

Einfluss der Habitatfragmentierung durch Überflutung auf Laufkäferpopulationen (Coleoptera; Carabidae)



DISSERTATION

zur Erlangung des Grades

„Doktor der Naturwissenschaften“

am Fachbereich Biologie

der Johannes Gutenberg-Universität Mainz



Cordula Neu

geb. am 09.06.1978 in Worms

Mainz, im November 2007

Tag der mündlichen Prüfung: 17. Januar 2008

INHALTSVERZEICHNIS

1 EINLEITUNG	- 1 -
1.1 Habitatfragmentierung, Inselbiogeographie, Metapopulationsmodell, Störungen	- 1 -
1.2 Hochwasser; Rhein	- 3 -
1.3 Auen	- 5 -
1.4 Laufkäfer	- 6 -
1.5 Bedeutung für Arten- und Umweltschutz	- 8 -
1.6 Zielsetzung der Arbeit	- 9 -
 2 MATERIAL UND METHODE	
2.1 Untersuchungsgebiet	- 11 -
2.2 Untersuchungszeitraum	- 18 -
2.3 Hochwassergeschehen / Pegelstände	- 19 -
2.4 Laufkäfer (Carabidae)	- 20 -
2.4.1 Erfassung und Bestimmung	- 20 -
2.4.2 Ökologische Einteilung	- 22 -
2.4.2.1 Gefährdungstatus (Rote Liste)	- 22 -
2.4.2.2 Jahresdynamik	- 23 -
2.4.2.3 Flugdynamik	- 23 -
2.4.2.4 Feuchtepräferenz	- 24 -
2.4.2.5 Größenklassen	- 24 -
2.4.3 Ausgewählte Laufkäferarten für genetische Analysen	- 24 -
2.4.3.1 <i>Agonum afrum</i> (Dunkler Glanzflachläufer)	- 25 -
2.4.3.2 <i>Nebria brevicollis</i> (Gewöhnlicher Dammläufer)	- 25 -
2.4.3.3 <i>Oxypselaphus obscurus</i> (Sumpf-Enghals-Läufer)	- 26 -
2.4.3.4 <i>Platynus assimilis</i> (Schwarzer Enghalsläufer)	- 26 -
2.4.3.5 <i>Pterostichus anthracinus</i> (Kohlschwarzer Grabläufer)	- 27 -
2.5 Populationsgenetische Untersuchung	
2.5.1 RAPD- (Random Amplified Polymorphic DNA) – Methode	- 28 -
2.5.2 „Auswahl des Materials“	- 29 -
2.5.3 Präparation	- 30 -
2.5.4 Extraktion	- 31 -
2.5.5 Konzentrationsbestimmung und Verdünnung	- 31 -

2.5.6 PCR (Polymerase Chain Reaction)	- 32 -
2.5.6.1 <i>Primer und Annealingtemperaturen</i>	- 32 -
2.5.6.2 <i>PCR-Ansatz</i>	- 33 -
2.5.6.3 <i>Cycler-Programm</i>	- 33 -
2.5.7 Agarose-Gel	- 34 -
2.5.8 Datenformatierung	- 34 -
2.5.9 Reproduzierbarkeit und Vergleichbarkeit der Gele	- 36 -
2.6 Statistische Auswertung	
2.6.1 Populationsökologie	- 36 -
2.6.1.1 <i>Schätzung der Gesamtartenzahl</i>	- 37 -
2.6.1.2 <i>Diversitäten</i>	- 37 -
2.6.1.3 <i>Ähnlichkeiten</i>	- 38 -
2.6.1.4 <i>Clusteranalyse und PCA</i>	- 39 -
2.6.1.5 <i>Einfluss abiotischer Faktoren auf die Laufkäfergemeinschaften</i>	- 41 -
2.6.1.6 <i>Unterschiede im Sexual-Index</i>	- 41 -
2.6.1.7 <i>Vergleich der Artenlisten von 2000/2001 und 2005</i>	- 42 -
2.6.2 Populationsgenetik	- 42 -
2.6.2.1 <i>Allelfrequenzen</i>	- 43 -
2.6.2.2 <i>Genetische Distanzen und Identitäten nach NEI (1978)</i>	- 43 -
2.6.2.3 <i>Heterozygotie und Polymorphiegrad</i>	- 45 -
2.6.2.4 <i>Analyse der molekularen Varianz (AMOVA)</i>	- 45 -
3 ERGEBNISSE	
3.1 Populationsökologie	
3.1.1 Arten- und Individuenzahlen	- 46 -
3.1.1.1 <i>Gesamtarten- und Individuenzahlen</i>	- 46 -
3.1.1.2 <i>Schätzung der Gesamtartenzahl</i>	- 49 -
3.1.1.3 <i>Rote Liste - Arten</i>	- 50 -
3.1.2 Diversitäten der sieben Daueruntersuchungsflächen	- 51 -
3.1.2.1 <i>SHANNON-Index und Eveness</i>	- 51 -
3.1.2.2 <i>Diversitätsvergleich innerhalb der Untersuchungsjahre 2002 bis 2005</i>	- 53 -
3.1.3 Ähnlichkeiten der sieben Daueruntersuchungsflächen	- 57 -
3.1.3.1 <i>Dominanzstruktur</i>	- 57 -
3.1.3.2 <i>Ähnlichkeitsindices</i>	- 58 -
3.1.3.3 <i>Graphische Darstellung (Clusteranalyse, PCA)</i>	- 60 -
3.1.4 Vorkommen verschiedener ökologischer Laufkäfertypen	- 64 -
3.1.4.1 <i>Jahresdynamik (Überwinterungstyp)</i>	- 64 -
3.1.4.2 <i>Flugtyp</i>	- 66 -
3.1.4.3 <i>Feuchtepräferenz</i>	- 69 -
3.1.4.4 <i>Größenklassen</i>	- 71 -
3.1.5 Geschlechterverhältnis / Sexual-Index	- 74 -
3.1.6 Vergleich der Artenzusammensetzung der Jahre 2000/2001 und 2005	- 76 -
3.1.6.1 <i>Vergleich durch Ähnlichkeitsindices</i>	- 76 -
3.1.6.2 <i>Vergleich der Inzidenzhäufigkeiten</i>	- 77 -

3.2 Populationsgenetik

3.2.1 <i>Agonum afrum</i>	- 78 -
3.2.1.1 Allelfrequenzen	- 78 -
3.2.1.2 Genetische Distanzen und Identitäten nach NEI (1978)	- 79 -
3.2.1.3 Heterozygotie und Polymorphiegrad	- 80 -
3.2.2 <i>Nebria brevicollis</i>	- 83 -
3.2.2.1 Allelfrequenzen	- 83 -
3.2.2.2 Genetische Distanzen und Identitäten nach NEI (1978)	- 84 -
3.2.2.3 Heterozygotie und Polymorphiegrad	- 85 -
3.2.3 <i>Oxypselaphus obscurus</i>	- 88 -
3.2.4 <i>Platynus assimilis</i>	- 89 -
3.2.4.1 Allelfrequenzen	- 90 -
3.2.4.2 Genetische Distanzen und Identitäten nach NEI (1978)	- 92 -
3.2.4.3 Heterozygotie und Polymorphiegrad	- 95 -
3.2.5 <i>Pterostichus anthracinus</i>	- 99 -
3.2.5.1 Allelfrequenzen	- 99 -
3.2.5.2 Genetische Distanzen und Identitäten nach NEI (1978)	- 100 -
3.2.5.3 Heterozygotie und Polymorphiegrad	- 102 -
3.2.6 Analyse der molekularen Varianzen (AMOVA)	- 105 -
3.2.7 Vergleich der Heterogenität der verschiedenen Arten	- 106 -

4 DISKUSSION - 108 -

4.1 Struktur und Vergleich der Carabidenfauna im Untersuchungsgebiet

4.1.1 Arten- und Individuenzahlen / Artenspektrum	- 109 -
4.1.2 Diversität und Ähnlichkeiten der Untersuchungsflächen	- 112 -
4.1.3 Geschlechterverhältnis	- 117 -
4.1.4 Veränderungen der Laufkäferzönosen zwischen 2000/01 und 2005	- 120 -
4.1.5 Naturschutzrelevanz der Gebiete	- 121 -

4.2 Vorkommen bestimmter ökologischer Laufkäfertypen im Untersuchungsgebiet

4.2.1 Jahresdynamik (Überwinterungstyp)	- 124 -
4.2.2 Flugtyp	- 126 -
4.2.3 Feuchtepräferenz	- 129 -
4.2.4 Größenklassen	- 131 -

4.3 Populationsgenetische Untersuchung typischer Auwaldarten

4.3.1 Genetische Diversität der einzelnen Populationen	- 133 -
4.3.2 Genetische Unterschiede bestimmter ökologischer Laufkäfertypen	- 135 -
4.3.3 Einfluss verschiedener Faktoren auf die genetische Struktur von Laufkäferpopulationen	- 136 -
4.3.3.1 Auwaldgröße	- 136 -
4.3.3.2 Entfernung vom Fluss	- 136 -
4.3.3.3 Auentyp	- 137 -
4.3.3.4 Lage (Insel – Ufer)	- 138 -
4.3.3.5 Wasserstandsdynamik (Pegelstände)	- 138 -

4.4 Das Jahr 2003	- 139 -
4.5 Schlussfolgerungen	- 143 -
4.6 Methodenkritik	- 144 -
4.6.1 Barberfallen	- 145 -
4.6.2 RAPD-Methode	- 147 -
 5 ZUSAMMENFASSUNG	 - 150 -
 6 LITERATUR	 - 152 -
 7 ANHANG	 - 161 -

1 EINLEITUNG

Lebewesen gelten im Allgemeinen als offene Systeme, die ständig mit ihrer Umgebung interagieren. Die vielfältigen Wechselbeziehungen zwischen den Organismen und ihrer Umwelt sind zentrale Gegenstände ökologischer Fragestellungen. Dabei beinhaltet der Umweltbegriff nicht nur die abiotischen Faktoren wie Temperatur, Licht und Wasser, sondern umfasst auch zahlreiche biotische Einflüsse, wie die Interaktionen zwischen verschiedenen Individuen. Die Verbreitung der einzelnen Arten wird jedoch letztendlich wesentlich durch die abiotischen Bedingungen limitiert, die sie tolerieren können. Treten nun starke Veränderungen dieser Umwelt ein, so muss sich der in ihr lebende Organismus an die neuen Bedingungen anpassen, indem er sich mehr oder weniger umgestaltet. Falls es ihm nicht möglich, ist sich anzupassen, erliegt sein Körper diesen Einflüssen (STIEVE, 1924). Die geographische Verbreitung von Organismen und deren außergewöhnliche Adaptation an spezifische Umgebungen waren es auch, die schon Charles Darwin den Hinweis auf Evolution lieferten. Er sieht eine der wichtigsten Ursachen für evolutionäre Veränderungen in der Reaktion eines Organismus auf sowohl biotische als auch abiotische Eigenschaften seiner Umwelt und deren Veränderungen (DARWIN, 1959).

Einer der bedeutsamsten und immer wieder diskutierten Einflüsse in die Umwelt der Lebewesen ist die Habitatfragmentierung durch klimatische beziehungsweise anthropogene Störungen. In diesem Zusammenhang entwickelten sich im Laufe der Zeit auch einige ökologischen Theorien, die im folgenden Abschnitt kurz erläutert werden.

1.1 Habitatfragmentierung, Inselbiogeographie, Metapopulationsmodell, Störungen

Habitatfragmentierung

Unter Fragmentierung versteht man die Reduktion oder Eliminierung von Verbindungen zwischen verschiedenen Stellen einer Landschaft (THOMS, 2003).

Die durch den „Überflutungstakt“ eines Flusses ermöglichte hydrologische Fragmentierung schafft so einen Wechsel von Trocken- und Feuchtgebieten auf benachbarten Flächen, den Auen (THOMS, 2003).

Inselbiogeographie

Die Theorie der Inselbiogeographie von MAC ARTHUR & WILSON (1967) erklärt die systematische Variation der Artenanzahl auf echten und „Habitat“-Inseln in einer heterogenen Umwelt (BEGON et. al, 1997; PIANKA, 2000). Große oder nahe am Festland gelegene Inseln haben demzufolge eine höhere Zuwanderungsrate von Arten als kleine oder weiter entfernte Gebiete. Die Aussterberate infolge des größeren Konkurrenzdrucks ist auf flächenmäßig größeren Inseln geringer als auf kleineren. Vom Abstand zum nächstgelegenen Festland bleibt die Aussterberate weitgehend unbeeinflusst.

Gleicht sich innerhalb eines Gebietes die Zuwanderungsrate der Aussterberate an, so spricht man von einem dynamischen Gleichgewicht der Artendichte. Obwohl die Artenanzahl auf der jeweiligen Fläche dann mehr oder weniger konstant bleibt, findet ein kontinuierlicher Artenaustausch statt. Die tatsächlichen Artenzusammensetzungen können also auch in diesem Stadium stark variieren.

Metapopulationsmodell

Im Gegensatz zur oben beschriebenen Inselbiogeographie, bei der der Artenreichtum betrachtet wird, befassen sich die verschiedenen Metapopulationsmodelle mit der Individuenzahl einzelner Arten und deren Häufigkeit in einzelnen Teilpopulationen. Solche lokalen Populationen („patches“), sterben von Zeit zu Zeit aus und werden dann von anderen Teilpopulationen wieder neu besiedelt. Die Gesamtheit aller Teilpopulationen in einem bestimmten Areal nennt man eine Metapopulation. Eine Metapopulation existiert, solange mindestens eine ihrer Teilpopulationen besiedelt ist.

Störungen

Als Störung bezeichnet man nach CONNELL (1979) die unterschiedslose, katastrophenartige Entfernung aller Individuen aus einem Gebiet (z.B. durch Blitzschlag, Unwetter, Erdbeben, Hochwasser). Zur Aufstellung einer allgemeinen Beziehung zwischen Störung und Artendiversität einer Fläche, unterteilt er erstere anhand ihrer Intensität in häufige - großräumige, seltene - kleinräumige und mittlere Beeinträchtigungen und formuliert so die „Hypothese der mittleren Störung“. Diese besagt, dass bei Störungen mittlerer Stärke die Artendiversität einer Fläche am höchsten ist, falls kompensatorische Mechanismen wie Prädation und Aufteilung von Ressourcen

weitgehend fehlen. Häufige großräumige Störungen führen demnach zu einer klaren Dominanz opportunistischer, schnell kolonisierender Arten; wohingegen bei seltenen, kleinräumigen Störungen konkurrenzstarke, für ein spätes Sukzessionsstadium typische Arten vorherrschen. Die Diversität bleibt also in beiden Fällen gering. Nach Störungen mittlerer Stärke findet man jedoch ein paar Adulte schnell kolonisierender Arten, viele für ein mittleres Sukzessionsstadium typische Individuen sekundär kolonisierender Arten und einige meist Juvenile später Sukzessionsstadien. Insgesamt gesehen erhöht sich die Artendiversität bei Störungen dieser Intensität also im Vergleich zu den beiden vorhergehenden und erreicht hier auch ihr Maximum.

