären Gewässern dürfte jedoch der tatsächliche Anteil der Emigranten deutlich höher liegen, da hier jeweils vor einer Austrocknung die Wiederfangrate extrem hoch war und nur ein Teil der Tiere (38%) woanders erneut nachgewiesen werden konnte, obwohl bei der Austrocknung fast alle zur Emigration gezwungen waren. Nur 4% aller mehrmals gefangenen Käfer sind nachweislich zweimal geflogen; einige davon sind dabei zu ihrem Ursprungsgewässer zurückgekehrt.

Da die beiden zentral gelegenen Gewässer 2 und C diejenigen waren, in welchen die mit Abstand meisten Tiere zu- bzw. abgewandert sind, ist anzunehmen, daß die niedrigeren Migrationsraten im Randbereich des Untersuchungsgebietes u.a. durch den dort größeren Einfluß fremder Gewässer zustande gekommen sind. Von den „Randgewässern“ verließen vermutlich mehr Individuen unbemerkt das Untersuchungsgebiet und mehr „fremde“ Tiere wanderten unbemerkt, da unmarkiert, ein, als dies bei den zentral gelegenen Gewässern der Fall war.

2.5.5.2 Reaktionsvermögen bei Umweltveränderungen

Die Fähigkeit des *D. marginalis* neu entstandene Lebensmöglichkeiten sofort maximal zu nutzen ist durch die Fluktuation im temporären Gewässer 2 deutlich geworden. Dort brachte nach jahrelanger Trockenheit bereits die erste Generation bei anhaltender Wasserführung des Gewässers eine große Population hervor, die mit jenen der ersten Jahre, in denen das Gewässer über Jahre hinweg kaum austrocknete, durchaus vergleichbar war. Und das sogar, obwohl nur ganz wenige Tiere der Parentalgeneration in diesem Gewässer zur Eiablage gekommen sein dürften. Schließlich konnte dort von der Füllung des Gewässers an bis zur Imaginalschlupfzeit im Sommer, trotz zusätzlicher Bemühungen mit dem Wasserkäscher, nicht eine Imago gefangen werden. Dieses sofortige Erreichen der Lebensraumkapazität deutet, ebenso wie das beschriebene Migrationsverhalten (Kap. 2.5.5.1) auf eine optimale Nutzung der Ressourcen hin.

2.5.5.3 Aktivitätsschwankungen zur Konkurrenzvermeidung

Vermutlich ließ die Aktivität der Imagines zur Hauptentwicklungszeit der Larven so stark nach, damit die Nahrungskonkurrenz zu den eigenen Nachkommen reduziert wird. Dieses Phänomen ist im Allgemeinen vor allem bei Nahrungsspezialisten zu beobachten (z.B. BEGON et al. 1991).

Auch außerhalb der Hauptlarvalzeit zeugten die stark schwankenden Fangwahrscheinlichkeiten der Imagines von Aktivitätsmustern, die sich sowohl im Jahresverlauf veränderten als auch zwischen den Geschlechtern verschieden waren.

Voraussetzung für die Analyse der Fangoszillation ist die Annahme, daß die reale Abundanz der Imagines in den Sommermonaten kurz nach ihrer Schlupfzeit am höchsten und kurz davor am niedrigsten ist. Demnach war die Aktivität der Tiere von Juni bis Januar etwa gleich hoch und die unterschiedlichen Fangzahlen entsprachen den Abundanz-Veränderungen. Nur einmal, nämlich im Oktober, gab es zwischenzeitlich eine deutliche Aktivitätssteigerung bei den Männchen. Zu dieser Zeit maximaler Produktion männlicher Sexualprodukte (KORSCHOLT 1924, WESENBERG-LUND 1943) werden fast alle Weibchen zum erstenmal nach dem Sommer begattet. Dies war auch leicht daran zu erkennen, daß kurz darauf kaum noch Weibchen zu finden waren, denen das weiße „Begattungszeichen“ (LEYDIG 1895) (Sphragis), mit denen die Männchen nach der Kopulation die Geschlechtsöffnung der Weibchen für mehrere Wochen verschließen können, fehlte.

Ab Februar, zu Beginn der Eiablagezeit (Kap. 4.4.3), stieg dann die Aktivität beider Geschlechter, insbesondere aber der Männchen, stark an, um im April, zu Beginn der Larvalzeit im Gewässer (Kap. 4.4.3) noch stärker wieder abzunehmen und erst im Juni wieder anzusteigen. Die Aktivitätsunterschiede lassen sich gut mit der Suche nach bzw. der Flucht vor (z.B. WESENBERG-LUND 1943) Geschlechtspartnern erklären, die im Dezember bei niedrigen Temperaturen wohl etwas nachläßt und während der Zeit, in der viele Larven das Gewässer bevölkern, aussetzt. Außerdem fördert auch der erhöhte Nahrungsbedarf der Weibchen während der Eiproduktion die Aktivität der Tiere (z.B. KORSCHOLT 1923).

Die fast zu allen Zeiten höhere Fangwahrscheinlichkeit der Männchen muß nicht zwingend auf Aktivitätsunterschiede zurückzuführen sein. Möglicherweise stellten gefangene Weibchen auch eine große olfaktorische Attraktion für die Männchen auf der Suche nach Geschlechtspartnern dar und lockten viele Männchen in die Falle. Demgegenüber schreckte vielleicht der Geruch gefangener Männchen, so er denn wahrnehmbar war, die Weibchen davor ab, in die Falle zu schwimmen. Grundsätzlich ist jedenfalls bekannt, daß die Weibchen stets versuchen sich gegen die Kopulationsversuche der Männchen zu wehren (z.B. KOR-

SCHELT 1924). Wenn die Unterschiede bezüglich der Fangwahrscheinlichkeiten tatsächlich olfaktorische Ursachen hätten, dann würde dies zusätzlich das hohe Ausmaß der Inaktivität der Imagines während der Hauptlarvalzeit betonen. Schließlich waren zu der Zeit, in der immer noch Eier abgelegt werden (z.B. KORSCHULT 1924) und Kopulationen sich durchaus noch lohnen würden, die Fangwahrscheinlichkeiten identisch.

3 Überprüfung der Räuber-Beute-Verteilung in einem dritten Untersuchungsgebiet (U3)

Im Frühjahr 1998 wurde ein dritter Gewässerkomplex in die Freilanduntersuchungen einbezogen. Dort wurde stichprobenartig überprüft, ob die im Untersuchungsgebiet 1 beobachteten Häufigkeitsparallelen von Gelbrandkäfern und Froschlurchen auch andernorts auftreten. Diese Untersuchung war somit ein Test dafür, ob es möglich ist, die Gelbrandkäfer-häufigkeiten anhand der im Frühjahr gezählten Froschlaichmengen einigermaßen vorherzusagen. Dafür wurden in allen 26 Kleinteichen von vier zusammenhängenden Bachtälern die Gelege der Anuren gezählt. Danach wurden 11 der zwei bis drei Jahre alten Gewässer (Abb. 73, 74, 75) für die geplanten Populationsgrößenerfassungen des *D. marginalis* im darauffolgenden Herbst ausgewählt.



Abb. 73: Das Gewässer e während der Laichzeit des Grasfrosches im Frühjahr 1998.

Das 3. Untersuchungsgebiet (U3) liegt als Teil des Privatbesitzes des Grafen v. Hatzfeld im Mittelsieg-Bergland knapp 50 km östlich der Untersuchungsgebiete 1 und 2. Die Bachtäler waren u.a. deshalb besonders gut für die Überprüfung geeignet, da hier sehr viele gleichaltrige und morphologisch ähnlich strukturierte Gewässer vorlagen, die außer in der Größe deutlich

von denen der anderen Untersuchungsgebiete verschieden waren. Außerdem reproduzierte dort, im Gegensatz zu den beiden anderen Gebieten, mit *Rana temporaria* im Wesentlichen nur eine Anuren-Art; nur vereinzelt kamen auch Erdkröten (*Bufo bufo*) zur Eiablage. Dies hat den erheblichen Vorteil, daß die bei unterschiedlichen Arten möglicherweise auftretenden Unterschiede bezüglich der Qualität ihrer Quappen als Käfernahrung wegfallen. Genauere Angaben zur Lage und Morphologie der Gewässer, als die hier aufgeführten, sind in den Arbeiten von BÜGEL (1999) und KRISTELEIT (2000) zu finden.

3.1 Geologie und Landschaft

Die vier miteinander in Verbindung stehenden Bachtäler der Untersuchungsgewässer (Abb. 74) sind auf den Flächen der Hatzfeld-Wildenburg'schen Forstverwaltung in der Verbandsgemeinde Wissen im Landkreis Altenkirchen im nordöstlichen Teil des Bundeslandes Rheinland-Pfalz zu finden. Das Gebiet, Mittelsieg-Bergland genannt, wird im Westen vom Bergischen Land, im Norden vom Sauerland, im Osten vom Rothaargebirge und im Süden vom Westerwald begrenzt. Das Mittelsieg-Bergland wird durch das Siegtal geprägt, welches kastenförmig mit wechselnden Breiten und unterschiedlichen Terrassenkanten verläuft (VGW in BÜGEL 1999). Die teilweise tief eingeschnittenen Bachtäler liegen in Höhen zwischen 150 m ü. NN im Süden und 480 m ü. NN im Norden. Der Gesteinsuntergrund ist wie in den beiden anderen Untersuchungsgebieten als Teil des Rheinischen Schiefergebirges devonischen Ursprungs. Prägend sind Tonschiefer unterschiedlicher Färbung, Grauwacke, Grauwacken-Schiefer, Quarzite und auch teilweise Kieselschiefer, welche häufig überlagert werden von diluvialen Lößlehmschichten (FORSTBETRIEBSWERK FÜR DEN WALDBESITZ 1993). Das basenarme Gestein ist Ausgangsmaterial für die Braunerden als Mischprodukt aus Verwitterungsmaterial und eiszeitlicher Überwehung mit Lößlehm. Die Böden bestehen aus sandigem bis tonigem Lehm, häufig mit hohem Grus- und Steinanteil. Hohe Niederschläge und die geologischen Verhältnisse haben zu einer hohen Dichte von Fließgewässern geführt. Die vielen Bäche werden meist von breiten waldfreien Streifen begleitet, die als Grünland landwirtschaftlich genutzt werden oder bis vor einigen Jahren noch genutzt wurden. Auf den ehemaligen Nutzflächen werden seit 1995 zahlreiche Kleingewässer ausgehoben.

3.2 Klima

Der Landkreis Altenkirchen wird durch „ein ozeanisches wintermildes feuchtes Hügellklima“ (BÖHM in SABEL & FISCHER 1987) geprägt. Das Untersuchungsgebiet wird dem „Bergischen Klimabezirk“ mit hohen durchschnittlichen Niederschlagswerten von etwa 1000 mm, mäßig warmen Sommern und milden Wintern zugeordnet (VGW in BÜGEL 1999). Die unterschiedlichen Höhenlagen der Untersuchungsgewässer führen zu unterschiedlicher Niederschlagsbildung und recht unterschiedlichen Temperaturen (Tab. 11).

Tab. 11: Mittlere Jahrestemperatur in Höhenstufen (LFUG 1991) im U3.

Höhe ü. NN	150 m	250 m	350 m	450 m
Mittlere J.-Temp.	9,2 °C	8,6 °C	8,1 °C	7,5 °C

Im Jahresverlauf überwiegen in tieferen Lagen die sommerlichen Regen, in Hochlagen die Winterregen (LFUG 1991). Die mittlere Lufttemperatur nimmt nach Osten hin ab. Frühfröste sind ab Oktober zu erwarten, Spätfröste sind noch den ganzen Mai über möglich (FORSTBETRIEBSWERK FÜR DEN WALDBESITZ 1993). Winde kommen vorherrschend aus südwestlicher Richtung. Im Jahr 1997 war es im Gebiet etwas wärmer und trockener und 1998 war es etwas feuchter und kühler als im langjährigen Mittel. In beiden Jahren lag die Jahresdurchschnittstemperatur mit 9,3 °C um 0,8 °C höher als im langjährigen Mittel.

Insgesamt sind die Gewässer des U3 durch ihre deutlich höhere Lage und durch die Zuläufe aus den nahegelegenen Waldbächen erheblich kühler als jene von U1 und U2.

3.3 Untersuchungsgewässer

Da die Gewässer nur stichprobenartig untersucht wurden, wird auf eine differenziertere Beschreibung verzichtet. Allen gemein ist, daß sie nicht ablaßbare, i.d.R. permanent wasserführende kleine Abgrabungs- oder Staugewässer mit einer Maximaltiefe von ca. 1,50 m sind. Mit einer Oberfläche von 110 bis 260 m² sind sie in der Größe durchaus mit den Gewässern der beiden anderen Untersuchungsgebiete vergleichbar. Die meisten Gewässer wurden 1996 und 1997 ausgehoben, die des Eisbachtals schon 1995. In ihrer Vegetationsstruktur unterscheiden sich die Teiche teilweise deutlich voneinander (vgl. BÜGEL 1999). Die Gewässer wurden zur Unterscheidung bachabwärts alphabetisch durchnummeriert (Abb. 74).

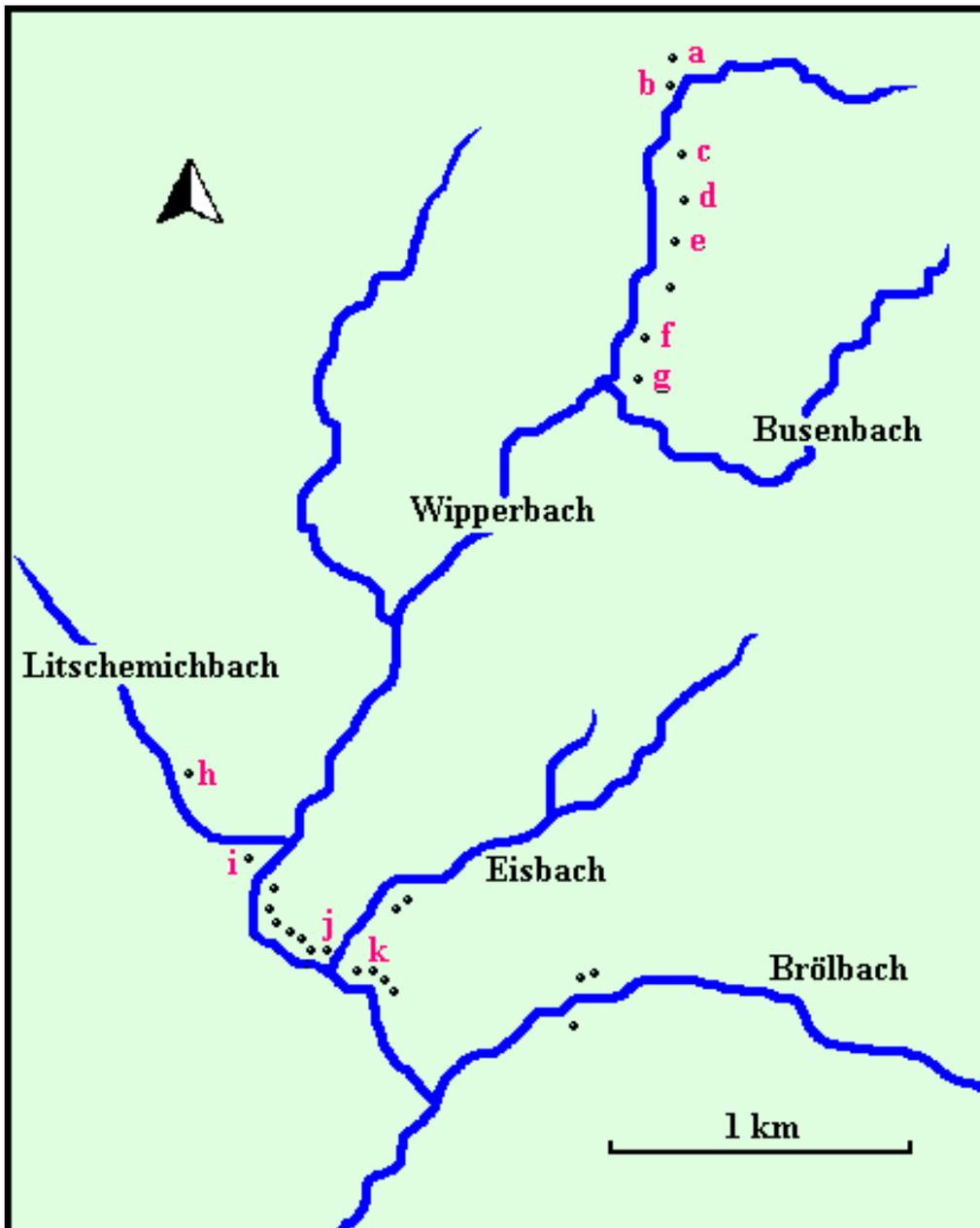


Abb. 74: Lage der 26 Gewässer des U3; nur die 11 Untersuchungsgewässer, welche für den Vergleich verwendet wurden, sind hier mit Buchstaben von a bis k gekennzeichnet.

3.4 Methoden

In den 26 Gewässern der in Abb. 74 zu sehenden Bachtäler wurden im Frühjahr 1998 die Größen der Anuren-Laichpopulationen ermittelt. Im darauffolgenden Herbst fanden in 11 ausgewählten Gewässern die Populationsgrößenerfassungen zum *D. marginalis* statt. Hauptkriterien bei der Auswahl der 11 Untersuchungsgewässer waren das unbedingte Fehlen von Fischen und große Unterschiede bezüglich der Laichmengen der Grasfrösche. Dabei sollten außerdem möglichst viele Gewässer mit pessimalen Bedingungen für die Gelbrandkäfer, d.h. mit wenigen Laichballen, berücksichtigt werden.

3.4.1 Erfassung

3.4.1.1 *Amphibia*

Zur Erfassung der Laichgesellschaften des Grasfrosches *Rana temporaria* wurden im März und April wöchentlich die frisch abgelegten Laicheinheiten gezählt und geschätzt, wie hoch die Verlusten durch Austrocknung bzw. Verpilzung waren. Abzüglich dieser Verluste ergaben sich daraus einigermaßen genaue Vergleichsgrößen zum „Kaulquappen-Input“. Auch die wenigen Erdkrötenelege wurden gezählt bzw. die Anzahl abgeschätzt. Außerdem wurde, wenn auch nur qualitativ, die Verbreitung der Schwanzlurche kartiert.

3.4.1.2 *D. marginalis*

Im Herbst wurde in den 11 ausgesuchten Untersuchungsgewässern jeweils drei- bis viermal an aufeinanderfolgenden Tagen intensiv Gelbrandkäferimagines mit Hilfe von Praktikanten gekäschert. Alle Käfer wurden individuell markiert und sofort wieder ausgesetzt. Dabei wurde stets versucht, mindestens 30% der vermuteten Populationsgröße an einem Termin zu fangen, um außergewöhnlich gute Datengrundlagen für die angestrebten Populationsgrößen-schätzungen zu erhalten.

Da im Gebiet nur eine Raniden-Art vorkam und nur Teiche, welche mindestens annähernd frei von den auch hier seltenen Erdkröten waren, für den Räuber-Beute-Vergleich ausgesucht wurden, waren die Daten einfacher als die der beiden anderen Untersuchungsgebiete auszuwerten und lieferten genauere Ergebnisse als jene. Gewässer mit besonders kleinen Froschpopulationen wurden deshalb bei der Gewässerwahl bevorzugt, da dort das Fehlen der Kaulquappen als Beutetiere besonders klare Ergebnisse liefern konnte. Die Nähe der Gewässer zueinander wurde ebenfalls bei der Auswahl berücksichtigt, damit die durch die unterschiedlichen Höhenlagen bedingten klimatischen Unterschiede möglichst gering waren.

3.4.2 Auswertung

Die Abschätzung der Populationsgrößen der Gelbrandkäfer nach PETERSON (1896), BAILEY (1951) und JOLLY (1965) erwies sich trotz der extrem hohen Fangzahlen pro Termin als unerwartet schwierig und ungenau. So wurde auch auf die Fangdaten von U3 noch zusätzlich die für die Fangsituation mit Auftauchfallen entwickelte Sequentielle Schätzmethode (MÖLLE 2000) angewendet.

Schließlich wurde je Gewässer die gezählte Laichballenmenge mit den geschätzten Käfer-Populationsgrößen mit Hilfe von Rangkorrelationen nach Spearman bzw. Kendall (SACHS 1997) in Hinblick auf gemeinsame Verbreitungsmuster verglichen.



Abb. 75: Das Gewässer C während der Käfererfassung im Sommer 1998.

3.5 Ergebnisse

3.5.1 Amphibien

Trotz der großen Ähnlichkeit der Untersuchungsgewässer untereinander waren die Häufigkeiten der Laicheinheiten von *Rana temporaria* sehr unterschiedlich (Abb. 76). Teilweise waren auch in Ufernähe hohe Ausfälle durch Vertrocknung zu beobachten. Verluste durch Molchfraß konnten nicht beobachtet werden, obwohl *Triturus vulgaris* und *Triturus alpestris* in allen Gewässern vorhanden waren. In den meisten Gewässern konnten vereinzelt auch Larven des Feuersalamanders *Salamandra salamandra*, L. 1758, nachgewiesen werden.

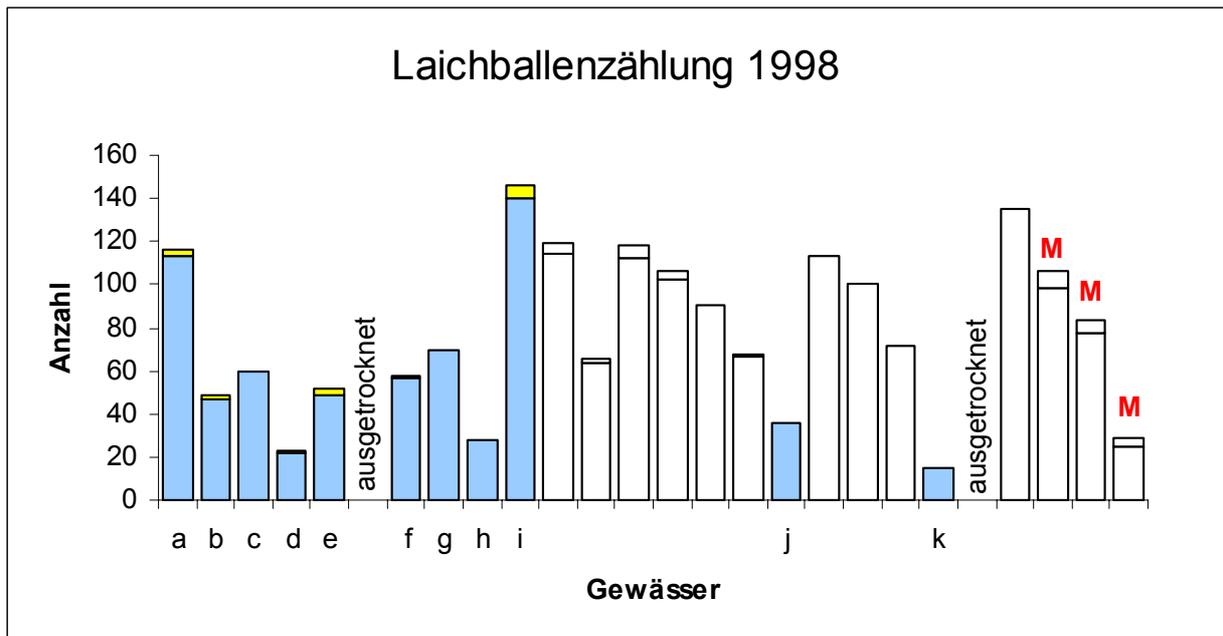


Abb. 76: Anzahl der Laichballen abzüglich der Ausfälle durch Vertrocknung in den Untersuchungsgewässern des U3. Die Gewässer, welche für die Populationsgrößenschätzungen der Gelbrandkäfer ausgewählt wurden, sind als blaue, die anderen als farblose Säulen dargestellt. Die Häufigkeiten der Laicheinheiten der Erdkröten sind den Säulen gelb bzw. farblos aufgestapelt worden und die Gewässer, in denen Moderlieschen nachgewiesen wurden, sind mit einem roten M gekennzeichnet.

Die Zahl der Erdkröten in den Laichgewässern war im Vergleich zu den Grasfröschen sehr gering. In vier Gewässern lebten große Fischpopulationen. Dabei handelte es sich in allen Fällen um künstlich angesiedelte (Forstdirektor Dr. Straubinger mündl.) Moderlieschen *Leucaspius delineatus*, nur sehr vereinzelt wurden auch kleine Bachforellen *Salmo trutta* gefangen, die den Bächen entstammten, von deren Zuläufen die Teiche gespeist wurden. Zwei Gewässer trockneten frühzeitig aus und waren damit für die weiteren Untersuchungen uninteressant.

3.5.2 Gelbrandkäfer

Insgesamt wurden 345 verschiedene Individuen gefangen und markiert. 196 davon waren Männchen, 149 Weibchen.

Die verschiedenen Schätzmethode zu den absoluten Populationsgrößen lieferten, trotz der außergewöhnlich großen Stichproben und der Einhaltung aller geforderten Grundannahmen, sehr unterschiedliche Ergebnisse. Die relativen Unterschiede zwischen den Gewässern waren jedoch bei allen Schätzmethode ähnlich (Abb. 77).

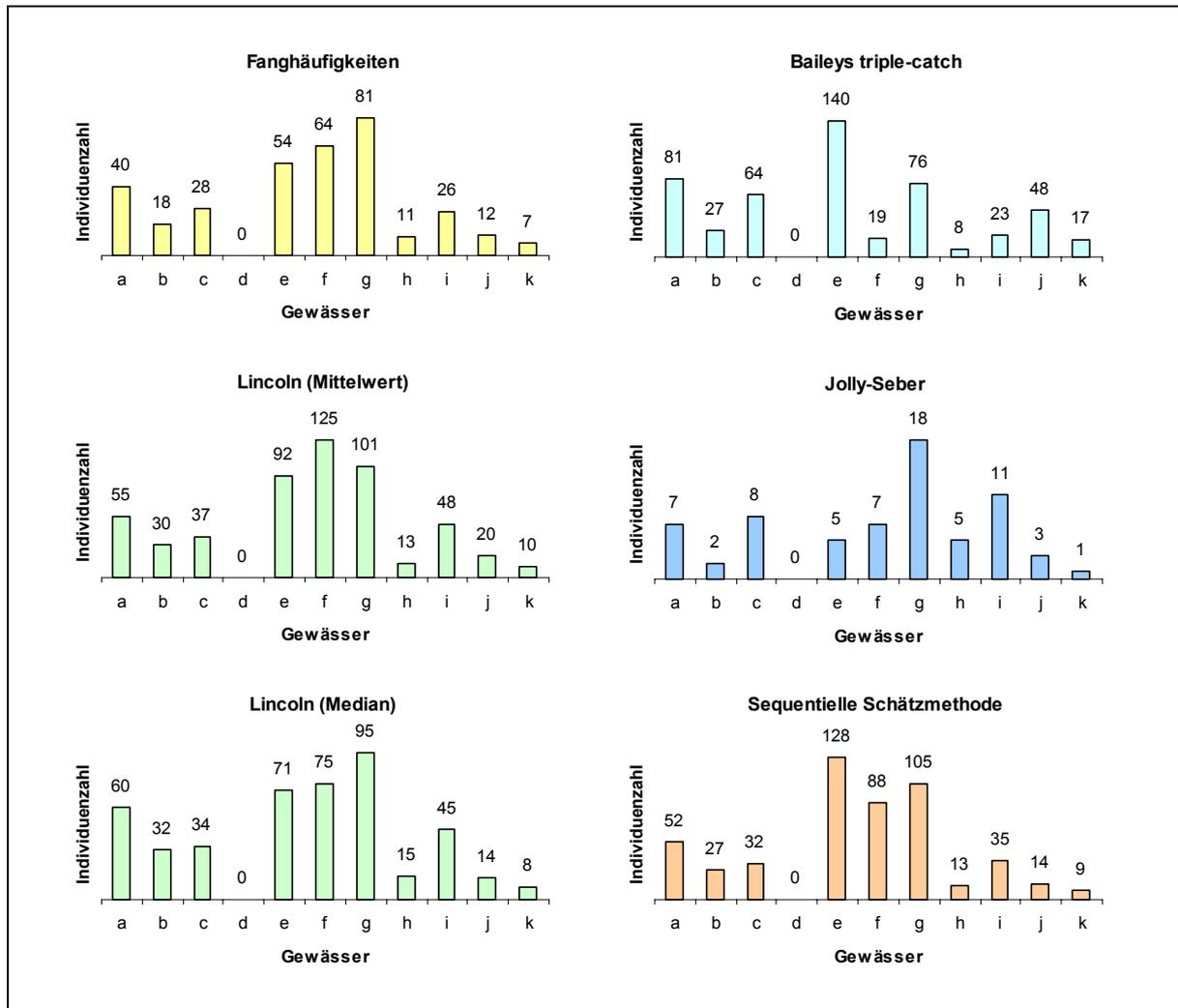


Abb. 77: Darstellung der Schätzwerte verschiedener Schätzmethoden zu den *Dytiscus*-Populationen in den 11 ausgewählten Gewässern.

Sowohl bei der triple-catch-Methode nach Bailey als auch mit der Jolly-Seber-Methode waren die absoluten Fehler insofern besonders offensichtlich, als in einigen Fällen die Schätzwerte niedriger waren als die Anzahl der dort gefangenen Individuen. Darüberhinaus war bei Baileys Methode nicht selten der berechnete Fehler größer als der Schätzwert.

3.5.3 Räuber-Beute-Korrelationen

Die Spearman-Rang-Korrelationen der Laichballenhäufigkeiten mit den verschiedenen Schätzwerten zu den darauf folgenden Gelbrandkäfer-Populationsgrößen ergaben in jedem der Fälle signifikante Ergebnisse (Abb. 78).

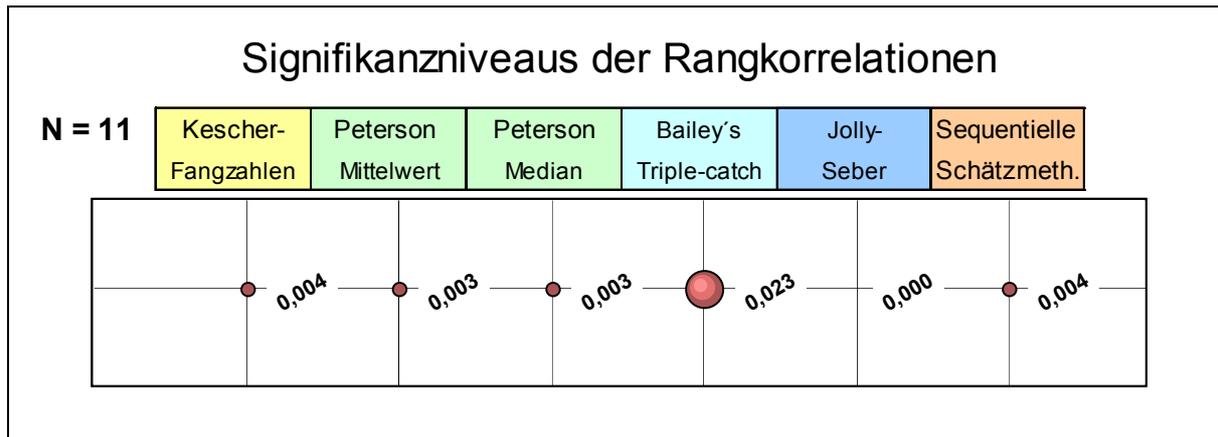


Abb. 78: Darstellung der Signifikanzverhältnisse bei den Spearman-Rang-Korrelationen der Häufigkeiten von Froschlurchgelegen abzüglich der Verluste mit den Schätzgrößen der Gelbrandkäferpopulationen in den Gewässern des Untersuchungsgebietes 3. Die Größe der dargestellten Blasen entspricht der nebenstehenden Irrtumswahrscheinlichkeit. N = Anzahl der Wertepaare.

Im Falle der Jolly-Seber-Abschätzung ist die Irrtumswahrscheinlichkeit so klein, daß sie mit dem Statistikprogramm SPSS nicht auszurechnen ist. Demnach ist die vergleichbare Rang-Verteilung der Amphibien- und der Käfer-Teilpopulationen auf die Gewässer nicht zufällig entstanden, sondern ungefähr vorhersagbar gewesen.

3.6 Diskussion

Auch im dritten Untersuchungsgebiet gab es, trotz deutlicher abiotischer Unterschiede zu den beiden anderen Gebieten, gemeinsame Verbreitungsmuster von Froschlurchen und Gelbrandkäfern. So war in allen drei Untersuchungsgebieten die Aussage zutreffend, daß im Falle vieler Kaulquappen im Frühjahr auch viele Käfer der Art *D. marginalis* im Sommer den Lebensraum bevölkern, sofern Eiablagemöglichkeiten für die Käfer vorhanden sind und es nicht zu starken Störungen, wie z.B. Austrocknung, kommt. Der noch zuverlässigere Umkehrschluß läßt die Prognose zu, daß auch andernorts wohl kein Kleingewässer zu finden sein dürfte, in dem der *D. marginalis* erfolgreich reproduziert, ohne daß dort Kaulquappen früh ablaichender Froschlurche zahlreich vorkommen. Mir ist jedenfalls weder aus der Literatur noch nach zahlreichen eigenen Beobachtungen auch nur ein Gewässer bekannt geworden, in dem es an frühzeitig im Jahr ablaichenden Froschlurchen mangelt und dennoch der *D. marginalis* erfolgreich reproduziert. Zwar wurden von mir im Laufe der Jahre auch außerhalb der 3 Untersuchungsgebiete etliche Gewässer gefunden, in denen Erdkröten und Braunfrösche fehlten, doch fehlte dann grundsätzlich auch der Ubiquist *D. marginalis* oder er war nur durch Einzeltiere vertreten. Besonders interessant sind hierbei Gewässer in Gebieten in denen diese Anuren großflächig fehlen, wie z.B. einige Nordseeinseln oder die Mittelmeerküsten. Dort kommt von der Gattung *Dytiscus* im ersten Fall fast ausschließlich

der *D. circumflexus* und im zweiten Fall überwiegend der dem *D. marginalis* besonders nahe stehende *D. pisanus* vor. Trotz seines ausgeprägten Flugvermögens (Kap. 2.4.2.4) fehlt der *D. marginalis* auf den Mittelmeerinseln, mit Ausnahme Siziliens (NAUMANN 1955). Im Gegensatz zu den frühzeitig im Jahr ablaichenden Froschlurchen, die auf diesen Inseln ebenfalls fehlen (ENGELMANN et al. 1985, DIESENER & REICHHOLF 1996), dürfte es für den Käfer sicher kein Problem sein diese Inseln zu erreichen.

Auch in einigen sogenannten Wassersammelbecken in der Nähe von Köln, die an den Kreuzungen von Bundesverkehrsstraßen zwischen den Fahrbahnen liegen und wegen der Barrierewirkung der Straßen nachweislich bisher von Amphibien nicht erreicht werden konnten, wurde eine Vielzahl flugfähiger Tierarten nachgewiesen (Wolfram Sondermann, Universität Marburg, mündl.). Der *D. marginalis* kam dort ebenfalls vor, jedoch nur sporadisch und höchstwahrscheinlich ohne Reproduktionserfolg.