Eine spezielle Störungsform, die in hohem Maße zur Habitatfragmentierung führt und damit auch der Inselbiogeographie und dem Metapopulationsmodell unterliegt, ist der Einfluss von Extremwasserständen. Vor allem durch die mit steigendem Pegel auftretenden Überschwemmungen der flussnahen Gebiete, werden diese zeitweise für die meisten Organismen unbewohnbar oder von anderen abgetrennt. Deshalb kommt den Hochwasserereignissen hier eine besondere Rolle zu.

1.2 Hochwasser; Rhein

Die Häufigkeit von Hochwasserereignissen scheint im 20. Jahrhundert beachtlich angestiegen zu sein (MILLY et al., 2002), und extreme Fluten wie an Oder (1997) und Elbe (2002) bargen hohe natürliche Gefahren und richteten enorme wirtschaftliche Schäden an (PINTER et al., 2006). Obwohl solche Extremereignisse mit natürlichen Wiederholungsperioden von mehr als 100 Jahren innerhalb der letzten Zeit gehäuft auftraten, ist es nicht möglich für diese Gebiete eine signifikante Zunahme der Hochwässer nachzuweisen. Es findet sich also kein signifikanter Trend innerhalb der letzten Jahrzehnte. Trotzdem lässt sich eine Langzeitänderung zwischen dem 16. und 19. Jahrhundert erkennen, die vor allem durch anthropogene Einflüsse wie Flussverkürzung, Abholzung und Bau von Wasserreservoirien begründet werden kann (MUDELSEE et al., 2003). Ein Einfluss des anthropogen verursachten Klimawandels auf die Überflutungshäufigkeiten bestimmter Gebiete ist aufgrund der erheblichen natürlichen Variabilität und dem gleichzeitigen Auftreten natürlicher und anthropogener Veränderungen nur sehr schwer abzuschätzen (MILLY et al., 2002; PINTER et al., 2006). Auch hier gelten andere Einflüsse wie

Landnutzungsänderungen und Erschließung neuer Wasserreserven als bedeutendere Faktoren. Dennoch passt zumindest der neuerliche Trend eines erhöhten Risikos großer Fluten zu den Ergebnissen des neuen Klimamodells und deutet somit auf weitere Zunahmen des Hochwassergeschehens hin (MILLY et al., 2002). Eine Steigerung der Treibhausgaskonzentration und damit eine Erhöhung der Durchschnittstemperatur um 1 bis 3,5°C führt zu einem lebhafteren Wasserzyklus, der sich in Änderungen des Niederschlags und der Evaporation widerspiegelt und einen Einfluss auf die Wasserverfügbarkeit und die Durchflussrate mit sich bringt (MIDDELKOOP et al., 2001; SOLOMON et al., 2007).

Durch den Klimawandel der neueren Zeit lassen sich hingegen erbliche genetische Veränderungen innerhalb von Tierpopulationen begründen, wobei die speziellen Adaptationen der Tiere sehr unterschiedlich sein können. Doch allen ist eine genetische Veränderung in Bezug auf die geänderten Vegetationsperioden gemeinsam, z.B. frühere Reproduktion und Entwicklung, sowie spätere Winterruhe (BRANDSHAW & HOLZAPFEL, 2006).

Ein sehr gutes Untersuchungsobjekt für die vor allem anthropogen verursachten Einflüsse auf das Überflutungsgeschehen größerer Flüsse stellt der **Rhein** dar. Er gilt mit einer Länge von ca. 1300 km und einem dicht besiedelten und hoch-industrialisierten Einzugsgebiet von ungefähr 185.000 km² als die belebteste Wasserstraße für europäische Inlandnavigation und ist so von großer ökonomischer und ökologischer Bedeutung (MIDDELKOOP et al., 2001). Als Haupthandelsverkehrsweg Europas ist er von großem wirtschaftlichen Nutzen und wurde daher in der Vergangenheit für die Schifffahrt stark modifiziert. Die intensive Umgestaltung innerhalb der Oberrhein-Kanalisierung (1817-1890) führte zu einer drastischen Vereinfachung und Begradigung des Flusslaufs (z.B. Verkürzung der Strecke zwischen Basel und Mannheim von 354 km auf 273 km). Auch Vertiefungen, Stabilisierungen und Deichkonstruktionen veränderten das ursprüngliche Aussehen (PINTER et al., 2006). Zugleich dient das Wasser des Rheins als Grundlage verschiedenster Sektoren, wie z.B. Wasserkraftwerke, Landwirtschaft, Industrie und häuslicher Gebrauch (MIDDELKOOP et al., 2001).

Während PINTER et al. (2006) in ihren Untersuchungen nur für einen, am südlichen Oberrhein gelegenen Pegel eine signifikante Zunahme von Höchst-wasserständen und -frequenzen nachweisen konnten, kamen MIDDELKOOP et al. (2001) mit Hilfe von Modellen und Simulationen zu folgenden Ergebnissen: Sie prognostizieren einen

deutlichen Anstieg der Fluten im Winter, gefolgt von immer häufigeren und längeren Perioden intensiven Wassermangels und niedriger Pegelstände im Sommer. Ebenso würden laut deren Untersuchungen die Höhe und Frequenz der Höchstwasserstände (Scheitelpunkte) innerhalb der kommenden Jahrzehnte stetig zunehmen. Dabei scheinen Veränderungen des Flussbetts und der den Fluss begleitenden Auen einen größeren Einfluss zu haben als der Klimawandel, die Landnutzung und verschiedene Dammkonstruktionen (PINTER et al., 2006).

Eine Zunahme der Überflutungsfrequenz birgt also hohe natürliche Risiken. Dennoch existieren auch Landschaften, die auf regelmäßige Überstauungen angewiesen sind und auch erst durch diese entstehen, die Auen.

1.3 Auen

Auen sind wichtige Übergangsgesellschaften zwischen aquatischen und terrestrischen Ökosystemen, die verschiedenste Interaktionen in Süßwasser-Fließgewässern regulieren (THOMS, 2003). Es handelt sich hierbei um dynamische Lebensräume mit einer reichhaltigen Tier- und Pflanzenwelt, die von den gestaltenden Kräften des Wassers abhängig sind (GALLUSER & SCHENKER, 1992). Die bestimmenden ökologischen Standortfunktionen der Auen sind der regelmäßige Wechsel von Überflutungen und Trockenfallen und damit verbunden die Schwankungen des Grundwasserspiegels (DILGER & SPÄTH, 1985).

Durch laterale hydrologische Verbindungen zwischen Fluss und Aue, kommt es zu einem Austausch von organischen und anorganischen Stoffen in beide Richtungen, wodurch das gesamte Flussgebiet beeinflusst wird. Diese gelösten organischen Stoffe stellen nämlich eine der wichtigsten Energiequellen aquatischer Organismen dar. Damit kommt der Aue eine essentielle Funktion in Flussökosystemen zu (POWER et al., 1995; THOMS, 2003).

Da die verschiedenen Auenbereiche durch Ablagerungen von Sedimenten aus dem jeweiligen Einzugsgebiet der Flüsse geprägt sind, eignen sich diese Gebiete auch gut zur Untersuchung von Klima- und Landnutzungsänderungen und zur Abschätzung der Auswirkungen eines späteren Klimawandels (HUDSON, 2003).

Doch auch die Auengebiete unterliegen bestimmten Einflüssen anthropogener Art. So wird zum Beispiel durch den Bau von Dämmen und Deichen das natürliche

Überflutungsmuster verändert und die Auwaldfläche auch durch andere technische Konstruktionen stark verringert (THOMS, 2003).

Diese menschlichen Beeinflussungen veränderten bzw. zerstörten auch einen Großteil der Rheinauen. Sie sind gegenwärtig auf einen schmalen Streifen entlang des Flusses beschränkt und haben sich von den natürlichen Verhältnissen weitestgehend wegentwickelt (VOLK, 1994). So findet man zum Beispiel seit dem 19. Jahrhundert eine Reduktion der Auwaldfläche am Rhein zwischen Köln und der niederländischen Grenze von 1800 km² auf 300 km² (PINTER et al., 2006) und bereits im Jahre 1977 waren nur noch sechs Prozent der Auwälder am südlichen Oberrhein zwischen Basel und Karlsruhe als naturnah einzustufen (DILGER & SPÄTH, 1985).

Alle Organismen, die in diesen Gebieten leben, müssen an einen mehr oder weniger regelmäßigen Zyklus von feuchten und trockenen Lebensbedingungen optimal angepasst sein (ROTHENBÜCHER & SCHAEFER, 2006). Die meisten auenbewohnenden Lebewesen sind sogar auf die Hochwässer bzw. Überflutungen angewiesen, selbst dann, wenn diese hohe Gefahren mit sich bringen. Ein sehr gutes Beispiel für solche optimal angepassten Arten sind die Carabiden oder Laufkäfer.

1.4 Laufkäfer

Die Familie der Laufkäfer (Carabidae) gehört innerhalb der Gruppe der holometabolen Insekten zur Unterordnung Adephaga der Ordnung Coleoptera. Unter den rund 350.000 weltweit auftretenden Käferarten gehören circa 25.000 zu dieser Familie, von denen man in Deutschland 553, in Rheinland-Pfalz 369 und in Hessen 387 findet.

Ausgehend von tropischen Feuchtgebieten und –wäldern entwickelten sich die Carabiden über temperate Wälder und Feuchtgebiete bis hin zu Bergwäldern und Gipfeln. Lediglich die Wüstenregionen blieben von diesen Lebewesen unbesiedelt. Daher erscheinen bei adulten Laufkäfern zahlreiche morphologische und physiologische Anpassungen an die unterschiedlichsten Lebensräume (DÜCKER et al., 2006). Die meisten Arten sind nachtaktive Räuber, die ihre Beute (pflanzlich und tierisch) auf dem Boden suchen. Sie können auf bestimmte Lebensräume in einigen Fällen auch auf bestimmte Nahrung spezialisiert sein (SCHERNEY, 1959; THIELE,

1977; LÖVEI & SUNDERLAND, 1996). Ihr meist schlanker, kräftig gebauter Körper mit verhältnismäßig kräftigen Beinen weist einige Besonderheiten auf, wie zum Beispiel pentamere Tarsen, eine Putzscharbe an den Vorderschienen und 11-gliedrige Fühler (SCHERNEY, 1959). Durch ihre räuberische Lebensweise kommt den Carabiden ein großer Nutzen in der biologischen Schädlingsbekämpfung zu (SCHERNEY, 1959; LÖVEI & SUNDERLAND, 1996). Nicht zuletzt aufgrund ihrer schon von SCHERNEY (1959) beschriebenen großen Feuchtigkeitsliebe, sind einige Vertreter dieser Käferfamilie im Hinblick auf ihre Verbreitung und Überlebenschancen auf das Leben in Auengebieten angewiesen (DILGER & SPÄTH, 1985).

Viele zoologische Arbeiten verwenden mittlerweile Carabiden als Untersuchungsobjekte, was vor allem durch folgende Punkte begründet werden kann (KAULE, 2001):

1. Hohe Artenzahlen mit differenzierter Lebensweise und den unterschiedlichsten Habitatansprüchen (Indikatorarten)
2. Auftreten in fast allen Landlebensräumen (THIELE, 1977)
3. Gute Erfassbarkeit (z.B. durch Barberfallen; DUELLI et al., 1990; DÖRFER et al., 1995)
4. Guter taxonomischer Kenntnisstand mit Standardwerken zur Bestimmung (FREUDE et al., 1976; LOMPE, 1989; ASSMANN et al., 1998; THIELE, 1977)
5. Guter faunistischer und ökologischer Kenntnisstand (u.a. THIELE, 1977; KOCH 1989; BARNDT et al. , 1991; MARGGI, 1992; KLEIN & CÖLLN, 1994)
6. Hoher Gefährdungsgrad einiger Arten und empfindliche Reaktionen auf Umweltveränderungen (THIELE, 1977, TRAUTNER et al., 1997)

Alles in allem dienen Laufkäfer so in vielen ökologischen Studien als Deskriptoren und Indikatoren meist kleinerer bis mittlerer Flächen, kommen aber auch zur Beurteilung großer Funktionsräume (wie z.B. Auen) zum Einsatz (RECK, 1990; RIECKEN, 1992; KAULE, 2001). Durch den hohen Anteil uferbewohnender Arten, deren enge Substratbindung und die Dynamik des Lebensraumes, wird ihnen speziell zur Indikation von Fließgewässern eine bedeutende Rolle zuteil (KAULE, 2001).

Untersuchungen der Einflüsse von Überflutungen in Hochwassergebieten auf Carabidengemeinschaften werden immer wichtiger und sind weit verbreitet (HANDKE, 1997; KLIMEŠ, 2002; VAN LOOY et al., 2005; EYRE, 2006). Analysen der Laufkäferfauna in Auen sind bis auf wenige Ausnahmen (z.B. GLADITSCH,

1978) erst seit Mitte der 80er Jahre bekannt. Ein Großteil der Arbeiten wurde am südlichen Oberrhein in Baden-Württemberg durchgeführt: GERKEN (1980, 1981, 1985); KÖPPEL & SPELDA (1994); TRAUTNER (1994); ZAWADZKI & SCHMIDT (1994); SPANG (1996). Aus rheinland-pfälzischen Gebieten stammen unter anderem Studien von HANDKE (1996); LUDEWIG (1996a,1996b,1999) und NEU (2003). Auengebiete in anderen Regionen und Flüssen untersuchten zum Beispiel ZULKA (1989); BONN et al. (1997); BONN & HELLING (1997); GRUBE & BEYER (1997); ADIS & JUNK (2002) und ROTHENBÜCHER & SCHAEFER (2006).

1.5 Bedeutung für Arten- und Umweltschutz

Die aktive Verwaltung und (Wieder-)Instandsetzung der Auenökosysteme erlangt in der gegenwärtigen Zeit immer mehr Priorität in vielen Gebieten und ist häufig Mittelpunkt neuerer Forschung. Zum vollständigen Verständnis und Schutz dieser natürlichen Landschaften ist ein interdisziplinärer Ansatz, der Teilgebiete der Hydrologie, Geomorphologie und Ökologie einschließt, unerlässlich (THOMS, 2003). Auen in Europa wurden in der Vergangenheit durch den drastischen Flussausbau stark verändert und weitgehend zerstört. Heutige Renaturierungsmaßnahmen, wie zum Beispiel künstliche Überflutungen sollen nun diesen negativen ökologischen Folgen entgegenwirken (ROTHENBÜCHER & SCHAEFER, 2006). Deren Effizienz wird dennoch schwer diskutiert (VOLK, 1994). Der Anstieg der Winterfluten führt zwar durch die Intensivierung von natürlichen Prozessen, wie der Überflutung und Sedimentation, zu einem gewünschten Szenario. Die sommerliche Trockenheit dagegen ist ungewöhnlich und schädigend für das Feuchtökosystem Aue. Ein hoher Anstieg von Überflutungen beschleunigt wiederum die Sedimentationsrate und reduziert somit die Abflusskapazität innerhalb der Auen, was mit gleichzeitiger Landnutzungsänderung (Abholzung von Auwäldern) zu einer weiteren Zunahme vernichtender Fluten führen wird (MIDDELKOOP et al, 2001; MUDELSEE et al., 2003).

Durch den Ausbau der Flüsse und die Vernichtung verschiedener Lebensräume wie Auwälder sowie ausgedehnte Kies-/Schotter- und Sandbänke wird auch ein Großteil der uferbewohnenden Laufkäfer bereits als (stark) gefährdet eingestuft. Daraus ergibt sich eine besondere Relevanz zur Berücksichtigung und dem Schutz dieser Tiergruppe (KAULE, 2001).

Weitergehend muss auch das Langzeitausmaß des Klimawandels erkannt und eingedämmt werden, da sonst ein Verlust einiger heimischer Tier- und Pflanzenarten droht (BRADSHAW & HOLZAPFEL, 2006).

1.6 Zielsetzung der Arbeit

In der vorliegenden Arbeit wurde der Einfluss von Habitatfragmentierung durch Überflutungen auf Laufkäferpopulationen in den Auwäldern des Oberrheingebietes zwischen Bingen und Karlsruhe untersucht. Dabei lag das Hauptaugenmerk auf dem Rheinabschnitt zwischen Bingen und Mainz. Auch in diesem Gebiet sind die Auenflächen durch anthropogene Einwirkungen, wie immer intensiverer Acker- und Obstbau, mehr und mehr zurückgedrängt worden. Die somit immer kleiner werdenden Auwaldflächen stehen heute zum größten Teil unter Naturschutz.

Das Untersuchungsgebiet erstreckt sich über sieben Rheininseln und acht Vergleichsflächen auf dem Festland zu beiden Seiten des Rheins. Alle Gebiete stellen hochdynamische Areale dar, die zahlreichen Laufkäfern als Lebensraum dienen.

Die Hauptfrage, die mit Hilfe dieser Studie geklärt werden soll, lautet:

Haben Überflutungen einen Einfluss auf die Populationsstruktur von Carabiden?

Zur Beantwortung der wichtigsten Frage gibt es innerhalb der vorliegenden Untersuchung im Wesentlichen zwei Arbeitsansätze. Zum einen den populationsökologischen Teil, der sich mit den einzelnen Artenzusammensetzungen auf den jeweiligen Flächen befasst und diese miteinander vergleicht. Zum anderen den populationsgenetischen Teil, der anhand von fünf Modellarten den Einfluss der hochwasserbedingten Störungen auf der Ebene der Populationen verdeutlichen soll.

(1) Im ersten Teil der Arbeit wurde demnach hauptsächlich der Frage nachgegangen, ob und in welchem Ausmaß Überflutungen Einflüsse auf die Laufkäferdiversität der einzelnen Untersuchungsflächen nehmen. Dabei waren vor allem die unterschiedlichen Carabidengemeinschaften auf den zwar naturnaheren aber vom Hochwasser unmittelbar beeinträchtigten Inseln, und dem häufiger unter anthropogenem Einfluss stehendem aber in Hochwassersituationen mehr Ausweichmöglichkeiten bietendem Festland, von großer Bedeutung. Die Änderung der Laufkäfergemeinschaften bei unterschiedlich ausgeprägten Hoch- und Niedrigwasserereignissen sowie die Wirkung von einzelnen Extremwasserständen auf die Zönosen sollten anhand von Freilanddaten aus den Jahren 2002 bis 2005 heraus-

gearbeitet werden. Hierbei wurde versucht, die Hypothese zu bestätigen, dass in häufiger und höher überfluteten, also gestörteren Gebieten, weniger Carabidenarten im Allgemeinen und ein höherer Prozentsatz an spezialisierten Vertretern dieser Käferfamilie vorkommen. Die noch vorhandenen Auwaldgebiete des Oberrheins gelten als relativ naturnah. Somit ist es aus naturschutzbiologischer Sicht bedeutsam, ob sich auf diesen Flächen noch Laufkäferarten finden, die in anderen Gebieten nur noch selten beziehungsweise gar nicht mehr vorkommen (Rote Listen-Arten). Aufgrund der Existenz von Datenerhebungen der Jahre 2000 und 2001 lassen sich Vergleiche zwischen den Gegebenheiten in der Vergangenheit und Gegenwart ziehen und die Entwicklung der Carabidengemeinschaften innerhalb von sechs Untersuchungsjahren darstellen.

(2) Im zweiten Abschnitt werden mit Hilfe des Verfahrens der RAPD- (**R**andom **A**mplified **P**olymorphic **D**NA) Methode genetische Unterschiede zwischen einzelnen Laufkäfer-Populationen herausgearbeitet. Dabei dienen fünf typische auenbewohnende Arten als Modellorganismen. Für diese werden jeweils die Allelfrequenz sowie Heterozygotie- und Polymorphiewerte zwischen den einzelnen Populationen auf den jeweiligen Flächen verglichen. Hauptsächlich stehen auch hier wieder die Unterschiede zwischen Insel- und Uferflächen, Flächen verschiedener Auentypen (Weichholz – Hartholz) sowie überfluteter und nicht überfluteter Gebiete im Vordergrund. In diesem Fall soll der Vermutung, dass Inseln und Weichholzaunen, aufgrund ihrer größeren Störungen durch Extremwasserstände geringere Heterozygotie- und Polymorphiewerte aufweisen, nachgegangen werden. Die zusätzlich berechneten genetischen Distanzen beziehungsweise Identitäten erlauben, im Vergleich mit den geographischen Distanzen zwischen den einzelnen Untersuchungsflächen, eine Aussage über einen eventuellen „Isolation-by-distance“-Effekt. Darüber hinaus lassen die mit diesen Daten erstellten Clusteranalysen einen ersten Hinweis auf das vorhandene Besiedlungsmuster zu.

Alles in allem soll die vorliegende Arbeit durch die Kombination von Ergebnissen aus ökologischen und genetischen Analysen einen guten Einblick in die Reaktionen bodenbewohnender Carabiden auf immer wiederkehrende Störungen durch Extremwasserstände geben.

2 MATERIAL UND METHODE

2.1 Untersuchungsgebiet

Der Rhein ist in seinem Verlauf vom Bodensee bis zur Nordsee in verschiedene Abschnitte, wie Hoch-, Ober-, Mittel- und Niederrhein (Abb. 1) gegliedert. Das gewählte Untersuchungsgebiet erstreckte sich über die Auwälder der nördlichen Hälfte des Oberrheins zwischen Bingen und Karlsruhe, wobei hauptsächlich auf den Bereich zwischen Bingen und Mainz eingegangen wurde.



Abbildung 1: Verlauf des Rheins und Lage des gesamten Untersuchungsgebietes
(Karte: www.wikipedia.de)

Insgesamt gingen Daten von 15 Probestellen (Tab.1) in die Untersuchung ein. Diese umfassten sieben Rheininseln und acht Uferbereiche des Festlandes zu beiden Seiten des Flusses. Bei allen Flächen handelt es sich um weitestgehend noch natürliche Auwälder mit typischem Pflanzenbewuchs. Ein Großteil der beprobten Bereiche ist in Naturschutzgebiete eingebettet.

Tabelle1: Geographische Daten der einzelnen Probestellen (grau: nur Handfänge)

	Probefläche	Kürzel	Bundesland
INSEL	Rüdesheimer Aue	R	Hessen
	Ilmenau	I	Rheinland-Pfalz
	Fulderaue (W)	FW	Rheinland-Pfalz
	Fulderaue (O)	FO	Rheinland-Pfalz
	Winkeler Aue	W	Hessen
	Mariannenaue	MA	Hessen
	Sändcheninsel	S	Rheinland-Pfalz
UFER	Gaulsheim	GA	Rheinland-Pfalz
	Ingelheim (ING)	IN	Rheinland-Pfalz
	Ingelheim (GH)	GH	Rheinland-Pfalz
	Mombacher Rheinufer	MO	Rheinland-Pfalz
	Jockgrim	J	Rheinland-Pfalz
	Winkel-Geisenheim	WG	Hessen
	Erbach	E	Hessen
	Ginsheimer Altrhein	G	Hessen

Auf vier der Untersuchungsflächen wurden nur Handfänge bestimmter Laufkäferarten durchgeführt (Tab.1 grau). Diese spiegelten also nicht das komplette Artenspektrum der Gebiete wider und gingen aufgrund dessen nur in die genetischen Untersuchungen ein. Deshalb beschränkte sich das Untersuchungsgebiet für die ökologischen Studien auf den Rheinabschnitt zwischen Mainz und Bingen (Abb.2). Die genaue Lage der restlichen Gebiete ist den Karten der Abbildung A1 (Anhang) zu entnehmen.

Die geographischen Distanzen zwischen den einzelnen Flächen wurden mit Hilfe des Programms GoogleEarth ermittelt und in Tabelle A1 (Anhang) zusammengestellt. Sie lagen zwischen 0,93 km und 106,09 km. Die am nächsten gelegenen Standorte waren somit der Weichholzaunenwald der Fulderaue (FW) und die Fläche bei Winkel-Geisenheim (WG) bzw. das Gebiet auf der Mariannenaue (MA) und der Auwald bei Erbach (E). Am weitesten entfernt lagen die Weichholzaue am Mombacher Rheinufer (MO) und das Areal bei Jockgrim (J).

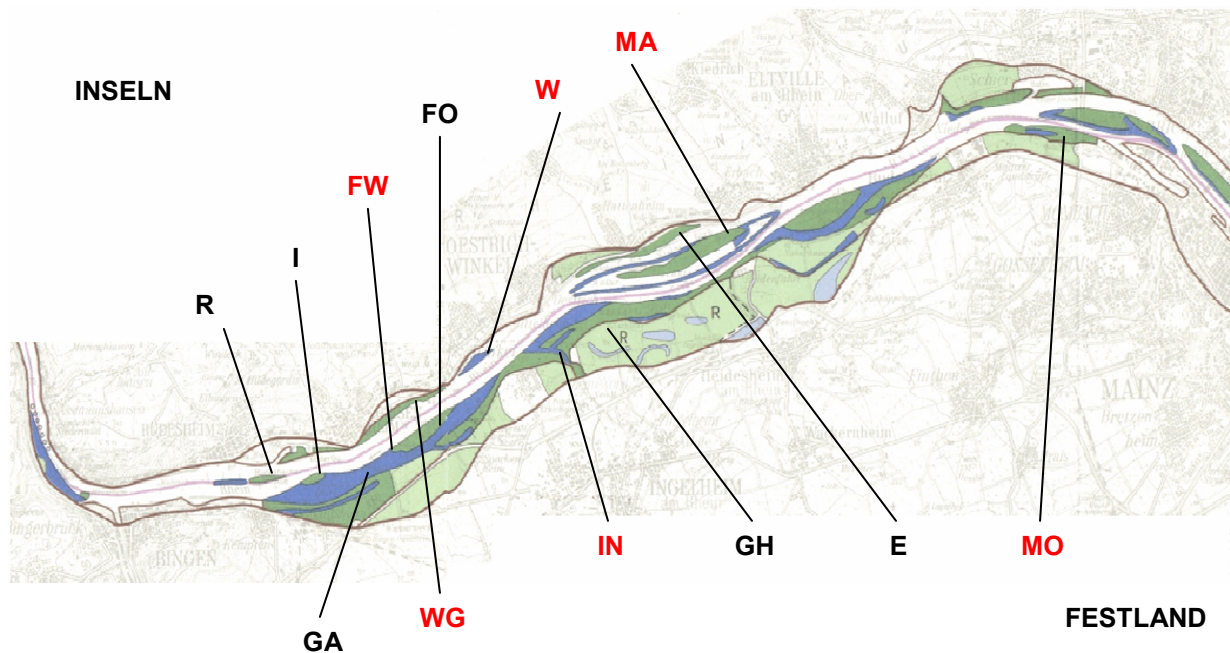


Abbildung 2: Das Hauptuntersuchungsgebiet und die Lage der dortigen Untersuchungsflächen
 (Abkürzungen s. Tab. 1 / rot: Weichholzaue, schwarz: Hartholzaue; dunkelgrüne Bereiche sind Auwaldflächen vor dem Haupthochwasserdamm)

Zur weiteren Charakterisierung der einzelnen Probestellen wurden bestimmte Faktoren in Betracht gezogen, die im Folgenden erklärt und in Tabelle 2 zusammengestellt sind.

Auentyp

Je nach Dauer und Häufigkeit der Extremwasserstände (Hoch- und Niedrigwasser) in Auwaldgebieten unterscheidet man verschiedene Lebensräume. So lässt die Vegetation der heutigen Auen eine deutliche Zweiteilung erkennen: die ufernahe Weichholzaue und die mehr oder weniger uferferne Hartholzaue (FUKAREK et al., 1995). Aufgrund ihrer näheren Lage zum Fluss ist die Weichholzaue somit dessen Wasserstandsschwankungen in deutlich größerem Maße ausgesetzt als die Hartholzaue. Typische Pflanzen der Weichholzaue sind Weiden und Pappeln, wohingegen in Hartholzauen Edellaubgehölze wie Eiche, Ulme und Esche vorherrschen.

Alles in allem umfasste die vorliegende Untersuchung acht Weichholz- und sieben Hartholzauenflächen (Tabelle 2).