In den vergleichsweise höheren Lagen des dritten Untersuchungsgebietes waren die Teiche in vielerlei Hinsicht von den Wachtberger Gewässern verschieden und relativ weit von diesen entfernt. Die ermittelten Ränge der Gelbrandkäferhäufigkeiten in den Untersuchungsgewässern konnten auch hier nicht ohne Unschärfe ermittelt werden, da die Fehler der verschiedenen Populationsgrößenabschätzungen größer waren als erwartet. Deshalb war es auch hier wichtig, möglichst viele Schätzmethode anzuwenden. Weil die Untersuchungen sich alle nur in einer Vegetationsperiode abspielten, war es nicht möglich die Jungtieranteile der Käferpopulationen zu ermitteln.

Da bei der Auswahl der Untersuchungsgewässer solche ausgesucht wurden, die sich bezüglich ihrer Anzahl an Froschelegen möglichst deutlich unterschieden haben, wirkten sich unvermeidbare Ungenauigkeiten bei der Erfassung vermutlich nur geringfügig auf die Rangkorrelationen aus. Eine weitere Unsicherheit war der Umstand, daß von den Beutetieren nur die Anzahl der Quappen beim Schlupf in die Vergleiche einfließen konnten. Obwohl es, ähnlich wie im Untersuchungsgebiet 1, einige Abweichungen bei den besonders großen Populationen gab, lieferten die Korrelationen stets deutlich signifikante Ergebnisse.

4 Laboruntersuchungen

4.1 Einleitung

Die Freilanddaten lieferten in vielerlei Hinsicht recht klare Ergebnisse, deren Diskussion jedoch häufig mehrere Interpretationsmöglichkeiten bezüglich ihrer Ursachen zuließ. Diese so weit wie möglich einzuschränken, machte die Durchführung von Laboruntersuchungen erforderlich. So war ohne eine Überprüfung bei definierten Bedingungen nicht zu klären, ob die im Freiland beobachtete gemeinsame Verbreitung von Gelbrandkäfern und den drei Froschlurcharten auf direkten Wechselwirkungen zwischen Räubern und Beutetieren oder auf gemeinsamen Ansprüchen an den Lebensraum beruhen.

Außerdem wurde die im Freiland beobachtete Synchronisation der Larvenschlupfzeiten der Gelbrandkäfer und der drei Anurenarten genauer untersucht. Damit sollte geklärt werden, ob die günstige Terminierung der Larvalzeit des Gemeinen Gelbrandkäfers eine spezielle Anpassung an die Larvalzeit der Froschlurche darstellt oder ob die anderen Käferarten der Gattung ähnliche Larvalzeiten haben, weil die Jahreszeit allgemein günstige Bedingungen für die Entwicklung liefert.

Schließlich sollte die Intensität der Einflußnahme des *D. marginalis* auf die Amphibienpopulationen und damit der Umgang mit den Nahrungsressourcen beleuchtet werden. Dazu wurde versucht, den Prädationsdruck des Gelbrandkäfers im Vergleich mit seinen vermutlich wichtigsten Nahrungskonkurrenten zu gewichten. Wie schwer solche Einschätzungen sind, haben bereits die anderen Untersuchungen im Rahmen des E+E-Vorhabens gezeigt (RAU 1996, INDEN-LOHMAR 1997, KNEITZ, ST. 1998). So war die Beschreibung des Einflusses einzelner Prädatorgruppen auf den Energiefluß im Ökosystem „Kleingewässer“ sehr schwierig bzw. kaum lösbar. In der vorliegenden Arbeit wurde daher versucht, die möglichen „Top-Prädatoren“ direkt miteinander zu vergleichen, um bezüglich der Stellung des *D. marginalis* unter seinen Nahrungskonkurrenten zusammen mit den Freilandergebnissen zu einer Gesamtaussage zu kommen. Doch auch bei den vorliegenden Untersuchungen sind allgemeine Angaben nur mit vielen Unsicherheiten und bestenfalls genähert möglich. In keinem der Freilandgewässer kann hier zweifelsfrei geklärt werden, welcher Prädator wieviele Beutetiere einer bestimmten Art bzw. eines Entwicklungsstadiums pro Zeiteinheit ungefähr verzehrt hat. Da jedoch durch die Projekterhebungen zu den Untersuchungsgewässern außergewöhnlich umfangreiche Daten zu den Häufigkeiten und der Phänologie der vermutlich wichtigsten Nahrungskonkurrenten des *D. marginalis* vorliegen, wurde trotz aller Bedenken versucht, mit Hilfe der Prädatorenvergleiche, möglichst zuverlässige Angaben zu diesem schwierigen Thema zu erhalten. Dies ist nicht nur für das bessere Verständnis der

Umweltbedingungen des Gelbrandkäfers bedeutsam, sondern soll auch weitere Diskussionsgrundlagen betreffend seiner Anpassungsstrategien schaffen.

4.2 Erfassungsmethoden

4.2.1 Die Versuchsanlage

Die Laboruntersuchungen fanden aus klimatischen Gründen im Freien statt. Dazu wurden 24 Glasaquarien auf dem Gelände des Instituts für Evolutionsbiologie und Ökologie in Bonn zur Hälfte in den Erdboden eingegraben (Abb. 79, 80, 81). Diese Aquarienbatterie war wegen der Beschattung durch benachbarte Kastanienbäume gegen längere direkte Sonneneinstrahlung abgeschirmt und die Wassertemperaturen (Kap. 4.4.1) waren denen der Gewässer im Untersuchungsgebiet 1 sehr ähnlich. Weil die Becken halb aus dem Erdboden herausragten, war für gute Belichtung gesorgt.



Abb. 79: Blick auf die Schmalseite eines der Versuchsaquarien der Gruppe E (Versuchsreihe 1). U. a. sind zwei *Dytiscus*-Larven im frühen dritten Stadium beim Verzehr jeweils einer Erdkrötenkaulquappe zu sehen.

Die Aquarien faßten jeweils 45 Liter und wurden mit 32 Litern Wasser und 6 Litern Kies gefüllt. Die Hälfte des Wassers wurde einem nahegelegenen Löschteich und die andere Hälfte der städtischen Wasserleitung entnommen. Der hellgraue Quarzkies mit einer Korngröße von 3–5 mm stammte aus den „Quarzwerken Witterschlick GmbH & Co. KG.“ der Gemeinde Alfter. Um das Entweichen bzw. Hinzukommen von Beutetieren zu vermeiden, wurden die Aquarien mit transparenten Kunststoffdeckeln verschlossen (Abb. 79, 80, 81). Durch leichte Belüftung mit Druckluft über einen handelsüblichen Sprudelstein wurde etwas Wasserbewegung in die sonst windgeschützten Aquarien gebracht und das Verschließen der Oberfläche durch Vereisung verhindert.

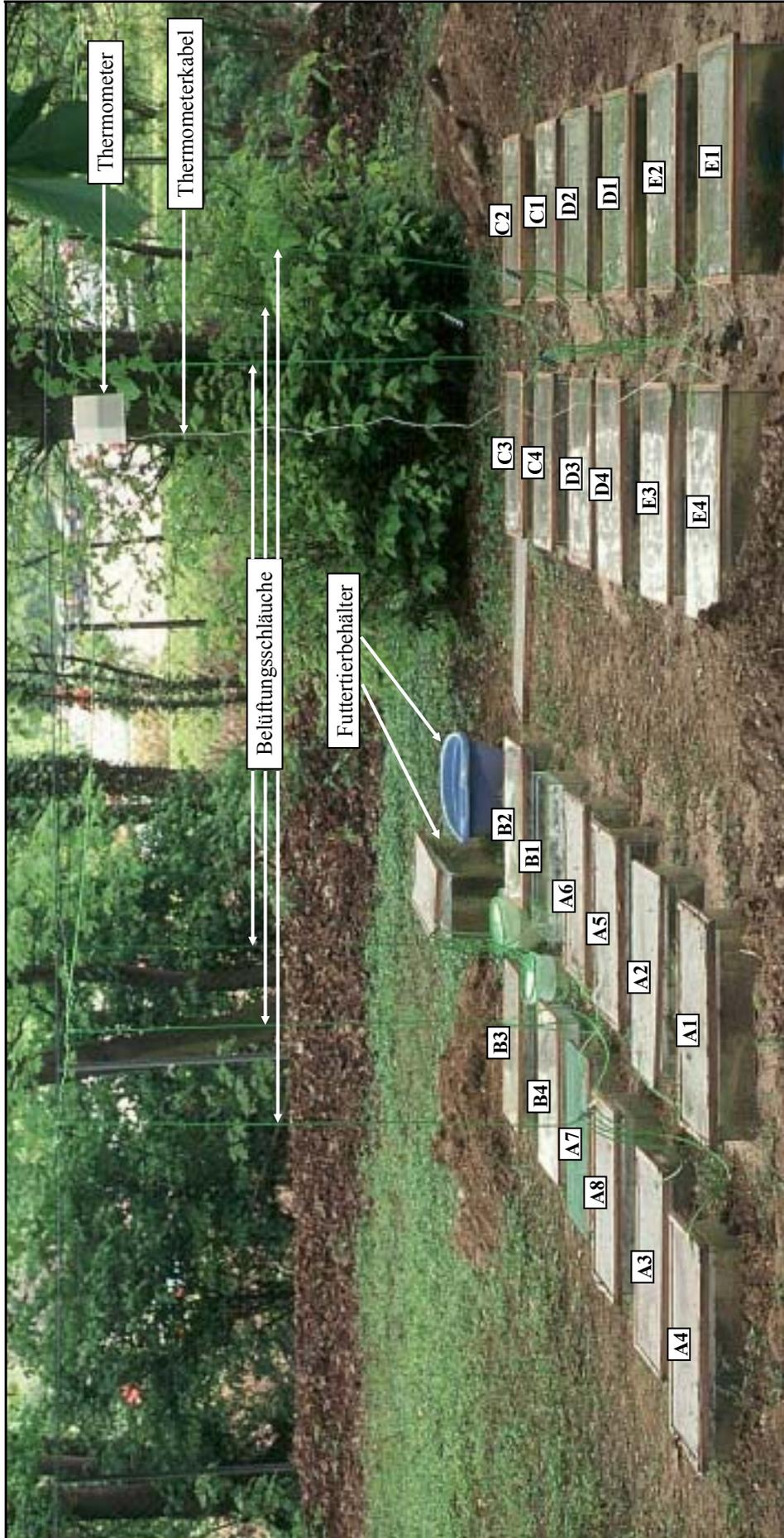


Abb. 80: Die Aquarienbatterie im Park des Instituts für Evolutionsbiologie und Ökologie in Bonn im Frühjahr 1997. Das Kabel des Mini-Max-Thermometers und jeweils ein Belüftungsschlauch für jede Aquariengruppe (A-E) hängen von einer Drahtaufhängung in 2 Metern Höhe in die Aquarien herab. Dicht über den Becken verzweigen sich die Belüftungsschläuche und der Luftdruck kann dort für jedes Becken einzeln geregelt werden. Der Deckel des Beckens B1 wurde kurz zuvor für die Kontrolle entfernt. Im Hintergrund sind ein Aquarium und eine Wanne mit Futtertieren zu sehen. Zwischen den Becken der Gruppe B stehen einige Eimer.

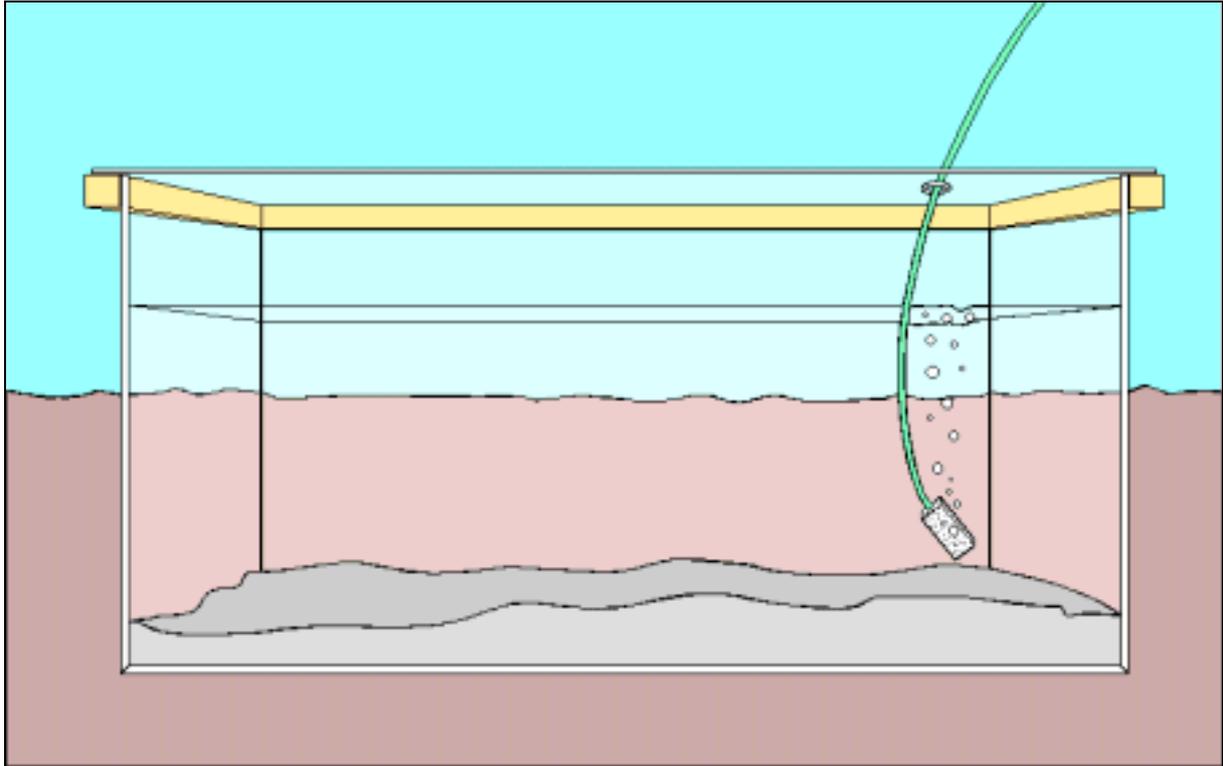


Abb. 81: Seitenansicht der Grundausrüstung eines der 24 Aquarien der Versuchsanordnung (siehe Text).

Nachdem die Becken eingerichtet waren, wurden sie frühestens nach drei Wochen mit den ersten Versuchstieren besetzt. So stand für die vergleichenden Untersuchungen eine Batterie von Aquarien mit fast identischen biotischen und abiotischen Faktoren zur Verfügung, die sich nur in der Besetzung mit Versuchstieren unterschieden. Die Versuche liefen drei Jahre lang. Jedes Jahr vor Beginn der Untersuchungen wurden die Becken neu eingerichtet. Die Aquarienscheiben wurden bei jeder Kontrolle geputzt. Mit insgesamt zwei geeichten „Mini-Max-Thermometern“ der Firma Oregon Scientific wurden kontinuierlich die Wassertemperaturen gemessen und die Tagesextremwerte gespeichert.

Alle eingesetzten Versuchstiere und -pflanzen stammen, mit Ausnahme einiger Käfer, aus Gewässern in der näheren Umgebung von Bonn.

Mit der beschriebenen Versuchsanlage wurden insgesamt 6 Versuchsreihen durchgeführt.

Ein Schwerpunkt waren die Untersuchungen zum Einfluß der Nährtierzusammensetzung auf die Populationsentwicklung der *D. marginalis*-Larven (Versuchsreihen 1-3).

Außerdem wurde versucht, die Prädationsdrücke der *D. marginalis*-Entwicklungsstadien im Vergleich mit ihren direkten Nahrungskonkurrenten zu abzuschätzen (Versuchsreihe 4).

In zwei weiteren Versuchsreihen wurden die Schlupfzeiten der *D. marginalis*-Larven mit jenen der Kaulquappen früh ablaichender Froschlurche (Versuchsreihe 5) und mit jenen der Larven anderer Arten der Gattung *Dytiscus* (Versuchsreihe 6) verglichen.

4.2.2 Beutevergleiche (Versuchsreihen 1-3)

Bei den vergleichenden Untersuchungen zur Entwicklung der *D. marginalis*-Larven mit verschiedenen Nahrungstieren wurde die in Kap. 4.2.1. beschriebene Grundausstattung der Aquarien durch ein „Knäuel“ der Wasserpest *Elodea densa* mit ca. 15 cm Durchmesser ergänzt. Dieses diente den Käferlarven als Struktur und als Sitzmöglichkeit (Abb. 78).

Die eingesetzten *D. marginalis*-Larven waren in beiden Untersuchungsjahren die Nachkommen von nur zwei Käferweibchen, die im vorhergehenden Winter dem Untersuchungsgebiet 1 entnommen wurden und in einem 120 Liter fassenden Aquarium mehrere hundert Eier abgelegt hatten. Sobald die ersten Käferlarven geschlüpft waren, wurde damit begonnen, die 24 Versuchsbecken zu besetzen. Jeweils vier gleichaltrige Larven wurden am Tag ihres Schlupfes zusammen mit den entsprechenden Beutetieren in eines der Aquarien umgesetzt. So war nicht nur die Gestaltung der Aquarien, sondern auch die Besetzung mit Käferlarven, mit Ausnahme der Versuchsreihe 3, in allen Becken gleich. Leider war es nicht möglich, 96 genau gleichaltrige Larven in einer Saison einzusetzen, weswegen das Alter der Tiere zwischen einigen Becken um wenige Tage verschieden war. Wenn es unter den Larven des ersten Stadiums zu Todesfällen kam, wurden die ausgefallenen Tiere sofort durch etwa gleichaltrige Larven ersetzt. Sobald die erste Häutung erfolgreich vollzogen war, wurden keine Käferlarven mehr hinzugefügt.

Die Aquarien wurden alle vier Tage kontrolliert, indem alle Tiere mit Käschern herausgefangen und gezählt wurden. Die Becken wurden nicht öfter kontrolliert, um unnötige Verhaltensänderungen der offenbar sehr sensiblen Käferlarven zu vermeiden. Sowohl eine Provokation als auch eine Verängstigung der Larven durch zu häufiges Einfangen wären denkbar. Während der Kontrolle wurden die *Dytiscus*-Larven getrennt in kleine Wasserbehälter gesetzt, um Aggressionen untereinander in dieser Streßsituation zu vermeiden. Die Futtertiere wurden entweder beim vorsichtigen Umschütten mit dem Wasser eines Behälters in einen anderen oder ausgebreitet in handelsüblichen Foto-Entwicklerschalen (Abb. 84) gezählt. Danach wurden zuerst die übriggebliebenen Futtertiere eines Aquariums wieder zurückgesetzt und durch neue ergänzt; zum Schluß wurden die Käferlarven vorsichtig wieder eingesetzt. Da sich in den Aquarien der Versuchsreihe 3 stets nur wenige und große Tiere

befanden, konnten diese täglich kontrolliert werden, ohne daß die Tiere dabei herausgefangen und beunruhigt werden mußten.



Abb. 84: Zeilenweise Auszählung der bis zur Beckenkontrolle übrig gebliebenen Futtertiere in einer „Foto-Entwicklerschale“.

Drei Gruppen von Versuchsanordnungen mit insgesamt 10 verschiedenen Ansätzen, die mehrmals wiederholt wurden, wurden unterschieden (Tab. 12).

In den 5 Ansätzen (A-E) der Versuchsreihe 1 unterschied sich das Nahrungsangebot vor allem durch die Menge an Kaulquappen der drei in U1 und U2 vorkommenden früh ablaichenden Anuren-Arten. Jeweils vier Aquarien wurden exakt gleich besetzt. Beim Ansatz A gab es sogar 8 Becken mit gleicher Besetzung. Dort wurden den vier Käferlarven keine, in B 1,25, in C 2,5, in D 5 und in E 10 Kaulquappen pro Larve und Tag angeboten. Dies bezog sich allerdings nur auf die Anzahl der Käferlarven zu Beginn der Untersuchungen. Wenn also eine der *Dytiscus*-Larven im zweiten oder dritten Entwicklungsstadium zu Tode kam, standen danach den „Hinterbliebenen“ eines Beckens relativ mehr Kaulquappen zur Verfügung, weil grundsätzlich alle vier Tage auf die gleiche Anzahl Quappen aufgefüllt wurde, unabhängig

davon, wie viele der Käferlarven noch am Leben waren. So war jeder Larven-, „Population“ die Möglichkeit gegeben, sich zahlenmäßig auf die Nahrungsgrundlagen einzustellen

Tab. 12: Art der Besetzung der Versuchsaquarien der verschiedenen Versuchsansätze mit *Dytiscus*-Larven und den potentiellen Beutetieren nach der Beckenkontrolle, Im = Imagines, L1 = erstes, L2 = zweites, L3 = drittes Larvenstadium, Lv = Larven* = Anzahl der Futtertiere richtet sich, wie im Text beschrieben, nach den Verlusten.

Becken-Besetzung der Versuchsreihen 1-3		Versuchsreihe 2										Versu
		Versuchsreihe 1					F	G	H	I	J	
		Ansatz	A	B	C	D						
Art	Wiederholungen	8	4	4	4	4	2	2	2	2	2	6
<i>D. marginalis</i>	L1	4	4	4	4	4	4	4	4	4		
	L2-3										160	1
<i>Triturus v. vulgaris</i> , (L., 1758)	Im											1
	Lv									80		
<i>Triturus a. alpestris</i> , (Laurenti, 1768)	Im											1
	Lv									80		
<i>Rana t. temporaria</i> L., 1758	Lv		5	10	20	40						5
<i>Rana dalmatina</i> Bonaparte; 1840	Lv		5	10	20	40						
<i>Rana kl. esculenta</i> L., 1758	Lv											
<i>Bufo b. bufo</i> , (L., 1758)	Lv		10	20	40	80						
<i>Gasterosteus aculeatus</i> , L., 1758	Im											2
<i>Lymnaea stagnalis</i> , (L., 1758)	Im	5	5	5	5							
<i>Planorbarius corneus</i> , (L., 1758)	Im	5	5	5	5							
<i>Haemopsis sanguisuga</i> , (L., 1758)	Im											2
<i>Gammarus fossarum</i> , (Koch, 1835)	Im	*	*	*	*		*					
<i>Asellus aquaticus</i> , (L., 1758)	Im	*	*	*	*							
<i>Cloeon dipterum</i> , (Bengtsson, 1914)	Lv	*	*	*	*			*				
<i>Ischnura elegans</i> , Van der Linden 1823	Lv	*	*	*	*				*			
<i>Aeshna cyanea</i> , (Müller, 1764)	L13											1
	L14											1
<i>Corixa punctata</i> , (Illiger, 1807)	Im	*	*	*	*							
<i>Notonecta glauca</i> , L., 1758	Lv	*	*	*	*							
<i>Haliphus ruficollis</i> , (De Geer, 1774)	Im	*	*	*	*							
<i>Noterus clavicornis</i> , (De Geer, 1774)	Im	*	*	*	*							
<i>Hyphydrus ovatus</i> , (L., 1761)	Im	*	*	*	*							
<i>Chironomus plumosus</i> , (L., 1758)	Lv	*	*	*	*							
<i>Chaoborus crystallinus</i> , (De Geer, 1776)	Lv	*	*	*	*							

Während im Ansatz E ausschließlich Kaulquappen als Nahrung zur Verfügung standen, sollte untersucht werden, ob sich in den anderen Ansätzen die geringere Anzahl an Kaulquappen

durch die Hinzunahme anderer potentieller Beutetiere ausgleichen ließe. So wurde dort eine möglichst große Auswahl an wirbellosen Futtertieren angeboten. Dazu wurden solche Arten und Entwicklungsstadien ausgewählt, die in den Untersuchungsgewässern im Freiland häufig anzutreffen waren, nicht größer als *D. marginalis*-Larven im 3. Stadium und möglichst nicht viel kleiner als die angebotenen Kaulquappen sind. Trotz aller Bemühungen größere Tiere zu finden, konnte nicht vermieden werden, daß die meisten Beutetiere dann doch erheblich kleiner als die Kaulquappen waren.

Während die Anzahl der Kaulquappen jedes Aquariums eines Ansatzes nach jeder Kontrolle auf die anfangs festgelegte Zahl ergänzt wurde, richtete sich die Anzahl der anderen potentiellen Beutetierarten nach den Verlusten. D.h., daß bei der ersten Besetzung von jeder Beutetierart 30 Individuen eingesetzt wurden und bei jeder Kontrolle 50% mehr Tiere, als seit der vorhergehenden Kontrolle verschwunden waren, hinzugefügt wurden. Wenn jedoch bei einer Kontrolle noch mehr als 30 Tiere einer Art vorhanden waren, dann wurden von dieser Art keine Tiere ergänzt.

So sollte sichergestellt werden, daß in diesen Becken bei viertäglichen Kontrollen von jeder der angeführten potentiellen Beutetierarten, mit Ausnahme der Schnecken und der Kaulquappen, jederzeit mindestens 10 Futtertiere den Käferlarven als Nahrung zur Verfügung standen. Leider konnte dies nicht immer erreicht werden und in Einzelfällen waren bei der Kontrolle nur noch 8 oder 9 Tiere einer Art übrig.

In den Ansätzen F-J stand den Käferlarven wie im Ansatz E, mit dem zusammen sie die Versuchsreihe 2 ergeben, nur eine Futtertierart bzw. -artengruppe zur Verfügung.

Dies sollte zeigen, ob sich die Käferlarven grundsätzlich mit nur einer Futtertierart ähnlich den Larven des Ansatzes E entwickeln bzw. inwiefern sie sich davon unterscheiden. Bei den wirbellosen Futtertieren wurde bei den Fütterungen darauf geachtet, daß jeweils mindestens 100 Tiere bei den Kontrollen übrig waren. Zu jedem Ansatz (F-J) wurden zwei Aquarien besetzt.

In den Aquarien mit Gammariden-Besatz (Ansatz F) wurde auf den Quarzkies als Untergrund verzichtet, um den Flohkrebse die Versteckmöglichkeiten zu nehmen.

Die Versuchsreihe 3 sollte zeigen, wie sich die Käferlarven gegenüber direkten interspezifischen Nahrungskonkurrenten verhalten bzw. ob auch diese als Nahrungsquellen genutzt werden können. Dazu wurden große *Dytiscus*-Larven mit Kaulquappenprädatoren vergleichbarer Größe konfrontiert. Da nur vergleichsweise wenige Kaulquappen und sonst keine

anderen Tiere hinzugefügt wurden, hatten die Prädatoren Nahrungsmangel, den sie nur überwinden konnten, indem sie sich gegenseitig fraßen. Dieser Ansatz wurde sechsmal durchgeführt.

Alle aus den Zuchten hervorgegangenen Käfer-Imagines haben sich in erdgefüllten Kunststoffgefäßen verpuppt (Abb. 85) und wurden kurz nach ihrem Schlupf vermessen. Dies sollte zeigen, ob die unterschiedliche Futterzusammensetzung Einfluß auf die Körpergröße der Tiere hatte.



Abb 85: Eine der wenigen *D. marginalis*-Puppen, deren Larve sich nicht vollständig eingegraben hat. Sie liegt in einem erdgefüllten Kunststoffblumentopf, dessen Abdeckung für das Foto entfernt wurde, und steht kurz vor dem Imaginalschlupf.

Mit einer Stahl-Schieblehre der Firma Scala namens „Alinox“ wurden die Körperlänge, die Höhe und die Breite mit einer Genauigkeit von $\pm 0,01$ mm gemessen. Zur Längenmessung wurde die Kopfkapsel des Käfers, so weit das Halsgelenk es zuließ, nach unten geklappt (Abb. 86). Um die Zuchtergebnisse mit der Situation im Freiland vergleichen zu können, wurden dort ebenfalls mehr als 300 Käferindividuen vermessen.

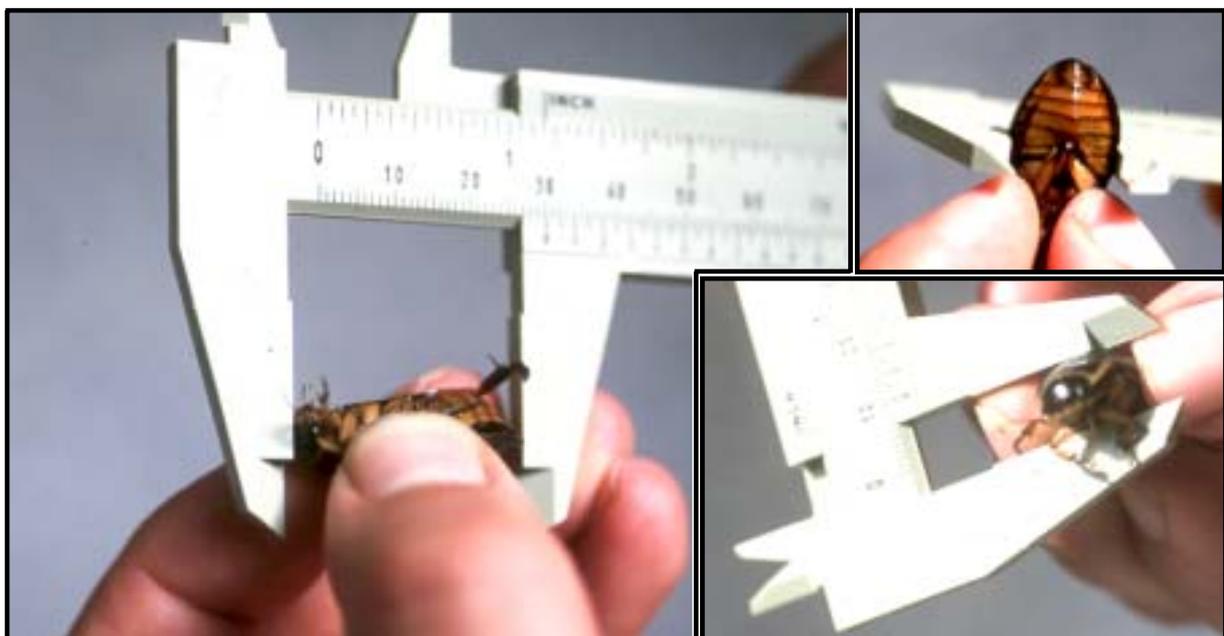


Abb. 86: Darstellung der Vermessung eines Gelbrandkäfers (Länge, Breite und Höhe).

4.2.3 Prädationswirkungen im Vergleich mit Nahrungskonkurrenten (Versuchsreihe 4)

In einer letzten Serie von Räuber-Beute-Vergleichen im Aquarium wurde im Mai und Juni 1998 die Intensität der Beutenutzung verschiedener potentieller Kaulquappen-Prädatoren vom U1 getestet (Tab. 13). Zu dieser Jahreszeit hatten die hier ausschließlich angebotenen Braunfrosch- und Erdkrötenkaulquappen mindestens 2/3 ihrer maximalen Körpergröße erreicht.

Tab. 13: Beckenbesetzung der 12 verschiedenen Versuchsansätze zum potentiellen Feinddruck der in den Untersuchungsgewässern häufigen Kaulquappenprädatoren; L1 = erstes, L2 = zweites, L3 = drittes Larvenstadium, F-1 = vorletztes, F-0 = letztes Larvenstadium.

Ansatz	Art	Entw. Stad.	Geschlecht	Anzahl
1	<i>Dytiscus marginalis</i> Linnaeus, 1758	L1	?	4
2		L2	?	4
3		L3	?	4
4		Imago	♀	4
5		Imago	♂	4
6	<i>Acilius sulcatus</i> (Linnaeus, 1758)	Imago	♀ ♂	2 2
7	<i>Notonecta glauca</i> Linnaeus, 1758	Imago	♀ ♂	2 2
8	<i>Aeshna cyanea</i> (Müller, 1764)	F-1	♀ ♂	1 1
		F-0	♀ ♂	1 1
9	<i>Triturus v. vulgaris</i> (Linnaeus, 1758)	adult	♀ ♂	2 2
10	<i>Triturus h. helveticus</i> (Razoumowsky, 1789)	adult	♀ ♂	2 2
11	<i>Triturus a. alpestris</i> (Laurenti, 1768)	adult	♀ ♂	2 2
12	<i>Triturus cristatus</i> (Laurenti, 1768)	adult	♀ ♂	2 2

Als Prädatoren wurden diejenigen Arten und Enzwicklungsstadien ausgewählt, die sich nachweislich bzw. allem Anschein nach u.a. von Kaulquappen ernähren und außerdem in großer Zahl in den Untersuchungsgewässern lebten. Möglicherweise wurde dabei die eine oder andere Art übersehen. Eine vermutlich bedeutsame Prädatorenart (eigene Beobachtungen, BLAB & VOGEL 1989), die an einigen der Untersuchungsgewässer brütende Stockente *Anas platyrhynchos*, konnte aus technischen Gründen leider nicht berücksichtigt werden. Auch der Pferdeegel wurde vernachlässigt, obwohl wiederholt Tiere dieser Art beim Verschlingen von Kaulquappen beobachtet werden konnten.

Bei der Auswahl der angebotenen Futtertiermenge pro Aquarium wurde darauf geachtet, daß die Verfügbarkeit an Kaulquappen für die Räuber stets unerschöpflich war. Da hier außer den Quappen keine anderen Futtertiere angeboten wurden, bleibt es ungewiß, wie sich die betreffenden Prädatoren bei andersartiger Nahrung verhalten hätten bzw. ob sie, wenn sie die Wahl gehabt, andere Nährtiere vorgezogen hätten. Trotzdem sollten die Ergebnisse Hinweise zur Rolle des *D. marginalis* unter den Amphibienprädatoren im Kleingewässer liefern.

Da der Einfluß der Prädatoren auf die Amphibienpopulationen einer der Schwerpunkte des E+E-Vorhabens war, liegen zu den meisten der vermutlich entscheidenden Arten recht genaue Angaben zu deren Häufigkeiten vor. Dies sollte in Kombination mit den hier durchgeführten Laborversuchen Angaben zur Größenordnung des Einflusses der Prädatoren auf die Kaulquappendichten im Gewässer ermöglichen.

Jede Konstellation wurde viermal, Ansatz A achtmal, wiederholt und ein Durchlauf dauerte meist mehrere Wochen, so daß zu jeder Konstellation mindestens 40 Versuchstage vorliegen. Zu Anfang wurden in jedes Becken insgesamt 200 Braunfrosch- und Erdkrötenquappen mittlerer Größe eingesetzt. Alle vier Tage wurden die Kaulquappen gezählt. Neue Kaulquappen wurden immer dann dazu gesetzt, wenn ihre Zahl sichtbar abgenommen hatte. So konnte gewährleistet werden, daß zu jeder Zeit mindestens 100 Quappen als Nahrung verfügbar waren. Die Aquariengestaltung entsprach dabei genau jener der Versuchsansätze A-E.