Bodenart

Der Boden im Oberrheingebiet ist geprägt vom Ausgangsmaterial der eiszeitlichen Ablagerungen (GALLUSSER & SCHENKER, 1992). Man unterscheidet im Wesentlichen zwei Typen. Zum einen die durch Ablagerungen des fließenden Wassers hervorgebrachten Kiese und Sande und die daraus entstandenen Parabraunerden; sowie zum anderen den aus Feinstmaterial, das aus dem vegetationsarmen Gletschervorfeld ausgeblasen und nach Windverfrachtung abgelagert wurde, hervorgegangenen Löß (GALLUSSER & SCHENKER, 1992). Die schlammigen Sedimente im Löß zeichnen sich durch feucht-nasse Bedingungen aus, wohingegen die abgelagerten Sande meist entwässert und trocken erscheinen (EYRE, 2006). Lößboden dient also gegenüber dem sandigen Substrat als größerer Wasser- und Nährstoffspeicher und neigt bei steigendem Wasserspiegel schneller zur Überstauung.

Auch im Untersuchungsgebiet herrschten die oben genannten Bodenarten vor.

Größe und Breite

Beide hier aufgeführten Messgrößen bezogen sich auf die zusammenhängende Fläche, die von derselben Auwaldvegetation eingenommen wurde.

Die kleinste der Flächen lag mit 0,75 ha nahe Ingelheim (IN), die größte am Mombacher Rheinufer (MO) mit 36 ha. Die schmalste der Probestellen befand sich mit einer Breite von 35 m bei Erbach (E), wohingegen die Sändcheninsel bei Nackenheim (S) mit 280 m das breiteste Gebiet umfasste.

Bei gleichem Wasserdurchfluss in Auen verschiedener Breiten unterscheiden sich Fließgeschwindigkeit sowie Überflutungstiefe und –dauer deutlich, was in einen offensichtlichen Einfluss auf die Komplexität und das Ausmaß der entstehenden Habitate und letzten Endes auch auf die auenbewohnenden Lebewesen resultiert (POWER et al., 1995). In Simulationsversuchen konnte in deren Arbeit gezeigt werden, dass die Biomasse der Invertebraten mit der Auenbreite ansteigt. Je breiter also das Auwaldgebiet, desto weniger wird es durch auftretende Überflutungen beeinflusst. Die Tiefe und Geschwindigkeit der Flut nimmt mit steigender Breite des Gebietes ab, da sich das Wasser hier auf einer größeren Fläche verteilen kann.

Der heutige Auwald ist vor allem durch anthropogene Einflüsse nur noch auf einen schmalen Teil der geographischen Rheinaue beschränkt. Er erreicht überall nur noch eine Breite von wenigen hundert Metern und liegt überwiegend direkt am Strom

(VOLK, 1994). Ich habe im Übrigen nur Auwälder bis zu einer Breite von 200 m untersucht. Aus diesem Grunde bleiben in heutiger Zeit nur noch geringere Einflüsse der Auwaldbreite auf die Laufkäferzönosen erkennbar, da richtig breite Auwälder im Bereich des Inselrheins nicht mehr existieren.

Abstand zum nächsten Ufer

Der Abstand der einzelnen Fallen zum Rheinufer wurde in 5-Meter-Schritten geschätzt und dann für die jeweilige Untersuchungsfläche gemittelt.

Je weiter die Flächen bzw. Fallenstandorte vom nächsten Ufer entfernt sind, desto geringer wird der Einfluss des Flusses durch eine sinkende Überflutungsgefahr.

Lage zum Deich

Der Damm stellt eine bedeutende Grenze für die Festlandbiotope dar. Flächen, die vor dem Damm liegen, sind zum Beispiel den Wasserstandsschwankungen in größerem Maße ausgesetzt und scheinen damit „inselähnlicher“ als die vergleichbaren Flächen hinter dem Damm.

Ein echter Damm existiert jedoch nur auf der rheinland-pfälzischen Seite, sodass nur vier Flächen in dieser Kategorie eingestuft werden konnten. Auf der Seite Hessens findet man ausschließlich Steilufer.

Überflutung

Gemäß ihrer Lage und Ausprägung sowie aufgrund der gegebenen Pegelstände wurden einige der Untersuchungsflächen während des jeweiligen Untersuchungszeitraums der einzelnen Jahre überflutet. Diese sind hier aufgeführt. Dabei ist anzumerken, dass sich auf den beiden Ingelheimer Flächen meist temporäre Gewässer befanden, die erst im späten Frühjahr austrockneten.

Tabelle2: Charakterisierung der einzelnen Probeflächen anhand bestimmter Faktoren (Erklärungen siehe Text / grau: nur Handfänge)

	Probefläche	Auentyp	Bodenart	Größe [ha]	Breite [m]	Abstand zum nächsten Ufer [m]	Lage zum Damm	Überflutung	
								2002	2005
INSEL	Rüdesheimer Aue	Hartholz	Löß	5,6	135	20			
	Ilmenaue	Hartholz	Löß	4,6	100	21,25			
	Fulderaue (W)	Weichholz	Löß	8	200	97,5			X
	Fulderaue (O)	Hartholz	Löß	3,75	150	60			
	Winkeler Aue	Weichholz	Sand	6	130	16,25			
	Mariannenaue	Weichholz		2,6	140				
	Sändcheninsel	Hartholz		34,4	280				
UFER	Gaulsheim	Hartholz	Sand	1,25	100	50	vor		
	Ingelheim (IN)	Weichholz	Löß	0,75	50	460	vor	X	X
	Ingelheim (GH)	Hartholz	Löß	2,5	50	550	hinter	X	X
	Mombacher Rheinufer	Weichholz	Sand	36	175	30	vor	X	X
	Jockgrim	Weichholz		11,38	60				
	Winkel-Geisenheim	Weichholz	Löß	11,25	150	123,75			
	Erbach	Hartholz	Löß	1,75	35	31,25			
	Ginsheimer Altrhein	Weichholz		5,61	180				



(a) Fulderaue (W)



(b) Fulderaue (O)



(c) Winkeler Aue



(d) Gaulsheim



(e) Ingelheim (IN)



(f) Ingelheim (GH)



(g) Mombach

Abbildung 3: Bilder der sieben Daueruntersuchungsflächen

2.2 Untersuchungszeitraum

Die Datenerhebung wurde in den Jahren 2000 bis 2005 durchgeführt. Doch nicht jede Fläche wurde regelmäßig und in jedem Jahr beprobt. Die genauen Zeiträume der Probenentnahmen sind Tabelle 3 zu entnehmen.

Das Maximum der Artenvielfalt bei Laufkäfern liegt erfahrungsgemäß zwischen Ende April und Anfang Juli (DUELLI et al., 1990). Aus diesem Grunde wurde darauf geachtet, dass zumindest ein Großteil der jeweiligen Probenentnahmen in dieser Zeit stattfand. So kann man davon ausgehen, dass innerhalb der Untersuchung ein großer Prozentsatz der Arten ermittelt werden konnte, die tatsächlich auf den einzelnen Flächen vorkommen.

Die Fangdaten der Jahre 2000 und 2001 galten nur als Referenzdaten und lieferten nur einen groben Vergleich der Laufkäferzönosen zwischen Anfang und Ende der Untersuchungen. Aufgrund unterschiedlicher Fang- und Bestimmungsmethoden gingen sie somit nicht in die detaillierte Auswertung ein.

Tabelle 3: Zeiträume der einzelnen Probenentnahmen

	Probefläche	2000	2001	2002	2003	2004	2005
INSEL	R			06.05.- 24.10.			
	I			06.05.- 24.10.			
	FW	12.05.-07.07./ 01.09.-27.10.	14.05.- 28.10.	06.05.- 24.10.	07.08.- 16.10.	09.06.- 21.10.	05.05.- 20.10.
	FO	12.05.-07.07./ 01.09.-27.10.	14.05.- 28.10.	06.05.- 24.10.	07.08.- 16.10.	09.06.- 21.10.	05.05.- 20.10.
	W	12.05.-07.07./ 01.09.-27.10.	14.05.- 28.10.	06.05.- 24.10.	07.08.- 16.10.	09.06.- 21.10.	05.05.- 20.10.
	MA			Handfänge			
	S			Handfänge			
UFER	GA			06.05.- 19.10.	25.07.- 17.10.	04.06.- 22.10.	08.05.- 21.10.
	IN	12.05.-07.07./ 31.08.-27.10.	26.06.- 29.10.	03.06.- 19.10.	25.07.- 17.10.	04.06.- 22.10.	08.05.- 21.10.
	GH		26.06.- 29.10.	17.05.- 19.10.	25.07.- 17.10.	04.06.- 22.10.	08.05.- 21.10.
	MO			08.05.- 19.10.	25.07.- 17.10.	04.06.- 22.10.	08.05.- 21.10.
	J			Handfänge			
	WG			06.05.- 24.10.			
	E			06.05.- 24.10.			
	G			Handfänge			

2.3 Hochwassergeschehen / Pegelstände

Für das gesamte Oberrheingebiet sind vor allem Hochwasserstände im zeitigen Frühjahr und späten Sommer charakteristisch. Zur näheren Quantifizierung des Hochwassergeschehens wurden die einzelnen Pegelstände verschiedener Messstationen herangezogen.

Leider befand sich an keiner der Untersuchungsflächen unmittelbar eine Pegel-Messstation, sodass auf Pegelstände benachbarter Rheinabschnitte zurückgegriffen werden musste. Es galt immer der Pegel als maßgebend, der den geringsten Abstand zur jeweiligen Fläche aufwies (Pegel Maxau: J; Pegel Mainz: S, G, MO; Pegel Oestrich: MA, W, FO, FW, GH, IN, GA, E, WG; Pegel Bingen: I,R).

Die täglichen Werte der Pegel entstammen www.wetteronline.de und sind in Tabelle A2 und A3 (Anhang) aufgeführt. Auf der Grundlage dieser Rohdaten wurden charakteristische Kenndaten für das Überflutungs- bzw. Hochwassergeschehen der einzelnen Pegel berechnet (Tab. 4 und 5). Die Kenndaten bildeten dann wiederum den Ausgangspunkt für spätere statistische Auswertungen und Vergleiche. Die Werte der Sommerpegel bezogen sich auf die jeweiligen Zeiträume der Probenentnahmen (siehe Tab.3). Als Winter wurde die Zeitspanne zwischen dem 01.November des Vorjahres und dem jeweiligen Beginn der Probenentnahmen definiert.

Tabelle 4: Kenndaten der Pegelstände Maxau und Mainz (Max: maximale; #: Anzahl; MW: Mittelwert)

		Pegel Maxau	Pegel Mainz			
		2002	2002	2003	2004	2005
Sommer	Mittlerer Pegelstand	565,29	328,63	184,68	265,81	286,11
	Minimaler Pegelstand	458	239	129	188	185
	Maximaler Pegelstand	734	486	306	406	457
	Max # zusammenhängender Tage über MW	13	17	14	26	39
	Max # zusammenhängender Tage unter MW	20	20	32	46	25
	# Tage über Normalstand	104	61	0	13	27
	# Tage über Hochwasserstand	30	2	0	0	0
	Variationskoeffizient	9,93	14,61	22,62	17,25	18,64
	# Tage über MW / # Gesamttage [%]	41,28	43,6	32,94	43,26	41,77
Winter	Mittlerer Pegelstand	501,54	335,65	332,92	259,79	287,19
	Minimaler Pegelstand	404	221	187	165	183
	Maximaler Pegelstand	729	627	638	576	503
	Max # zusammenhängender Tage über MW	17	29	57	42	52
	Max # zusammenhängender Tage unter MW	24	30	136	71	49
	# Tage über Normalstand	39	76	108	24	47
	# Tage über Hochwasserstand	19	13	30	5	1
	Variationskoeffizient	14,67	25,89	29,91	28,19	23,19
	# Tage über MW / # Gesamttage [%]	34,41	41,85	40,98	42,13	41,62

Tabelle 5: Kenndaten der Pegelstände Oestrich und Bingen (Max: maximale; #: Anzahl; MW:Mittelwert)

		Pegel Oestrich				Pegel Bingen
		2002	2003	2004	2005	2002
Sommer	Mittlerer Pegelstand [cm]	220,33	97,15	167,79	182,31	232,77
	Minimaler Pegelstand [cm]	144	50	105	99	158
	Maximaler Pegelstand [cm]	353	199	282	328	379
	Max # zusammenhängender Tage über MW	17	15	46	39	17
	Max # zusammenhängender Tage unter MW	31	32	26	25	32
	# Tage über Normalstand	51	0	11	21	57
	# Tage über Hochwasserstand	3	0	0	0	3
	Variationskoeffizient	17,61	36,06	22,06	23,67	18,02
	# Tage über MW / # Gesamttage [%]	42,44	34,12	43,97	42,35	40,7
Winter	Mittlerer Pegelstand [cm]	225,47	217,17	162,67	184,66	243,55
	Minimaler Pegelstand [cm]	128	102	83	101	144
	Maximaler Pegelstand [cm]	477	496	436	372	506
	Max # zusammenhängender Tage über MW	29	46	39	48	29
	Max # zusammenhängender Tage unter MW	32	135	72	52	32
	# Tage über Normalstand	62	78	19	34	69
	# Tage über Hochwasserstand	20	37	7	3	20
	Variationskoeffizient	33,88	38,34	39,34	29,15	33,49
	# Tage über MW / # Gesamttage [%]	37,1	35,71	39,81	42,16	37,1

2.4 Laufkäfer (Carabidae)

2.4.1 Erfassung und Bestimmung

Zur Erfassung der Laufkäfer dienten Bodenfallen nach BARBER (1931).

Diese Methode zum Fang von Bodenarthropoden gilt als Standardtechnik der ökologischen und faunistischen Freilandforschung (MÜLLER, 1984). Aufgrund ihrer Einfachheit, Wirksamkeit und geringer Kosten bildet sie noch heute die Grundlage zahlreicher Untersuchungen (z.B. VAN LOOY et al., 2005; ROTHENBÜCHER & SCHAEFER, 2006; SADLER et al., 2006; PRASIFKA et al., 2007). Die vielen Vor- und Nachteile dieser Methode wurden und werden immer wieder von zahlreichen Autoren diskutiert (TRETZEL, 1955; NOVÁK, 1969; LUFF, 1975; ADIS, 1979; BAARS, 1979; MÜLLER, 1984; DESENDER & MAELFAIT, 1986; BASEDOW & RZEHA, 1988; FRANKE et al., 1988; BROSE, 2002; GURDEBEKE & MAELFAIT, 2002; PEKÁR, 2002; KOIVULA et al., 2003; PRASIFKA et al., 2007).

Die hier verwendeten Fallen bestanden aus Plastikflaschen mit aufgeschraubtem Trichter, die in einer Röhre in den Boden eingegraben wurden, so dass der Rand des Trichters mit der Bodenoberfläche abschloss. Die Öffnungsweite beträgt 8 cm, die

Höhe 20 cm und das Gesamtvolumen 500 ml. Als Regenschutz diente ein quadratisches Dach (19x19 cm²) aus Kunststoff (Abb.4). Diese Fallen wurden von der Firma „ecoTech“, Bonn produziert.