Die Daten zu den drei *Dytiscus*-Larvenstadien wurden nacheinander und vor allen anderen erfaßt. Da früher im Jahr die Wassertemperaturen noch niedriger waren, fiel wohl auch die temperaturabhängige (z.B. KORSCHOLT 1924) Anzahl der pro Zeiteinheit gefressenen Kaulquappen niedriger aus, als dies bei späteren Durchläufen der Fall gewesen wäre. Da sich jedoch auch im Freiland die Häufigkeiten der Larvenstadien entsprechend der Entwicklung verändern und dadurch Stadien im Wesentlichen nacheinander auftreten und außerdem die Kaulquappen wiederum an früheren Terminen noch kleiner sind, scheint die zeitliche Abfolge der Versuchsreihen durchaus sinnvoll zu sein.

4.2.4 Schlupfzeitenvergleiche von *D. marginalis*-Larven und Kaulquappen (Versuchsreihe 5)

Da die Freilandbeobachtungen zu der Vermutung Anlaß gaben, daß in den Untersuchungsgebieten regelmäßig die ersten Kaulquappen etwa gleichzeitig mit den ersten *D. marginalis*-Larven aus den Eiern schlüpften (Kap. 2.4.4.4), wurden 1999 zwei eiertragende *Dytiscus*-

Weibchen gefangen und jeweils zwei der ersten Laichballen der Arten *Rana temporaria* und *Rana dalmatina* aufgesammelt und die Schlupfzeiten der Kaulquappen mit denen der ersten Käferlarven im Aquarium verglichen. Die beiden Käfer wurden Ende Februar gefangen und die Laichballen kurz nach der Ablage am 9. März einem Waldgewässer (Rehsprungmaar) des U2 entnommen. Jeweils ein Käfer und ein Laichballen pro Art wurden in eines der Versuchsaquarien gesetzt. Die Gelbrandkäfer trugen von außen deutlich sichtbar mehrere Eier, die ungefähr ihre Maximalgröße erreicht hatten (Abb. 82) und möglichst bald in den dafür eingesetzten Pflanzen der Art *Ranunculus flammula* abgelegt werden sollten.



Abb. 82: Foto der Ventralseite des Abdomens eines *D. marginalis*-Weibchens, von dem einige der kurz vor der Ablage befindlichen Eier (rot eingrahmt) von außen undeutlich erkennbar sind.



Abb. 83: *D. marginalis*-Ei (rot eingrahmt) im Blattstiel einer Pflanze des Brennenden Hahnenfußes *Ranunculus flammula* aus einem der Versuchsaquarien.

Nachdem dies geschehen war, wurden die Imagines entfernt und täglich nach geschlüpften Käferlarven und Kaulquappen gesucht, solange bis in beiden Becken von jeder der drei Tierarten mindestens eine Larve gefunden wurde. Der „Brennende Hahnenfuß“ wurde deshalb als Eiablagesubstrat benutzt, da seine dicken Sprossachsen und Blattstiele besonders gute Eiablagemöglichkeiten bieten und die darin abgelegten *Dytiscus*-Eier gut sichtbar und daher leicht zu finden sind (Abb. 83).

4.2.5 Eiablage- und Schlupfzeitenvergleiche verschiedener *Dytiscus*-Arten (Versuchsreihe 6)

In den Jahren 1998 und 1999 wurde der Schlupfzeitbeginn von fünf der sieben einheimischen *Dytiscus*-Arten miteinander verglichen (Tab. 14). Nur die kleinste, der *D. semisulcatus*, und die größte einheimische Art, der *D. latissimus*, wurden nicht berücksichtigt, da die Larven beider Arten eine auffallend andere Gestalt und Lebensweise haben als die fünf anderen einheimischen Arten und im Gegensatz zu diesen nachweislich auf Trichopterenlarven als Beutetiere spezialisiert sind (1916c, 1923b, JOHANSSON & NILSSON 1992). Außerdem ist bekannt, daß der sog. Schwarzbauch (*D. semisulcatus*) schon im Spätherbst mit der Eiablage beginnt (z.B. NAUMANN 1955). Von der östlich verbreiteten und dem *D. marginalis* morphologisch sehr ähnlichen Art, dem *D. circumcinctus*, konnten leider nur zwei Weibchen gefangen werden.

Da die Käferarten gezwungenermaßen aus verschiedenen geographischen Regionen stammten, wurde versucht auch innerhalb der Arten eine möglichst breite geographische Streuung zu erzielen. Dadurch sollten die geographischen Unterschiede zwischen den Arten nicht größer als zwischen den Individuen einer Art sein.

Die Käfer wurden im Herbst gefangen und nach Arten und Herkunft getrennt mit ausgeglichenem Geschlechterverhältnis in die Versuchsbecken gesetzt. Sobald eines der Weibchen kopuliert hatte, was leicht an der vom Männchen dem Abdomen angeklebten Kittsubstanz (z.B. WESENBERG-LUND 1943) erkennbar ist, wurde es der „Population“ entnommen und alleine in eines der bis dahin leerstehenden Aquarien gesetzt. Spätestens im Dezember waren alle Weibchen verpaart und alle 24 Becken besetzt. Die Tiere wurden alle zwei bis drei Tage mit frisch getöteten Moderlieschen *Leucáspius delineátus*, mit Mehlkäferlarven *Tenebrio molitor*, mit tiefgefrorenen Zuckmückenlarven *Chironomus crystallinus* oder mit Regenwürmern *Lumbricus spec.* gefüttert. Alle Tiere erhielten stets die gleiche Futtermenge, die sich ungefähr am Bedarf orientierte. Die Menge war meist knapp bemessen, da, wie einige Fälle gezeigt haben, größere Nahrungsreste leicht zu starken Wasserverschmutzungen geführt hätten, was vermieden werden sollte.

Tab. 14: Herkunft der 43 Weibchen von 5 verschiedenen *Dytiscus*-Arten, die für die Vergleiche der Eiablagezeiten verwendet wurden.

Art	Unters.- Jahr	Herkunft			Anzahl E
		Region	°Länge	°Breite	
<i>D. marginalis</i> Linnaeus, 1758	1998	Rotterdam (NL)	O 4,3	51,9	2
		Zucht (Bonn (D))	O 7,1	50,7	3
		U1 (D)	O 7,1	50,7	4
	1999				4
		Liberec (CZ)	O 15,3	50,8	1
		Lublin (PL)	O 22,6	51,2	3
<i>D. circumcinctus</i> Ahrens, 1811	1999				2
<i>D. lapponicus</i> Gyllenhal, 1808	1998	Kiel (D)	O 10,1	54,4	4
<i>D. circumflexus</i> Fabricius, 1801	1998				5
		Harlingen (NL)	O 5,4	53,2	2
	1999	Oostende (B)	O 2,9	51,2	2
<i>D. dimidiatus</i> Bergsträsser, 1778	1998	Brandenburg (D)	O 13,1	53,2	1
		Kiel (D)	O 10,1	54,4	2
		Brière (F)	W 2,2	47,4	3
	1999				2
		Lublin (PL)	O 22,6	51,2	3

Die Versuchsbecken enthielten neben der in Kap. 4.2.1. beschriebenen „Grundausrüstung“ jeweils einen ebenfalls mit Quarzkies gefüllten Kunststoff-Blumentopf mit einer etwa 10 cm großen Pflanze des Brennenden Hahnenfußes *Ranunculus flammula*, in der die Käfer ihre Eier ablegen sollten. Jede Pflanze hatte nur 5-8 Blätter, damit die tägliche Suche nach den Eiern nicht zuviel Zeit in Anspruch nahm. Außerdem schwamm in jedem Aquarium ein etwa 5 * 5 * 3 cm messendes Korkrindenstück, auf dem die Käfer „an Land“ gehen konnten.

Die tägliche Eiersuche begann jeweils am 1. Februar und endete jeweils, nachdem das erste Ei gefunden wurde (Abb. 82). Zusätzlich wurde der Kiesgrund nach heruntergefallenen Eiern abgesucht. Wenige Tage nach der ersten Eiablage wurde die betreffende Imago entnommen, damit die Eientwicklung ungestört ablaufen konnte. Danach wurde täglich nach den ersten geschlüpften Larven pro Becken gesucht, um den genauen Schlupfzeitbeginn zu bestimmen.

4.3 Datenauswertung

4.3.1 Beutevergleiche (Versuchsreihen 1-3)

Bei den Untersuchungen zum Einfluß des Nahrungsangebots auf die Entwicklung des *D. marginalis* wurden im Wesentlichen fünf Vergleichsgrößen unterschieden. Drei davon ergaben sich aus dem Ablauf des Kannibalismusgeschehens in den Becken. Sowohl die Häufigkeiten als auch die Termine der Kannibalismusereignisse dienten als Meßgrößen der

„Aggressivität“ der Käferlarven. Dabei wird durch eigene Beobachtungen trotz widersprechender Literaturangaben angenommen, daß die Aggressivität bzw. die Aktivität und damit die Begegnungswahrscheinlichkeit der Tiere variabel ist und in starkem Maße vom der Wohlbefinden der Larve abhängt. Laut Literatur (z.B. BLUNCK 1923a, WESENBERG-LUND 1943, NAUMANN 1955) ist den *Dytiscus*-Larven, unabhängig von den Umweltbedingungen, generell eine so stark ausgeprägte Kannibalismusbereitschaft eigen, daß grundsätzlich niemals zwei Tiere gleichzeitig in einem Aquarium aufgezogen werden können.

Wenn in den Aquarien das Wohlbefinden der Larven vor allem vom Ernährungszustand und der Nahrungsverfügbarkeit abhängig ist, dann soll u.a. der Kannibalismusverlauf in den Aquarien, als Ausdruck der Aggressivität, Meßgröße für die Güte der angebotenen Nahrung sein. So dürfte in einem Becken mit pessimalem Nahrungsangebot die Kannibalismuswahrscheinlichkeit deutlich höher sein als bei günstigerem Nahrungsangebot. Dies hätte zur Folge, daß bei weniger ansprechendem Nahrungsangebot die Kannibalismusereignisse relativ früher erfolgen würden; sei es, daß dadurch die Schwimmaktivitäten zur Nahrungssuche gesteigert werden und die Käferlarven sich dann öfter begegnen oder daß die Reizbarkeit der Tiere durch den Nahrungsmangel erhöht wird. Folglich würde sich die Güte der Beutetiere auf die Selbstregulation der Populationsgrößen des Gelbrandkäfers auswirken.

So wurden hier die Versuchsansätze anhand der Summe der Tiere, die sich pro Ansatz mindestens bis zur Verpuppung entwickelt haben, der Dauer bis zum ersten Kannibalismusereignis und der Dauer bis zum ersten Kannibalismusereignis nach der ersten Häutung miteinander verglichen.

Die vierte Vergleichsgröße war die Ausnutzung des Nahrungsangebots, was zusätzliche Aussagen zur Attraktivität bzw. Nutzbarkeit verschiedener Beutetierarten ermöglicht. Die Nahrungsnutzung wurde durch die regelmäßigen Zählungen der jeweils bis zur Kontrolle von den Larven verschont gebliebenen potentiellen Beutetiere beschrieben.

Schließlich wurden die gemessenen Körpergrößen der aus den Larven der Versuche resultierenden Imagines ausgewertet, indem deren relative Volumina (Länge * Breite * Höhe) berechnet und mit den Daten aus dem Freiland verglichen wurden. Dies erlaubte Angaben zum Einfluß der Nahrung auf die Körpergröße der Käfer.

In allen Fällen, in denen zu diesen fünf Vergleichsgrößen binäre Tests zur Korrelation möglich waren, wurden diese als Rangkorrelationen nach Spearman bzw. Kendall (SACHS

1997) mit dem Programm SPSS for Windows Student Version 6.1 durchgeführt und die entsprechenden Signifikanzniveaus in den Darstellungen angegeben.

4.3.2 Prädationswirkungen im Vergleich mit Nahrungskonkurrenten (Versuchsreihe 4)

Für den Vergleich der maximalen Quappenmengen, die verschiedene Prädatoren bei einseitiger Ernährung verzehren können, wurde aus den mindestens 20 ermittelten Werten pro Art das arithmetische Mittel des Quappenverzehrs pro Tag berechnet. Bei den Angaben zu den einzelnen Larvenstadien des *D. marginalis* wurde jeweils die gesamte Quappenanzahl, die zwischen den Häutungen gefressen wurde, gezählt und durch die Anzahl der Tage geteilt. Grundsätzlich wurden nur die Werte verwendet, welche von Intervallen stammen, bei denen mindestens 50 Kaulquappen bis zur Kontrolle übrig geblieben sind. Dadurch sollten Absenkungen der Freßmengen durch ungleiche Nahrungsverfügbarkeiten vermieden werden.

Zur Berechnung des theoretischen Prädationsdruckes einer Tierpopulation auf die Kaulquappen früh ablaichender Froschlurche sind außer der Fraßintensität pro Tier noch weitere Angaben nötig:

- 1) die Anzahl der sich in einer Saison im Gewässer befindenden Individuen der anwesenden Prädatorenarten,
- 2) die mittlere Mortalitätsrate der Prädatoren einer Art während der Larvalphase der Froschlurche,
- 3) die mittlere Zeit, in der die Prädatoren einer Art gleichzeitig mit den Kaulquappen im Gewässer anwesend sind.

Zu den Häufigkeiten der Prädatoren lieferten die Untersuchungen des E+E-Vorhabens unterschiedlich genaue Angaben. Im Falle der *Aeshna*-Larven und der *Notonecta*-Imagines liegen zwar ungenaue, aber immerhin vergleichbare Angaben zu Häufigkeiten und Mortalitäten vor. Bei den Molchen lieferten die Daten der An- und Abwanderungshäufigkeiten, gemessen an den Fangzäunen, brauchbare Häufigkeitsangaben, die nahe bei den realen Abundanzen lagen (z.B. SCHÄFER 1993, KNEITZ, ST. 1998).

Ausgerechnet bei den Larven des Gelbrandkäfers ist die Genauigkeit der Populationszahlen am geringsten. Aufgrund der hier vielfach höheren Mortalität unter den Larven gegenüber den Imagines und den anderen Prädatoren (INDEN-LOHMAR 1997, KNEITZ, ST. 1998), können hier

aus den ermittelten Eizahlen und den Reproduktionserfolgen nur äußerst grobe Schätzungen zu den mittleren Häufigkeiten der Larvenstadien durchgeführt werden. Da die Dauer der drei Stadien außerdem sehr kurz ist, wäre der Versuch einer Populationsgrößenschätzung während der Entwicklung, ganz im Gegensatz zu den sich sehr langsam entwickelnden Libellenlarven, nicht möglich gewesen. Zu viele Markierungen wären durch die rasch aufeinanderfolgenden Häutungen verloren gegangen. So wurde hier mit Hilfe von Literaturdaten und eigenen Beobachtungen versucht, sich den tatsächlichen Häufigkeitsverhältnissen begründet zu nähern (Tab. 15).

Unter Berücksichtigung der Mortalität wurden die geschätzten Populationsgrößen der Alttiere unter den Imagines (Kap. 2.4.2.3.4) in den jeweils folgenden Sommermonaten als entscheidender Faktor zur Schätzung der L1-Larven verwendet. Die mittlere Mortalität der Imagines vom Beginn bis zum Ende der Eiablage wurde hier aufgrund der Ergebnisse der Sequentiellen Populationsgrößenabschätzungen (\tilde{N}_s) auf $1/3$ geschätzt. Dies ergibt eine Populationsgröße, die im März zu Beginn der Eiablagezeit 1,5-mal größer ist als der Alttieranteil (\tilde{A}) im Juni. Daraus resultiert für die Berechnung der Häufigkeit der L1-Larven (\bar{N}_{L1}) der Faktor $1,5 \tilde{A}$ und bei jener der Imagines (\bar{N}_{Im}) der Faktor $1,25 \tilde{A}$, da hier anstatt der Anfangs- die mittlere Häufigkeit der Imagines im Frühjahr benötigt wird (Tab. 15).

Weil von einem Geschlechterverhältnis von 1:1 ausgehend (Kap. 2.4.2.3.5) nur jedes zweite Tier Eier legen kann, wurde die Gleichung von \bar{N}_{L1} durch den Faktor $0,5$ ergänzt (Tab. 15). Auch die Eizahl pro Muttertier ist leider nur sehr ungenau aus der Literatur bekannt. Am ausführlichsten schreibt BLUNCK (1913c) darüber. Er vermutet, daß ein Weibchen in einem Frühjahr mindestens 500, wahrscheinlich im Durchschnitt 1000 und kaum mehr als 1500 Eier legt. Auch sind die etwa 100 Ovariolen mit je 11 bis 13 Kammern in der Lage, in einer Saison vergleichbare Zahlen von 1100 bis 1300 Eiern zu produzieren (NEEDHAM & BETTEN 1901).

Bei eigenen Zuchtansätzen waren die Eizahlen stets deutlich niedriger. Da jedoch dabei nicht genug Eiablagemöglichkeiten vorhanden waren und die Eiablagen im Zimmeraquarium stattfanden, kann auch hier die mittlere Eizahl nur grob geschätzt werden. So wurden hier etwa 100 bis 300 Eier pro Weibchen vermutet. Dies läßt jedoch keine Rückschlüsse auf die Freilandverhältnisse zu.

Die Höchstzahl, die Blunck beobachten konnte, lag bei 203 Eiern innerhalb von vierzehn Tagen im Mai. Da dieser Käfer aber vermutlich von Anfang März bis in den Juni Eier gelegt hat, wäre auch hier eine vierstellige Gesamtzahl anzunehmen. Ungewiß bleibt jedoch, ob dieser Käfer kontinuierlich Eier legte oder ob es Unterbrechungen gab. Auch bei den

„naturnahen“ Untersuchungen von BAUER (1986) hat von drei beobachteten Weibchen nur eines mehr als 250 Eier in einer Saison abgelegt.

Da Blunck schreibt, daß ein sehr hoher Prozentsatz der Eier bereits während der Embryonalentwicklung zugrunde geht, wurde in der vorliegenden Arbeit mit einer mittleren Larvenschlupfzahl von **100** gerechnet (Tab. 15), was auch ungefähr den eigenen Aquarienbeobachtungen entspricht.

Bei einer geschätzten Mortalität von etwa 50% bis zum Ende und der Hälfte davon in der Mitte des ersten Stadiums beträgt die Anzahl der Larven im Mittel 75% der Schlupfanzahl. Deshalb wird das Teilprodukt noch mit dem Faktor **0,75** multipliziert (Tab. 15).

Tab. 15: Darstellung der Berechnungen der mittleren Populationsgrößen und der mittleren Verweildauern der untersuchten Kaulquappenprädatoren während der Zeit, in der Kaulquappen im Gewässer waren; \tilde{A} = geschätzter Altieranteil der Population im Juni (Kap. 2.4.2.3.4); F1/0 = letztes und vorletztes Larvenstadium; Im = Imagines; J = geschätzter Jungtieranteil der Population im Juni (Kap. 2.4.2.3.4); L1, L2 oder L3 = 1., 2. oder 3. Larvenstadium; N = Gesamtpopulationsgröße einer Vegetationsperiode in einem Gewässer; \bar{N} = abgeschätzte Gesamtpopulationsgröße einer Vegetationsperiode in einem Gewässer; \tilde{N}_S = Schätzwert der Sequentiellen Schätzmethode (Kap. 2.4.2.3.4); Als Angaben zur Verweildauer der *Dytiscus*-Larvenstadien wurden die eigenen Zuchtresultate (vgl. Kap. 4.4.2.2.), in Abstimmung mit den Ergebnissen von KORSCHOLT (1924), verwendet. Alle Angaben zu den Molchen stammen von SCHÄFER (1993), die zu den Libellen von INDEN-LOHMAR (1997) und jene zu den Wanzen von WENZEL (1995).

Art - Entwicklungsstadium	Schätzung der mittleren Populationsgröße (\sim)	Mittlere Verweildauer \sim (Tage)
<i>Dytiscus marginalis</i> – L1	$\bar{N}_{L1} = 1,5\tilde{A} * 0,5 * 100 * 0,75$	14
<i>Dytiscus marginalis</i> – L2	$\bar{N}_{L2} = \sqrt{\bar{N}_{L1} * \bar{N}_{L3}}$	12
<i>Dytiscus marginalis</i> – L3	$\bar{N}_{L3} = \tilde{J} * 1,5$	28
<i>Dytiscus marginalis</i> – Im	$\bar{N}_{Im} = 1,25\tilde{A}$	105
<i>Notonecta glauca</i> - Im	$\bar{N} = \tilde{N}$	30
<i>Aeshna cyanea</i> – F1/0	$\bar{N} = \tilde{N} * 2,03$	90
<i>Triturus vulgaris</i> - Im	$\bar{N} = N / 2$	89
<i>Triturus alpestris</i> – Im	$\bar{N} = N / 2$	78
<i>Triturus cristatus</i> - Im	$\bar{N} = N / 2$	97

Zur Berechnung der mittleren Häufigkeiten der L3-Larven (\bar{N}_{L3}) wurden die abgeschätzten Häufigkeiten der sich daraus entwickelten Imagines, also der Jungtiere (**J**) der entsprechenden Saison (Kap.2.4.2.3.4) verwendet. Auch hier wird vermutet, daß etwa die Hälfte der Tiere des dritten Larvenstadiums nicht den Imaginalschlupf vollzieht Daraus ergibt sich wiederum

die mittlere Populationsgröße, indem die Anzahl der sich erfolgreich entwickelten Käfer eines Jahres mit **1,5** multipliziert wird.

Als Häufigkeitswerte für die L2-Larven (\bar{N}_{L2}) wurden hier die sich aus gleichmäßiger Mortalität ergebenden geometrischen Mittelwerte von \bar{N}_{L1} und \bar{N}_{L3} verwendet. Vermutlich verläuft im Freiland die Mortalität nicht kontinuierlich. Da jedoch keine Hinweise zu den Populationsschwankungen während der Entwicklung vorliegen, bleibt hier keine andere Möglichkeit, als mit einer kontinuierlichen Mortalität zu rechnen.

Die mittlere Verweildauer, die absoluten Häufigkeiten und die Mortalitätsraten der Prädatoren wurden für alle Berechnungen als Konstanten verwendet und, so weit es ging, den Projektuntersuchungen entnommen. Für die Molche wurden die Angaben von SCHÄFER (1993) bzw. KNEITZ, ST. (1998), für die Libellen die von RAU (1996) und INDEN-LOHMAR (1997) und für die Wanzen die von WENZEL (1995) verwendet.

I.d.R. fand die Entwicklung der Kaulquappen von Ende März bis Mitte Juli statt, und so waren die Häufigkeiten der Prädatoren nur während dieser Zeit von Interesse.

Da die Libellenlarven der Art *Aeshna cyanea* mindestens einmal im Gewässer überwintern müssen, sind sie grundsätzlich zur Schlupfzeit der Kaulquappen bereits anwesend. Der Imaginalschlupf war zur Hälfte Ende Juni, also vor der Metamorphose der betreffenden Froschlurche, abgeschlossen. So lebten die Libellenlarven im Mittel etwa 90 Tage mit den Quappen im gleichen Lebensraum.

Auch die Rückenschwimmer entwickelten sich zum größten Teil gleichzeitig mit den betreffenden Froschlurchen und erreichten im Untersuchungsgebiet im allgemeinen Mitte Juni das Imaginalstadium. Da von diesen Tieren aber vor allem die Imagines als Prädatoren in Frage kommen, beträgt die potentielle Prädationszeit zu den Kaulquappen nur ungefähr 1 Monat bzw. 30 Tage.

Die adulten Molche waren stets fast komplett vor dem Schlupf der ersten Kaulquappen in den Untersuchungsgewässern anwesend und verließen diese entsprechend den Angaben von SCHÄFER (1993) im Mittel 89, 78 bzw. 97 Tage nach dem Schlupf der ersten Kaulquappen wieder. Dies deckt sich auch mit den Angaben von BLAB & VOGEL (1989), die ihre Werte aus eigenen Untersuchungen in einem Gewässer des U2 beziehen.

Die *Dytiscus*-Larven waren die einzigen Prädatoren, die ihre gesamte Entwicklung in der Gesellschaft von Kaulquappen durchliefen und dabei die gesamte Larvalzeit der Braunfrösche und Erdkröten zum Verzehr von Kaulquappen ausnutzen konnten. Die Mittelwerte der jeweiligen Dauer der drei Larvenstadien, welche somit den Entwicklungszeiten entsprechen, gehen aus den eigenen Untersuchungen (Kap. 4.4.2.2) hervor und stimmen mit den umfangreichen Ergebnissen von KORSCHOLT (1924) gut überein. Die Imagines des Gelbrandkäfers waren dagegen stets während der gesamten Quappenphase, also etwa 105 Tage, im Gewässer.

4.3.3 Eiablage- und Schlupfzeitenvergleiche verschiedener *Dytiscus*-Arten (Versuchsreihe 6)

Der Vergleich von Eiablage- und Schlupfzeiten der Larven der fünf untersuchten Gelbrandkäferarten bezieht sich jeweils auf die ersten Nachkommen eines Muttertieres. Also wurde hier ausschließlich der Beginn der Entwicklungsperioden berücksichtigt. Zum Vergleich der Entwicklungszeiten wurden die Tiere nach Arten zusammengefaßt. Dies ergab, bezogen auf die Zeit, jeweils den Anteil der Tiere einer Art, die bereits mit der Eiablage begonnen hatten bzw. deren Larven bereits geschlüpft waren.

Die beiden Untersuchungsjahre werden sowohl zusammengefaßt als auch getrennt betrachtet. Dabei werden die Zeitreihen der Arten untereinander auf signifikante Unterschiede hin mit dem U-Test nach Wilcoxon, Mann und Whitney (SACHS 1997) überprüft. Dieser Test zum Vergleich zweier unabhängiger Stichproben wird deshalb verwendet, weil aufgrund der Vermutung, daß die Entwicklungszeiten auch temperaturabhängig sind, hier wahrscheinlich keine Normalverteilung der Daten vorliegt. Da hier generell nur nach Unterschieden unbekannter Art gesucht wurde, durften nur zweiseitige Tests durchgeführt werden (SACHS 1997).

Als Lagemaße zur differenzierten Beschreibung der Ergebnisse dürfen hier, ebenfalls wegen der unbekanntenen Verteilung der Daten, anstatt Mittelwert und Standardabweichung nur der Median und die Quartile verwendet werden. Zwar ist der Mittelwert, wenn er denn angewendet werden darf, die genauere der beiden Lokalisationsmaße (HARMS 1988), doch hat der Median hier den Vorteil, daß auch die Tiere, die gar keine Eier gelegt haben, berücksichtigt werden können. So gibt im vorliegenden Falle der Median an, wie lange es dauert, bis die Hälfte der Käfer einer Art mit der Eiablage begonnen hat.

4.4 Ergebnisse

4.4.1 Temperaturentwicklung in den Versuchsaquarien

Zur Beschreibung der klimatischen Verhältnisse bei den vergleichenden Futtertierversuchen 1997 und 1998 sind vor allem die Wassertemperaturen von April bis Juli interessant. Für die Vergleiche der Eiablagezeiten 1998 und 1999 interessieren zusätzlich noch die Temperaturen während der Überwinterung der Imagines vor der Eiablage.

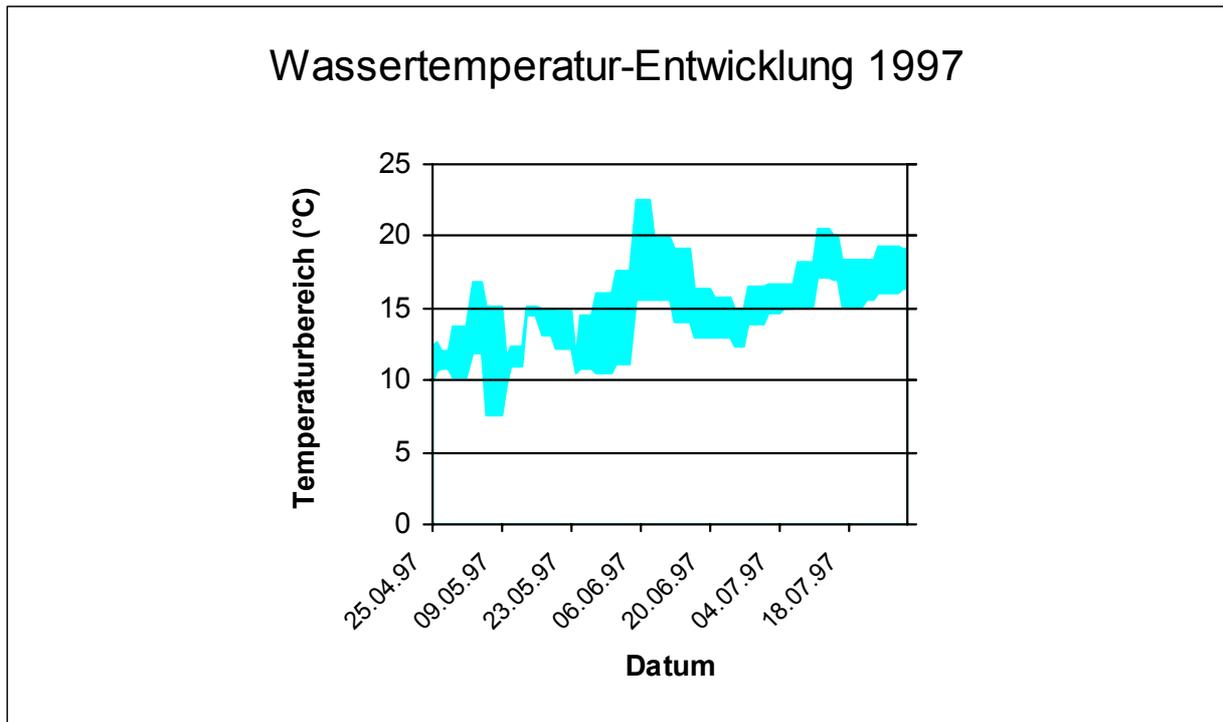


Abb. 87: Entwicklung der Wassertemperatur in den Versuchsbecken im Frühjahr und Sommer 1997. Das blaue Band ist durch die Temperaturminima und -maxima pro Tag begrenzt.

Im ersten Untersuchungsjahr wurde die Wassertemperatur nur während der Versuche vom 24.4. bis 30.7. gemessen und lag zwischen 7,5°C und 23,5°C; im Mittel zwischen 13,2°C und 16,8°C (Abb. 87). Damit haben die Temperaturen ungefähr jenen im Freiland (U1) entsprochen, abgesehen vom Litoral der Untersuchungsgewässer, wo teilweise mehr als 30°C erreicht wurden (INDEN-LOHMAR 1997).

Bei Betrachtung der Extremwertentwicklungen der nächsten beiden Jahre zeigen sich zwischen 1997/98 (Abb. 88) und 1998/99 (Abb. 89) deutliche Unterschiede.

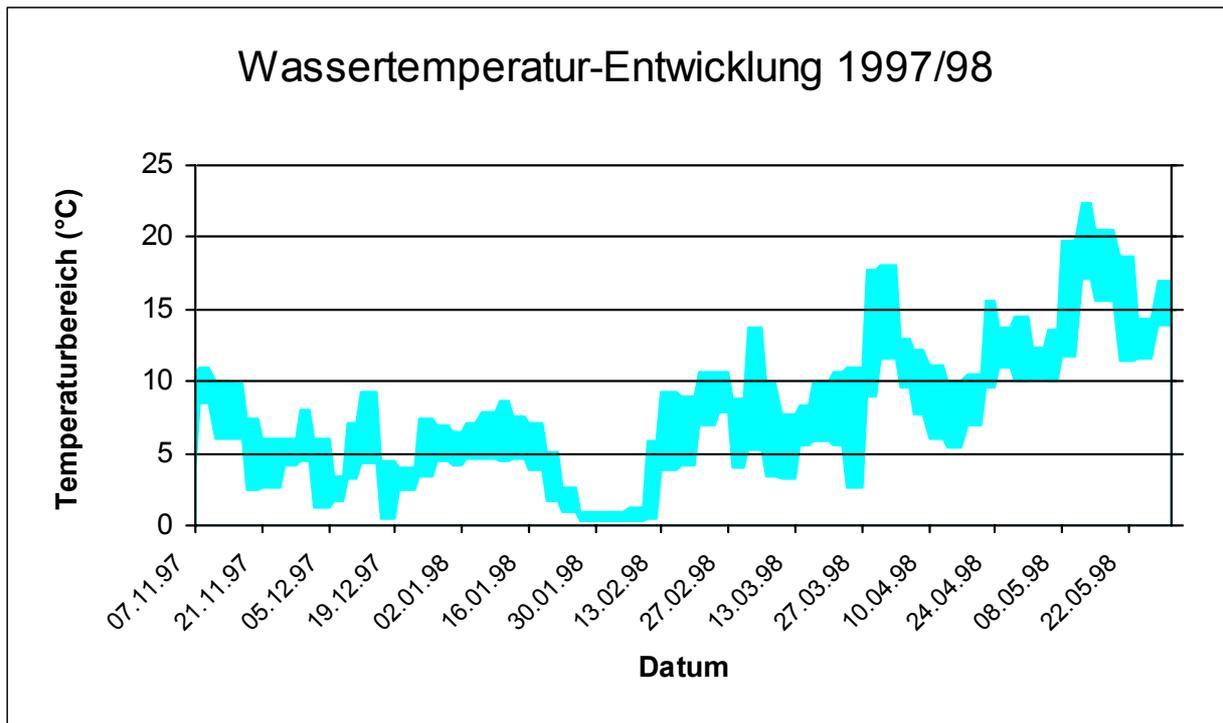


Abb. 88: Entwicklung der Wassertemperatur in den Versuchsbecken von Herbst 1997 bis Frühjahr 1998. Das blaue Band ist durch die Temperaturminima und –maxima pro Tag begrenzt.

1997/98 schwankte die Temperatur absolut zwischen $0,3^{\circ}\text{C}$ (Januar/Februar) und $22,4^{\circ}\text{C}$ (Mai). Die Mittelwerte der Extrema beliefen sich auf $5,8^{\circ}\text{C}$ bzw. $9,8^{\circ}\text{C}$. Im November und Dezember 1997 lag die Wassertemperatur in den Becken zwischen 0° und 10°C und fast den ganzen Januar 1998 über zwischen $4,5^{\circ}\text{C}$ und 8°C . In der ersten Februarhälfte lag sie ohne Veränderung nahe dem Gefrierpunkt, um dann Mitte Februar deutlich anzusteigen und danach 5°C nur noch ausnahmsweise zu unterschreiten (Abb. 88). Im Mai wurden, wie im April des Vorjahres, Temperaturen bis zu 23°C erreicht.