Abbildung 4: Beispiele aufgestellter Barberfallen

Auf jeder der Untersuchungsflächen befanden sich drei Fallen in einer Reihe (2000: 5 Fallen; 2002: 4 Fallen) mit einem Abstand von jeweils mindestens 10 m.

Als Fangflüssigkeit diente in den Jahren 2000, 2001 und für einen Teil der Fallen in 2002 eine Formalinlösung (4% bzw. 2%). Die restlichen Fallen in 2002 und den darauffolgenden Jahren wurden, aufgrund der Unbrauchbarkeit der Formalinfänge für genetischen Studien (GURDEBEKE & MAELFAIT, 2002), mit 80% Ethanol (Spiritus) bestückt.

Die Probenentnahmen erfolgten während des vorgegebenen Untersuchungszeitraums (Tab.3) in 14-tägigem Rhythmus. Dabei wurden die Inhalte aller Fallen einer Fläche an jedem Entnahmetermin sofort vereinigt und nur zusammen ausgewertet.

Im Labor trennte ich durch Aussieben dann Beifänge und Laufkäfer und bewahrte beides bis zur näheren Bestimmung in Ethanol (80%) auf. Für jedes adulte Laufkäferindividuum wurden, ohne Berücksichtigung von Larven oder Puppen, die Art, das Geschlecht und die Größe registriert.

Die Bestimmung der Carabiden erfolgte nach FREUDE et al. (1976) sowie den Ergänzungen von LOMPE (1989) und ASSMANN et al. (1998). Die Nomenklatur richtete sich nach TRAUTNER et al. (1997).

2.4.2 Ökologische Einteilung

Die Ökologie der meisten Laufkäferarten ist ausreichend bekannt, um diese als Gruppierungsparameter einzusetzen.

Innerhalb der vorliegenden Arbeit erfolgte nun eine Einteilung der einzelnen Carabidenarten anhand ihres Gefährdungsstatus (Rote Liste), ihrer Jahresdynamik (Überwinterungstyp), ihrer Flugdynamik, der Feuchtepräferenz und ihrer Größenklasse (Tabelle A4, Anhang).

Die Zuteilung der Laufkäfer zu den verschiedenen ökologischen Gruppen erfolgte soweit nicht anders angegeben nach BARNDT et al. (1991); KOCH (1989); KLEIN & CÖLLN (1994) und MARGGI (1992).

2.4.2.1 Gefährdungsstatus (Rote Liste)

Zur Unterteilung der Laufkäfer anhand ihrer Gefährdungseinstufung wurden folgende drei Rote Listen berücksichtigt:

- Laufkäfer: Rote Liste der in Rheinland-Pfalz gefährdeten Laufkäfer (Coleoptera:Carabidae) (Stand: 01.01.1998)
SCHÜLE & PERSOHN (2000)
- Rote Liste der Sandlaufkäfer und Laufkäfer Hessens (Coleoptera: Cicindelidae, Carabidae) (Stand: November 1997)
MALTEN (1998)
- Rote Liste der Sandlaufkäfer und Laufkäfer Deutschlands (Coleoptera: Cincidelidae et Carabidae) (Bearbeitungsstand: 1996)
TRAUTNER et al. (1998)

Die verwendeten Gefährdungskategorien sind in allen drei Listen identisch und Tabelle 6 zu entnehmen.

Tabelle 6: Verwendete Gefährdungskategorien

R	Extrem seltene Art
0	Ausgestorben oder verschollen
1	Vom Aussterben bedroht
2	Stark gefährdet
3	Gefährdet
V	Arten der Vorwarnliste
D	Daten für die Einstufung nicht ausreichend (Gefährdungssituation unklar)
-	Nicht gefährdet

2.4.2.2 Jahresdynamik

Carabiden überwintern entweder als Larve oder Imago. Die Fortpflanzung kann somit innerhalb des Jahres verschiedene Zeiten einnehmen (THIELE, 1977). LARSSON (1939) entdeckte als erster das Auftreten unterschiedlicher Fortpflanzungsbeziehungsweise Überwinterungstypen und bis heute unterscheidet man demnach im Wesentlichen noch drei (vier) Ausprägungen: (1) Frühjahrsbrüter beziehungsweise Imaginalüberwinterer (BARNDT et al., 1991) pflanzen sich im Frühjahr fort und zeigen deshalb auch zu dieser Jahreszeit ihr Aktivitätsmaximum. Die Larven entwickeln sich im Sommer, schlüpfen im Herbst und überwintern als Imago in der Puppenwiege (RATHS & RIECKEN, 1999). (2) Die Herbstbrüter bzw. Larvalüberwinterer zeigen ihre Paarungszeit und damit auch ihr Aktivitätsmaximum im Herbst. Sie überwintern als Larve und schlüpfen erst im nächsten Frühjahr (THIELE, 1977; RATHS & RIECKEN, 1999). (3+4) Neben diesen beiden Hauptgruppen haben sich auch noch Mischtypen, nämlich Frühjahrsbrüter mit Herbstbestand und Herbstbrüter mit Frühjahrsbestand gebildet. Diese Carabiden weisen sowohl im Frühjahr als auch im Herbst eine erhöhte Aktivitätsphase auf. Die Reproduktionszeit liegt hier im zeitigen Frühjahr beziehungsweise Herbst, die Larven entwickeln sich sehr schnell und werden noch vor der Winterruhe beziehungsweise im zeitigen Frühjahr aktiv (THIELE, 1977; RATHS & RIECKEN, 1999).

Jede Laufkäferart stellt insbesondere während der Eireife und Larvalentwicklung hinsichtlich Temperatur, Feuchte und Licht spezielle Ansprüche an ihren Lebensraum. Deshalb richtet sich die Fortpflanzungszeit hauptsächlich nach der artspezifisch optimalen Konstellation dieser Parameter (RATHS & RIECKEN, 1999).

2.4.2.3 Flugdynamik

Die Flugfähigkeit kann wie bei allen Insekten auch für die Carabiden als ursprünglich angesehen werden. Jedoch haben einige Arten sekundär diese Ausbreitungsmöglichkeit wieder verloren (THIELE, 1977; ROFF, 1986 und 1990). Deshalb ist unter den heute lebenden Laufkäfern der Entwicklungsgrad des zweiten, häutigen Flügelpaares nicht einheitlich ausgebildet. Man unterscheidet hier (1) makroptere Arten mit vollentwickelten Flügeln und (2) brachyptere Arten mit unterentwickeltem bzw. fehlendem zweiten Flügelpaar. Daneben treten (3) auch noch Spezies mit dimorpher Flügelausprägung auf. Diese Käfer zeigen innerhalb einer Art und sogar

teilweise innerhalb einer einzigen Population Individuen mit und ohne Flügel (THIELE, 1977; RATHS & RIECKEN, 1999).

Die Flugfähigkeit konnte annähernd durch das Vorkommen oder Fehlen dieses zweiten Flügelpaares bemessen werden. Es ist jedoch auch möglich, dass ein makropter Carabide trotz vollentwickelten Flügeln aufgrund einer zurückgebildeten Flugmuskulatur flugunfähig bleibt (THIELE, 1977).

2.4.2.4 Feuchtepräferenz

Einige Laufkäferarten haben evolutionär, aufgrund der unterschiedlichen Lebensbedingungen in den verschiedensten Lebensräumen, gewisse Vorlieben für bestimmte Biotoptypen entwickelt. So unterscheidet man hier die „feuchtigkeitsliebenden“ (hygrophilen) und die, die Trockenheit bevorzugenden (xerophilen) Arten (KOCH, 1989). Weiterhin erscheinen mesophile Arten, die sowohl in Feucht- als auch in Trockengebieten anzutreffen sind.

2.4.2.5 Größenklassen

Aufgrund der Tatsache, dass die Größenklassenordnung einer Laufkäferzönose einen Indikator für die Beurteilung von Lebensräumen darstellt (RATHS & RIECKEN, 1999), wurden die gefundenen Laufkäferarten auch anhand ihrer Größe unterschieden. Dabei richtete sich deren Einteilung nach HEYDEMANN (1964) (Tab.7).

Tabelle 7: Einteilung der Größenklassen nach HEYDEMANN (1964)

Größenklasse	Körpergröße
1	<3mm
2	3-6mm
3	6-10mm
4	10-19mm
5	19-30mm
6	>30mm

2.4.3 Ausgewählte Laufkäferarten für genetische Analysen

Aus der Gesamtzahl der Arten wurden fünf Modellarten ausgesucht, die Gegenstand der populationsgenetischen Untersuchung waren. Dabei handelt es sich um typische Bewohner der Feuchtwälder in Auen. Sie besitzen innerhalb des Mikroklimas jedoch unterschiedliche Präferenzen und ökologische Ausprägungen. Ein weiterer Gesichtspunkt für die Auswahl dieser Spezies war deren Häufigkeit von mindestens 10 Individuen auf der Mehrzahl der Probeflächen.

Im Folgenden werden die einzelnen Laufkäfer, die genetisch untersucht wurden, kurz vorgestellt.

2.4.3.1 Agonum afrum (Dunkler Glanzflachläufer)

Die weltweit verbreitete Gattung *Agonum* ist in Mitteleuropa mit 29 Arten vertreten. Sie bevorzugen vorwiegend feuchte Orte in Gewässernähe (DÜCKER et al., 2006).

Der hier untersuchte Vertreter ist hauptsächlich eurytop und hygrophil. Sie gilt als typischer Bewohner von Sümpfen und schlickigen Ufern sowie feuchten Auwäldern. Ihre ökologische Nische findet sie vor allem in Detritus und Genist (KOCH, 1989).

Der mittelgroße (8 - 9,5 mm) Käfer, auch unter seinem früheren Namen *Agonum moestum* bekannt, ist stets einheitlich schwarz gefärbt und ohne Metallglanz (Abb. 5a). Selten erscheinen nur die Epipleuren etwas heller (FREUDE et al., 1976). Er überwintert als Imago und pflanzt sich daher im Frühjahr fort. Seine Flügel- ausprägung ist dimorph, das heißt, man findet potentiell flugfähige und flugunfähige Individuen. Das Verbreitungsgebiet erstreckt sich über ganz Mitteleuropa mit Ausnahme der extrem nördlich und südlich gelegenen Gebiete.

2.4.3.2 Nebria brevicollis (Gewöhnlicher Dammläufer)

Das wohl typischste Merkmal dieser Gattung ist die Tastborste an der Basis des etwas verbreiterten Oberkiefers. Die Arten sind alle ziemlich schlank und haben lange Fühler. Als schnelle Läufer besitzen sie recht lange Beine (FREUDE et al., 1976; DÜCKER et al., 2006).

Die anspruchslose Art *Nebria brevicollis* (Abb. 5b) erreicht ihr Dichtemaximum in Laubwäldern, wo sie feuchte Stellen bevorzugt (PENNEY, 1969). Deshalb findet man sie neben humusreichen Laubwäldern, an Waldrändern und Gärten, auch in feuchten Gehölzen, Hecken und Flussauen (DÜCKER et al., 2006). Auch MARGGI (1992) gibt als Verbreitungsgebiet dieser eurytopen Waldart die Trocken- und Feuchtwälder Mittel- und Südeuropas an.

Alle Individuen dieser Spezies sind potentiell flugfähig und besitzen somit ein hohes Ausbreitungspotential (THIELE, 1977; SCHWERK et al., 1997). Die Ausbildung der Flugmuskulatur im Metathorax ist jedoch nur selten voll ausgebildet (GEIPEL & KEGEL, 1989). Der jährliche Aktivitätszyklus von *Nebria brevicollis* zeigt eine bimodale Kurve, mit einer erhöhten Aktivität im Frühjahr und einem Maximum im Herbst. Es handelt sich um einen typischen Vertreter der Larvalüberwinterer mit

Frühjahrsbestand (PENNEY, 1966), der durch die Ästivation den ungünstig heißen Klimabedingungen im Sommer entgeht.

Von dieser Art liegen bereits genetische Untersuchungen mittels RAPD-PCR-Methode vor (SCHWERK et al., 1997).

2.4.3.3 Oxypselaphus obscurus (Sumpf-Enghals-Läufer)

Oxypselaphus obscurus ist ein kleiner, 4,8 – 6,5 mm langer, glänzend brauner Carabide (Abb. 5c). Der Kopf und das Halsschild sind dabei dunkler als die Flügeldecken, die Körperanhänge sind gelblich braun (FREUDE et al., 1976).

Auch wenn diese Art eurytop ist, also unter einer Vielzahl von Habitatbedingungen bestehen kann, ist sie hygrophil und meist silvicol, was bedeutet, dass diese Käfer die Feuchte lieben und häufig im Wald vorkommen. Deshalb sind Au- und Sumpfwälder als typische Lebensräume dieser Art anzusehen. Man findet sie vor allem in Sumpfgebieten mit Schilfsäumen und sie fordert zusätzlich eine gut ausgebildete Humusschicht (FREUDE et al., 1976; KOCH, 1989). In Mitteleuropa ist diese Laufkäferspezies bis auf die Ausnahmen hochmontaner Gebiete überall recht häufig vertreten (FREUDE et al., 1976).

Obwohl dieser Carabide als dimorph gilt, sind seine Flügel meist bis auf Rudimente verkümmert und er ist damit in den meisten Gebieten als flugunfähig einzustufen (MARGGI, 1992).

Als Imaginalüberwinterer mit Herbstbestand weist auch er innerhalb eines Jahres zwei deutliche Perioden erhöhter Aktivität auf. Das Maximum befindet sich jedoch im Gegensatz zu *Nebria brevicollis* (2.4.3.2) bei dieser Art im Frühjahr.

2.4.3.4 Platynus assimilis (Schwarzer Enghalsläufer)

Bei *Platynus assimilis*, der im Übrigen der gleichen Gattung wie schon *Oxypselaphus obscurus* angehört, handelt es sich um einen der häufigsten Laufkäfer in Mitteleuropa (DÜCKER et al., 2006) (Abb. 5d).

Die anspruchslosen Käfer mittlerer Größe (10-12 mm) sind meist in feuchten Wäldern beheimatet. Sie bevorzugen Au- und Bruchwälder sowie feuchte Hecken und Feldgehölze ebenso wie Flußauen und sumpfige, schlammige Uferbereiche. Dort leben sie unter Laub, Moos und morscher Rinde, aber auch auf Kräutern und im Gebüsch (DÜCKER et al., 2006).

Dieser Carabide klettert gern auf Bäume und entgeht wohl auch so der Gefahr von Hochwasser innerhalb seines Lebensraumes (MARGGI, 1992). Er ist durch die volle

Ausbildung des zweiten Flügelpaares potentiell flugfähig, gilt aber als eher schlechter Flieger.