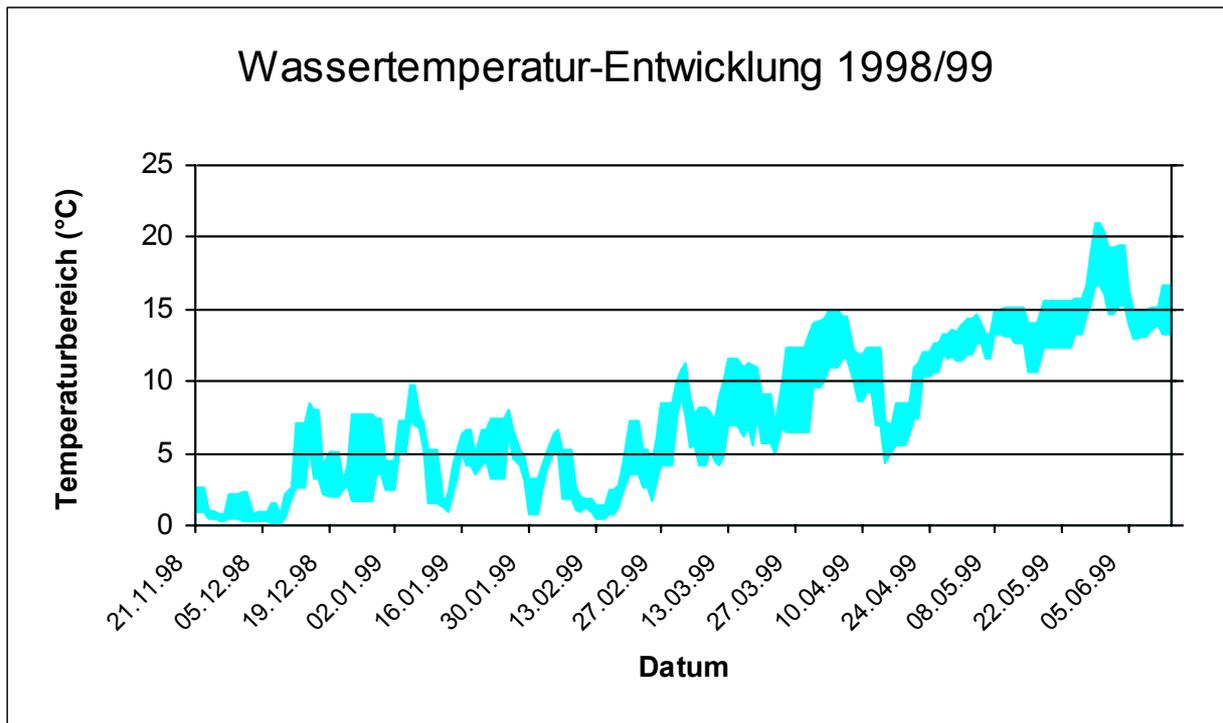


Abb. 89: Entwicklung der Wassertemperatur in den Versuchsbecken von Herbst 1998 bis Frühjahr 1999. Das blaue Band ist durch die Temperaturminima und –maxima pro Tag begrenzt.

Im dritten Untersuchungsjahr der Laborversuche (1998/99) waren die Extrema mit $0,2^{\circ}\text{C}$ im Dezember und 21°C im Mai, sowohl absolut als auch gemittelt, mit $5,7^{\circ}\text{C}$ bzw. $8,6^{\circ}\text{C}$ niedriger als im Vorjahr. Dabei waren vor allem die Maximalwerte mit ihrem um $2,2^{\circ}\text{C}$ niedrigeren Mittelwert erheblich geringer als im Jahr zuvor. Differenzierter betrachtet war es in den Aquarien insbesondere von Ende November (20.) bis Mitte Dezember (11.) mit nur $1,1^{\circ}\text{C}$ gegenüber $4,4^{\circ}\text{C}$ im Mittel erheblich kälter als 1997. Aber auch die Temperaturen von Mitte Dezember bis Ende Februar lagen mit $4,2^{\circ}\text{C}$ im Mittel um $0,4^{\circ}\text{C}$ unter jenen des Vorjahres (Abb. 89). 1999 kam es dann erst im März zu einem deutlichen Temperaturanstieg; also zwei Wochen später als 1998.

Die Temperaturentwicklung 1998/99 ist in der Abb. 89 deshalb feingliedriger dargestellt, da dafür die Temperaturextrema jeden Tag abgelesen wurden. Vorher wurden sie jeden dritten Tag abgelesen.

4.4.2 Beutevergleiche (Versuchsreihen 1-3)

4.4.2.1 Einfluß der Kaulquappendichte (Versuchsreihe 1)

Bei den Untersuchungen zum Einfluß der Kaulquappendichte auf den Entwicklungserfolg einer Käferlarvengemeinschaft war sowohl die Anzahl als auch die Terminierung der Kannibalismusereignisse zwischen den fünf verschiedenen Ansätzen sehr unterschiedlich und

verlief proportional zur Anzahl der angebotenen Quappen, unabhängig davon, was sonst noch an Futtertieren verfügbar war. Da ein großer Teil der Larven von Kannibalismusereignissen verschont blieb und sich bis zur Imago entwickeln konnte, wurden hier als Vergleichsgrößen für die Wachstumsbedingungen der 24 „Populationen“ zunächst die Verpuppungshäufigkeiten der Käferlarven pro Aquarium verwendet (Abb. 94).

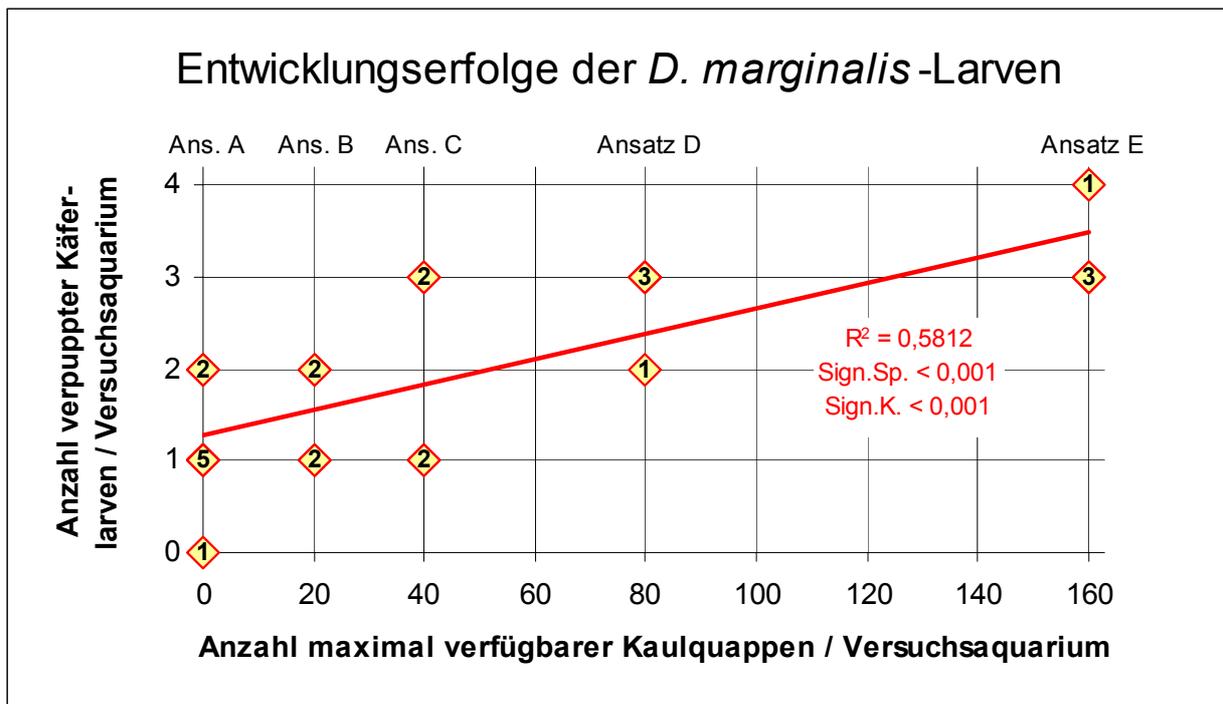


Abb. 94: Darstellung der Entwicklungserfolge der jeweils vier zu Beginn eingesetzten *D. marginalis*-Larven pro Versuchsaquarium (Verpuppungshäufigkeiten) in Abhängigkeit von der jeweiligen Kaulquappendichte. Die maximal verfügbare Quappenmenge gibt die Anzahl der Kaulquappen an, worauf die durch Prädation dezimierte Kaulquappenpopulation bei jeder Kontrolle ergänzt wurde. In den rautenförmig dargestellten Koordinaten ist jeweils die Anzahl der Versuchsaquarien mit gleichem Ergebnis angezeigt; Sign.Sp. = Signifikanzniveau nach Spearman, Sign.K. = Signifikanzniveau nach Kendall; R^2 = Korrelationskoeffizient der eingefügten Regressionsgeraden (rot) zu den Koordinaten.

In den vier Becken mit 10 Quappen pro Tag und Larve (Ansatz E) haben sich insgesamt 13 der 16 Larven bis zum Puppenstadium entwickelt, während es bei den 5 Quappen-Rationen (Ansatz D) 10 Käferlarven, bei 2,5 Quappen (Ansatz C) 8 und bei 1,25 Quappen (Ansatz B) 6 Käferlarven waren. In den 8 Aquarien ohne Kaulquappen (Ansatz A) entwickelten sich von den 32 eingesetzten Larven nur 9 bis zur Puppe. In einem Fall (Ansatz E) verpuppten sich sogar alle vier Larven. Auch der andere Extremfall trat einmal ein, indem in einem Becken des Versuchsansatzes A alle Larven zu Tode kamen. Die den Werten der Verpuppungshäufigkeiten pro Quappenanzahl genäherte Gerade und vor allem die Rangkorrelationen zeigen deutlich den positiven Zusammenhang von der Quappenhäufigkeit und Anzahl sich

vollständig entwickelnder Larven auf, auch wenn, wie im Versuchsansatz E, Kaulquappen die einzige Nahrungsquelle darstellen.

Allgemein sei bemerkt, daß in beinahe allen Todesfällen der Käferlarven Kannibalismus die Ursache war.

In den 23 der 24 Aquarien, in denen Kannibalismus erfolgte, fand in 10 Fällen das erste Kannibalismusereignis bereits im 1. Larvenstadium statt, also nicht erst dann, wenn der Quappenverbrauch pro Larve am höchsten war (Abb. 101). In 7 der 8 Becken ohne Kaulquappen fehlte bereits bei der ersten Kontrolle mindestens eine Käferlarve, was sonst in keinem Becken vorkam. Nur in den Aquarien, in denen ausschließlich und reichlich Kaulquappen angeboten wurden, fand jeweils das einzige Kannibalismusereignis erst im 3. Larvenstadium statt. In dem einen Becken, in dem kein Kannibalismus stattfand, wurde der Termin des Landganges der Larve zwecks Verpuppung für den statistischen Vergleich verwendet (Abb. 95, 96). Dabei ergaben die entsprechenden Rangkorrelationen Unterschiede mit höchst möglichen Signifikanzen.

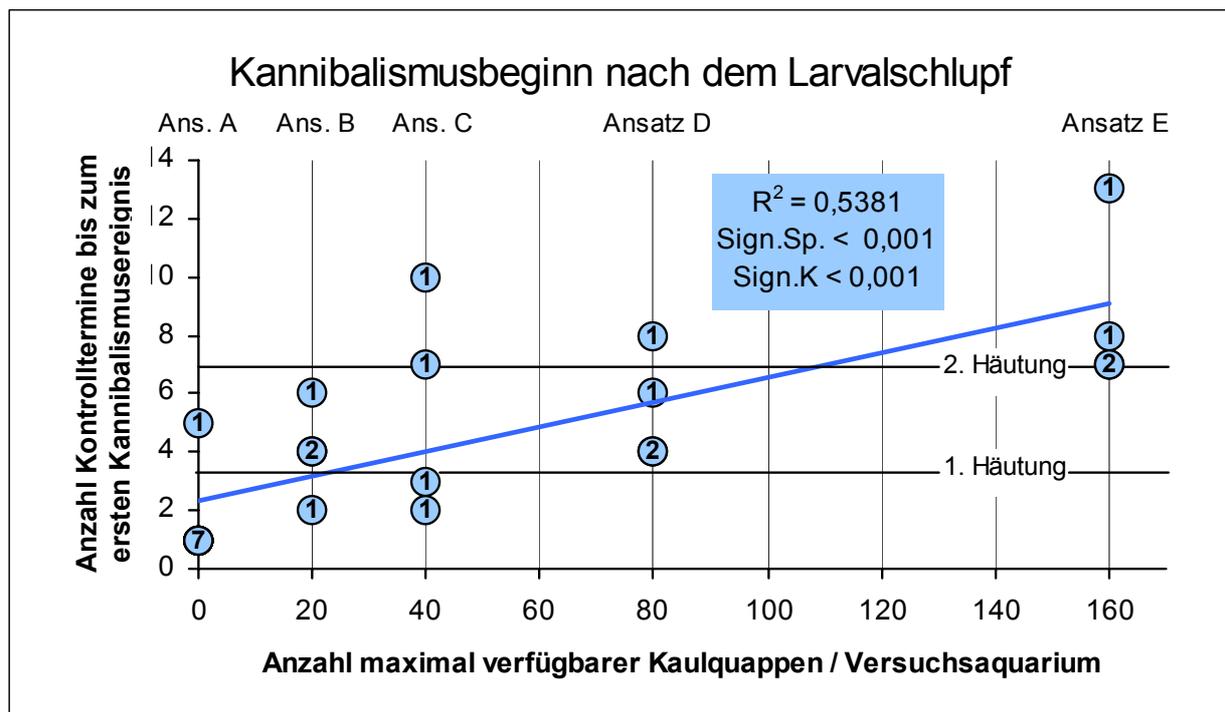


Abb. 95: Dauer bis zum ersten Kannibalismusereignis unter den vier *D. marginalis*-Larven pro Versuchsaquarium in Abhängigkeit von der jeweiligen Kaulquappendichte. Die maximal verfügbare Quappenmenge gibt die Anzahl der Kaulquappen an, worauf die durch Prädation dezimierte Kaulquappenpopulation bei jeder Kontrolle ergänzt wurde. In den kreisförmigen Koordinaten ist jeweils die Anzahl der Versuchsaquarien mit gleichem Ergebnis angezeigt. Zur Orientierung sind die Mittelwerte der beiden Häutungstermine angegeben; Sign.Sp. = Signifikanzniveau bei der Spearman-Rangkorrelation, Sign.K. = Signifikanzniveau bei der Rangkorrelation nach Kendall, R^2 = Korrelationskoeffizient der Regressionsgeraden (blau) zu den Koordinaten.

Im Vergleich der 1. Kannibalismustermine nach der ersten Häutung konnten nur die Becken, die auch Kaulquappen enthielten, miteinander verglichen werden (Abb. 96). Die Aquarien ohne Kaulquappen mußten diesbezüglich vernachlässigt werden, da es dort nicht möglich war, die vielen, im ersten Larvenstadium ihren Artgenossen zum Opfer gefallen *Dytiscus*-Larven sofort durch gleichaltrige so lange zu ersetzen, bis in jedem der Aquarien vier Tiere das zweite Larvenstadium erreicht hätten.

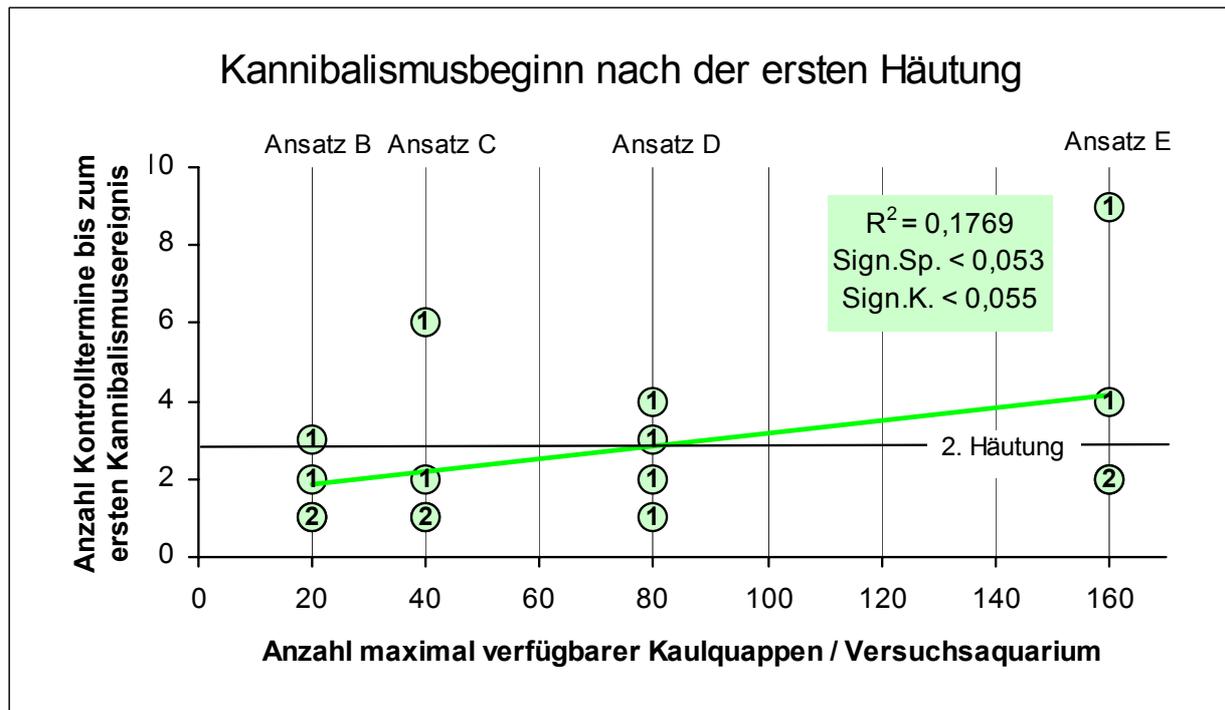


Abb. 96: Dauer bis zum ersten Kannibalismusereignis unter den vier *D. marginalis*-Larven pro Versuchsaquarium nach der ersten Häutung in Abhängigkeit von der jeweiligen Kaulquappendichte. Die maximal verfügbare Quappenmenge gibt die Anzahl der Kaulquappen an, worauf die durch Prädation dezimierte Kaulquappenpopulation bei jeder Kontrolle ergänzt wurde. In den kreisförmigen Koordinaten ist jeweils die Anzahl der Versuchsaquarien mit gleichem Ergebnis angezeigt. Zur Orientierung ist der Mittelwert der zweiten Häutungstermine angezeig. Der Ansatz A fehlt hier, da es dort nicht möglich war, die vor der ersten Häutung durch die vielen Kannibalismusereignisse hohen Verluste unter den Käferlarven auszugleichen. Sign.Sp. = Signifikanzniveau bei der Spearman-Rangkorrelation, Sign.K. = Signifikanzniveau bei der Rangkorrelation nach Kendall, R^2 = Korrelationskoeffizient der Regressionsgeraden (grün) zu den Koordinaten.

Doch auch ohne die quappenlosen Becken reichten für den Vergleich die Unterschiede aus, um eindeutige Signifikanzen bezüglich der Abhängigkeit der Dauer bis zum ersten Kannibalismusereignis von der Anzahl der Kaulquappen zu erhalten. Auch hier hat freilich das Aquarium ohne Kannibalismus den spätest möglichen Termin erhalten, indem der Termin des Landgangs verwendet wurde. Den zweithöchsten Wert erreichte jedoch ein Becken mit nur 2,5 Kaulquappen pro Käferlarve und Tag (Ansatz C), bei dem es erst gegen Ende der Entwicklung zur ersten und einzigen Tötung kam. Dadurch unterschieden sich die Larven dieses Beckens deutlich von ihren benachbarten Artgenossen mit gleicher Futterzusammensetzung.

Außer der Höhe der Entwicklungsraten und der Terminierung der Kannibalismusereignisse der Käferlarven entsprach auch die Größe der aus den Larven hervorgegangenen Imagines der Menge der gereichten Kaulquappen (Abb. 97). Leider stehen hier nur 15 Datenpaare mit nur einem der Tiere ohne Kaulquappenverzehr zur Verfügung. Von allen anderen Versuchsansätzen fließen immerhin mindestens drei Tiere ein. Die Datenmenge reicht leider auch nicht aus, um sie nach Geschlechtern differenzieren zu können.

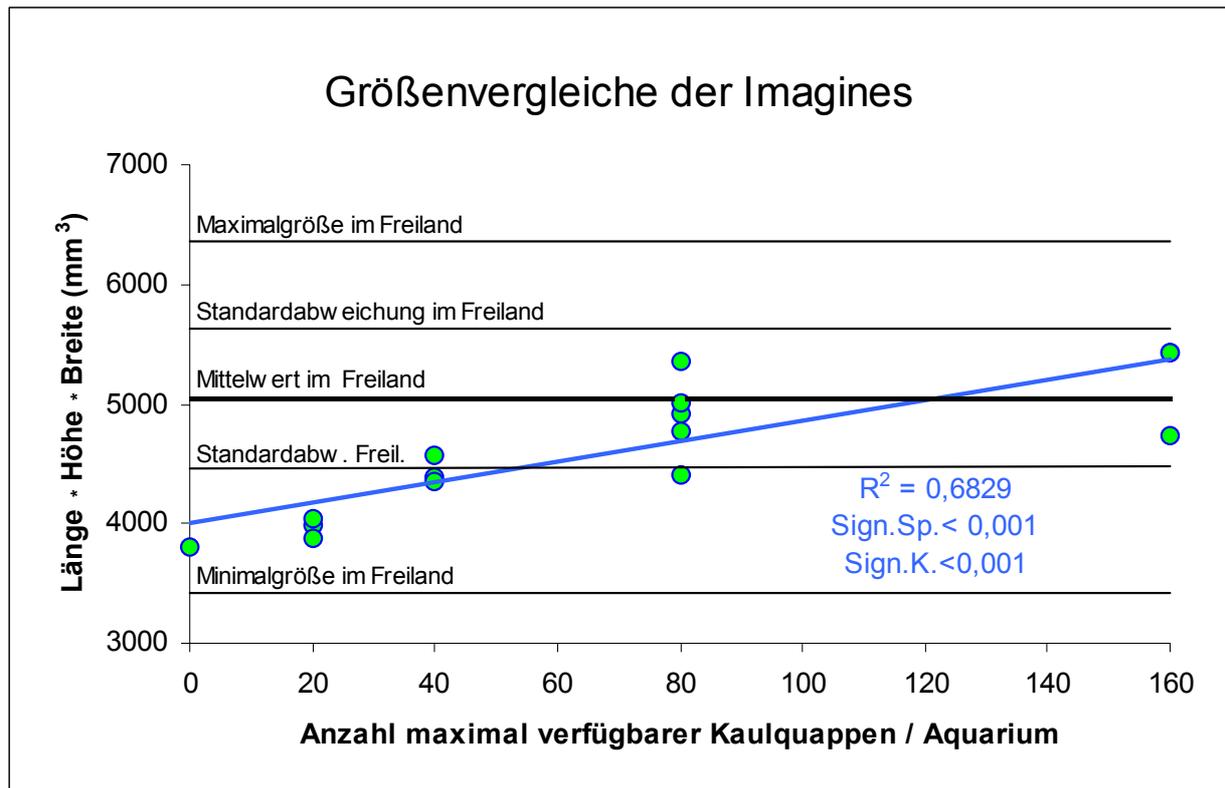


Abb. 97: Darstellung der „relativen Volumenangaben“ (Länge*Höhe*Breite) der gezüchteten Käferimagines in Abhängigkeit von den Kaulquappenhäufigkeiten in den Versuchsbecken, in denen die Käfer aufgewachsen sind. Die maximal verfügbare Quappenmenge gibt die Anzahl der Kaulquappen an, worauf die durch Prädation dezimierte Kaulquappenpopulation bei jeder Kontrolle ergänzt wurde. Zum Vergleich sind die Mittelwerte, die Standardabweichungen und die Extrema der im Freiland vermessenen „relativen Volumenangaben“ als Querbalken dargestellt. Sign.Sp. = Signifikanzniveau nach Spearman, Sign.K. = Signifikanzniveau nach Kendall; R^2 = Korrelationskoeffizient der Regressionsgeraden (blau);

Die Körpergrößen der Käfer, die in den Becken der Ansätze D und E aufgewachsen sind, entsprachen den mittleren Werten der mehr als 300 im Freiland vermessenen Tiere. Die Käfer der Ansätze mit weniger Quappennahrung waren dagegen auffallend kleiner. Zwischen den Ansätzen D und E sind keine Unterschiede erkennbar. Die zwei Daten vom Ansatz E reichen allerdings nicht aus, um einen aussagekräftigen Vergleich mit D zu ermöglichen. Insgesamt jedoch ist die Verteilung der Daten aller Ansätze mit denen der Entwicklungserfolge vergleichbar. Auch hier werden mit den Rangkorrelationen maximale Signifikanzen erreicht.

4.4.2.2 Die Ausnutzung des Nahrungsangebots (Versuchsreihen 1 u. 3)

Wie Einzelbeobachtungen zeigten, wurden von den Beutetierarten, die den *Dytiscus*-Larven angeboten wurden, nur wenige verschmäht. Nur für Schnecken und Egel ließen die Käferlarven gar kein Interesse erkennen, während adulte Molche zwar angegriffen, aber, im Gegensatz zu allen anderen Tiergruppen nicht überwältigt werden konnten. Imagines der kleinen Schwimmkäferarten wurden nur in sehr seltenen Ausnahmefällen gefressen. Alle anderen Futtertiere wurden vermutlich in großen Mengen verzehrt. Dabei war jedoch die Nahrungsausnutzung in den Becken je nach Futtertierart sehr unterschiedlich (Abb. 98, 99, 100). Während von allen anderen Beutetierarten i.d.R. bei der Beckenkontrolle noch viele Tiere übrig waren, obwohl diese sich zum Teil auch gegenseitig gefressen haben, wurden die Kaulquappen häufig restlos oder annähernd restlos von den älteren *Dytiscus*-Larven aufgefressen. In den hier nicht aufgeführten Ergebnissen der anderen Becken, auch jenen der Ansätze A und D, war die Art der Beutetiernutzung den gezeigten Beispielen sehr ähnlich.

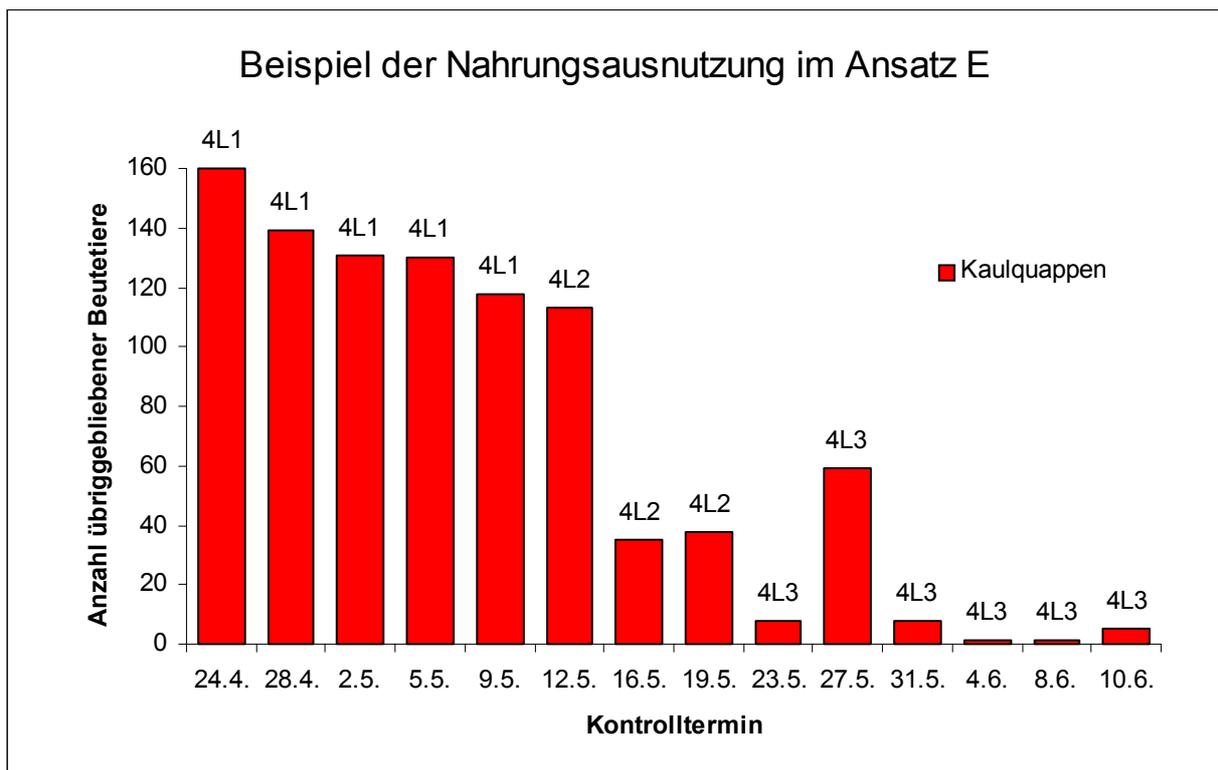


Abb. 98: Entwicklung des Nahrungsverbrauchs in dem einzigen Aquarium, in dem kein Kannibalismus stattgefunden hat. Die Höhe einer Säule entspricht der Anzahl der Kaulquappen, die bei einer Beckenkontrolle von den 160 Quappen, welche bei der jeweils vorhergehenden Kontrolle eingesetzt wurden, übrig geblieben sind. Über den Säulen sind Anzahl und Entwicklungsstadium der bei der Kontrolle lebend angetroffenen *Dytiscus*-Larven des Beckens angegeben. L1, L2, L3 = 1., 2. und 3. Larvenstadium.

Bei einseitigem Nahrungsangebot, in diesem Falle Kaulquappen, gibt die Intensität der Nahrungsausnutzung vor allem den steigenden Bedarf der Käferlarven mit zunehmendem

Alter wieder (Abb. 98). Schwankungen traten erst im dritten Larvenstadium auf und dürften auf die beobachteten Freßpausen von kurz vor bis kurz nach der Häutung zurückzuführen sein (z.B. KORSCHOLT 1924). So war auch an der finalen Appetitlosigkeit der großen Larven die Bereitschaft zur Verpuppung erkennbar und wurde zum zuverlässigen Indikator für die Umsetzung der Tiere in die erdgefüllten Verpuppungsbehälter.

Bei gemischtem Nahrungsangebot ließen sich vergleichbare Tendenzen wiederum nur bei den Kaulquappen erkennen, während der Verzehr anderer Futtertiere eher diffus verlief (Abb. 99, 100).

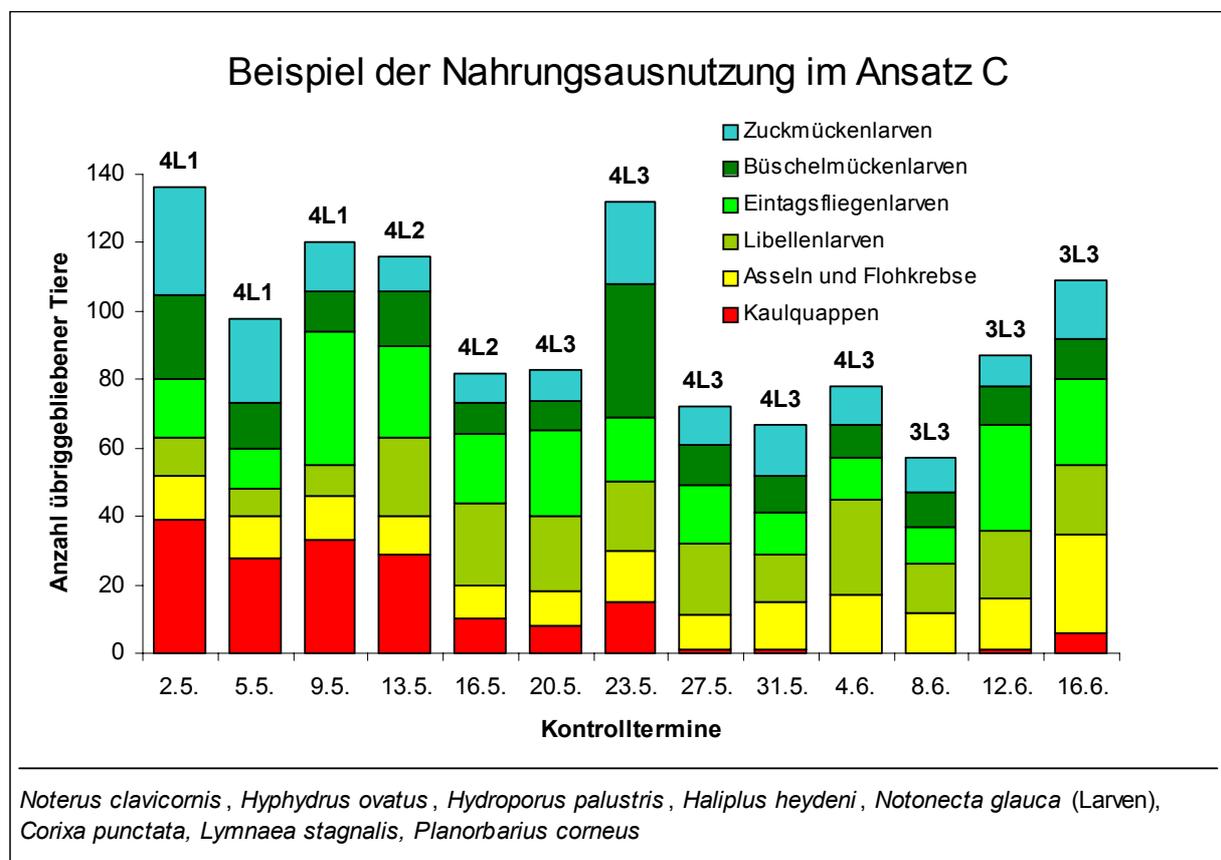


Abb. 99: Darstellung der Häufigkeiten der bei der Beckenkontrolle übriggebliebenen Tiere jener Arten, deren Häufigkeiten zwischen den Kontrollen abgenommen haben. Über den Säulen sind Anzahl und Entwicklungsstadium der bei der Kontrolle lebend angetroffenen *Dytiscus*-Larven des Beckens angezeigt. L1, L2, L3 = 1., 2. und 3. Larvenstadium; unterhalb der Graphik sind jene Arten genannt, die ohne Ausfälle während des gesamten Zeitraumes mit mindestens 5-10 Individuen in dem Aquarium lebten und demzufolge nachweislich nicht gefressen wurden.

Wie bereits erwähnt, hingen deren Verluste ja teilweise auch zusätzlich, vielleicht sogar überwiegend, von der gegenseitigen Prädation der Futtertiere ab. In keinem Falle jedoch wurde außer den Kaulquappen eine andere Tiergruppe innerhalb der vier Tage zwischen den Kontrollen auch nur annähernd eliminiert.

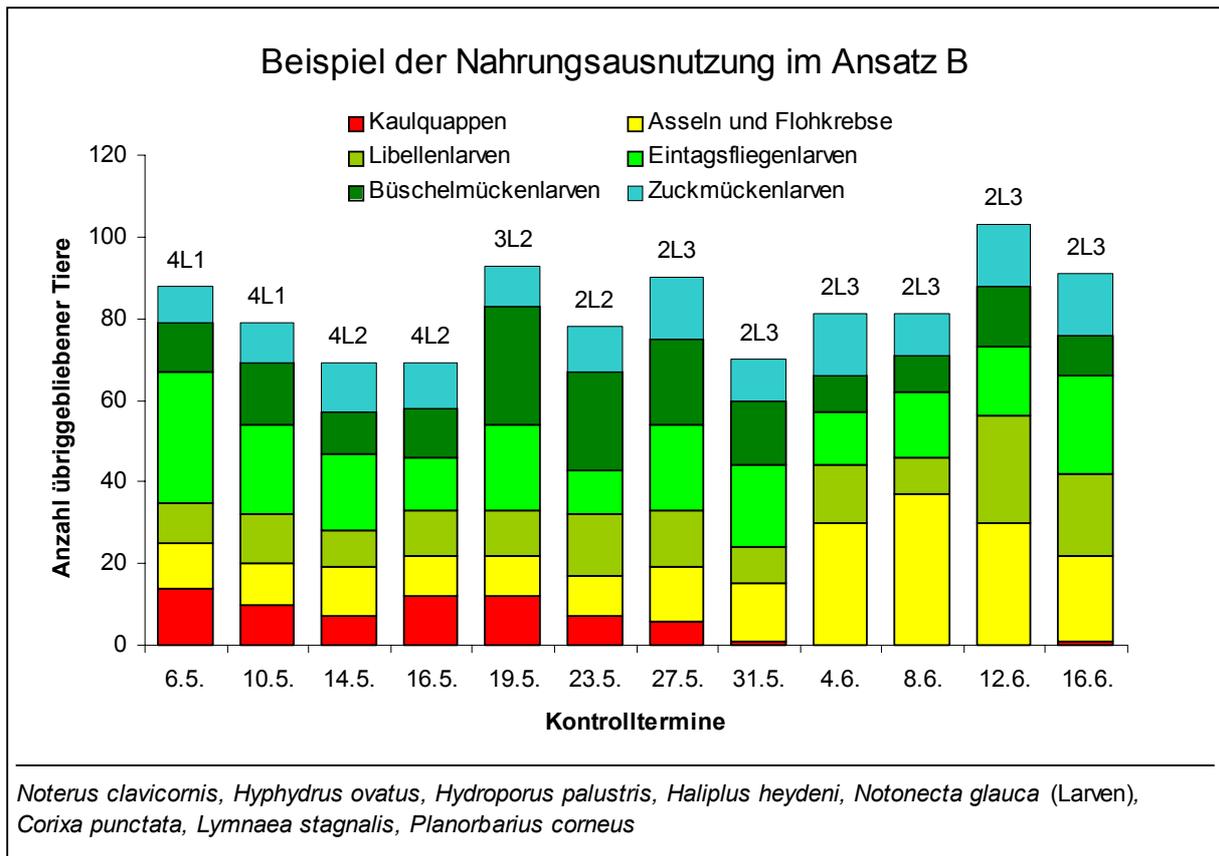


Abb. 100: Darstellung der Häufigkeiten der bei der Beckenkontrolle übriggebliebenen Tiere solcher Arten, deren Häufigkeiten zwischen den Kontrollen abgenommen haben. Über den Säulen sind Anzahl und Entwicklungsstadium der bei der Kontrolle lebend angetroffenen *Dytiscus*- Larven des Beckens angezeigt. L1, L2, L3 = 1., 2. und 3. Larvenstadium; unterhalb der Graphik sind jene Arten genannt, die ohne Ausfälle während des gesamten Zeitraumes mit mindestens 5-10 Individuen in dem Aquarium lebten und demzufolge nachweislich nicht gefressen wurden.

Das Muster der Kaulquappennutzung in den verschiedenen Ansätzen war vergleichbar, egal wie groß deren Anzahl im Aquarium war (Abb. 101). Lediglich die Dimension war verschieden. Demnach hätten in der Anfangszeit auch in den Becken mit wenigen Kaulquappen die Käferlarven, bezogen auf die Verfügbarkeit, ähnlich viele Quappen fressen können, wie in den Becken mit vielen Kaulquappen. Dann hätten erstere schon erheblich früher die komplette Quappenmenge ausnutzen müssen, wozu sie aber allem Anschein nach nicht oder nur bedingt in der Lage waren (Abb. 100, 101). In jedem Ansatz waren es nur die großen Käferlarven des letzten Entwicklungsstadiums, die imstande waren, keine oder nur einige wenige Kaulquappen übrigzulassen.

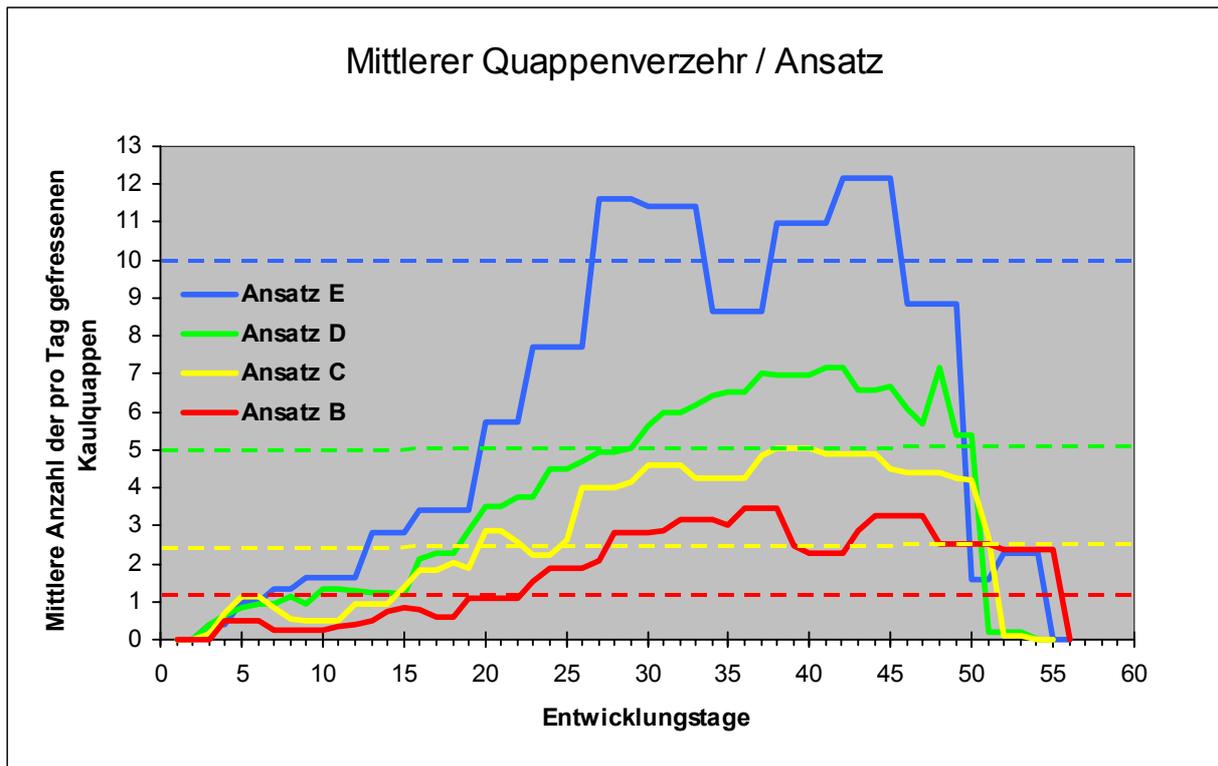


Abb. 101: Entwicklung des mittleren täglichen Quappenverbrauchs pro Käferlarve vom Schlupf bis zur Verpuppung in den Ansätzen B-E. Die gestrichelten Linien zeigen die Quappenmengen an, die eine Käferlarve des betreffenden Ansatzes im Mittel hätte verzehren können, wenn kein Kannibalismus stattgefunden hätte.

Bemerkenswert ist die Tatsache, daß der Entwicklungsverlauf der pro Käferlarven verzehrten Quappenmengen (Abb. 101) unabhängig von der durch den Kannibalismus bedingten unregelmäßigen Zunahme der pro Käferlarve verfügbaren Kaulquappen war. So war die Richtung im entsprechenden Kurvenverlauf stets ungefähr die gleiche. Im Mittel hat eine Larve des Ansatzes B während ihrer Entwicklung insgesamt 100 Kaulquappen verzehrt. Beim Ansatz C waren es 148, bei D 202 und bei E 335 Kaulquappen.

Ohne Kannibalismus hätten bei gleicher Entwicklungsdauer maximal 68, 135, 270 bzw. 540 Quappen pro Käferlarve verzehrt werden können; dies freilich nur dann, wenn bereits die frischgeschlüpften Larven alle verfügbaren Quappen verzehrt hätten. Die maximale Nahrungsausnutzung wurde aber erst viel später erreicht; im Ansatz E frühestens ab dem 2. Larvenstadium.

Beim Vergleich der Räuber-Beute-Beziehungen verschiedener „Kaulquappenprädatoren“ untereinander (Versuchsreihe 3) kamen grundsätzlich keine *Dytiscus*-Larve und kein Pferdeegel zu Schaden. Einzige nachweisliche Prädatoren dieser Konstellation waren die *Dytiscus*-Larven, die auch alle die Larvalentwicklung erfolgreich beendeten. So wurden in den sechs Aquarien insgesamt 43 große *Aeshna*-Larven und 4 Stichlinge von den Käferlarven

ausgesaugt. Wiederholt, aber erfolglos, versuchten die *Dytiscus*-Larven auch Molche zu überwältigen. Zwar konnten sich dabei die Larven in den Molchen festbeißen, mußten diese aber nach einigen Aquarienumrundungen im Schlepptau wieder loslassen. Die Molche waren, wie die Beutetiere der Käferlarven, im Bereich der Bisswunde durch die injizierte Verdauungsflüssigkeit schwarz gefärbt, liessen dabei aber keinerlei Beeinträchtigung erkennen. So kommen von den vier hier verglichenen potentiellen Nahrungskonkurrenten des *D. marginalis* nur zwei als dessen Beutetiere in Frage, wobei erheblich mehr Libellenlarven als Stichlinge gefressen wurden.

4.4.2.3 Einseitige Ernährung (Versuchsreihe 2)

Der Vergleich Entwicklung von Gelbrandkäferlarven bei einseitiger Ernährung mit verschiedenen Futtertierarten läßt deutlich zwei Gruppen von Nährtieren erkennen. Im Falle der Amphibienlarven, gibt es grundsätzlich viele Entwicklungserfolge bei den Käfern. Bei jedem dieser drei Ansätze gab es ein Aquarium, in dem der Maximalfall von vier Verpuppungen erreicht wurde. Im Falle einseitiger Ernährung mit Wirbellosen entwickeln sich nur wenige oder gar keine Larven bis zur Puppe (Abb. 102).

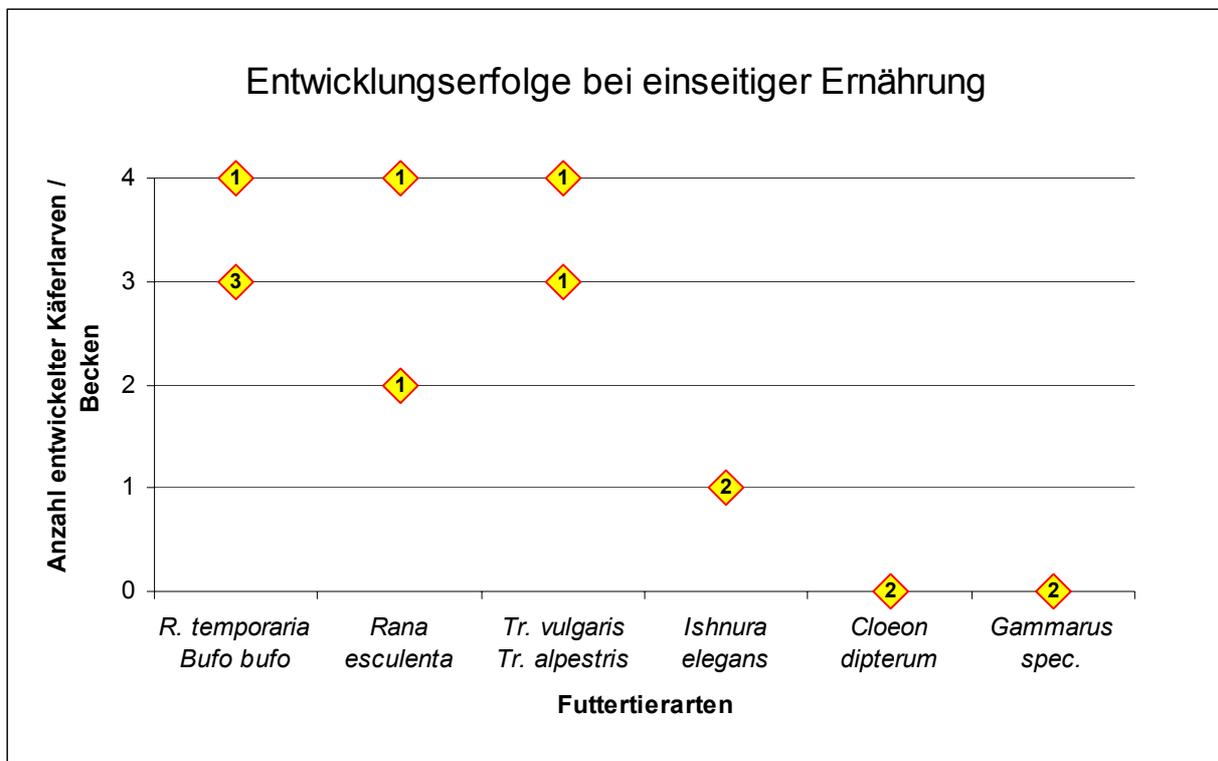


Abb. 102: Anzahl sich verpuppter *Dytiscus*-Larven pro Becken bei einseitiger Ernährung mit den aufgeführten Beutetierarten. In den rautenförmig dargestellten Koordinaten ist jeweils die Häufigkeit gleicher Einzelergebnisse angezeigt.

Besonders die *Gammaridae* stellten „schlechte“ Nährtiere dar, da hier jeweils die letzte *Dytiscus*-Larve bereits im zweiten Larvenstadium verstarb und danach von den zahlreichen Flohkrebse aufgefressen wurde. Bemerkenswert ist, daß in diesen Becken die *Dytiscus*-Larven, nachdem sie die ersten Tiere gefressen hatten, eine den Gammaridae vergleichbare rötliche Färbung angenommen haben.

4.4.3 Prädationswirkungen im Vergleich mit Nahrungskonkurrenten

(Versuchsreihe 4)

Unter den ausgewählten potentiellen Quappen-Prädatoren, deren „Appetit“ auf Kaulquappen bei Mangel an Alternativen hier verglichen wurde, fraß der *D. marginalis* sowohl als Larve als auch als Imago die meisten Kaulquappen pro Zeiteinheit (Abb. 103).

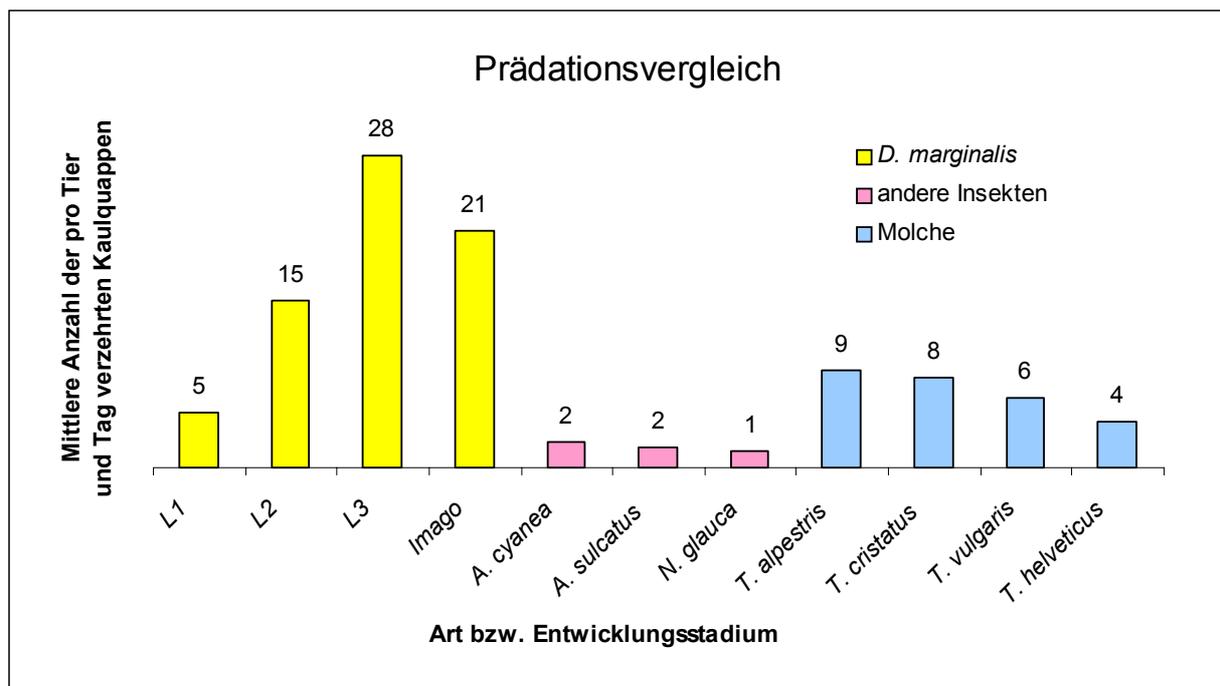


Abb. 103: Darstellung der Höhe des jeweiligen Quappenverzehr der untersuchten Prädatoren.

Während die anderen Insekten erheblich weniger Quappen pro Zeiteinheit verspeisten, konnte der *D. marginalis* nur im kleinsten Larvenstadium von drei der vier Molcharten im Quappenverzehr übertroffen werden. Von den *Dytiscus*-Imagines war unter den Geschlechtern der Fraßdruck fast gleich groß. Die Weibchen fraßen, ohne signifikanten Unterschied, im Mittel 1,04 mal soviel Kaulquappen wie die Männchen.

Die unter anderem nach dem „Appetit“ der Einzelindividuen geschätzten maximalen Fraßdrucke der Populationen der untersuchten Arten auf die Kaulquappen zeigen andere Verhält-

nisse auf (Abb. 104). Dabei wurden nur die drei Tiergruppen berücksichtigt, welche in hohen Dichten während der Entwicklungszeit der drei Froschlurcharten die Untersuchungsgewässer bevölkerten.

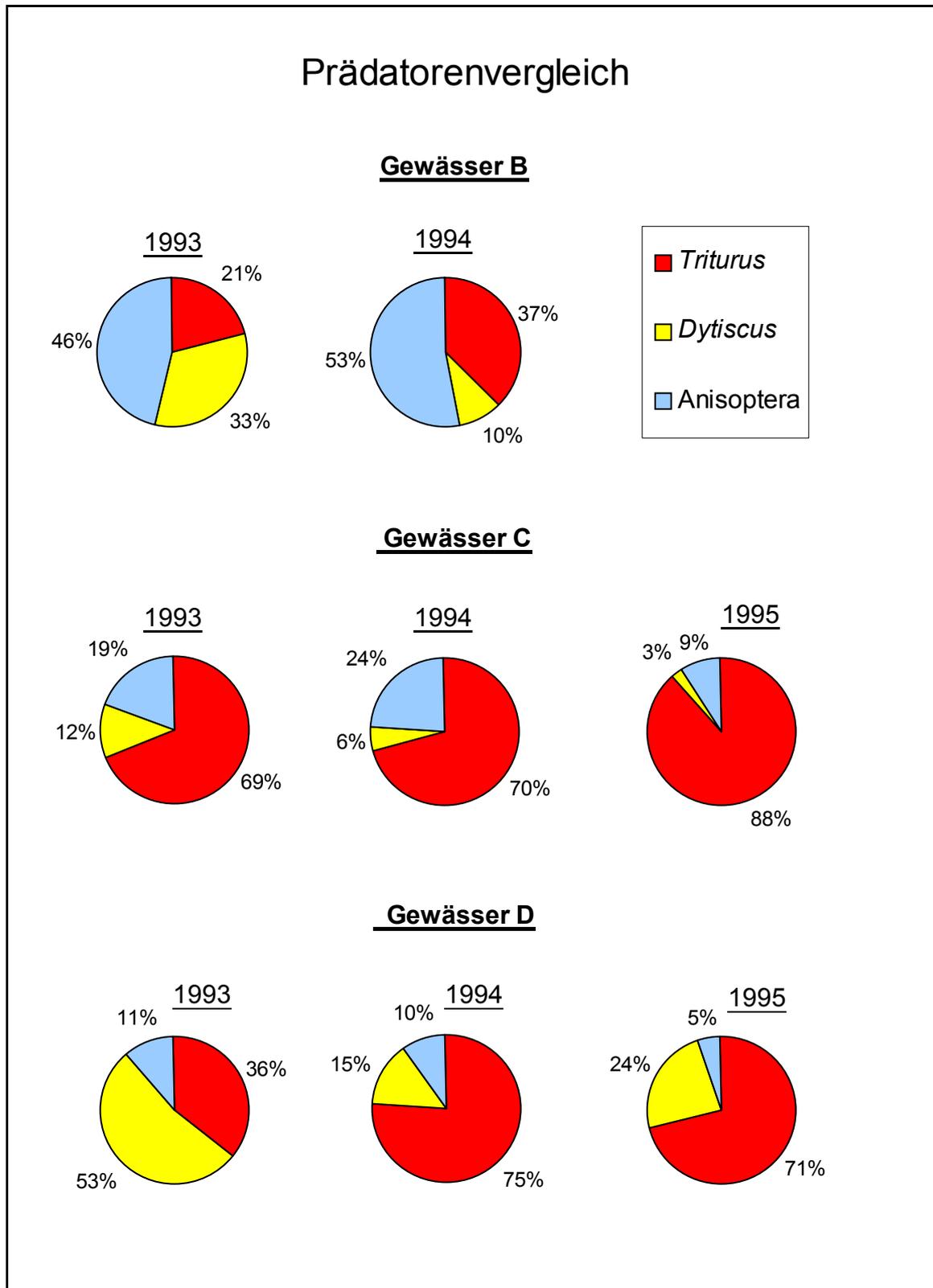


Abb. 104: Relative Prädatordrücke der drei erfolgreichsten Prädatorguppen der miteinander verglichenen Arten in den kaulquappenreichen Folienteichen in den letzten Jahren des E+E-Vorhabens. Zum Gewässer B waren im Jahre 1995 keine Berechnungen möglich.

Aufgrund der zu dieser Zeit geringen Häufigkeiten pro Zeiteinheit (MÖLLE 1994, WENZEL 1995) können die Furchenschwimmer *Acilius sulcatus* und die Rückenschwimmer *Notonecta glauca* mit errechneten Einflüssen von deutlich unter 1‰ vernachlässigt werden.

Die geschätzten theoretisch möglichen Fraßwirkungen in den Folienteichen B-D waren je nach Gewässer sehr unterschiedlich. Durch die stark unterschiedlichen Häufigkeiten und Verweildauern der Prädatoren im Gewässer ist die geschätzte maximale Gesamtfraßmenge der Art *D. marginalis*, trotz des erheblich höheren individuellen Konsums, meist geringer als die von einer oder beiden der anderen Gruppen.

Im Gewässer B ging von den *Aeshnidae* eine größere Bedrohung für ihre Beutetiere aus als von Gelbrandkäfern und Schwanzlurchen. Im zweiten Jahr wurde mit 53 % der mit Abstand größte von Libellen ausgehende Prädationsdruck-Anteil aller Jahre und Gewässer erreicht.

Im Gewässer C dagegen war der potentielle Prädationsdruck der Molche in allen Jahren deutlich höher als der der beiden Insektenarten zusammen. Derjenige der Gelbrandkäfer war hier besonders gering.

Im dritten Folienteich mit großen Amphibienpopulationen, dem Gewässer D, waren im ersten Jahr die Käfer und in den beiden folgenden Jahren die Molche von vermutlich größtem Einfluß auf die Beutetiere. Die Libellenlarven waren hier in allen Jahren von geringer Bedeutung für die Kaulquappenpopulationen.

In der Summe aller Gewässer und Untersuchungsjahre war der potentielle Fraßdruck der Molchpopulationen etwa so groß wie jene der beiden anderen Prädatorengruppen zusammen, während der Fraßdruck der Libellenlarven nur minimal größer als jener der Gelbrandkäfer war.

Der relative Vergleich der räuberischen Entwicklungsstadien des Gelbrandkäfers untereinander zeigt, daß alle vier Stadien im Mittel etwa gleich gefräßig waren, wobei der Prädationsdruck des kürzesten Entwicklungsstadiums (L2) anscheinend am geringsten war (Abb. 105).

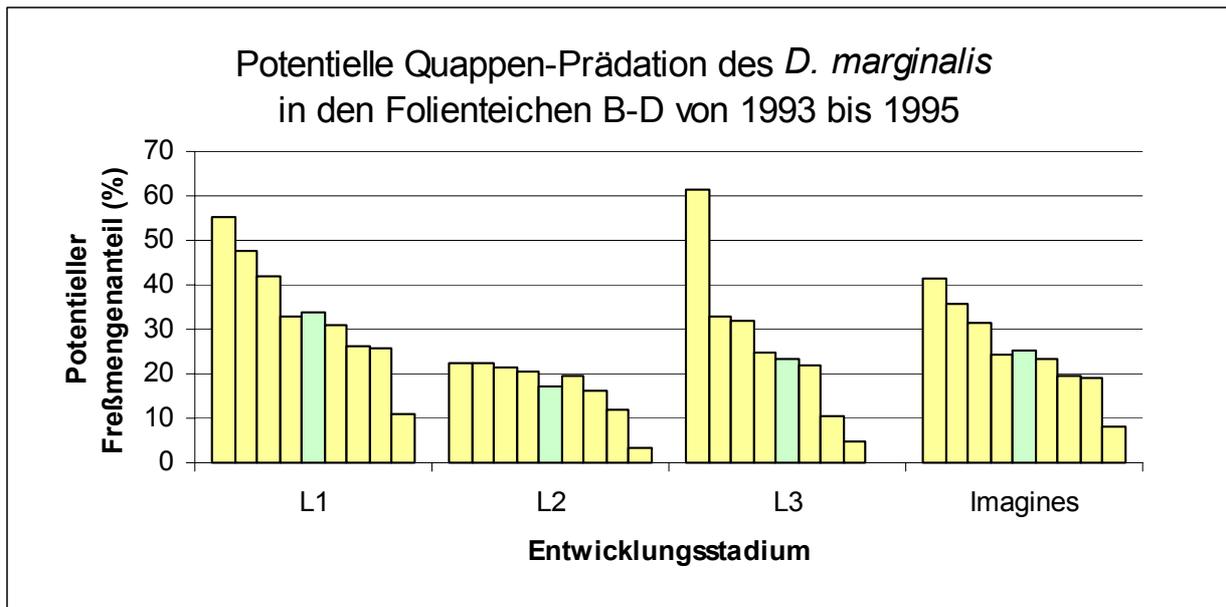


Abb. 105: Verteilung des maximalen relativen Fraßdruckes auf die räuberischen Entwicklungsstadien des Gelbrandkäfers in den 8 in Abb. 104 aufgeführten Gewässerjahren (gelbe Säulen; der Größe nach geordnet) und den daraus resultierenden Mittelwerten (grüne Säulen).

Die hier auftretende Parallelentwicklung des ersten Larvenstadiums mit dem Imaginalstadium kommt lediglich dadurch zustande, weil für die Werte dieser Larven die der Imagines mit den entsprechenden Konstanten (Tab. 14) multipliziert wurden. Innerhalb des L3 gab es die größten Unterschiede zwischen den Gewässerjahren, da sich in diesem Stadium die beiden Jahre ohne bzw. fast ohne Reproduktionserfolg am deutlichsten auswirkten.

4.4.4 Schlupfzeitenvergleiche von *D. marginalis*-Larven und Kaulquappen (Versuchsreihe 5)

Am 29.3.1999 sind die ersten Grasfroschquappen in den Aquarien geschlüpft; also etwa 3 bis 3½ Wochen nach der Eiablage (Tab. 16). Die Springfroschquappen schlüpften, obwohl ihre Eier nicht jünger waren, erst 9 Tage später. Erst am 11.4. sind die ersten Käferlarven geschlüpft.

Tab. 16: Termine zum Vergleich der Entwicklungszeiten von Gelbrandkäfern und Braunfröschen in den Versuchsaquarien.

Art	Beckenbesetzung	Eiablage	Schlupf	Entwicklungsdauer
<i>R. temporaria</i>	9.3. (Eier)	6.3.-9.3.	29.3.	20-23 Tage
<i>R. dalmatina</i>	9.3. (Eier)	6.3.-9.3.	7.4.	29-32 Tage
<i>D. marginalis</i>	9.3. (Imagines)	12.-15.3.	9.-11.4.	27-28 Tage

Da die betreffenden Eier erst am 15.3., also 6 Tage nach dem Einsetzen der Muttertiere, abgelegt worden sind, befand sich die Dauer der Eientwicklung mit 27 Tagen zwischen jenen der beiden *Rana*-Arten.

4.4.5 Eiablage- und Schlupfzeitenvergleiche verschiedener *Dytiscus*-Arten (Versuchsreihe 6)

Die Eiablage-Aktivitäten waren nicht nur zwischen, sondern auch innerhalb der Arten sehr unterschiedlich. Dies erschwerte die zwischenartlichen Vergleiche. Einige der Käfer, wie leider auch beide Tiere der Art *D. circumcinctus*, legten keine Eier ab (Tab. 17). Manche Tiere legten weniger als zehn Eier, andere ein Vielfaches davon.

Tab. 17: Liste der Käfer, die bei den Versuchen zum Beginn der Eiablagezeiten keine Eier legten, deren absolute und deren relative Häufigkeiten jeweils bezogen auf die Anzahl der untersuchten Individuen einer Arten in %.

Untersuchungsjahr	Art	Herkunft	Anzahl	Anteil (%)
1998	<i>D. dimidiatus</i>	Brière	1	17
	<i>D. marginalis</i>	Bonn	1	11
		Bonn(2),Lublin(1)	3	38
1999	<i>D. circumflexus</i>	Oostende	1	25
	<i>D. circumcinctus</i>	Lublin	2	100

Während 1998 nur zwei von 24 Käfern keine Eier legten, waren es 1999 sechs von 19 Käfern. Besonders der *D. marginalis* und die diesem sehr ähnliche osteuropäische Art *D. circumcinctus* waren, mit 38 bzw. 100%, von der Eierlosigkeit der Weibchen betroffen. Drei der vier eierlosen Tiere des *D. marginalis* stammten ausgerechnet aus den Gewässern der langfristigen Freilanduntersuchungen im Bonner Raum. Von diesen acht Käfern kamen also nur fünf zur Eiablage. Leider ließ die Verteilung der Käfer auf die vielen verschiedenen Herkunftsorte keine aussagekräftigen Vergleiche der Arten nur einer Region oder gar eines Gewässers zu. Die Ergebnisse zeigen jedoch, daß die Herkunft keinen oder nur geringen Einfluß auf die Legezeiten bei den einheitlichen Bedingungen hatte. Nur bei den Käfern der größten der fünf Arten, dem *D. dimidiatus*, kam es 1999 zu keinerlei Ausfällen. Alle Weibchen dieser Art legten reichlich Eier ab.

Der Vergleich der Eiablagezeiten zeigte sowohl deutliche Unterschiede zwischen den Arten, als auch zwischen den beiden Untersuchungsjahren.

Bei Zusammenfassung beider Jahre gibt es nur im Falle des Vergleiches der Arten *D. marginalis* und *D. dimidiatus* deutlich signifikante Unterschiede (Tab. 18). Doch auch hier

nur dann, wenn die Tiere, welche keine Eier legten, nicht berücksichtigt wurden. Bei Berücksichtigung aller Tiere ist der Unterschied, ebenso wie zwischen den eierlegenden Käfern der Arten *D. marginalis* und *D. circumflexus*, nur tendenziell. In allen anderen Fällen können keine Unterschiede nachgewiesen werden.

Tab. 18: Vergleiche des Beginns der Eiablagezeiten der 1998+1999 untersuchten Arten durch Angabe der Signifikanzniveaus nach dem U-Test von Wilcoxon, Mann und Whitney; signifikante Ergebnisse sind in rot angezeigt; n.s. = nicht signifikant.

alle Weibchen		eierlegende Weibchen	
	<i>D. marginalis</i>		<i>D. marginalis</i>
<i>D. dimidiatus</i>	0,2	<i>D. dimidiatus</i>	0,002
n.s.	n.s.	<i>D. circumflexus</i>	0,1
			<i>D. dimidiatus</i>
			n.s.

Die Darstellung der Mediane und der Quartile der Termine einer Art zeigt an, wann 25, 50 und 75% der Tiere mit der Eiablage begonnen haben (Abb. 106).

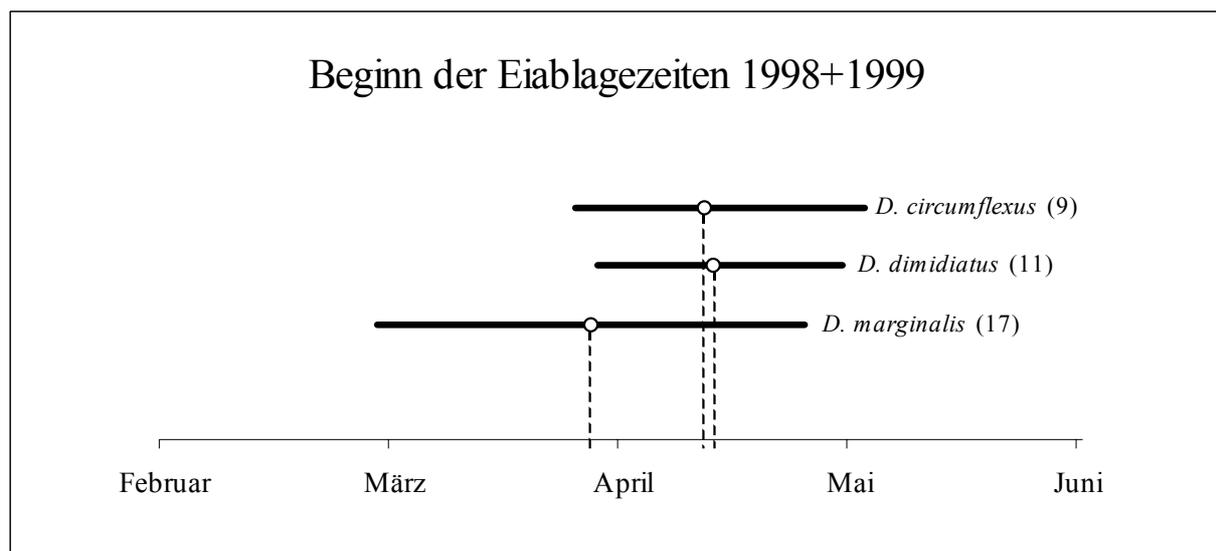


Abb. 106: Mediane und Quartile der Termine, an denen 1998 und 1999 innerhalb einer Art mit der Eiablage pro Weibchen begonnen wurde; auf den zu jeder Art dargestellten Querbalken, die durch die Quartile begrenzt werden, sind die Mediane als Punkte zu erkennen; hinter den Artnamen ist in Klammern jeweils die Anzahl der am Versuch beteiligten Muttertiere der betreffenden Art angegeben.