Mit der Fortpflanzungszeit und dem Aktivitätsmaximum im Frühjahr ist er somit als typischer Imaginalüberwinterer den Standortbedingungen seiner Lebensräume optimal angepasst (FREUDE et al., 1976).

Aufgrund seiner hohen Individuenzahlen war dieser Käfer schon in frühen Jahren immer wieder Objekt verschiedenster Studien über Carabiden, z.B. deren Fortpflanzungseigenschaften (THIELE & KREHAN, 1967; NEUDECKER & THIELE, 1974).

2.4.3.5 *Pterostichus anthracinus* (Kohlschwarzer Grabläufer)

Viele Arten der Gattung *Pterostichus* sind nicht nur häufig, sondern auch groß und verhältnismäßig auffällig in ihrem Verhalten. So findet man hier viele tagaktive Vertreter der Laufkäfer (DÜCKER et al., 2006).

Die in ganz Mitteleuropa nicht selten vorkommende Art *Pterostichus anthracinus* (Abb. 5e) trifft man gewöhnlich oft an Flussauen und stehenden Gewässern (FREUDE et al., 1976). Der mittelgroße Käfer (9,5 – 12 mm) gilt als eurytop und findet seine ökologischen Nischen unter Detritus und Moos, in Genist und unter loser Rinde (KOCH, 1989).

Wie der Großteil der Vertreter dieser Gattung überwintert auch dieser Carabide als Imago und pflanzt sich somit im Frühjahr fort.

Die Flügelausprägung ist auch bei dieser Spezies als dimorph anzusehen, wobei beide Flugtypen vorkommen.

(a) *Agonum afrum*(b) *Nebria brevicollis*(c) *Oxypselaphus obscurus*(d) *Platynus assimilis*(e) *Pterostichus anthracinus*

Abbildung 5: Bilder der fünf genetisch untersuchten Laufkäferarten ((a): *Agonum afrum*; (b): *Nebria brevicollis*; (c): *Oxypselaphus obscurus*; (d): *Platynus assimilis*; (e): *Pterostichus anthracinus*)

2.5 Populationsgenetische Untersuchung

2.5.1 RAPD- (Random Amplified Polymorphic DNA) – Methode

Dieses relativ neue Verfahren zur Analyse genetischer Unterschiede wurde von WILLIAMS et al. (1990) und WELSH & McCLELLAND (1990), die das Verfahren auch „arbitrarily primed PCR“ (AP-PCR) nannten, unabhängig von einander entwickelt. Es handelt sich hierbei um eine PCR-Technik, die auf low-stringency-Primerhybridisierung beruht und der Charakterisierung unbekannter Mutationen dient.

Die Grundlage dieser Methode bilden das gesamte Kerngenom eines Organismus und beliebig ausgewählte, kurze Primersequenzen, die universell eingesetzt werden können. Es ist somit also keine molekularbiologische Vorkenntnis über den zugrundeliegenden Organismus nötig. Nach der Isolierung der gesamten DNA

kommt es zu einer Amplifikation mit einem beliebigen Primer. Diese kurzen Primersequenzen binden dann zufällig an ihre Erkennungssequenzen an beiden Strängen der DNA und vervielfältigen diese. Ein Agarose-Gel mit Ethidium-Bromid dient später zur Visualisierung dieser Amplifikate unter UV-Licht. Das so entstandene Bandenmuster, was allgemein auch als „Fingerprint“ bezeichnet wird, kann anschließend auf charakteristische Unterschiede zwischen den Taxa untersucht werden (BRÜCKNER, 2002).

Einzelne Basenmutationen, wie Insertion und Deletion, bewirken häufig eine deutliche Änderung des Bandenmusters. Bedingt durch diese hoch erscheinende Mutationsrate, zeigen die RAPD-Marker eine schnellere Entwicklung als Allozyme oder rRNA-Sequenzen. Dies hat zur Folge, dass die Abweichungen im RAPD-Muster schnell gesättigt sind. Somit eignet sich diese Methode nicht nur für die Trennung nah verwandter Arten, sondern auch zur Analyse von Populationen (V. D. ZANDE & BIJLSMA, 1994). Allerdings ist der Einsatz von RAPD bei Arten, die nicht sehr nah verwandt sind, ungeeignet, da durch die Empfindlichkeit gegenüber den einzelnen Mutationen schnell eine Sättigung auftritt (V. D. ZANDE & BIJLSMA 1994).

Durch dieses schnelle, einfache und auch recht preiswerte Verfahren lassen sich innerhalb kürzester Zeit und mit vergleichsweise geringem Arbeitsaufwand, relativ große Mengen an individuellen Bandenmustern produzieren. Deshalb bleibt diese Technik auch in der Populationsgenetik einsetzbar (VEROVNIK et al., 2003) und ist als allgemeine Methode zur Unterscheidung von Insekten-Zell-Linien angesehen (LÉRY et al., 2003).

Trotz der nur geringen Menge an DNA, die zur RAPD-PCR eingesetzt wird, bezeichnet NEILAN (1995) das Verfahren als feinfühlig und hochspezifisch, da das komplette Genom die Basis des DNA-Musters darstellt.

Die RAPD-Methode wird oft zur Erkennung von Unterschieden auf Art- und Populationsebene eingesetzt (NEILAN, 1995; SCHMIDT & WESTHEIDE, 1998 und 1999) und findet sogar in diversen Untersuchungen der Gerichtmedizin ihre Anwendung (BENECKE, 1998).

2.5.2 „Auswahl des Materials“

Soweit möglich, sollten von jeder der fünf Modellarten (Kap. 2.4.3) und jeder der fünfzehn Untersuchungsflächen 21 Tiere in die genetische Untersuchung einbezogen

werden. Doch nicht alle Arten wurden auf allen Flächen in ausreichender Anzahl gefangen. Tabelle 8 zeigt die jeweilige Individuenzahl pro Fläche und Art, die mittels der RAPD-Analyse untersucht wurde.

Die Tiere stammten aus Barberfallen mit Ethanol (80%) als Konservierungsmittel der Jahre 2002 bis 2004 (vereinzelt auch bis 2005) und zusätzlichen Handaufsammlungen im Jahr 2002. Dabei wurde falls möglich darauf geachtet, dass die Individuenzahlen zu gleichen Teilen aus den verschiedenen Untersuchungsjahren hervorgingen und männliche und weibliche Tiere im Verhältnis 1:1 auftraten.

Genaue Angaben zu Herkunft, Fangjahr, Geschlecht, Flügelausprägung, DNA-Gehalt und -Qualität der einzelnen Proben sind den Tabellen A5 bis A9 im Anhang zu entnehmen.

Tabelle 8: Anzahl und Herkunft der mittels RAPD-Methode untersuchten Laufkäferindividuen (grau: Handfänge)

Art Probefläche	<i>Agonum afrum</i>	<i>Nebria brevicollis</i>	<i>Oxypselaphus obscurus</i>	<i>Platynus assimilis</i>	<i>Pterostichus anthracinus</i>
Rüdesheimer Aue		18		21	
Ilmenaue			18	21	
Fulderaue (W)	21	21	21	21	21
Fulderaue (O)	4	21	21	21	
Winkeler Aue	5	21	21	21	21
Mariannenaue				21	
Sändcheninsel				18	
Gaulsheim	21	14	21	21	21
Ingelheim (IN)	21	19	21	21	21
Ingelheim (GH)	21	4	21		13
Mombacher Rheinufer	21		21	21	21
Jockgrim				21	
Winkel-Geisenheim	21		21	21	8
Erbach				17	
Ginsheimer Altrhein	16			21	

2.5.3 Präparation

Die für die vorliegenden Analysen benötigte DNA wurde aus den Fettkörpern der in Ethanol gelagerten Tiere extrahiert.

Das Fettgewebe umgibt die inneren Organe des Abdomens von Insekten und stabilisiert so deren Position im Körper. Es dient größtenteils als Energiespeicher für nahrungsfreie Zeiten.

Im Gegensatz zu anderen Körperteilen bzw. Geweben ließ sich der Fettkörper relativ gut und ohne erhebliche Fremdkontamination durch Magen- oder Darminhalte

herauspräparieren. Deshalb kann man davon ausgehen, dass die so erhaltene DNA reine Laufkäfer-DNA darstellt. Vorversuche zeigten bei Extraktionen aus dem Insektenkopf (inkl. Schlund) deutliche Unterschiede im Bandenmuster der RAPD-Analyse zur Fettkörper-DNA.

Nach Entfernung der Elytren und gegebenenfalls des zweiten Flügelpaares wurde das Abdomen mittels Pinzette und Skalpell dorsal freigelegt und das Fettgewebe soweit möglich vollständig entfernt, ohne andere Organe wie Verdauungstrakt oder Malpighi-Gefäße zu verletzen.

Aus dem so herauspräparierten Gewebe isolierte ich sofort mittels der in Kapitel 2.5.4 angewandten Extraktionsmechanismen die gesamte DNA.

2.5.4 Extraktion

Die Extraktion der DNA aus den Fettgeweben der Arten *Agonum afrum*, *Nebria brevicollis*, *Platynus assimilis* und *Pterostichus anthracinus* erfolgte mit Hilfe des „NucleoSpin® 8 Tissue Kit“ der Firma MACHEREY-NAGEL, Düren. Dabei wurde zur Standardisierung der Methode unter Vakuum der Laborroboter „RoboSeq® 4204 Se“ der Firma MWG AG, Ebersberg verwendet. Die Durchführung der Extraktion folgte der Anleitung mit leichten Modifikationen.

Die eingesetzte Menge von Lyse-, Bindungspuffer und Ethanol verringerte sich auf 180 µl, beim zweiten und dritten Waschschrift wurden nur jeweils 800 µl B5-Puffer benutzt und die Zeiten der Vakuumfiltration verkürzten sich geringfügig. Zur Elution dienten 100 µl BE-Puffer.

Die DNA der Art *Oxypselaphus obscurus* wurde entsprechend der Anleitung mittels des „High Pure PCR Template Preparation Kits“ der Firma Roche, Mannheim isoliert. Die so gewonnene hochreine genomische DNA wurde bis zur weiteren Verarbeitung in verschlossenen 96-well-Platten der Firma MWG AG, Ebersberg bei -20°C gelagert.

2.5.5 Konzentrationsbestimmung und Verdünnung

Aufgrund der hohen Empfindlichkeit der RAPD-Analyse gegenüber sich ändernden Versuchsbedingungen, wurden alle Proben auf eine einheitliche Konzentration der gewonnenen DNA verdünnt.

Dazu wurde mit Hilfe des Spektrophotometers „Gene-Quant RNA/DNA-Calculator“ (Firma PHARMACIA) den DNA-Gehalt der Elutionslösungen bestimmt und diese dann wieder unter Zuhilfenahme des Laborroboters „RoboSeq® 4204 Se“ (MWG AG), Ebersberg mit autoklaviertem HPLC-Wasser auf eine DNA-Konzentration von 4 µg/ml verdünnt.

2.5.6 PCR (Polymerase Chain Reaction)

Die Polymerasekettenreaktion (kurz: PCR) dient der Amplifikation der je nach Primer verschiedenen Fragmente des Genoms. Sie läuft im Wesentlichen in drei Schritten ab. Im ersten Schritt, der **Denaturierung**, werden die beiden Stränge der Doppelhelix getrennt. Beim darauffolgenden **Annealing** hybridisiert der Primer mit einem DNA-Einzelstrang. Im letzten Schritt, der **DNA-Synthese oder Elongation**, werden mit Hilfe der vier verschiedenen dNTPs und der hitzeresistenten *Taq*-Polymerase die Einzelstränge wieder zum Doppelstrang aufgefüllt. Nach der zyklischen Wiederholung dieser drei Schritte amplifizieren sich die Fragmente im Idealfall dann 2^n -fach, wobei n die Anzahl der Zyklen ist (STRYER et al., 2003).

2.5.6.1 Primer und Annealingtemperaturen

Die verwendeten Primer hatten alle eine Länge von 10 Basen und einen Guanin/Cytosin-Gehalt von mindestens 60%. So kann man davon ausgehen, dass nahezu ausschließlich Abschnitte des Kerngenoms amplifiziert wurden, da das mitochondriale Insektengenom deutlich Adenin/Tymin-reicher ist (Brückner, 2002).

Die Synthese der Primer erfolgte durch die Firmen ROTH, Karlsruhe; MWG-Biotech AG, Ebersberg und VBC-Biotech Service GmbH, Wien. Alle verwendeten Primer wurden nach Auflösung in einem Volumen von 1 ml auf eine einheitliche Endkonzentration von 5 pmol/µl mit autoklaviertem HPLC-Wasser unter sterilen Bedingungen verdünnt.

Innerhalb von zahlreichen Vorversuchen wählte ich diejenigen Primer für jede Art aus insgesamt 14 zur Verfügung stehenden aus, die die deutlichsten und schärfsten Banden auf dem Agarose-Gel produzierten. Gleichzeitig erkannte ich so die optimale Annealingtemperatur für jeden Primer und jede Art, um das Hintergrundrauschen im Gel so gering wie möglich zu halten. Tabelle 9 listet alle Arten und die für sie analysierten Primer, deren Sequenzen, sowie die dazugehörigen Annealingtemperaturen auf.

Tabelle 9: Primersequenzen und Annealingtemperaturen der verwendeten RAPD-Primer

Primer	Sequenz	<i>Agonum afrum</i>	<i>Nebria brevicollis</i>	<i>Oxypselaphus obscurus</i>	<i>Platynus assimilis</i>	<i>Pterostichus anthracinus</i>
04	5'-AAG TCC GCT C-3'		40°C	40°C	41°C	40°C
07	5'-CAG CAC TGA C-3'		41°C	41°C	41°C	40°C
013	5'-GTC AGA GTC C-3'		40°C	40°C	40°C	
B3	5'-CAT CCC CCT G-3'			40°C	40°C	
B4	5'-GGA CTG GAG T-3'		40°C		40°C	
B5	5'-TGC GCC CTT C-3'		38°C	40°C		
B7	5'-GGT GAC GCA G-3'		41°C	41°C	40°C	
AB2	5'-GGA AAC CCC T-3'		40°C	40°C	40°C	
C7	5'-GTC CCG ACG A-3'	40°C	40°C	41°C	40°C	40°C
E14	5'-TGC GGC TGA G-3'	41°C	40°C		40°C	40°C
E16	5'-GGT GAC TGT G-3'	40°C	41°C	34°C	41°C	40°C
RAPD1	5'-CTG CTG GGA C-3'	40°C			40°C	
RAPD2	5'-GAA ACG GGT G-3'	40°C	40°C		40°C	40°C

2.5.6.2 PCR-Ansatz

Zur Durchführung der PCR verwendete ich puReTaq™ Ready-To-Go™ PCR Beads in 0,2ml Tubes auf 96er Platten der Firma Amersham Biosciences bzw. GE Healthcare, Freiburg. Diese wurden mit 18 µl autoklaviertem HPLC-Wasser, 4 µl DNA (4 µg/ml) und 3 µl Primer (5 pmol/ µl) rehydratisiert und aufgelöst. Somit beinhalteten die Reaktionsmischungen in einem Endvolumen von 25 µl insgesamt ~2,5 Einheiten PuReTaq™ DNA Polymerase, 10 mM Tris-HCl (pH 9,0 bei Zimmertemperatur), 50 mM KCl, 1,5 mM MgCl₂, je 200 µM der vier verschiedenen dNTPs und Stabilisatoren einschließlich BSA.