Während der Beginn der Eiablage bei den Arten *D. dimidiatus* und *D. circumflexus* fast identisch war, hat schon etwa ½ Monat früher die Hälfte der Käfer von *D. marginalis* mit der Eiablage begonnen. Wären hier die Weibchen, die keine Eier legten, nicht berücksichtigt worden, so wäre der zeitliche Unterschied noch erheblich größer gewesen.

Eine Betrachtung der Daten differenziert nach Untersuchungsjahren zeigt zwei deutlich unterschiedliche Entwicklungen. Im ersten Jahr fallen klare zeitliche Differenzen zwischen den Arten auf (Tab. 19).

Tab. 19: Vergleiche des Beginns der Eiablagezeiten der 1998 untersuchten Arten durch Anzeige der Signifikanzniveaus nach dem U-Tests von Wilcoxon, Mann und Whitney; signifikante Ergebnisse sind in rot angezeigt.

alle Weibchen			eierlegende Weibchen			
		<i>D. marginalis</i>		<i>D. marginalis</i>		
	<i>D. dimidiatus</i>	0,1	<i>D. dimidiatus</i>	0,05	<i>D. dimidiatus</i>	
<i>D. circumflexus</i>	>0,2	0,1	<i>D. circumflexus</i>	0,02	>0,2	<i>D. circumflexus</i>
0,02	0,05	0,2	<i>D. lapponicus</i>	>0,2	0,1	0,02

Unter Berücksichtigung aller Weibchen, also auch der beiden Tiere, die keine Eier legten, waren die zeitlichen Unterschiede zwischen dem *D. lapponicus* und den beiden Arten *D. circumflexus* und *D. dimidiatus* am größten. Zwischen den beiden kleineren Arten waren sie so groß, daß der letzte *D. lapponicus* schon 17 Tage vor dem ersten *D. circumflexus* mit der Eiablage begonnen hatte. Die geringsten zeitlichen Differenzen in den Eiablagezeiten gab es zwischen den Arten *D. dimidiatus* und *D. circumflexus*, wo die Zeiten sogar fast identisch waren. Auch zwischen *D. marginalis* und *D. lapponicus* waren die Unterschiede nur gering, so daß zwei Artenpaare unterschieden werden können.

Bei Betrachtung ausschließlich der in diesem Jahr eierlegenden Tiere wurden die beobachteten Phänomene noch deutlicher. Jetzt treten auch zwischen den Arten *D. marginalis* und *D. dimidiatus* bzw. *D. circumflexus* hohe Signifikanzen auf, während andererseits zwischen *D. marginalis* und *D. lapponicus* sich die Unterschiede nicht einmal mehr tendenziell bemerkbar machen. Gleiches kommt auch in der Darstellung der Lokalisationsmaße (HARMS 1988) zum Ausdruck (Abb. 107).

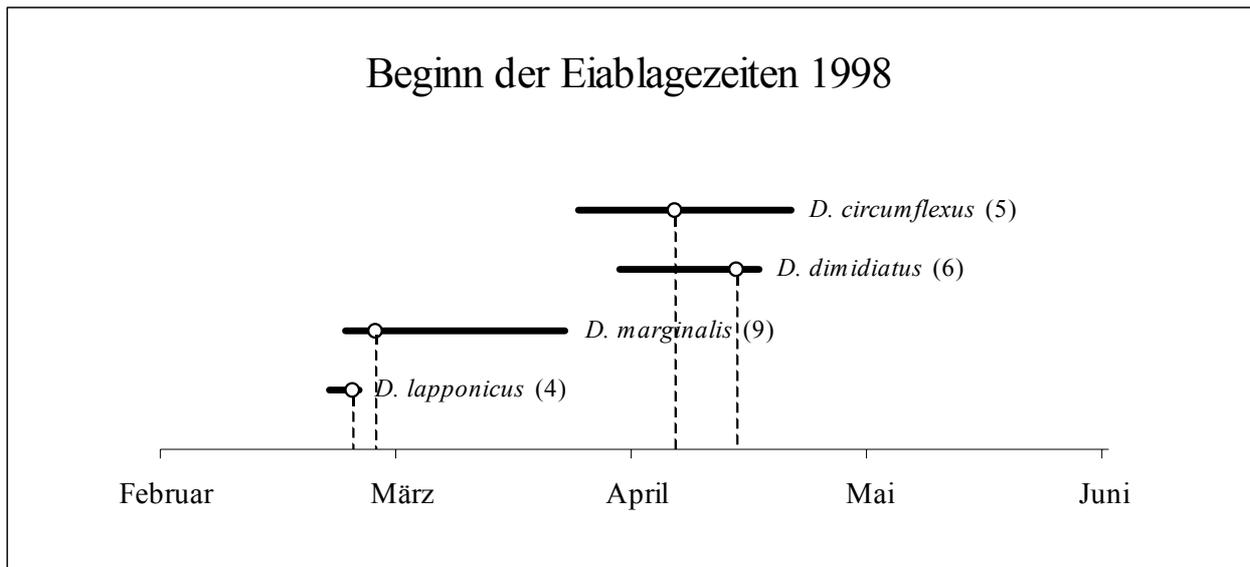


Abb. 107: Mediane und Quartile der Termine, an denen 1998 innerhalb einer Art mit der Eiablage pro Weibchen begonnen wurde; auf den zu jeder Art dargestellten Querbalken, die durch die Quartile begrenzt werden, sind die Mediane als Punkte zu erkennen; hinter den Artnamen ist in Klammern jeweils die Anzahl der am Versuch beteiligten Muttertiere der betreffenden Art angegeben.

1998 begannen die ersten Käfer der Arten *D. lapponicus*, *D. marginalis* und *D. dimidiatus* etwa zur gleichen Zeit mit der Eiablage. Während nach sechs Tagen, am 25. 2., alle Käfer von *D. lapponicus* Eier gelegt hatten, waren es bei *D. marginalis* drei und bei *D. dimidiatus* nur einer. Es dauerte dann beim *D. marginalis* auch nicht mehr lange, bis die Hälfte der Weibchen mit dem Eierlegen begonnen hatte, während dies bei *D. dimidiatus* wie bei *D. circumflexus* erst einen bis eineinhalb Monate später der Fall war. So kann hier gezeigt werden, daß sich in diesem Jahr die Eiablagezeiten zweier Arten deutlich von denen der beiden anderen Arten unterscheiden haben. Dabei waren die individuellen Unterschiede innerhalb einer Art jeweils umso größer, je später die Hälfte der Tiere mit der Eiablage begonnen hatte. Auffallend kurz waren sie bei der nordeuropäischen Art *D. lapponicus*.

Im Jahr 1999 kamen im Vergleich der Arten *D. marginalis*, *D. dimidiatus* und *D. circumflexus* ganz andere Ergebnisse zustande. In diesem Jahr fanden nicht nur der Temperaturanstieg (Abb. 87 und 88), sondern auch der Eiablagebeginn insgesamt später statt. Signifikante oder tendenzielle Unterschiede zwischen den Eiablagezeiten gab es nicht.

Das erste Ei, das eines *D. circumflexus*, wurde erst am 15.3. gelegt. Der erste Ei des *D. dimidiatus* wurde am 27.3. und das des *D. marginalis* am 28. 3., also einen Monat später als im Vorjahr, gelegt. Diesmal waren die individuellen Unterschiede bei *D. dimidiatus* am geringsten, während bei *D. marginalis* drei der acht Weibchen überhaupt keine Eier legten, so daß es hier und auch bei *D. circumflexus* kein 75%-Perzentill gibt (Abb. 108).

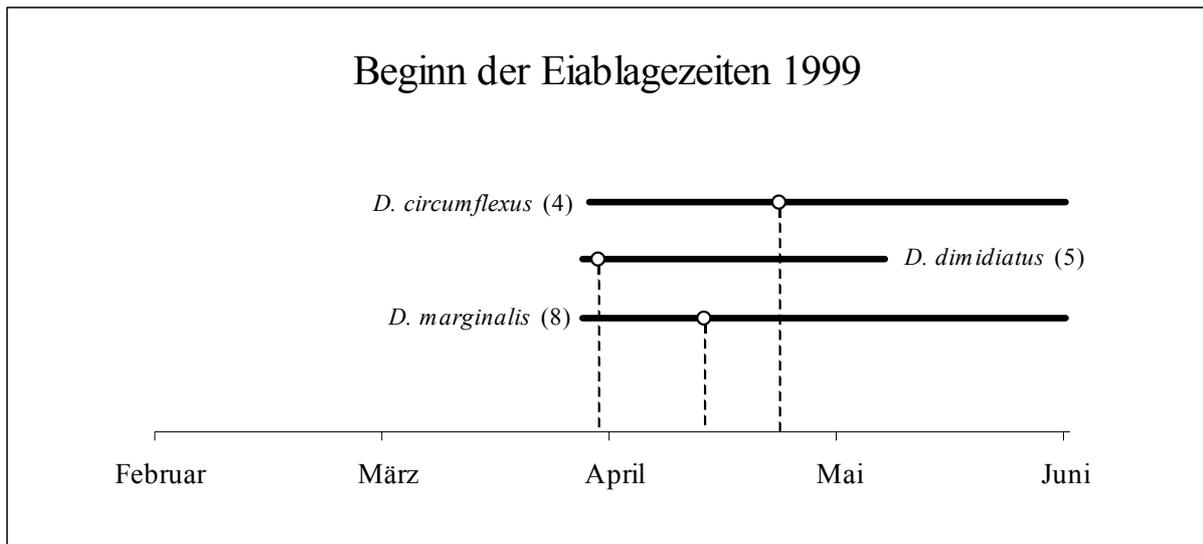


Abb. 108: Mediane und Quartile der Termine, an denen 1999 innerhalb einer Art mit der Eiablage pro Weibchen begonnen wurde; auf den zu jeder Art dargestellten Querbalken, die durch die Quartile begrenzt werden, sind die Mediane als Punkte zu erkennen; hinter den Artnamen ist in Klammern jeweils die Anzahl der am Versuch beteiligten Muttertiere der betreffenden Art angegeben; da bei den Arten *D. circumflexus* und *D. marginalis* mindestens ein Viertel der Tiere gar keine Eier legte, gibt es dort keine 75%-Perzentile und die Querbalken enden hier erst mit dem Ende der Untersuchungen.

Bei Betrachtung der Schlupfzeiten der ersten Larven pro Muttertier ändert sich prinzipiell nichts an den Verhältnissen, wie sie bereits bei den Eiablagezeiten angetroffen wurden. Wieder können zwei Gruppen unterschieden werden. Der Abstand zwischen diesen beiden Gruppen ist jedoch nicht mehr ganz so groß wie beim Beginn der Eiablage, doch liegt immer noch mehr als ein Monat dazwischen (Abb. 109).

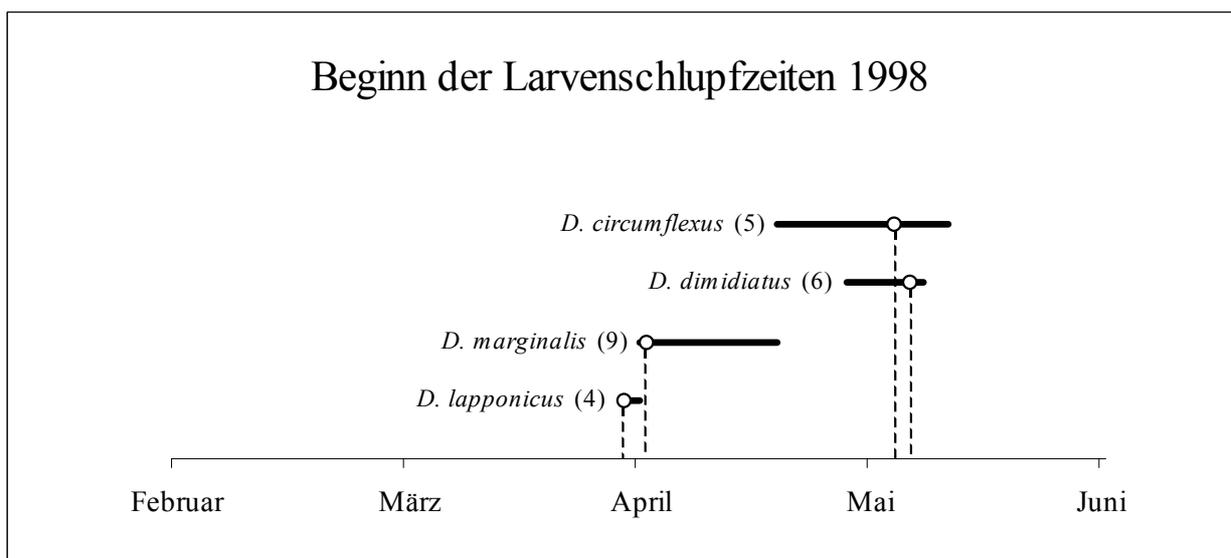


Abb. 109: Mediane und Quartile der Termine, an denen 1998 innerhalb einer Art die ersten Larven pro Weibchen geschlüpft sind; auf den zu jeder Art dargestellten Querbalken, die durch die Quartile begrenzt werden, sind die Mediane als Punkte zu erkennen; hinter den Artnamen ist in Klammern jeweils die Anzahl der am Versuch beteiligten Muttertiere der betreffenden Art angegeben.

Die ersten Larven, Nachkommen dreier *D. lapponicus*-Weibchen, schlüpften am 31.3.. Einen Tag später schlüpfte jeweils die erste Larve von *D. marginalis* und *D. dimidiatus*. Während zwei Tage später bereits Larven von 5 verschiedenen *D. marginalis*-Weibchen geschlüpft waren, schlüpfte die erste Larve des zweiten *D. dimidiatus*-Weibchens erst am 29.4. In 8 von 11 Fällen schlüpften die ersten Nachkommen von Imagines der Arten *D. dimidiatus* und *D. circumflexus* zwischen dem 29.4. und dem 14.5., nur in zwei Fällen schlüpften sie früher. Andererseits schlüpften alle ersten Larven der *D. marginalis*-Weibchen bis zum 24.4..

Die Betrachtung der zweiseitigen Testergebnisse zeigt leicht veränderte Verhältnisse im Vergleich zu den Eiablagezeiten (Tab. 20).

Tab. 20: Vergleiche des Beginns der Larvenschlupfzeiten der 1998 untersuchten Arten durch Angabe der Signifikanzniveaus nach dem U-Tests von Wilcoxon, Mann und Whitney; signifikante Ergebnisse sind in rot angezeigt.

alle Weibchen			eierlegende Weibchen				
		<i>D. marginalis</i>		<i>D. marginalis</i>			
		<i>D. dimidiatus</i>		<i>D. dimidiatus</i>		<i>D. dimidiatus</i>	
<i>D. circumflexus</i>	<i>D. dimidiatus</i>	>0,2	0,2	<i>D. circumflexus</i>	0,1	0,2	<i>D. circumflexus</i>
		0,05			0,01		
		0,1	0,2	<i>D. lapponicus</i>	0,2	0,2	0,02

Dabei gab es nur noch in einem Fall keine deutlichen Unterschiede zwischen den Arten. Deutlich signifikante Unterschiede finden sich jetzt beim *D. marginalis* nur noch zum *D. circumflexus*; und zwar sowohl mit als auch ohne jene Weibchen, die gar keine Eier legten. D.h., daß in diesem Falle allein anhand der Schlupfzeiten der Larven gefolgert werden kann, daß die Tiere der beiden Stichproben nicht einer Grundgesamtheit entstammen. Für den *D. lapponicus* galt das gleiche wie für den *D. marginalis*. Ansonsten waren bei der geringen Stichprobengröße nur tendenzielle Unterschiede zu beobachten.

4.5 Diskussion

4.5.1 Selbstregulation der *D. marginalis*-Populationen in Abhängigkeit von der Beutetierqualität

Die Aquarienuntersuchungen zur Wirkung des Beutetierangebots auf die Entwicklung der *D. marginalis*-Larven lieferten interessante und teilweise auch überraschende Ergebnisse. Von zentraler Bedeutung war dabei die Feststellung, daß, ganz im Gegensatz zu den Literaturangaben (siehe Einleitung), die Kannibalismusbereitschaft der Käferlarven eine wichtige Anpassungsstrategie zur Selbstregulation der Populationsgröße und nicht etwa eine unkontrollierte Aggression darstellt. So hingen die Entwicklungserfolge der vier gleichaltrigen *Dytiscus*-Larven pro Becken im Wesentlichen von der Ausprägung des Kannibalismusgeschehens ab, welches vor allem von der Häufigkeit der Amphibienlarven im Aquarium beeinflusst wurde. Daß das Nahrungsangebot von *Dytiscus*-Larven sich maßgeblich auf das Verhalten der Tiere auswirken kann, haben bereits FORMANOWICZ (1982, 1984), KRUSE (1983) sowie HILEMAN et al. (1995) eindrucksvoll zeigen können. FORMANOWICZ (1982) beobachtete, daß beim nordamerikanischen *D. verticalis* die Art und Intensität der Beutesuche, welche aus einem Repertoire vielfältiger Beutesuchstrategien (FORMANOWICZ 1987) besteht, von der Kaulquappendichte gesteuert wird. Die Quappendichte wird dabei durch die Begegnungshäufigkeiten ermittelt. Außerdem fand er (1984), ebenso wie KRUSE (1983) für den *D. fasciventris*, heraus, daß die Gründlichkeit, mit der eine erbeutete Kaulquappe verzehrt wird und damit die Freßdauer pro Quappe sich umgekehrt proportional zur Quappendichte verhält. HILEMAN et al. (1995) zeigten, daß die Bereitschaft der Käferlarven auch ungenießbare Beutetiere zu verzehren größer ist, je mehr Hunger die Larven haben. Lerneffekte bezüglich der Nahrungswahl sind dabei nicht aufgetreten.

Durch die Regulation der Populationsgröße mit Hilfe des Kannibalismus kann sich eine Larvenpopulation schon frühzeitig an die Ernährungsmöglichkeiten anpassen, um langfristig, entsprechend den Ressourcen, maximale Entwicklungserfolge zu erzielen. Bemerkenswert ist dabei der frühe Zeitraum dieser Regulation schon zu Beginn der Larvalphase, als auch in den Becken mit wenigen Amphibienlarven noch deutlich mehr davon verfügbar waren als verzehrt werden konnten. Als dann schließlich spätestens im dritten Larvenstadium in allen Aquarien tatsächlich Nahrungsmangel aufgetreten war, blieb die erwartete Steigerung der intraspezifischen Aggressionen aus.

Offenbar macht es keinen Sinn, die Populationgröße erst dann zu senken, wenn die Nahrung bereits knapp ist. Dies ist besonders wichtig, wenn man bedenkt, daß im Freiland der

Nahrungsmangel zunimmt, weil hier, im Gegensatz zu den Aquarienverhältnissen, die Quappendichte der früh und gleichzeitig (z.B. GÜNTHER 1996) ablaichenden Froschlurche nur abnehmen kann. Wäre bei den Käferlarven keine Nahrungsspezialisierung auf Beutetiere ohne oszillatorische Schwankungen vorhanden, dann könnte eine frühe Selbstregulation sehr ungünstig sein, da zu diesem Zeitpunkt noch nicht bekannt ist, in welchen Häufigkeiten später noch andere nahrhafte Beutetiere auftreten werden.

Unter den Amphibienlarven sind nur die Kaulquappenpopulationen der Explosionslaicher (HEUSSER 2000), welche im Untersuchungsgebiet durch die drei genannten frühzeitig im Jahr ablaichenden Froschlurcharten vertreten sind, keiner Oszillation unterworfen. Nur bei diesen Arten ist also schon zu Beginn der Larvalentwicklung eine einigermaßen zuverlässige Voraussage zu deren Populationsentwicklung möglich. Demzufolge ist eine Spezialisierung der *D. marginalis*-Larven auf diese Beutetiere sehr wahrscheinlich und eine frühe Selbstregulation der Käferlarven sehr sinnvoll.

Entsprechend der Laborergebnisse kann also ein Kannibalismusereignis als Hinweis auf zu erwartende Nahrungsknappheit betrachtet werden, was hier vor allem durch die Vergleiche mit Hilfe der drei Meßgrößen Kannibalismusrate, Dauer bis zum Kannibalismusbeginn und Größe der aus den Versuchen hervorgegangenen Imagines, belegt werden konnte.

Erweiterungen des Nahrungsspektrums, indem zusätzlich viele andere Beutetierarten angeboten wurden, zeigten hier keine positive Wirkung. Vielmehr entwickelten sich die Käferlarven bei einseitiger Ernährung, sofern es sich bei den Nährtieren um Amphibienlarven handelte, besonders gut. Auch die deutlich einseitige Beutewahl der Käferlarven bei breiten Nahrungsspektren weist ebenfalls auf die große Bedeutung der Amphibienlarven als Nährtiere des *D. marginalis* hin. Trotzdem wiesen die *Dytiscus*-Larven, was sich durchaus mit den Literaturangaben (z.B. KORSCHOLT 1924, BLUNCK 1923a, WESENBERG-LUND 1943) deckt, ein breites Nahrungsspektrum auf. Ein Sonderfall waren hierbei die Gammariden, die bei Mangel an Alternativen reichlich verzehrt wurden, bevor die Käferlarven ausnahmslos frühzeitig zugrunde gingen. Es gab im Gegensatz zu den Literaturangaben (z.B. KORSCHOLT 1924) auch einige Tiergruppen (Schnecken, Egel, Käferimagines und Wanzen) die verschmäht wurden.

Bei den Untersuchungen war besonders erstaunlich, daß in einigen der Aquarien die intraspezifischen Aggressionen so gering waren, daß sich alle vier darin lebenden Käferlarven bis zur Verpuppung entwickelten, ohne daß es zu irgendwelchen Verletzungen der Tiere kam.

Und das, obwohl sie nur etwa ein Drittel der Kaulquappen zur Verfügung hatten, die ihre Artgenossen der Versuchsreihe 4 bei unbegrenztem Nahrungsangebot verzehrt haben.

Laut aktuellem Literaturstand ist eine gleichzeitige Entwicklung mehrerer Larven in einem Aquarium nicht möglich. Etliche Autoren, die sich überwiegend oder gar ausschließlich in ihrer Forschung mit der Biologie des *D. marginalis* beschäftigt haben, wie BLUNCK (siehe Einleitung), KORSCHOLT (1923, 1924), WESENBERG-LUND (1912/13, 1943) oder NAUMANN (1955), halten die Käferlarven einhellig für grundsätzlich so aggressiv, daß sie unabhängig von den Lebensbedingungen bei Begegnung stets übereinander herfallen, wobei fast immer mindestens eine Larve ihr Leben lassen muß. So schreibt WESENBERG-LUND (1943, S. 282): „Es ist unmöglich, zwei von ihnen zusammen in einem Aquarium zu halten; ist die eine stärker als die andere, so wird die schwächere Larve von der stärkeren gefressen, und sind beide gleich stark, so fressen sie sich gegenseitig, bis beide tot sind. Hat man drei Larven in einem Aquarium, so frißt erst die eine von ihnen die zweite; der dritten ergeht es unweigerlich nach den Worten der Schrift, daß dem, der nichts hat, auch noch das letzte genommen wird, indem auch sie von der ersten Larve gefressen wird.“

Zwar gab es auch bei den vorliegenden Untersuchungen etliche Kannibalismusereignisse, doch haben schon Vorversuche gezeigt, daß die Tiere durchaus sehr sensibel und leicht zu verängstigen sind und Konflikten mit Artgenossen gerne aus dem Weg gehen. So kann hier den Ausführungen von HERMANN (1902, S. 12): „Blindwütig ist ihr Angriff. Durch nichts läßt sie sich abschrecken oder beeinflussen.“ und vielen vergleichbaren Äußerungen anderer Autoren (z.B. KORSCHOLT 1924) keineswegs entsprochen werden.

Die Differenzen zwischen den Literaturangaben und den eigenen Untersuchungen sind möglicherweise auf das unterschiedliche Nahrungsangebot zurückzuführen. Denn sowohl die viel zitierte enorme Aggressivität gegen Artgenossen als auch die geringe Vorsicht beim Beutefang deuten auf Nahrungsmangel hin. Zwar haben die Käferlarven der Untersuchungen BLUNCKs (1923a) mehr Quappen (etwa 350) verzehrt als die Larven der Versuchsreihen 1 und 2 (maximal 300) und bei WESENBERG-LUND (1943) fraßen sie sogar 800 bis 900 Kaulquappen, doch ist mir nicht bekannt, ob den noch jungen Larven zu Anfang ihrer Entwicklung solche Nahrungsüberschüsse wie im vorliegenden Fall angeboten worden sind.

Kritischer Betrachtung bedürfen die unvermeidbar ungleichen Futtermengen der Versuchsaquarien verschiedener Ansätze. So war gezwungenermaßen nicht nur die Quappenmenge, sondern auch die Biomasse der Nährtiere pro Becken verschieden, da die alternativ angebotenen Futtertiere deutlich kleiner waren als die Kaulquappen. Ein Ausgleich der Biomasse in

den Becken mit wenigen Kaulquappen wäre vom Aufwand her nicht möglich gewesen, da sonst alle vier Tage in einigen Becken mehrere 10.000 kleinere Futtertiere hätten ausgezählt werden müssen. Außerdem ist nicht abzuschätzen, in welchen Ausmaßen sich die wirbellosen Futtertiere gegenseitig fraßen.

So konnten die Versuche nur in der Hoffnung durchgeführt werden, daß durch die bedarfsorientierte Fütterung stets so viele wirbellose Futtertiere in den Becken verfügbar waren, daß die Käferlarven ähnlich viel davon verzehrten, wie sie es getan hätten, wenn ein Biomasseausgleich hätte erzielt werden können. Zumal auch jetzt schon die Futtertierdichte in allen Aquarien vermutlich höher als im Freiland war. Mit diesen unumgänglichen Unsicherheiten belastet, lieferten die Versuche dennoch klare Ergebnisse sowohl betreffend der Kannibalismushistorie in den Becken als auch betreffend der Körpergrößen, der sich aus den Larven entwickelten Imagines.

4.5.2 Prädationswirkungen des Gelbrandkäfers im Vergleich mit seinen Nahrungskonkurrenten

Im Vergleich mit Nahrungskonkurrenten waren vor allem die größeren Larven des Gemeinen Gelbrandkäfers im Pro-Kopf-Nahrungsverbrauch unerreichbar. Der potentielle Kaulquappenverbrauch einer Larvenpopulation jedoch war im Freiland häufig niedriger als jener anderer Tiergruppen und vor allem war er deutlich geringer als bei den Molchpopulationen. Dieser offenbar „sparsame“ Umgang der *Dytiscus*-Populationen mit ihren wichtigsten Nährtieren deutet ebenfalls auf eine Nahrungsspezialisierung hin. So kann es sich eine beutespezialisierte Tierpopulation wohl nicht erlauben, die Beute zu früh entscheidend zu dezimieren. Besser ist es bei dem hohen Pro-Kopf-Verbrauch die eigene Populationsgröße herabzusetzen. Im Gegensatz dazu ist es für die Molche oder Großlibellenlarven, welche auch aufgrund ihrer abweichenden Phänologie nicht auf Kaulquappen angewiesen sein können, durchaus vorteilhaft, in der Jahreszeit in der sie auf Kaulquappen treffen, möglichst viele dieser nahrhaften Tiere zu verzehren; danach können andersartige Nährtiere die Kaulquappen ersetzen.

Untersuchungen zu den Einflüssen verschiedener Prädatorarten auf die Amphibienpopulationen sind weit verbreitet. Nicht selten werden jedoch die daraus resultierenden Ergebnisse überbewertet, da den vielen anderen Mortalitätsfaktoren zu wenig Beachtung geschenkt wird. So ist beispielsweise meist nicht bekannt, wieviele Amphibienlarven überhaupt aus den Eiern schlüpfen und wovon die Schlupfrate abhängt. Schließlich wurden Grasfroschpopula-

tionen beobachtet, bei denen bis zu 95% der Eier durch den Befall mit verschiedenen Wasserschimmelpilzen zu Grunde gingen (BLAB & VOGEL 1996). Darüber hinaus ist nicht selten ein beträchtlicher Teil, manchmal mehr als die Hälfte, der Eier eines Geleges unbefruchtet (z.B. HERREID & KINNEY 1967, SEIGEL 1983, BEATTIE et al. 1993). Außerdem kann Frost zu hohen Ausfallraten unter den Eiern führen, so daß hin und wieder von „Naturschützern“ zu hören ist, welche die Laichgewässer mit Kunststoffolien abdecken, um die Froscheier vor dem Erfrieren zu schützen. „Da der Laich oftmals in großen Mengen übereinander liegt, kommt es besonders bei höheren Temperaturen zu Sauerstoffmangel im Inneren der Laichmassen und zum Absterben der dort befindlichen Keimlinge.“ (GÜNTHER 1996, S. 441).

Auch bei den Quappen ist die Mortalität ohne Prädatoreinflüsse nicht zu vernachlässigen. So beobachtete RAU (1996) in vier Gewässern des Untersuchungsgebiets 1 in großen isolierten Gewässerabschnitten bei Kaulquappen der Art *Rana dalmatina* vom 24./25. bis zum letzten Larvenstadium (GOSNER 1960) eine mittlere Mortalität von 57 % und bis zum Abschluß der Metamorphose eine von 65 %. Dabei wurden die Kaulquappen durch Gazewände von den Prädatoren im Gewässer abgeschirmt und die Kaulquappendichten in den Versuchsabschnitten entsprachen zu Beginn der Erhebungen denen der Gewässer.

Auch die vorliegende Arbeit kann leider nicht genau klären, welchen Einfluß im Untersuchungsgebiet wohl einzelne Prädatorarten auf die Froschlarven-Populationen hatten, da nicht bekannt ist, welchen Anteil die Froscheier bzw. die Kaulquappen jeweils an der Nahrung ausmachten. Nach den vorliegenden Berechnungen wären die Tiere der sieben untersuchten Prädatorarten bei einseitiger Ernährung gemeinsam in der Lage gewesen, in den Folienteichen bis 1995 knapp 7 Millionen Kaulquappen der drei Frühlaicherarten zu verzehren. Tatsächlich wurden aber in dieser Zeit an den betreffenden Gewässern von den Frühlaichern nur etwa 1,53 Millionen Eier abgelegt und immerhin sind etwa 1800 frisch metamorphosierte Jungtiere dieser Arten abgewandert.

Von den Imagines des *D. marginalis* ist zu lesen (MIAUD 1992, 1994), daß sie spezielle Strategien zur Suche von Molcheiern entwickelt haben und dadurch die Hauptprädatoren dieser Eier darstellen. Möglicherweise treten deshalb bei den Käferimagines die für ihre Larven so wichtigen Kaulquappen als Nährtiere in den Hintergrund.

Die Nahrung der Großlibellenlarven kann bis zur Hälfte aus Kleinlibellenlarven bestehen (PRITCHARD 1964). RAU (1996) fand allerdings bei Wahlversuchen im Labor deutliche

Präferenzen der Larven von *Aeshna cyanea* für Kaulquappen. Dies geschah jedoch erst ab dem vorletzten und vor allem während des letzten Stadiums der Libellenlarvenentwicklung.

Die Nahrungszusammensetzung der drei im Untersuchungsgebiet vorkommenden Molcharten hängt wohl vor allem von den Ernährungsmöglichkeiten im jeweiligen Lebensraum ab. Nach GÜNTHER (1996) können die Kaulquappen einen Großteil der Nahrung ausmachen, vielerorts spielen sie jedoch als Beutetiere keine Rolle.

Lediglich für die Larven des *D. marginalis* scheint, wie die vorliegenden Untersuchungen gezeigt haben, sicher zu sein, daß Amphibienlarven, insbesondere jene der frühzeitig im Jahr ablaichenden Froschlurche, stets den größten Teil der Nahrung ausmachen und anderen Beutetieren unbedingt vorgezogen werden (Kap. 4.4.2.2).

Unzweifelhaft fraßen die Molche im Untersuchungsgebiet nicht nur viele Froscheier, sondern waren unter den Prädatoren auch diejenigen, die den größten potentiellen Prädationsdruck auf die Kaulquappen ausübten, selbst wenn die ermittelten Daten sehr ungenau gewesen sein sollten. In der Literatur ist häufig von starken Einflüssen der Molche auf die Froschpopulationen zu lesen (u.a. CERNY 1979, SCHLÜPMANN 1981, MALKMUS 1984, BUSCHENDORF & GÜNTHER 1996), wobei im Wesentlichen die Prädation der Froscheier und nicht die der Froschlarven durch die Molche untersucht wurde. BEEBEE (1996) beobachtete, wie in einigen Goldfischteichen, in denen die Fische die Etablierung von Molchpopulationen verhinderten, die Gras- und Springfroschkaulquappen bessere Überlebenschancen hatten als in anderen Teichen, in denen die Goldfische fehlten. Dabei sieht er den Prädationsdruck der Molche jedoch lediglich im Fraß der Froscheier. Neben einigen Egelarten (GAYDA 1940, HERTER 1968), der Stabwanze *Ranatra linearis* (BLAB & VOGEL 19xx), einigen Wasservogelarten (GÜNTHER 1996) und den Kaulquappen der meisten einheimischen Anurenarten (HEUSSER 2000) sind die Molche die einzigen Prädatoren, von denen bekannt ist, daß sie bereits die Eier der Froschlurche in großen Mengen verzehren können (z.B. GAYDA 1940, HEUSSER 1970, SCHLÜPMANN 1981, MALKMUS 1984). Auch bei den vorgestellten Untersuchungen konnte dies wiederholt beobachtet werden. Der Fraß der Eier geschah bei den Gelegen verschiedener Froscharten mit unterschiedlicher Intensität. So wurden im Frühjahr 2000 im Gewässer B (U1) insgesamt 11 Grasfroschballen und zwei Springfroschballen abgelegt. Während von den Springfroscheiern nur einige wenige aus der Peripherie der Ballen den Molchen zum Opfer fielen, wurden alle Grasfroscheier innerhalb von etwa einer Woche aufgefressen. Dabei krochen in den letzten Tagen die Molche tief in die Ballen hinein, so daß sie vollständig von den leeren Gallerthüllen umgeben waren. Hier wurde also allen Kaulquappenprädatoren schon

früh jede Möglichkeit genommen, Einfluß auf die Populationsentwicklung der Grasfrösche zu nehmen. Auch SCHÄFER (1993) beschreibt im gleichen Untersuchungsgebiet negative Einflüsse großer Molchpopulationen auf die Entwicklung der betreffenden Braunfrosch-Arten, wobei er jedoch nicht Prädation, sondern interspezifische Konkurrenz als wesentliche Ursache vermutet.

Der potentielle Einfluß der Käfer und Libellen auf die Anurenpopulationen scheint insgesamt deutlich geringer gewesen zu sein. Immerhin weisen die Untersuchungen von RAU (1996) und INDEN-LOHMAR (1997) darauf hin, daß die Großlibellenlarven, wenn sie in extrem hohen Dichten auftreten, wenigstens kurzfristig die Kaulquappen im Gewässer deutlich dezimieren können.

Da Gelbrandkäfer und die Quappen frühzeitig im Jahr ablaichender Anuren gemeinsame Verbreitungsmuster hatten, hatte die Käferart wohl keinen negativen Einfluß auf die Froschpopulationen. SUROVA (1990) fand in überzeugender Weise heraus, daß in gut untersuchten, den Wachtberger Teichen vergleichbaren Gewässern im heutigen Russland, die dort ebenfalls verbreiteten Arten *Dytiscus marginalis*, *Aeshna cyanea* und *Notonecta glauca* zusammen keinerlei Einfluß auf die Selektion und die Populationsgröße des Moorfrosches *Rana arvalis* hatten. Vielmehr wurde die Populationsgröße der Kaulquappen durch intraspezifische Konkurrenz reguliert. Ähnliches wäre auch für die Populationen der drei Anuren-Arten der Wachtberger Teiche denkbar.

4.5.3 Anpassung der Eiablagezeiten an die Entwicklungszeiten der Kaulquappen

Wie sowohl die Laborergebnisse als auch die Freilandbeobachtungen zeigten, begann in allen Untersuchungsgebieten die Larvalentwicklung des *D. marginalis*, ganz im Gegensatz zu anderen Arten der Gattung, stets genau zu der Zeit, in der auch die ersten Kaulquappen der drei Frühlaicher unter den Anuren (Erdkröte, Grasfrosch, Springfrosch) (z.B. FRÖHLICH et al. 1987, HEUSSER 2000) schlüpften. Wenn witterungs- oder geographisch bedingte Unterschiede der abiotischen Faktoren die Schlupftermine beeinflussten, dann waren beide Tiergruppen stets gleichermaßen betroffen. Da außerdem im Labor andere Arten der Gattung *Dytiscus* zu deutlich abweichende Eiablagezeiten hatten, wird angenommen, daß der frühe Eiablagebeginn des *D. marginalis* eine spezielle Anpassung der Art an die Phänologie ihrer wichtigsten Beutetiere ist.

Diese Anpassung ist für den Gelbrandkäfer äußerst vorteilhaft, weil so der gesamte Zeitraum, in dem Kaulquappen erbeutet werden können, für die Entwicklung der Käferlarven genutzt

werden kann. Außerdem haben Arten, die besonders frühzeitig im Jahr mit der Larvalentwicklung beginnen können, einen Konkurrenzvorteil gegenüber „Späteinsteigern“. Bei einem deutlichen Entwicklungsvorsprung einer *Dytiscus*-Art können die späteren und daher noch kleineren Larven konkurrierender Arten als leicht zu überwältigende Beutetiere genutzt werden. Wenn jedoch die ersten Käferlarven zu früh, also deutlich vor den ersten Kaulquappen schlüpfen würden, wäre dies von erheblichem Nachteil für die Population. Dann würde der anfängliche Nahrungsmangel zu starken intraspezifischen Aggressionen führen (Kap. 4.4.2.1), was große Populationseinbrüche schon vor dem Auftreten der Hauptnahrung zur Folge hätte. Dann ist eine spätere Art, die genau zur rechten Zeit zu schlüpfen beginnt, zahlenmäßig überlegen.

Grundsätzlich war es im Freiland, trotz intensiver Suche, nicht möglich auch nur eine *Dytiscus*-Larve vor dem Schlupf der ersten Kaulquappen zu fangen. Trotzdem ist nicht auszuschliessen, daß dennoch einige wenige Käferlarven schon vor dem Quappenschlupf die Eihüllen verlassen haben. Auch räumlich war das Auftreten der Gelbrandkäferlarven den Kaulquappen angepaßt. So wurden in den Wachtberger Untersuchungsgewässern wiederholt die ersten *Dytiscus*-Larven einer Saison inmitten der gerade geschlüpften und noch auf den Eihüllen liegenden Grasfroschkaulquappen gefunden. An solchen Tagen war es nicht möglich, Gelbrandkäferlarven auch außerhalb dieser Laichballen zu finden.

Der Eiablage- und Schlupfzeitvergleich im Aquarium läßt ebenfalls synchron verlaufende Entwicklungen von *D. marginalis* und den beiden Braunfroscharten erkennen. Zwar legten im Freiland die Gelbrandkäfer ihre ersten Eier vermutlich einige Tage vor den Springfröschen ab, welche dies wiederum einige Tage vor den Grasfröschen taten (vgl. BLAB & VOGEL 1996), doch haben die unterschiedlichen Eientwicklungszeiten in den Versuchsaquarien diese Differenzen ausgeglichen und alle drei Arten etwa gleichzeitig schlüpfen lassen. Sollte es dennoch eine Schlupf-Reihenfolge geben, dann schlüpfen die Quappen der Grasfrösche kurz nach den ersten *Dytiscus*-Larven und unmittelbar vor den Quappen der Springfrösche. Auch die Erdkrötenquappen sind, eigenen Beobachtungen zufolge, im Untersuchungsgebiet etwa zur gleichen Zeit aus den meist später abgelegten Eiern geschlüpft. Dabei sind, was für die Art nicht ungewöhnlich ist (z.B. GÜNTHER 1996), die Unterschiede zwischen den Untersuchungsjahren und den -gewässern etwas größer als bei den beiden *Rana*-Arten gewesen (vgl. SCHÄFER 1992). Laut HEUSSER (2000) ist der gleichzeitige Kaulquappen-

schlupf der sympatrischen Explosionslaicher *R. temporaria* und *B. bufo* eine interspezifische Anpassung, die den gegenseitigen Eifraß durch die Kaulquappen vermeiden soll.

Da nicht anzunehmen ist, daß ausgerechnet die beiden für die Aquarienversuche dem Rehsprungmaar entnommenen Käferweibchen diejenigen Tiere waren, welche die ersten *Dytiscus*-Eier im Gewässer abgelegt haben, sind wohl im Freiland die ersten Frosch- und die ersten Käfereier ungefähr zur gleichen Zeit abgelegt worden und auch die ersten Larven sind etwa zur gleichen Zeit geschlüpft.

Die Vergleiche der Schlupftermine innerhalb der Gattung *Dytiscus* führten auch bei kleinen Stichproben zu signifikanten Unterschieden und zeigten, daß die Eiablagezeit des *D. marginalis* ein spezielles Merkmal dieser Art darstellt und die Art, ebenso wie die drei untersuchten Anurenarten, im Verhältnis zu den nächsten Verwandten als „Frühlaicher“ bezeichnet werden muß.

Deutliche Unterschiede zwischen den Eiablagezeiten des *D. marginalis* und nah verwandten Arten wurden vor allem dann gefunden, wenn nur die eierlegenden Tiere Berücksichtigung fanden. Dies läßt vermuten, daß ein *D. marginalis*-Weibchen entweder vergleichsweise früh mit der Eiablage beginnt oder ganz darauf verzichtet. Im Gegensatz dazu war die Spanne der Reproduktionszeiten bei *D. dimidiatus* und *D. circumflexus* erheblich größer und einige Käfer legten durchaus auch erst sehr spät im Frühjahr ihr erstes Ei ab.

Auch BURMEISTER (1939) beobachtete, daß die Larvalzeit des *D. dimidiatus* später als die des *D. marginalis* beginnt. BRAASCH (1989) hingegen fand 1988 bei weiträumigen Erfassungen in der damaligen DDR die ersten *D. dimidiatus*-Larven am 13.4., während er die ersten Larven von *D. marginalis* erst am 24.4. gefunden hat.

Da immerhin 8 von 43 Käfern überhaupt keine und andere nur sehr wenige Eier legten, waren möglicherweise die Haltungsbedingungen in den Aquarien nicht optimal. Vielleicht hat bei einigen Tieren die Futtermenge für die Eiproduktion nicht ausgereicht. Möglicherweise hätte der eine oder andere Käfer auch schon eher Eier gelegt, wenn er mehr gefüttert worden wäre. Demzufolge ist hier keine Aussage dazu möglich, wie die Tiere sich bei anderen, dann eventuell besseren Lebensbedingungen verhalten hätten. Daß aber ausgerechnet von der größten Art, dem *D. dimidiatus*, im zweiten Untersuchungsjahr, in dem insgesamt deutlich mehr Käfer ohne Nachkommen blieben als im Jahr zuvor, alle Weibchen Eier legten, spricht wiederum gegen den Verdacht, daß die gereichte Futtermenge nicht ausreichte und sich negativ auf die Eiproduktion auswirkte. Vielleicht gibt es ja auch im Freiland regelmäßig

einige *Dytiscus*-Weibchen, die in einer Saison oder gar grundsätzlich keine Eier legen. Für die Aquarienversuche war entscheidend, daß für alle Arten die gleichen Bedingungen herrschten. Die geographisch recht unterschiedliche Herkunft der Versuchstiere wirkte sich nicht merklich auf die Ergebnisse aus. Innerhalb einer Art waren bei den einheitlichen Haltungsbedingungen die Differenzen der untersuchten Größen i.d.R. deutlich kleiner als zwischen den Arten.

4.5.4. Zur Einnischung europäischer *Dytiscus*-Arten und dem Konkurrenzvorteil des *D. marginalis*

Innerhalb der 8 europäischen *Dytiscus*-Arten sind larvenmorphologisch und biologisch zwei klar voneinander getrennte Gruppen unterscheidbar. Die Larven jener beiden Arten (*D. latissimus* und *D. semisulcatus*), welche sich bevorzugt in fischreiche Lebensräume vorgewagt haben, um dort köchertragenden Trichopteren nachzustellen (BURGESS SOPP 1905, BLUNCK 1916c, 1923b, JOHANSSON & NILSSON 1992), sind mit den Larven der 6 anderen Arten nicht zu verwechseln. Letztere sind sich allerdings sehr ähnlich und teilweise nur mit Mühe zu unterscheiden. Während sich die beiden „Trichopterenpezialisten“ nur träge kletternd in dichter Vegetation fortbewegen (z.B. BLUNCK & KLYNSTRA 1929), sind die anderen als Bewohner fischarmer und amphibienreicher Gewässerbereiche geschickte und bewegliche Schwimmer, die alle mit Vorliebe Kaulquappen verzehren (eigene Beobachtungen).

Daß auch die 6 europäischen „amphibiophilen“ Arten der Gattung unterschiedlich eingemischt sein müssen steht außer Frage. Alleine über die Klassifizierung der Gewässertypen, welche die Arten bevorzugen, ist keine klare Abgrenzung erkennbar (z.B. BRAASCH 1989, KOCH 1989, KLAUSNITZER 1996). Immerhin ist beispielsweise schon lange bekannt, daß der *D. circumflexus* typischerweise in Pioniergewässern anzutreffen ist (z.B. FRIDAY 1988, KOCH 1989, DROST et al. 1992, NILSSON & HOLMEN 1995). Dort stößt er auf die Quappen von Kreuzkröten und oft zusätzlich noch auf Wechsel- und/oder Geburtshelferkrötenquappen. Aufgrund der hier vorgestellten Untersuchungsergebnisse stellt sich zwangsläufig die Frage, ob die Larven des Käfers die Quappen dieser Anurenarten fressen weil sie die gleichen Habitatansprüche haben, oder ob der Käfer vor allem in Pioniergewässern lebt, weil seine Larven dort Kreuz-, Wechsel- und Geburtshelferkrötenquappen fressen können.

Nicht nur die morphologischen und physiologischen Gemeinsamkeiten, sondern auch ihre Habitatansprüche kombiniert mit der horizontalen und vertikalen geographischen Verbreitung sowie die Lage der Entwicklungszeiten lassen vermuten, daß nicht nur die Larven von *D. marginalis*, sondern auch jene der Arten *D. pisanus*, *D. dimidiatus*, *D. circumcinctus*,

D. circumflexus und *D. lapponicus* bevorzugt Amphibienlarven nachstellen; und zwar jeweils anderen Arten (Tab. 21). Dabei sind vor allem jene Amphibienarten für die Populationsentwicklung der Käfer interessant, welche zu festgelegten Jahreszeiten in Massen auftreten, wie es in Europa vor allem bei den Explosionslaichern unter den Anuren üblich ist. U. a. durch die präzise Anpassung der Phänologie der jeweiligen Käferart an die Larvalzeiten der im Lebensraum besonders häufigen Anurenarten sind die Käferlarven sehr konkurrenzstark. Da die Laichzeiten der verschiedenen, je nach Region besonders häufigen Anurenarten deutlich verschieden sind, war diesbezüglich allem Anschein nach auch eine nahrungsdifferenzierte Einnischung entsprechend vieler *Dytiscus*-Formen möglich.

Tab. 21: Liste der europäischen *Dytiscus*-Arten mit ihren vermutlich wichtigsten Beutetieren und deren gemeinsame Entwicklungszeiten und Laichgewässerpräferenzen; wenn der Entwicklungsbeginn einer Käferart hier nicht sicher und daher mit Fragezeichen versehen ist, orientiert sich die vorgeschlagene Zeitangabe auf die Entwicklungszeiten der allem Anschein nach bevorzugten Beutetiergruppen.

Gelbrandkäfer- Art	Habitat- präferenzen	Entwick- lungsbeginn	bevorzugte Beutetiere	
			Zielgruppe	Arten
<i>D. marginalis</i>	Stillgew.	früh	Anuren	<i>Bufo b. bufo, Rana temporaria, Rana dalmatina</i>
<i>D. lapponicus</i>	kalte Moorgew.	früh	Anuren (?)	<i>Rana arvalis, Rana temporaria</i>
<i>D. pisanus</i>	Fließgew.	früh?	Anuren	<i>Bufo b. spinosus, Rana dalmatina?</i>
<i>D. circumflexus</i>	Pioniergew./ Brackwasser	spät	Anuren	<i>Bufo calamita, Bufo viridis, Alytes obstetricans?</i>
<i>D. dimidiatus</i>	Stillgew.	spät	Anuren	<i>Rana esculenta, Rana lessonae, Rana ridibunda</i>
<i>D. circumcinctus</i>	Stillgew.	früh?	Anuren	<i>?, Pelobates fuscus?, Rana arvalis?</i>
<i>D. semisulcatus</i>	Fließgew.	Herbst	Trichopteren	?
<i>D. latissimus</i>	gr. Stillgew.	?	Trichopteren	?

Dabei ist es offenbar besonders vorteilhaft, wenn man sich als Gelbrandkäfer auf die Frühlaicher unter den Anuren spezialisiert hat, da einerseits Grasfrosch und Erdkröte ausge-

sprochen häufig und weit verbreitet sind und andererseits bei guten Entwicklungsbedingungen die Larven später auftretender Nahrungskonkurrenten von den mittlerweile viel größeren Larven einer frühen Art als Nährtiere genutzt und eliminiert werden können. So wundert es nicht, daß in dem fast lückenlosen Verbreitungsgebiet der Anuren-Frühlaicher der daran angepaßte *D. marginalis* bei weitem häufiger und weiter verbreitet ist als alle anderen Arten der Gattung *Dytiscus*.

Zwar sind in Europa sowohl der *D. marginalis* als auch mindestens eine der Arten frühlaichender Anuren sowohl in höheren Lagen als auch im Flachland fast überall anzutreffen, doch gibt es auch Lebensräume, wo beide Tiergruppen nur in geringer Dichte auftreten. Besonders auffallend ist dabei das völlige Fehlen beider Gruppen auf einigen Mittelmeerinseln, wie Korsika, Sardinien, Malta und Kreta (NAUMANN 1955, LANZA 1983, DELANGERRE & CHEYLAN 1992, VENCES et al. 1996, GASC et al. 1997). Nur nördlich des 68. Breitengrades darf der Grasfrosch auf die Gesellschaft des *D. marginalis* verzichten (FOSTER 1985, ARNOLD 1995).

In den wenigen Regionen, in denen frühlaichende Anuren rar sind, kommt die Eiablage des *D. marginalis* für die Kaulquappen der i.d.R. dort häufigeren „Spätlaicher“ zu früh. Entsprechend den hier vorgestellten Laborergebnissen dezimieren sich dann die Käferlarven wegen des Nahrungsmangels gegenseitig beträchtlich. Wenn dann etwa einen Monat später die Anurenlarven spätlaichender Arten auftauchen, ist die strapazierte *D. marginalis*-Larven-Population mit den dann ebenfalls in Massen auftretenden Larven anderer *Dytiscus*-Arten scheinbar nicht mehr konkurrenzfähig. Nicht zuletzt deshalb, weil das Kannibalismusverhalten der Käferlarven, wenigstens der vier hier untersuchten Arten, durchaus vergleichbar ist (vgl. WESENBERG-LUND 1912, BALFOUR-BROWNE 1913). So hat in einigen hier nicht beschriebenen Zuchtversuchen, in denen *Dytiscus*-Larven verschiedener Arten und verschiedenen Alters bei mäßigem Futterangebot zusammen gehalten wurden, früher oder später artenunabhängig stets die größte Larve eines Aquariums alle kleineren verzehrt. Andere *Dytiscus*-Arten können also nur in solchen Gewässern erfolgreich sein, in denen für den *D. marginalis* pessimale Entwicklungsbedingungen herrschen, da sie sonst dessen Entwicklungsvorsprung zum Opfer fallen. Die bloße Anwesenheit der speziell von den spätlegenden Käferarten besonders effektiv nutzbaren Quappenarten reicht also nicht aus. Vielmehr können die in den „Frühlaicher-Gewässern“ später hinzustoßenden Kaulquappen später ablaichender Anurenarten den „Speisezettel“ des *D. marginalis* bereichern und den dort ohnehin schon guten Entwicklungserfolg des Käfers noch steigern.

Von den fünf anderen europäischen amphibiophilen *Dytiscus*-Arten beginnt nur die kleinste, der *D. lapponicus*, ähnlich früh oder gar früher mit der Eiablage wie der *D. marginalis*. Der boreoalpine *D. lapponicus* gilt dennoch als besonders konkurrenzschwach (z.B. KORSCHOLT 1924, BLUNCK & KLYNSTRA 1929, NAUMANN 1955) und meidet in Großbritannien (CONOLLY & DAHL 1970) Regionen mit Maximaltemperaturen von über 22°C. Außerdem ist der Käfer vor allem in Fennoskandien und Dänemark verbreitet (NILSSON & HOLMEN 1995) und vereinzelt auch in einigen anderen Küstenländern der Nordsee zu finden. In den italienischen See-Alpen lebt isoliert die Unterart *D. lapponicus disjunctus*, Camerano 1880 (FRANCISCOLO 1979). In Schleswig-Holstein ist seit etlichen Jahren eine sehr große Population in einem Moorgewässer zu beobachten, in dem als einziges Amphib der Moorfrosch (Prof. Dr. Wolfgang Böhme mündl.) ablaicht.

Im Norden von Großbritannien dagegen fehlt der Moorfrosch völlig. Der *D. lapponicus*, so er denn auf Kaulquappen angewiesen sein sollte, muß dort wohl mit dem Grasfrosch vorlieb nehmen, was allerdings auch gut zu seiner frühen Larvalentwicklung paßt.

Im Gegensatz zum *D. lapponicus* ist der *D. pisanus* nur in wärmeren Regionen, genauer im westlichen Mittelmeerraum, anzutreffen (z.B. KORSCHOLT 1924, GUIGNOT 1961). Dort konkurriert er erfolgreich mit dem ihm äußerlich sehr ähnlichen *D. marginalis* und verdrängt diesen laut BALAZUC (1984) in höhere Lagen. Sein Verbreitungsgebiet deckt sich ausgezeichnet mit jenem der Mittelmeerform der Erdkröte *Bufo bufo spinosus*, mit deren Larven er gemeinsam vor allem in kleinen Fließgewässern anzutreffen ist. Nach Beobachtungen von Prof. Dr. Wolfgang Böhme (mündl.) gibt es einige Hinweise dafür, daß *Bufo b. bufo* im Mittelmeerraum, in dem übrigens auch der Grasfrosch sehr selten ist, von *Bufo b. spinosus* in höhere Lagen verdrängt wird.

Der ebenfalls besonders in Südeuropa und Nordafrika (z.B. KORSCHOLT 1924, NAUMANN 1955, GUIGNOT 1961), aber auch bis Skandinavien (NILSSON & HOLMEN 1995) verbreitete *D. circumflexus* ist ebenso wie die Kreuzkröte (z.B. GÜNTHER 1996, SINSCH 1998) fast ausschließlich in Pioniergewässern und salzhaltigen Küstengewässern anzutreffen (z.B. FOSTER 1985, KOCH 1989). Auch die Entwicklungszeiten beider Tiergruppen lassen kaum Zweifel daran, daß der Käfer sich vorwiegend von Kreuzkrötenquappen und, falls anwesend, Wechselkrötenquappen ernähren muß.

Die beiden Arten *D. dimidiatus* und *D. circumcinctus* sind im Gegensatz zu den anderen Arten ausschließlich im Flachland anzutreffen. Während beim *D. circumcinctus* bisher noch keine deutliche Vorliebe für bestimmte Anuren-Arten sichtbar wird, ist bei Betrachtung der Verbreitungskarten die Beziehung des *D. dimidiatus* zu den Grünfröschen nicht zu übersehen. Käfer und Quappen können besonders häufig in sehr großen Feuchtgebieten, wie die Schleswig-Holsteinische und die Mecklenburgische Seenplatte, im Einzugsgebiet von Neusiedler See und Balaton oder z.B. der Brière, einem sehr großen Sumpfgebiet im Nordwesten Frankreichs, angetroffen werden. In Großbritannien kommen beide Tiergruppen nur spärlich und zwar im Süden und Südwesten vor.

Auch die Körpergröße dieser größten europäischen amphibiophilen *Dytiscus*-Art paßt gut zu den Grünfroschquappen, welche außer jenen von Wechsel- und Knoblauchkröte alle anderen heimischen Anurenlarven an Körpergröße deutlich überragen (z.B. GÜNTHER 1996).

Der *D. circumcinctus*, dessen Eiablagezeiten hier nicht näher untersucht werden konnten, entwickelt sich laut NILSSON & HOLMEN (1995) erst im Frühsommer. Dies würde, ebenso wie seine Verbreitung in Europa, weitestgehend mit Knoblauchkröte und Moorfrosch übereinstimmen. Doch kommt der Käfer vereinzelt auch in Großbritannien vor, wo Knoblauchkröte und Moorfrosch völlig fehlen (ARNOLD 1995).

5 Schlußfolgerungen

Alle durchgeführten Freiland- und Laboruntersuchungen und auch die Diskussion der Literaturhinweise sprechen entschieden für eine Abhängigkeit des Räubers *D. marginalis* von seinen wichtigsten Beutetieren, den Kaulquappen der frühzeitig im Jahr explosionsartig ablaichenden Froschlurche unserer Breiten. Da etliche Indizien überprüft wurden, ist die Wahrscheinlichkeit, daß die beobachteten Phänomene durch andere Ursachen hervorgerufen wurden, äußerst gering. Alle Indizien sprechen dafür und keines dagegen, daß der *D. marginalis* zwar ein breites Nahrungsspektrum hat, für seine Entwicklung jedoch auf die Kaulquappen genannter Anurenarten angewiesen ist. Die *D. marginalis*-Larven haben einen sehr großen Nahrungsbedarf pro Zeiteinheit, der bei allen untersuchten Beutetierkombinationen nur in Gegenwart von Amphibienlarven gedeckt werden kann. Dabei sind die Larven aller untersuchten Amphibienarten gleich gut geeignet, wenn sie nur in hinreichender Dichte verfügbar sind. Durch die zeitliche Einnischung der *D. marginalis*-Larven kommen jedoch, im Gegensatz zu anderen Arten der Gattung *Dytiscus*, im Freiland vor allem die Frühlaicher unter den Anuren als effektiv nutzbare Beutetiere in Frage.

Auch deshalb, weil nur bei den „explosionsartig“ (HEUSSER 2000) ablaichenden Amphibienarten bereits während der Schlupfzeit ungefähr absehbar ist, welche Quappendichten ein Prädator im Verlauf einer Saison maximal erwarten darf. Darauf können sich die Käferlarven frühzeitig durch Selbstregulation einstellen.

Im Folgenden sind noch einmal die hier diskutierten Indizien aufgeführt. Sie alle verdeutlichen die große Bedeutung der Kaulquappen als Beutetiere des *D. marginalis*; die meisten stellen gar schwerwiegende Argumente für die untersuchte Beutetierspezialisierung dar:

1. Die geographische Verbreitung des *D. marginalis* deckt sich in Europa mit dem Gesamtverbreitungsgebiet der früh ablaichenden Froschlurche. Außerdem sind beide Tiergruppen in den gleichen Gewässertypen anzutreffen.
2. In den Untersuchungsgewässern hatten der *D. marginalis* und die Summe der drei frühlaichenden Anurenarten stets die gleichen Verbreitungsmuster und Fluktuationsrichtungen.
3. Die Eiablage-, Schlupf- und Entwicklungszeiten des Käfers sind an die Phänologie der benötigten Anurenarten angepaßt. Nachzügler können ihre Entwicklung nicht mehr beenden, obwohl sie bis zum Winter noch ein Vielfaches der Zeit hätten, welche die Käferlarven normalerweise für ihre Entwicklung brauchen und in den Sommermonaten bei sinkenden Wasserständen die Beutetierkonzentrationen, abgesehen von den Kaulquappen frühzeitig im Jahr ablaichender Froschlurche, in den Gewässern deutlich ansteigen.
4. Die Kannibalismusbereitschaft bzw. Aggressivität der Käferlarven waren ausschließlich von der Amphibienlarvendichte im Lebensraum abhängig
5. Die Selbstregulation der *Dytiscus*-Populationen tritt bereits zu Anfang der Larvalentwicklung ein, wenn noch kein Nahrungsmangel besteht. Dann sind nur die zu erwartenden Häufigkeiten der frühen Explosionslaicher und nicht die der später im Frühjahr erscheinenden Beutetiergruppen abzusehen.
6. Aktivitätsminderung der *Dytiscus*-Imagines, welche im Aquarium mangels Alternativen ebenfalls in großen Mengen Kaulquappen verzehrt haben, während der Quappenphase im Gewässer. Außerdem verzichteten die *Dytiscus*-Imagines, ganz im Gegensatz zu den Imagines der nahestehenden Gattung *Cybister* (eigene Beobachtungen), auf den Verzehr von Anuren-Eiern, während sie durch spezielle Suchstrategien so erfolgreich wie kein anderer Prädator den Eiern der Urodelen nachstellen.

Diese Schonung der Ressourcen ihrer Larvenstadien reduziert die innerartliche Nahrungskonkurrenz erheblich.

7. Maximale Beuteausnutzung wurde von Käferlarven nur im Falle der Amphibienlarven erzielt.
8. Das von FORMANOWICZ (1982, 1984, 1987) für den nah verwandten *D. verticalis* detailliert beschriebene Lauerverhalten der Käferlarven bei großer Quappendichte und das Suchverhalten bei geringerer Dichte als adaptierte Strategie zum Nahrungserwerb kann auch beim *D. marginalis* beobachtet werden.
9. Die Körpergrößen der aus der Zucht hervorgegangenen Imagines waren in starkem Maße von der Kaulquappendichte während der Larvalentwicklung abhängig. Nachzügler im Freiland fielen durch besonders geringe Körpergröße auf.
10. Der Prädationsdruck der *Dytiscus*-Populationen ist bei bester Nahrungsausnutzung der Einzelindividuen im Vergleich mit manch anderen Kaulquappenprädatoren mäßig und nachhaltig.
11. Die 8 europäischen Arten der Gattungen *Dytiscus* und *Cybister* sind von vergleichbarer Körpergröße, aber mindestens doppelt so groß wie alle anderen einheimischen Dytiscidae. Die kleineren Arten sind meines Wissens nicht in der Lage größere Kaulquappen zu überwältigen. Wenn kleinere Beutetiere die großen Dytiscidenlarven ebenfalls sättigen könnten, wäre dieser Größensprung innerhalb der Käferfamilie aus ernährungsphysiologischer Sicht überflüssig.
12. Die für Dytisciden auffallend langen und dünnen Mandibeln der *Dytiscus*-Larven sind zum Festhalten von Kaulquappen besonders gut geeignet.
13. Das ausgezeichnete Schwimmvermögen der *Dytiscus*-Larven ist beim Fang der Kaulquappen ebenfalls äußerst hilfreich.
14. Auch die anderen europäischen *Dytiscus*-Arten lassen sich durch Parallelen bezüglich Verbreitung, Habitatansprüchen und Entwicklungszeiten bestimmten Anurenarten zuordnen und anhand dieser Beutetiere unterschiedlich einnischen
15. Sowohl die frühlaichenden Anuren als auch der *D. marginalis* haben durch die zeitige Eiablage gegenüber den jeweils nächstverwandten Arten deutliche Konkurrenzvorteile.

Die in Massen auftretenden Kaulquappen der sehr weit verbreiteten Frühläicher unter den Froschlurchen stellen für ein paar Monate eine solch energiereiche Nahrungsressource und damit provitable Beute dar, daß es sich für einen Prädator durchaus lohnt, sich darauf zu

spezialisieren. Freilich ist es für Evertebraten im Allgemeinen nicht einfach, diese kräftigen und guten Schwimmer mit ihrer glatten Körperoberfläche, die im Falle der Erdkröte zudem auch noch zu Schwarmverhalten im Freiwasser neigen, zu erbeuten. Außerdem kann die interspezifische Nahrungskonkurrenz sehr groß sein und die Kaulquappenphase im Gewässer ist durch den explosionsartig gleichzeitigen Schlupf der wichtigsten Anurenarten verhältnismäßig kurz. Daher war für den *D. marginalis* zur effektiven Nutzung dieser Ressource die Entwicklung spezieller Strategien erforderlich, deren Wirkung durch die beschriebenen anatomischen und physiologischen Anpassungen, deutlich erhöht wurde (Abb. 110).

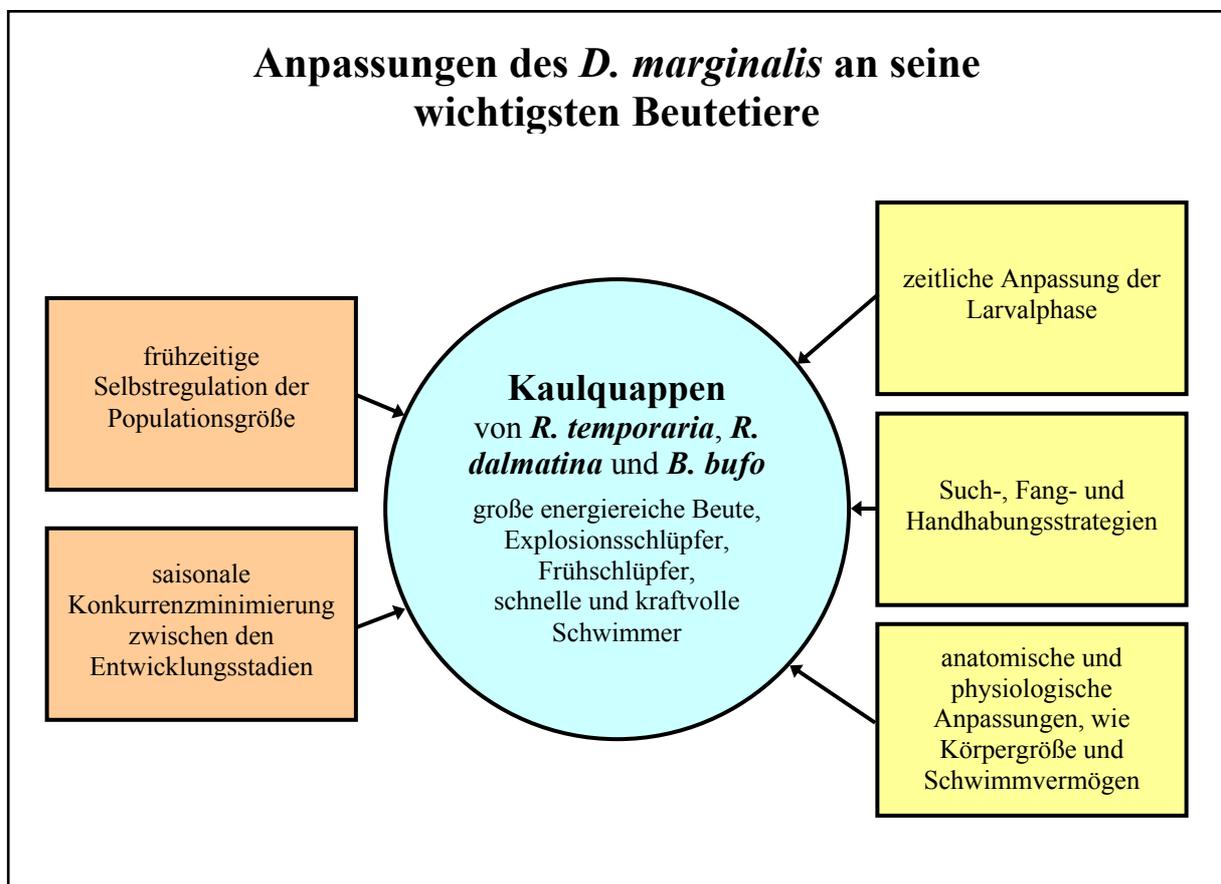


Abb. 110: Darstellung der Anpassungsstrategien und -formen des *D. marginalis* zur Optimierung der Effektivität bei der Nutzung von Kaulquappen früh ablaichender Froschlurche als essentielle Nährtiere. Strategien zur Verbesserung der Effektivität bei der Nahrungsaufnahme sind gelb und solche zum nachhaltigen Umgang mit den Ressourcen sind orange hinterlegt.