Zur Standardisierung und Automatisierung des Ansatzes erfolgte dieser wieder mittels des Laborroboters „RoboSeq® 4204 Se“ (MWG AG, Ebersberg).

2.5.6.3 Cyclyer-Programm

Das Temperaturprofil der Amplifikation innerhalb der PCR wurde wie folgt gewählt: Zunächst ein initialisierender Denaturierungsschritt von fünf Minuten bei 95°C, gefolgt von 46 Zyklen bestehend aus einer Minute bei 95°C (Denaturierung), einer Minute bei der jeweiligen Annealingtemperatur (s.Tab.9/Annealing) und zwei Minuten bei 72°C (Elongation).

Nach Beendigung des Programms wurden die Proben automatisch auf 4°C heruntergekühlt und dann bis zur weiteren Verarbeitung bei -20°C aufbewahrt.

Alle PCR-Reaktionen fanden im selben Cyclyer der Marke Perkin Elmer GeneAmp PCR System 9600 statt.

2.5.7 Agarose-Gel

Zur Visualisierung der Bandenmuster wurden die PCR-Produkte entsprechend ihrer Fragmentlängen mit Hilfe von Agarose-Gelelektrophoretisch aufgetrennt.

Dazu verwendete man 1,8% Agarose-Gele aus jeweils 4,95g Agarose (LE-Agarose der Firma Biozym, Hess. Oldendorf) und 275ml TBE-Puffer (1x), welche zur Erkennung der Banden unter UV-Licht mit 13µl Ethidiumbromid versetzt waren.

Nach Aushärtung des Gels wurden 10 µl PCR-Produkt mit 3 µl Stopp-Puffer vermischt und in die einzelnen Geltaschen aufgetragen. Zusätzlich wurden pro Gel drei Molekulargewichtsmarker (100bp DNA-Ladder von Invitrogen, Karlsruhe) jeweils am rechten und linken Rand und in der Mitte eingesetzt. Hier bediente man sich einer geringeren Menge von 6 µl DNA-Ladder (verdünnt mit TE-Puffer im Verhältnis 1:5). Bei einer Spannung von ca. 120V betrug die Laufzeit der unterschiedlichen Gele 3,5 bis 4 Stunden. Dabei sollte man darauf achten, dass die Laufmittelfronten in etwa immer die gleichen Weiten erlangen.

Auf einem UV-Tisch (Bioblock der Firma Scientific) wurden die Gele anschließend mit Hilfe der Digitalkamera (Canon PowerShot G5) unter der Verwendung des Programms BioDocAnalyze (Whatman Biometra, Göttingen) fotografiert. Die Einstellungen der Blende und Belichtungszeit bleiben dabei so gewählt, dass die Banden scharf und gut sichtbar waren. Sie lagen je nach Gel bei einer Blende von 2,8 und einer Belichtungszeit zwischen 1 und 3,2 sec.

2.5.8 Datenformatierung

Die anschließende Datenformatierung erfolgte wiederum mittels des Programms BioDocAnalyze.

Dieses Programm erkennt automatisch die im Gel vorhandenen Banden und markiert diese. Zusätzlich wurden jedoch noch die Banden manuell markiert, die zwar deutlich auf dem Gel zu sehen waren aber von dem Programm unerkannt blieben.

Um dem möglicherweise auftretenden „Smile-Effekt“ im Gel entgegenzuwirken, definiert man zusätzlich sogenannte „Grid-Lines“. Hier dienten die Banden bekannter Basenpaarlängen der aufgetragenen Leitern als Markierungs- bzw. Vergleichspunkte. Alle Punkte bzw. Banden auf diesen „Grid-Lines“ besitzen somit die gleiche Basenpaarlänge und möglicherweise schief gelaufene Gele konnten so entzerrt werden.

Zur automatischen Größenbestimmung der einzelnen Fragmentlängen dienten die bekannten Fragmentgrößen der aufgetragenen Leitern als Referenzwerte für die Kalibrierung. Trotz erfolgter Entzerrung der Gele ergaben sich in einigen Fällen deutlich unterschiedliche Werte für augenscheinlich gleiche Fragmente. Aus diesem Grunde wurden alle Fragmentlängen nochmals manuell korrigiert. Dabei fasste ich zur Vereinfachung der folgenden Auswertung und zur Verkleinerung des entstehenden Datensatzes die Fragmentgrößen in der Weise zusammen, dass zwischen jeweils zwei verschiedenen Längen ein Abstand von mindestens 10 bp aufrechterhalten wurde. Abbildung 6 zeigt ein Beispiel eines mittels BioDocAnalyze bearbeiteten Gels.

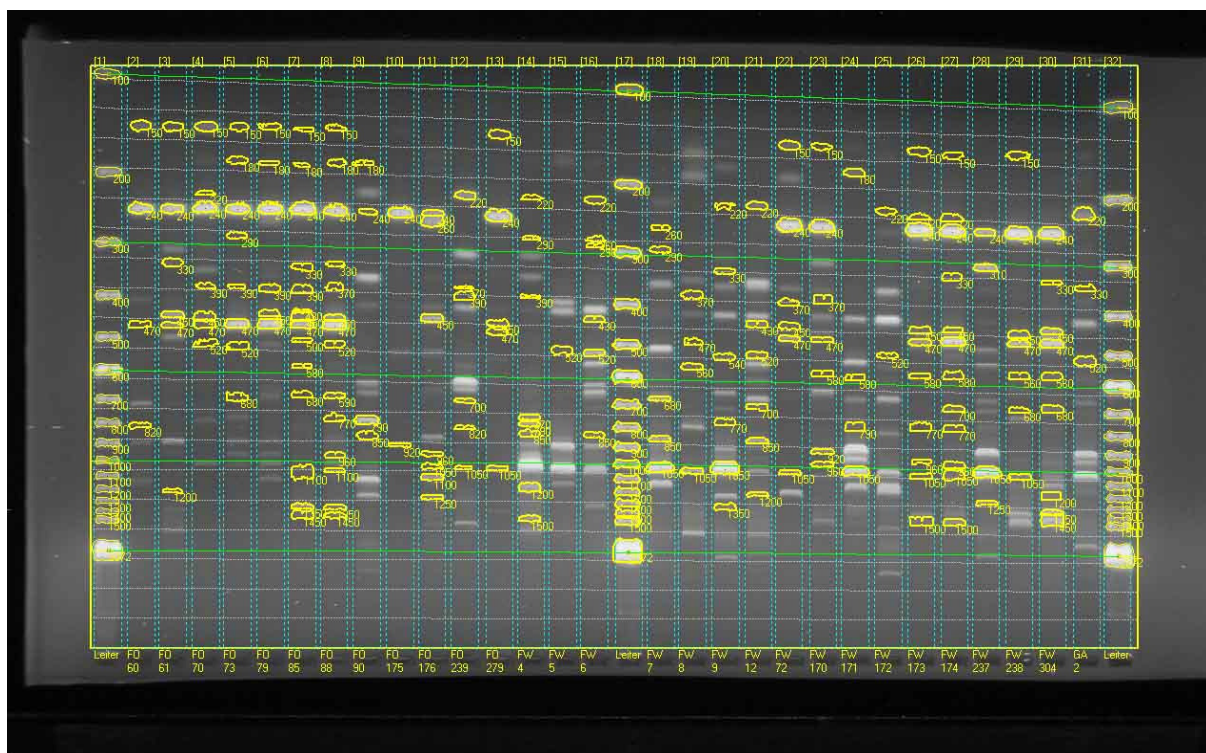


Abbildung 6: Beispiel eines mittels BioDocAnalyze bearbeiteten Gels (Art *Nebria brevicollis* / Proben 31-56/Primer B7 / reproduzierbare Banden sind gelb markiert; gelbe Ziffern: Basenpaarlängen (korrigiert); grüne und weiße Linien: Grid-Lines)

In die folgende Analyse flossen aufgrund der eindeutigeren Erkennbarkeit nur die Banden zwischen 200 bp und 1400 bp ein (LÉRY et al, 2003). Das Ergebnisblatt mit allen Individuen und dazugehörigen Bandengrößen wurde dann als Textdatei abgespeichert und mit Hilfe des Programms „0-1-Matrix“ (Eva Maria Griebeler, 2005) in eine 0-1-Matrix umgewandelt. Dabei bezeichnete 1 das Vorhandensein, 0 das Fehlen einer Bande der jeweiligen Fragmentgröße.

2.5.9 Reproduzierbarkeit und Vergleichbarkeit der Gele

Zur Prüfung der Reproduzierbarkeit wurden für jede einzelne Probe insgesamt zwei PCR-Ansätze unter identischen Versuchsbedingungen angefertigt und nach der Auftrennung im Gel miteinander verglichen. Zur weiteren Auswertung dienten dann nur diejenigen Banden, die in beiden Ansätzen deutlich zu sehen waren. Alle anderen wurden aus der Analyse ausgeschlossen.

Um die Vergleichbarkeit der einzelnen Gele zu gewährleisten, wurde pro Art, Primer und Gel jeweils mindestens eine Probe mit bekanntem Bandenmuster ausgewählt und zusammen auf ein gesondertes Gel aufgetragen. So konnten die bekannten Bandenmuster miteinander verglichen und gegebenenfalls korrigiert werden. Damit war sichergestellt, dass alle gleichen Banden auch auf verschiedenen Gelen dieselben Fragmentlängen zugewiesen bekamen.

Eine weitere Korrektur der Bandenmuster erfolgte unter Berücksichtigung der Negativkontrollen der einzelnen Primer. Hier wurde für jeden Primer ein PCR-Ansatz ohne DNA durchgeführt. Die in einer Negativkontrolle sichtbar werdenden Banden waren nicht auf die eigentliche Probe, sondern auf Primerrückstände oder unspezifisches Binden der jeweiligen Primer im Wasser zurückzuführen. Auch die hier auftretenden Banden blieben somit aus der Analyse ausgeschlossen.

2.6 Statistische Auswertung

2.6.1 Populationsökologie

Die Analysen der populationsökologischen Untersuchungen basierten weitestgehend auf den standardisiert erhobenen Fangdaten der sieben Flächen, die kontinuierlich in den Jahren 2002 bis 2005 beprobt wurden (Fulderaue W und O, Winkeler Aue; Gaulsheim, Ingelheim IN und GH, Mombach).

Die Ergebnisse der Barberfallenfänge auf den restlichen Flächen gingen nur bedingt in die Auswertung mit ein. Handfänge wurden komplett außer Acht gelassen.

Die Daten der Jahre 2000 und 2001 dienten nur einem groben Vergleich, da hier Untersuchungszeitraum sowie Fang- und Bestimmungsmethode nicht übereinstimmten.

2.6.1.1 Schätzung der Gesamtartenzahl

Bei Untersuchungen mit minimalen Sammelprogrammen werden durch die erhaltenen Artenzahlen die tatsächlichen meistens unterschätzt (BROSE, 2002). Um einen Eindruck darüber zu erhalten, ob die Artenzahl während des Untersuchungszeitraums ausreichend erfasst wurde, bediente ich mich einer nicht-parametrischen Schätzmethode. Dabei wurde die maximal zu erwartende Zahl an Arten für jede Untersuchungsfläche berechnet.

In der vorliegenden Arbeit erfolgten die Schätzungen mittels des inzidenz-basierten Estimators CHAO2 (CHAO, 1984). Dieser führt die Berechnungen nur aufgrund der An- bzw. Abwesenheit der Arten durch und ist somit unabhängig von deren relativen Häufigkeiten (SMITH & VAN BELL, 1984). Dieser Schätzer gilt als sehr effizient und wird vor allem für Untersuchungen an Insekten mittels Barberfallen vorgeschlagen (WALTER & MORAND, 1998; BROSE, 2002).

Die Berechnung des CHAO2-Schätzwertes erfolgte mittels des Programms SDR 3.02 (Species Richness and Diversity; Pisces Conservation LTD, 2002).

2.6.1.2 Diversitäten

Zur Berechnung der Diversität einer Artengemeinschaft sind viele verschiedene Indices bekannt.

Innerhalb dieser Studie wurde der am weitesten verbreitete SHANNON-Index und die dazugehörige Evenness mit Hilfe des Programms SDR (Pisces Conservation LTD, 2002) berechnet.

Ein Vergleich der so erhaltenen Diversitätswerte und ein Randomisationstest (SOLOW, 1993) zeigten dann, ob sich die Diversitäten zweier Proben signifikant voneinander unterscheiden.

Ein weiterer Vergleich der Diversitäten verschiedener Standorte fand mittels der Rényi-Entropie (RÉNYI, 1961), einer Verallgemeinerung der Shannon-Entropie statt. Es handelt sich hierbei um eine Funktion aus der Informationstheorie, die zum Quantifizieren der Mannigfaltigkeit, Ungewissheit und Zufälligkeit eines Systems dient. Sie bedienen sich der Tatsache, dass verschiedene Diversitätsindices (vor allem SHANNON und SIMPSON (SIMPSON, 1949) unter Umständen zu unterschiedlichen Ergebnissen führen könnten.

Die Daten der Rényi-Funktion wurden graphisch dargestellt. Schneiden sich nun die Linien zweier Untersuchungsgebiete, so haben diese Populationen entweder die

gleichen Diversitäten oder sie sind nicht vergleichbar aufgrund unterschiedlicher Ergebnisse der beiden Diversitätsindices. Alle hier aufgeführten Berechnungen erfolgten mit dem Programm SDR (Pisces Conservation LTD, 2002).

2.6.1.3 Ähnlichkeiten

Auch um den Grad der Ähnlichkeit zweier Zönosen zu bestimmen gibt es verschiedene Möglichkeiten.