7 Literatur

- ARNOLD, H. R. (1995): Atlas of amphibians and reptiles in Britain. – ITE research publication no. **10**, London, 40 S.
- BAILEY, N.T.J. (1951): On estimating the size of mobile populations from recapture data. - *Biometrika* **38**: 293-306
- BALAZUC, J. (1984): Coléoptères de l'Ardèche. Société Linnéenne de Lyon **53**, 334 S.
- BALFOUR-BROWNE, F. (1913): The life-history of a water-beetle. – *Nature* **92**: 20-25
- BAUER, C.K. (1986): Laboratory Culture and Flight development of the Water Beetle *Dytiscus marginalis* L. (Coleoptera, Dytiscidae). – *Entomologica Basiliensa* **11**: 433-449
- BEATTIE, R., R. J. ASTON & A. G. P. MILNER (1993): Embryonic and larval survival of the common frog (*Rana temporaria* L.) in acidic and limed ponds. – *Herpetol. J.* **3**: 43-48
- BEEBEE, T.J.C. (1992): Amphibian decline?. – *Nature* **355**: 120
- BEEBEE, T.J.C. (1996): Twenty years of garden ponds. - *Brit. Herpet. Soc. Bull.* **56**: 2-6
- BEGON, M., J.L. HARPER & C.R. TOWNSEND (1991): Ökologie. Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften. – Birkhäuser Verlag, Basel, 1023 S.
- BEGON, M., M. MORTIMER & D.J. THOMPSON (1997): Populationsökologie. – Spektrum Akad. Verl., Heidelberg, Berlin, Oxford, 380 S.
- BERTRAM, C. (1995): Untersuchungen von Wasserkäferzönosen in Gewässern des Naturparkes Kottenforst. – Diplomarbeit Univ. Bonn
- BICK, H. (1989): Ökologie: Grundlagen, terrestrische und aquatische Ökosysteme, angewandte Aspekte. – Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York, 327 S.
- BLAB, J. (1986): Biologie, Ökologie und Schutz von Amphibien. - Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz **18**; Kilda-Verlag, Greven, 150 S.
- BLAB, J. & H. VOGEL (1989): Amphibien und Reptilien: Kennzeichen, Biologie; Gefährdung. – BLV, München, Wien, Zürich, 143 S.
- BLAB, J. & H. VOGEL (1996): Amphibien und Reptilien erkennen und schützen: Alle mitteleuropäischen Arten. Biologie, Bestand, Schutzmaßnahmen. - 2. Aufl.; BLV, München, Wien, Zürich, 159 S.
- BLAUSTEIN, A.R. & D.B. WAKE (1990): Declining amphibian populations: a global phenomenon?. – *TREE* **5**: 203-204
- BLAUSTEIN, A.R., P.D. HOFFMAN, D.G. HOKIT, J.M. KIESECKER, S.C. WALLS & J.B. HAYS (1994): UV repair and resistance to solar UV-B in amphibian eggs: a link to population declines? - *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **91** (5): 1791-1795

- BLUNCK, H. (1909): Regenerationsversuche an *Dytiscus marginalis* L.. – Zool. Anz. **34**: 172-180
- BLUNCK, H. (1912a): Beitrag zu der Kenntnis der Morphologie und Physiologie der Haftscheiben von *Dytiscus marginalis* L.. – Z. Zool. **100**: 459-492
- BLUNCK, H. (1912b): Das Geschlechtsleben des *Dytiscus marginalis* L., 1. Teil: Die Begattung. – Z. Zool. **102**: 169-248
- BLUNCK, H. (1913a): Das Geschlechtsleben des *Dytiscus marginalis* L., 2. Teil: Die Eiablage. – Z. Zool. **104**: 157-179
- BLUNCK, H. (1913b): Beiträge zur Naturgeschichte des *Dytiscus marginalis* L., 1. Teil. Historisches. - Zool. Jahrb. **35**: 1-30
- BLUNCK, H. (1913c): Beiträge zur Naturgeschichte des *Dytiscus marginalis* L., 2. Teil. Paläontologie, Systematik und Faunistik. - Zool. Jahrb. **35**: 31-55
- BLUNCK, H. (1914): Die Entwicklung des *Dytiscus marginalis* L. vom Ei bis zur Imago. 1. Teil. Das Embryonalleben. – Z. Zool. **111**: 76-151
- BLUNCK, H. (1916a): Das Leben des Gelbrands (*Dytiscus marginalis* L.) (Ohne die Metamorphose). Vorläufige Zusammenstellung. - Zool. Anz. **46**: 271-285
- BLUNCK, H. (1916b): Die Metamorphose des Gelbrands (*Dytiscus marginalis* L.). - Zool. Anz. **47**: 18-40
- BLUNCK, H. (1916c): Die art-individuellen biologischen Charaktere des *Dytiscus semisulcatus* Müller (= *punctulatus* Fabr.). - Zool. Anz. **46 (8)**: 225-231
- BLUNCK, H. (1917): Die Entwicklung des *Dytiscus marginalis* L. vom Ei bis zur Imago. 2. Teil: Die Metamorphose (Der Habitus der Larve). – Z. Zool. **117 (1)**: 1-129
- BLUNCK, H. (1918): *Dytiscus latissimus* L., der Breitrand. - Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde **9**: 1-5
- BLUNCK, H. (1922): Die Lebensgeschichte der im Gelbrand schmarotzenden Saitenwürmer. - Zool. Anz. **54**: 111-149
- BLUNCK, H. (1923a): Die Entwicklung des *Dytiscus marginalis* L. vom Ei bis zur Imago. 2. Teil. Die Metamorphose (B. Das Larven- und Puppenleben). – Z. Zool. **121 (2)**: 12
- BLUNCK, H. (1923b): Zur Kenntnis des „Breitrand“ *Dytiscus latissimus* L. und seiner Junglarve. – Zool. Anz. **57 (7/8)**: 157-168
- BLUNCK, H. (1924): Lebensdauer, Fortpflanzungsvermögen und Alterserscheinungen beim Gelbrand. – Zool. Anz. **58**: 122-143
- BLUNCK, H. (1925): Die Zucht der Wasserkäfer. – In: E. ABDERHALDEN (Hrsg.): Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. 9, Teil 2., Berlin, Wien, 293-310

BLUNCK, H. & B.H. KLYNSTRA (1929): Die Kennzeichen der Jugendstände in Deutschland und Holland vorkommender *Dytiscus*-Arten. - Zool. Anz. **81** (5/6): S. 114-123

BRAASCH, D. (1989): Zur Habitatwahl von *Dytiscus dimidiatus* Bergstr., 1778 (Insecta, Coleoptera: Dytiscidae). 2. Beitrag zur Kenntnis der Phänologie, Ökologie und Verbreitung der Dytiscidae in der DDR. – Faunistische Abhandlungen **17** (5): 31-35

BRIDGES, C.M. (1999): The effects of a chemical stressor on amphibian larvae: individual, population, and species level responses. – Ph.D. dissertation, University of Missouri-Columbia

BRÜGGEMANN, P. (1988): Untersuchungen zur Ökologie der Zauneidechse *Lacerta agilis* (L. 1758). – Diplomarbeit Univ. Bonn

BÜGEL, K. (1999): Vergleichende Untersuchungen zur Wasserkäferfauna von künstlich angelegten Stillgewässern der Hatzfeld-Wildenburgischen Forstverwaltung (Mittelsieg-Bergland). - Diplomarbeit Univ. Bonn

BURGESS SOPP, E. J. (1905): Some British diving beetles. – Science Gossip **7** (82-83), London, 16 S.

BURMEISTER, F. (1939): Biologie, Ökologie und Verbreitung der europäischen Käfer. I. Adephaga. – H. Goecke Verlag, Krefeld, 307 S.

CERNY (1979): Lurche im Schnee. – Nationalpark **25**: 7-10

CONOLLY, A. P. & E. DAHL (1970): Maximum summer temperatures in relation to the modern and Quaternary distribution of certain arctic-montane species in the British Isles – in WALKER, D. G. & R. G. WEST (Eds.), Studies in the Vegetational History of the British Isles, Cambridge University Press.

DELANGERRE, M. & M. CHEYLAN (1992): Atlas de Repartition des Batraciens et Reptiles de Corse. – Parc Naturel Regional de Corse. Ecole Pratique des Hautes etudes, Pampelune, 128 S.

DIESENER, G. & J. REICHHOLF (1996): Steinbachs Naturführer. Lurche und Kriechtiere. - Mosaik Verlag, München, 287 S.

DROST, M. B. P., H. P. J. J. CUPPEN, E. J. VAN NIEUKERKEN & M. SCHREIJER (1992): De Waterkevers van Nederland. – Natuurhistorische Bibliotheek van de KNVV **55**, Utrecht, 280 S.

DU FEU, CH., M. HOUNSOME & SPENCE, I. (1983): A single-session mark/recapture method of population estimation. - Ringing and Migration **4** (4), 211-226

ENGELMANN, W.-E., J. FRITZSCHE, R. GÜNTHER & F.J. OBST (1985): Lurche und Kriechtiere Europas. – Neumann Verlag, Leipzig Radebeul, 420 S.

FISHER, R.A. & E.B. FORD (1947): The spread of a gene in natural conditions in a colony of the moth *Panaxia dominula* (L). - Heredity, Lond. **1**: 143-174

- FORMANOVICZ, D.R., JR. (1982): Foraging tactics of larvae of *Dytiscus verticalis* (Coleoptera: Dytiscidae): the assessment of prey density. – J. Anim. Ecol. **51**: 757-767
- FORMANOVICZ, D.R., JR. (1984): Foraging tactics of an aquatic insect: Partial consumption of prey. – Anim. Behav. **32**: 774-781
- FORMANOVICZ, D.R., JR. (1987): Foraging Tactics of *Dytiscus verticalis* Larvae (Coleoptera: Dytiscidae): Prey Detection, Reactive Distance and Predator Size. – Journal of the Kansas Entomological Society **60** (1): 92-99
- FOSTER G. N. (1985): Atlas of British water beetles, preliminary Edition, Part 4. – The Balfour-Browne Club Newsletter **35**, 1-22
- FRANCISCOLO, M. E. (1979): Coleoptera. Haliplidae, Hygrobiidae, Gyrinidae, Dytiscidae. – Fauna d'Italia **14**, Bologna, 804 S.
- FREUDE, H., K.W. HARDE & G.A. LOHSE (1971): Die Käfer Mitteleuropas Bd. 3. - Goecke & Evers, Krefeld, 365 S.
- FRIDAY, L. E. (1988): A key to the adults of British water beetles. – FSC Publikation **107**, 151 S.
- FRÖHLICH, G., J. OERTNER & S. VOGEL (1987): Schützt Lurche und Kriechtiere. – VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin, 324 S.
- GASC, J.-P., A. CABELA, J. CRUOBRUJA-ISAILOVIC, D. DOLMEN, K. GROSSENBACHER, P. HAFFNER, J. LESCURE, H. MARTENS, J. P. MARTINEZ RICA, H. MAURIN, M. E. OLIVEIRA, TH. S. SOFIANIDON, M. VEITH & A. ZUIDERWIJK (1997): Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe.- Muséum National d'histoire Naturelle, Paris, 494 S.
- GOSNER, K.L. (1960): A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. - Herpetologica **16**: 183-190
- GUIGNOT, F. (1961): Revision des Hydrocanthares d'Afrique (Coleoptera Dityscoides), Troisième Partie. – Annales du Musée Royal du Congo Belge, Sciences Zoologiques **90**, Tervuren, 995 S.
- GÜNTHER, R. (Hrsg.) (1996): Die Amphibien und Reptilien Deutschlands. - Gustav Fischer Verlag, Jena, 825 S.
- HARMS, V. (1988): Biomathematik, Statistik und Dokumentation: Eine leichtverständliche Einführung nach den Gegenstandskatalogen für die 1. und 2. Abschnitte der ärztlichen Prüfung. – Harms Verlag, Kiel, 256 S.
- HENDRICH, L. & M. BALKE (1993): Bewertungsschema zur Eignung einer Insektengruppe als Bioindikator / Indikator / Zielgruppe für Landschaftsplanung und UVP (in Deutschland) – „Wasserkäfer“. – Insecta **1** (2): 147-154.
- HENDRICH, L & M. BALKE (2000): Verbreitung, Habitatbindung, Gefährdung und mögliche Schutzmaßnahmen der FFH-Arten *Dytiscus latissimus* LINNAEUS, 1758 (Der Breitrand) und

Graphoderus bilineatus (De Geer, 1774) in Deutschland (Coleoptera: Dytiscidae). – *Insecta* **6** (1): 98-114

HERREID, C.F. & S. KINNEY (1967): Temperature and development of the woodfrog (*Rana sylvatica*) in Alaska. – *Ecology* **48**: 579-590

HERRMANN, W. (1902): Gelbrand, Wasserkäfer, Rückenschwimmer. – *Allgemeine Fischereizeitung* **27**: 11-13

HEUSSER, H. (1970): Ansiedlung, Ortstreue und Populationsdynamik des Grasfrosches (*Rana temporaria*) an einem Gartenweiher. – *Salamandra* **6**: 80-87

HEUSSER, H. (2000): Kaulquappen fressen Laich und Larven europäischer Anuren (Amphibien). – *Z. Feldherpetol.* **7**: 177 – 202

HILEMAN, K. S., E. D. BRODIE & D. R. FORMANOWICZ (1995): Avoidance of Unpalatable Prey by Predaceous Diving Beetle Larvae: The Role of Hunger Level and Experience (Coleoptera: Dytiscidae). – *Journal of insect behavior* **8** (2): 241-249

HILSENHOFF, W.L. & B.H. TRACY (1985): Techniques for Collecting Water Beetles from Lentic Habitats. – *Proceedings Of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* **137**: 8-11

HILSENHOFF, W.L. (1987): Effectiveness of bottle traps for collecting Dytiscidae (Coleoptera). – *The coleopterists Bulletin* **41** (4): 377-380

HOPKINS, W.A., C.L. ROWE, J.H. ROE, D.E. SCOTT, M.T. MENDOCA & J.D. CONGDON (1999): Exotoxicological Impact of Coal Combustion Byproducts on Amphibians and Reptiles. – Savannah River Ecology Laboratory, Physiological Ecology Laboratory, 4 S.

INDEN-LOHMAR, CHR. (1991): Zur Besiedlung anthropogener Kleingewässer durch Libellen. – Staatsexamensarbeit Univ. Bonn

INDEN-LOHMAR, CHR. (1997): Sukzession, Struktur und Dynamik von Libellenpopulationen an Kleingewässern, unter besonderer Berücksichtigung der Ökologie von *Aeshna cyanea* (Müller, 1764). – Dissertation Univ. Bonn

JOLLY, G.M. (1965): Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. – *Biometrika* **52**, 225-247

JOHANSSON, A. & A.N. NILSSON (1992): *Dytiscus latissimus* and *Dytiscus circumcinctus* (Coleoptera, Dytiscidae) larvae as predators on three casemaking caddis larvae. – *Hydrobiologia* **248**, 201-213

KLAUSNITZER, B. (1996): Käfer im und am Wasser. – 2. Aufl.; Westarp Wissenschaften, Magdeburg, 148 S.

KNEITZ, G., ST. KNEITZ, CHR. INDEN-LOHMAR, W. DÜX, A. KUPFER, J. MÖLLE & TH. STRUPAT (1996): Forschungsbericht zum E+E-Vorhaben „Entwicklung und Ausbreitung von Amphibienpopulationen in der Agrarlandschaft – Vernetzung von Amphibienlebensräumen“, II. Projektabschnitt 1992-1995, Bonn (unveröffentlicht), 351 S.

- KNEITZ, ST. (1998): Untersuchungen zur Populationsdynamik und zum Ausbreitungsverhalten von Amphibien in der Agrarlandschaft. - Laurenti Verlag, Bochum, 236 S.
- KOCH, K. (1968): Käferfauna der Rheinprovinz. – Decheniana-Beihefte **13**, Bonn, 382 S.
- KOCH, K. (1989): Die Käfer Mitteleuropas, Ökologie Bd. 1. - Goecke & Evers, Krefeld, 440 S.
- KORSCHULT, E. (1923): Bearbeitung einheimischer Tiere, Erste Monographie: Der Gelbrand, *Dytiscus marginalis* L., Erster Band. - Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig, 863 S.
- KORSCHULT, E. (1924): Bearbeitung einheimischer Tiere, Erste Monographie: Der Gelbrand, *Dytiscus marginalis* L., Zweiter Band. – Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig, 964 S.
- KREBS, C.J. (1989): Ecological Methodology. - Harper Collins Publishers, New York, 654 S.
- KRUSE, K. C. (1983): Optimal foraging by predaceous diving beetle larvae on toad tadpoles. – *Oecologia* **58**: 383-388
- LANZA, B. (1983): Guide per il Riconoscimento delle Specie animali delle acque interne Italiane, 27. Anfibi, Rettili (Amphibia, Reptilia). – Impresso dalla Stamperia Valdonega, Verona, 196 S.
- LEHMANN, F. (1996): Libellen- und Wasserkäferzönosen an Gewässern im Braunkohlere Kultivierungsgebiet Ville bei Brühl. – Diplomarbeit Univ. Bonn
- LEYDIG, F. (1895): Zu den Begattungszeichen der Insekten. - Arbeiten zool.-zootom. Institut Würzburg **10**: 37-55
- LFUG (LANDESAMT FÜR UMWELTSCHUTZ UND GEWERBEAUF SICHT RHEINLAND-PFALZ) (1991): Planung vernetzter Biotopsysteme – Beispiel Landkreis Altenkirchen. – Ministerium für Umwelt Rheinland-Pfalz, Mainz, 201 S.
- LORENZ, K. (1964): Er redete mit dem Vieh, den Vögeln und den Fischen. – dtv, München, 146 S.
- MALKMUS, R. (1971): Die Verbreitung der Molche im Spessart. – Abh. Naturwiss. Ver. Würzburg **12**: 5-24
- MALKMUS, (1984): Liebe macht blind, und wer viel geliebt wird, lebt gefährlich. Die Rede ist von Amphibien. Auch bei ihnen gilt: Irrtum keineswegs ausgeschlossen. – Spessart **11**: 11-12
- MIAUD, C. (1992): Predation on newt eggs (*Triturus alpestris* and *T. helveticus*): identification of predators and protective role of oviposition behavior. - *J. Zool.*, Lond. **231**: 575 - 582
- MIAUD, C. (1994): Role of wrapping behavior on egg survival in three species of *Triturus* (Amphibia: Urodela). - *Copeia* **2**: 535 - 537
- MÖLLE, J. (1994): Phänologie und Ausbreitung von Wasserkäfern in einer Agrarlandschaft mit zahlreichen Feuchtgebieten. – Diplomarbeit Univ. Bonn

- MÖLLE, J. (1998): The „surfacing-trap“ – a novel method for trapping live waterbeetles and other aquatic animals. - *Latissimus* **10**, 43 – 48
- MÖLLE, J. & A. KUPFER (1998): Amphibienfang mit der Auftauchfalle: Methodik und Evaluierung im Freiland. – *Z. Feldherpetol.* **4**, 141 – 155
- MÖLLE, J. (2000): Sequentielle Populationsgrößenschätzung anhand kleiner Stichproben – Methodik, Simulationsergebnisse und Anwendung im Freiland. – *Beitr. Ökol.* **4(2)**, 173-182
- MUUS, B.J. & P. DAHLSTRÖM (1986): Süßwasserfische Europas – in Farben abgebildet und beschrieben. *Biologie, Fang, wirtschaftliche Bedeutung.* – BLV, München, 224 S.
- NAUMANN, H. (1955): Der Gelbrandkäfer. - Die neue Brehm-Bücherei **162**, A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt, 80 S.
- NEEDHAM, J. G. & C. BETTEN (1901): Aquatic Insects in the Adirondacks. – *Bull. of the New York State Museum* **47**: 383-621
- NIELSSON, A. N. & M. HOLMEN (1995): The aquatic Adephaga (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. II. Dytiscidae. – *Fauna Entomologica Scandinavica* **32**, Leiden, 192 S.
- PETERSON, C.G.J. (1896): The yearly immigration of young plaice into Limfjord from the German Sea, etc. – *Rept. Danish Biol. Stn.* **6**, 1-48
- POLLOCK, K.H., J.D. NICHOLS, C. BROWNIE & J.E. HINES (1990): Statistical inference for capture-recapture experiments. - *Wildlife Monographs* **107**, 1-97
- PRITCHARD, G. (1964): The prey of dragonfly larvae (Odonata: Anisoptera) in ponds in northern Alberta. – *Can. J. Zool.* **42**: 785-800
- RAU, D. (1996): Prädation von Larven der Blaugrünen Mosaikjungfer *Aeshna cyanea* (MÜLLER, 1764) auf Froschlurchkaulquappen in vier Gewässern des Drachenfelder Ländchens. – Diplomarbeit Univ. Bonn
- REHBRONN, E. (1980): Handbuch für den Sportfischer – Leitfaden für die Sportfischerprüfung in Frage und Antwort. – Ehrenwirth, 400 S.
- REMMERT, H. (1989): Ökologie, Ein Lehrbuch. - Springer Verlag, Berlin u. Heidelberg, 4. Aufl., 374 S.
- ROUSE, J.D., C.A. BISHOP & J. STRUGER (1999): Nitrogen Pollutin: An Assessment of Its Threat to Amphibian Survival. – *Environmental Health Perspectives* **107 (10)**: 799-803
- SABEL, K.J. & E. FISCHER (1987): Boden- und vegetationsgeographische Untersuchungen im Westerwald. – *Frankfurter geow. Arb., Serie D*, Bd. **7**: 1-268
- SACHS, L. (1997): *Angewandte Statistik.* – Springer Verlag, Berlin, 8. Aufl., 881 S.
- SCHAAKE, H.D. (1983): Die Landschaften des Rhein-Sieg-Kreises und ihre natürlichen Grundlagen. In: KIERAS, P. (Hrsg.): *Der Rhein-Sieg-Kreis.* – K. Theiss, Stuttgart, 15-31

SCHÄFER, H.J. (1993): Entwicklung und Ausbreitung von Amphibien-Populationen in der Agrarlandschaft. – Dissertation Univ. Bonn

SCHÄFER, H.J. & G. KNEITZ (1993): Entwicklung und Ausbreitung von Amphibien-Populationen in der Agrarlandschaft – ein E+E-Vorhaben. – Natur und Landschaft **68**, 376-385

SCHÄFLEIN, H. (1983): Dytiscidenfang mit selbstgebauter automatischer Falle. – Entomolog. Nachr. Ber. **27** (1): 1-41

SCHIEMENZ, H. (1981): Die Verbreitung der Amphibien und Reptilien in Thüringen. – Veröff. Mus. Stadt Gera Naturwiss. R. **9**: 3-39

SCHLÜPMANN, M. (1981): Grasfrosch – *Rana t. temporaria* LINNAEUS, 1757. – In: FELDMANN, R. (Hrsg.): Die Amphibien und Reptilien Westfalens. – Abh. Landesmus. Naturkd. **43**, Münster, S. 103-112

SCHMIDL, J. (1999): Wasserkäfer stehender Gewässer. – In: VEREINIGUNG UMWELTWISSENSCHAFTLICHER BERUFSVERBÄNDE DEUTSCHLANDS E.V. (Hrsg.): Handbuch landschaftsökologischer Leistungen - Empfehlungen zur aufwandsbezogenen Honorarermittlung. – Veröffentlichungen der VUBD, Band 1, Nürnberg, S. 196-201

SEBER, G.A.F. (1982): The estimation of animal abundance and related parameters. Second ed.. – MacMillan, New York

Seigel, R.A. (1983): Natural survival of eggs and tadpoles of the woodfrog *Rana sylvatica*. – Copeia **4**, 1096-1098

SETTELE, J., R. FELDMANN, K. HENLE, K. KOCKELKE & H.-J. POETHKE (1998): Populationsgrößenschätzung bei Tieren. – Z. f. angew. Ökol. **6**, 174 – 181

SINSCH, U. (1998): Biologie und Ökologie der Kreuzkröte. – Laurenti Verlag, Bochum, 222 S.

SPAETH, M. (2000): Vergleichende Untersuchungen zur Ermittlung einer effektiven Fangmethode für die Stillgewässerfauna anhand eines Waldteiches im Kottenforst bei Bonn. – Diplomarbeit Univ. Bonn

SUROVA, G. S. (1990): The effect of predators on the larvae of *Rana arvalis* in natural conditions. – Zoologicheskii-Zhurnal **69** (10): 86-97

SWAMMERDAM, J. (1669): Historia Insectorum generalis. - Algemeene Verhandeling van de bloedeloose Dierkens, Utrecht, 146 S.

TORKA, R. (2000): Vergleichende Untersuchungen der Wasserkäferzönosen des Naturschutzgebietes und Truppenübungsplatzes Wahner Heide. – Diplomarbeit, Univ. Bonn

VENCES, M., F. GLAW & K. HIRSCHBERGER (1996): Auf der Suche nach roten Scheibenzüglern. Herpetologische Eindrücke aus Korsika. – DATZ, Aquarien Terrarien **49** (1): 44-47

WENZEL, D. (1995): Untersuchungen zur Populationsstruktur aquatischer und semiaquatischer Heteroptera anthropogener Kleingewässer in einer Agrarlandschaft bei Bonn. – Diplomarbeit Univ. Bonn

WESENBERG-LUND, C. (1912/13): Biologische Studien über Dytisciden. – Intern. Revue d. ges. Hydrobiol. und Hydrogeogr. V. Biol. Suppl. 5: S 1-129

WESENBERG-LUND, C. (1943): Biologie der Süßwasserinsekten. – Reprint 1989; Koeltz Scientific Books, Königstein, 682 S.

WHITE, G.C., D.R. ANDERSON, K.P. BURNHAM & D.L. OTIS (1982): Capture-recapture and removal methods for sampling closed populations. – Los Alamos National Laboratory, LA-8787-NERP, Los Alamos, New Mexico, 235 S.

ZEISKE, W. & J. PLOMANN (1980): Fisch- und Gewässerkunde. - Sportverlag Berlin, 216 S.

8 Anhang

8.1 Zuwanderungsraten der Gelbrandkäferpopulationen (vgl. Kap. 2.4.2.4)

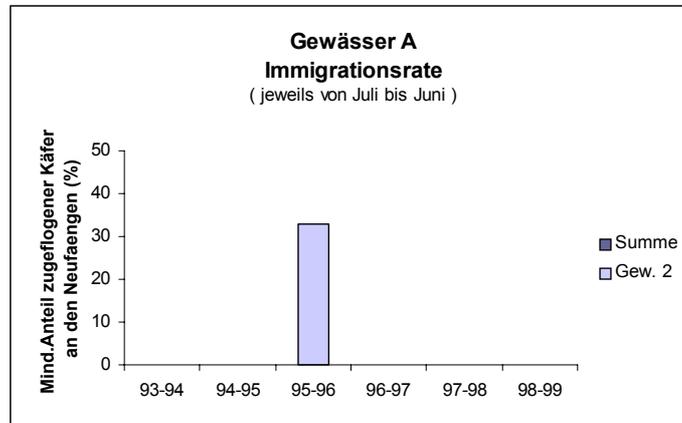


Abb. 8.1.1: Mindestanteile der Immigranten insgesamt und jener aus dem Gew. 2 (davor gestellt) an der Gelbrandkäferpopulation des Gewässers A. Da hier alle Immigranten vom Gew. 2 kommen sind die beiden Säulen von 1995/96 gleich groß und die hintere ist nicht zu sehen.

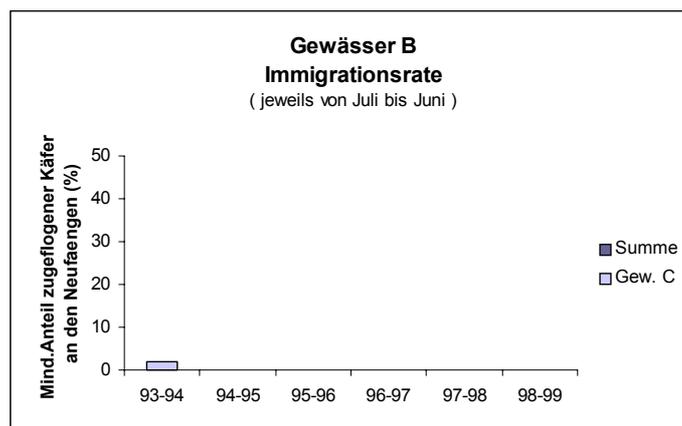


Abb. 8.1.2: Mindestanteile der Immigranten insgesamt und jener aus dem Gew. C (davor gestellt) an der Gelbrandkäferpopulation des Gewässers B. Da hier alle Immigranten vom Gew. C kommen sind die beiden Säulen von 1993/94 gleich groß und die hintere ist nicht zu sehen.

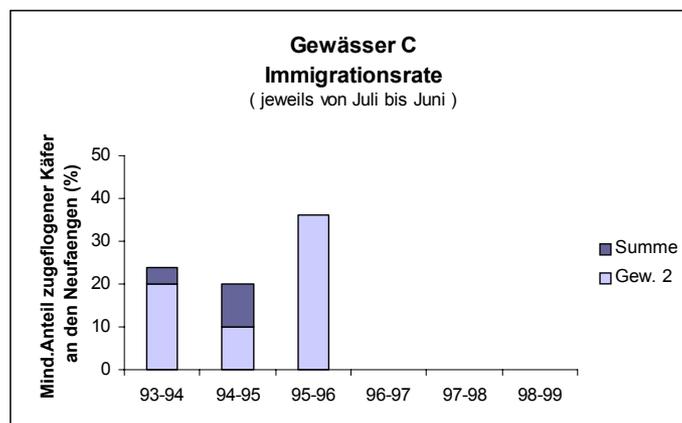


Abb. 8.1.3: Mindestanteile der Immigranten insgesamt und jener aus dem Gew. 2 (davor gestellt) an der Gelbrandkäferpopulation des Gewässers C.

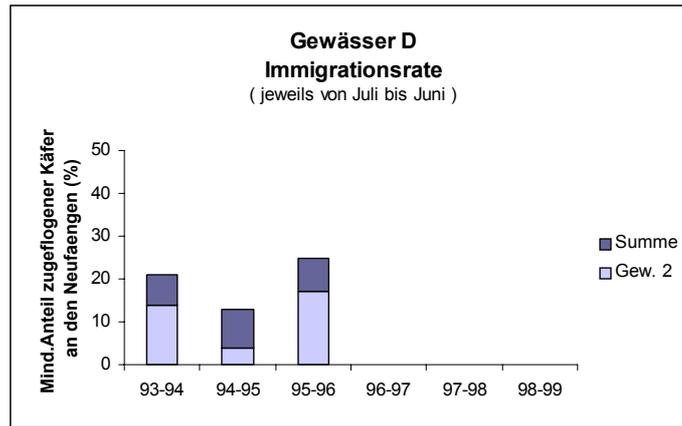


Abb. 8.1.4: Mindestanteile der Immigranten insgesamt und jener aus dem Gew. 2 (davor gestellt) an der Gelbrandkäferpopulation des Gewässers D.

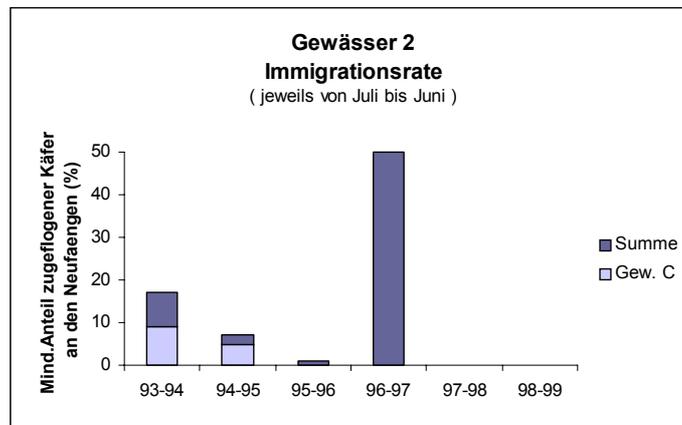


Abb. 8.1.5: Mindestanteile der Immigranten insgesamt und jener aus dem Gew. C (davor gestellt) an der Gelbrandkäferpopulation des Gewässers 2.

8.2 Ergänzende Abbildungen zu den Räuber-Beute-Vergleichen (Kap. 2.4.4.2)

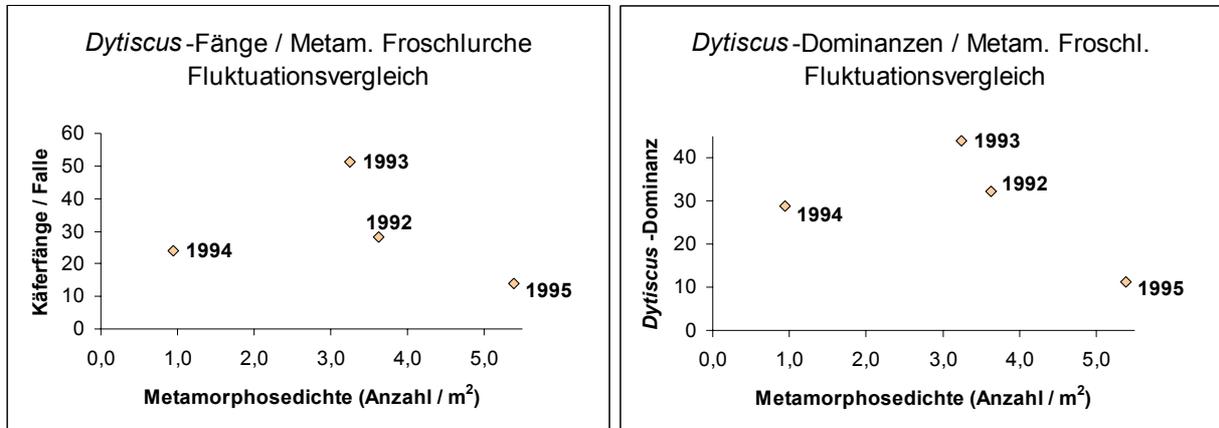


Abb. 8.2.1: Entwicklung der Fanghäufigkeiten und -dominanzen des Gelbrandkäfers im Vergleich mit den Häufigkeiten der frisch metamorphosiert abgewanderten Froschlurche früh ablaichender Arten in den Gewässern des Untersuchungsgebietes 1 ohne das Gewässer 1.

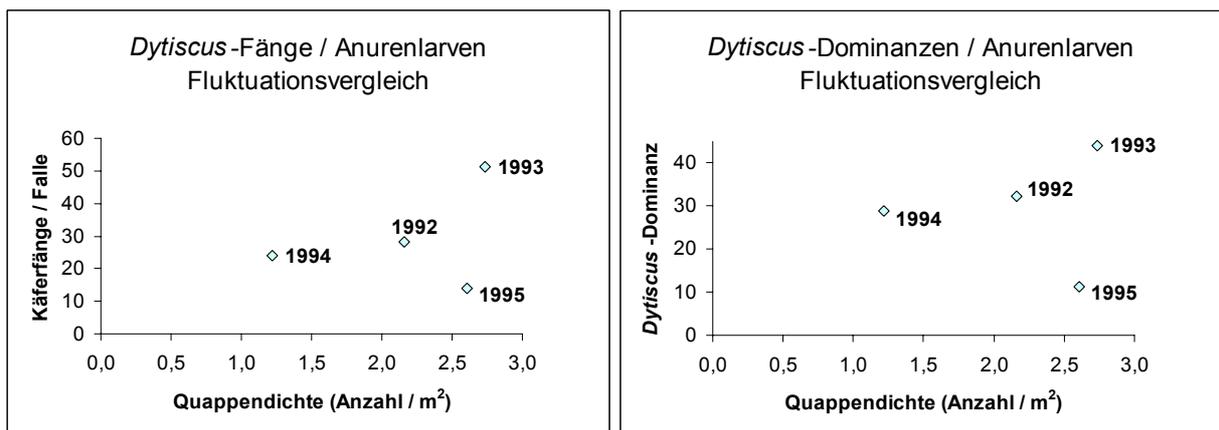


Abb. 8.2.2: Entwicklung der Fanghäufigkeiten und -dominanzen des Gelbrandkäfers im Vergleich mit den geschätzten mittleren Häufigkeiten der Kaulquappen früh ablaichender Arten in den Gewässern des Untersuchungsgebietes 1 ohne das Gewässer 1.

9. Vorveröffentlichungen (beiliegend)

MÖLLE, J. (1998): The „surfacing-trap“ – a novel method for trapping live waterbeetles and other aquatic animals. - *Latissimus* **10**, 43 – 48

MÖLLE, J. & A. KUPFER (1998): Amphibienfang mit der Auftauchfalle: Methodik und Evaluierung im Freiland. – *Z. Feldherpetol.* **4**, 141 – 155

MÖLLE, J. (2000): Sequentielle Populationsgrößenschätzung anhand kleiner Stichproben – Methodik, Simulationsergebnisse und Anwendung im Freiland. – *Beitr. Ökol.* **4(2)**, 173-182

Hiermit versichere ich, daß ich die vorliegende Arbeit eigenständig verfaßt und keine anderen Hilfsmittel als die angegebenen verwendet habe.

Jochen Mölle

Bonn, 15.8.2001