Der **Dominanzindex** drückt aus, welchen Anteil die häufigste Art in der Gemeinschaft hat (MÜHLENBERG, 1993):

$$d = \frac{N_{\max}}{N_T}$$

$N_{\max}$: Individuenzahl der häufigsten Art

N_T : Gesamtindividuenzahl der Artengemeinschaft

Ein Maß für die Übereinstimmung zweier Artengemeinschaften hinsichtlich ihrer Dominanzverhältnisse ist die **Rekonensche Zahl** (MÜHLENBERG, 1993; KRATOCHWIL & SCHWABE, 2001). Sie berechnet sich wie folgt:

$$Re(\%) = \sum_{i=1}^G \min D_{A,B}$$

$$D_{A,B} = \frac{n_A}{N_A} \text{ bzw. } \frac{n_B}{N_B}$$

$\min D_{A,B}$: jeweils kleinere Dominanzwerte (D) der gemeinsamen

Arten von zwei Standorten A und B

G: Zahl der gemeinsamen Arten

$n_{A,B}$: Individuenzahl der Art i in Gebiet A bzw. B

$N_{A,B}$: Gesamtindividuenzahl aus Gebiet A bzw. B

Eine weitere Möglichkeit zum einfachen Vergleich von Artengemeinschaften bietet der **SÖRENSEN-Quotient**. Er berücksichtigt nur die Zahl der gemeinsamen Arten und ergibt sich aus folgender Formel (MÜHLENBERG, 1993):

$$QS(\%) = \frac{2G}{S_A + S_B} \times 100$$

G: Zahl der in beiden Gebieten gemeinsam vorkommenden Arten

S_A, S_B : Zahl der Arten in Gebiet A bzw. B

Die Artenidentität nach **JACCARD** I_a zeigt den Grad der Übereinstimmung zweier Untersuchungsflächen in ihrer Artenzusammensetzung an (KRATOCHWIL &

SCHWABE, 2001). Die Formel lautet:

$$I_A = \frac{G \times 100}{S_A + S_B - G}$$

G: Zahl der in beiden Gebieten gemeinsam vorkommenden Arten

S_A, S_B: Zahl der Arten in Gebiet A bzw. B

Ein weiterer Index, der nicht nur die gemeinsamen Arten, sondern auch ihre relativen Häufigkeiten berücksichtigt, ist der Ähnlichkeitsindex nach **WAINSTEIN** K_w (MÜHELNBERG, 1993). Er errechnet sich wie folgt:

$$K_w = \text{Re} \times I_A$$

Alle hier angeführten Indices wurden mit Hilfe des Programms EXEL 2003 (Microsoft Corp. 2003) berechnet.

2.6.1.4 Clusteranalyse und PCA

Zusätzliche Möglichkeiten, Artengemeinschaften auf deren Ähnlichkeiten zu untersuchen, sind die **Clusteranalyse** und die „**Principal Components Analysis**“ (PCA). Hierbei handelt es sich um multivariate, aber lediglich beschreibende Verfahren, die nicht zur Erklärung von Zusammenhängen oder Wirkungen von Faktoren dienen (MÜHLENBERG, 1993).

Mit Hilfe des Programms STATISTICA 7.1 (StatSoft, Inc. 2005) wurden verschiedene Clusteranalysen durchgeführt. Zuerst wurden die Inzidenzhäufigkeiten der einzelnen Arten berechnet, das heißt, es wurde nur festgestellt, ob eine Art auf der jeweiligen Fläche vorhanden war oder nicht. Unter diesen Gegebenheiten wurde auch eine Untersuchung aller mit Barberfallen beprobten Flächen vorgenommen. Einer weiteren Analyse lagen die relativen Häufigkeiten zugrunde.

Als Distanzmaß findet man die City-Block- oder Manhattan-Distanzen, die der Summe der absoluten Distanzen über die Dimensionen im Raum entspricht. Sie liefert meist ähnliche Ergebnisse wie die Euklidischen Distanzen. Im Gegensatz dazu ist jedoch der Effekt von einzelnen großen Differenzen („Ausreißern“) gedämpft, da die Differenzen hier nicht quadriert werden (STATISTICA, 2005). Im Falle der Fusionsregel bediente man sich der „Complete Linkage“- (Furthest Neighbour oder Maximum-) Methode. Hier berechnet sich die Distanz zwischen zwei Clustern aus der größten Distanz zwischen zwei Objekten in verschiedenen Clustern. Diese Methode ist gut geeignet, falls die Objekte dazu neigen, natürliche „Klumpen“ zu bilden (STATISTICA, 2005).

Die „Principal Components Analysis“ (PCA) entspricht der Hauptkomponentenanalyse und dient dem Strukturieren, Vereinfachen und Veranschaulichen umfangreicher Datensätze. Dabei wird eine Mehrzahl statistischer Variablen durch eine geringere Anzahl möglichst aussagekräftiger Linearkombinationen (Hauptkomponenten) genähert.

Tabelle 10: Abkürzungen der Artnamen

Art	Abkürzung	Art	Abkürzung
<i>Acupalpus exiguus</i>	A.ex.	<i>Dyschirius globosus</i>	D.gl.
<i>Agonum afrum</i>	A.af.	<i>Elaphrus aureus</i>	E.au.
<i>Agonum duftschmidi</i>	A.du.	<i>Elaphrus cupreus</i>	E.cu.
<i>Agonum fuliginosum</i>	A.fu.	<i>Elaphrus riparius</i>	E.ri.
<i>Agonum lugens</i>	A.lu.	<i>Epaphius secalis</i>	E.se.
<i>Agonum micans</i>	A.mi.	<i>Harpalus affinis</i>	H.af.
<i>Agonum mülleri</i>	A.mü.	<i>Harpalus luteicornis</i>	H.lu.
<i>Agonum piceum</i>	A.pi.	<i>Leistus ferrugineus</i>	L.fe.
<i>Agonum viduum</i>	A.vi.	<i>Leistus rufomarginatus</i>	L.ru.
<i>Amara aulica</i>	A.au.	<i>Leistus spinibarbis</i>	L.sp.
<i>Amara bifrons</i>	A.bi.	<i>Loricera pilicornis</i>	L.pi.
<i>Amara communis</i>	A.com.	<i>Nebria brevicollis</i>	N.br.
<i>Amara convexior</i>	A.con.	<i>Nebria salina</i>	N.sa.
<i>Amara fulva</i>	A.fu.	<i>Notiophilus biguttatus</i>	N.bi.
<i>Amara ovata</i>	A.ov.	<i>Notiophilus palustris</i>	N.pa.
<i>Anchomenus dorsalis</i>	A.do.	<i>Notiophilus rufipes</i>	N.ru.
<i>Anisodactylus binotatus</i>	An.bi.	<i>Ocys harpaloides</i>	O.ha.
<i>Anthracus consputus</i>	An.con.	<i>Oodes helopioides</i>	O.he.
<i>Asaphidion austriacum</i>	As.au.	<i>Ophonus nitidulus</i>	O.ni.
<i>Badister bullatus</i>	B.bu.	<i>Ophonus rufibarbis</i>	O.ru.
<i>Badister lancertosis</i>	B.la.	<i>Oxytelus obscurus</i>	O.ob.
<i>Badister sodalis</i>	B.so.	<i>Panagaeus crux-major</i>	P.cr.
<i>Badister unipustulatus</i>	B.un.	<i>Paranchus albipes</i>	P.al.
<i>Bembidion assimile</i>	B.as.	<i>Patrobus atrorufus</i>	P.at.
<i>Bembidion biguttatum</i>	B.bi.	<i>Philorhizus sigma</i>	P.si.
<i>Bembidion dentellum</i>	B.de.	<i>Platynus assimilis</i>	P.as.
<i>Bembidion gilvipes</i>	B.gi.	<i>Platynus livens</i>	P.li.
<i>Bembidion guttula</i>	B.gu.	<i>Platynus longiventris</i>	P.lo.
<i>Bembidion lampros</i>	B.la.	<i>Poecilus cupreus</i>	P.cu.
<i>Bembidion obtusum</i>	B.ob.	<i>Pseudoophonus rufipes</i>	P.ru.
<i>Bembidion properans</i>	B.pr.	<i>Pterostichus anthracinus</i>	P.an.
<i>Bembidion tetracolum</i>	B.te.	<i>Pterostichus diligens</i>	P.di.
<i>Branchinus crepitans</i>	B.cr.	<i>Pterostichus melanarius</i>	P.me.
<i>Calathus melanocephalus</i>	C.me.	<i>Pterostichus niger</i>	P.ni.
<i>Calodromius spilotus</i>	C.sp.	<i>Pterostichus nigrita</i>	P.nig.
<i>Calosoma sycophanta</i>	C.sy.	<i>Pterostichus oblongop.</i>	P.ob.
<i>Carabus granulatus</i>	C.gr.	<i>Pterostichus strenuus</i>	P.st.
<i>Carabus monilis</i>	C.mo.	<i>Pterostichus vernalis</i>	P.ve.
<i>Carabus nemoralis</i>	C.ne.	<i>Stenolophus mixtus</i>	S.mi.
<i>Carabus purpurascens</i>	C.pu.	<i>Stomis pumicatus</i>	S.pu.
<i>Carabus ullrichii</i>	C.ul.	<i>Synuchus vivalis</i>	S.vi.
<i>Chlaenius nigricornis</i>	C.ni.	<i>Syntomus foveatus</i>	S.fo.
<i>Clivina collaris</i>	C.co.	<i>Trechoblemus micros</i>	T.mi.
<i>Clivina fossor</i>	C.fo.	<i>Trechus obtusus</i>	T.ob.
<i>Dyschirius aeneus</i>	D.ae.		

Für die Durchführung der PCA stand das Programm CAD (Community Analysis Package; Pisces Conservation LTD, 2002) zur Verfügung. Zur besseren Übersichtlichkeit der Abbildung wurden die Artennamen laut Tabelle 10 abgekürzt.

2.6.1.5 Einfluss abiotischer Faktoren auf die Laufkäfergemeinschaften

Zur Quantifizierung der Einflüsse abiotischer Faktoren auf einzelne Gruppierungen der Laufkäferarten wurden zwei Methoden angewandt.

Der **MANN-WHITNEY-U-Test** ist ein nichtparametrisches Verfahren und kann bereits für ordinalskalierte „Faktoren-Werte“ verwendet werden. Er gibt an, ob sich die Mediane zweier unabhängiger Stichproben signifikant voneinander unterscheiden (KÖHLER et al., 2002). In dieser Arbeit wurden die einzelnen Untersuchungsflächen aufgrund verschiedener Faktoren wie Lage, Auentyp, usw. (siehe Tab. 2) gruppiert. Danach wurde mit Hilfe des Testes bestimmt, ob sich die jeweiligen Gruppen in ihren Laufkäferzönosen signifikant voneinander abheben. Mit dieser Methode erhält man jedoch keine Aussage darüber, in welchem Verhältnis sich die erkannten Unterschiede befinden.

Mit der **Produkt-Moment-Korrelation** lässt sich ermitteln, ob ein linearer Zusammenhang zwischen dem jeweiligen Faktor und den Arten- bzw. Individuenzahlen besteht und wie stark dieser ausgeprägt ist. Man erhält den PEARSON'schen Korrelationskoeffizienten r und die dazugehörige Irrtumswahrscheinlichkeit p , die von der Stichprobengröße und der Streuung der Werte abhängt (KÖHLER et al., 2002). Zur Veranschaulichung trägt man dann die Arten- bzw. Individuenzahlen gegen die Werte des jeweiligen Faktors auf. Die Produkt-Moment-Korrelation kann aber nur bei Faktoren angewendet werden, die mindestens intervallskaliert sind (KÖHLER et al., 2002). Im vorliegenden Fall standen als Faktoren unter anderem die Kenndaten der jeweiligen Pegelstände (Tab.4 und 5) zur Verfügung.

Beide hier beschriebenen Verfahren wurden mit Hilfe des Programms STATISTICA 7.1 (StatSoft, Inc. 2005) durchgeführt.

2.6.1.6 Unterschiede im Sexual-Index

Die unterschiedliche Verteilung von männlichen und weiblichen Individuen innerhalb einer Population stellt ebenfalls einen entscheidenden Faktor zur Beurteilung von Störungssituationen eines Gebietes dar (KLIMEŠ, 2002).

Aus diesem Grunde wurde jede Fläche mittels eines **Chi²-Tests** auf signifikante Unterschiede zur Gleichverteilung der beiden Geschlechter überprüft.

Die Testergebnisse lieferte das Programm STATISTICA 7.1 (StatSoft, Inc. 2005).

2.6.1.7 Vergleich der Artenlisten von 2000/2001 und 2005

Von vier beziehungsweise fünf der sieben Dauerflächen lagen noch Artenlisten aus den Jahren 2000 und 2001 vor. Zum Vergleich dieser Artenlisten mit dem jetzigen (2005) Zustand wurden verschiedene Methoden angewendet.

Zum einen führte ich einen Vergleich der Laufkäfergemeinschaften anhand verschiedener Ähnlichkeitsindices (siehe Kap. 2.6.1.3) durch. Dazu ermittelte ich aus den Daten von 2000/2001 und 2005 Rekonensche Zahl, SÖRENSEN-Quotient und Ähnlichkeitsindex nach WAINSTEIN für die einzelnen Untersuchungsflächen. So erhielt man einen ersten Eindruck über die Ähnlichkeiten der Laufkäferzönosen am Anfang und am Ende der kompletten Untersuchung.

Zum anderen wurden die Inzidenzhäufigkeiten jeder Art von 2000 bzw. 2001 und 2005 für die gemeinsamen Untersuchungsflächen mit Hilfe eines gepaarten t-Tests auf signifikante Abweichungen geprüft. Des Weiteren wurde dieser Test auch für die Arten gemäß der Roten Liste der in Rheinland-Pfalz gefährdeten Laufkäfer (SCHÜLE & PERSOHN, 2000) und für die Rote Liste der Sandlaufkäfer und Laufkäfer Deutschlands (TRAUTNER et al., 1998) durchgeführt.

Als Programm stand auch hier wieder STATISTICA 7.1 (StatSoft, Inc. 2005) zur Verfügung.

2.6.2 Populationsgenetik

Bei der Datenauswertung des populationsgenetischen Teils meiner Arbeit trat folgende Schwierigkeit auf. Die RAPD-Analyse verwendet dominante Marker und damit kann nicht zwischen homozygoten und heterozygoten Individuen unterschieden werden. Deshalb bleibt die relative Häufigkeit der Allele nicht genau bekannt. Die Allelfrequenz wurde, unter der Voraussetzung des Hardy-Weinberg-Gleichgewichtes, durch die Quadratwurzel der Frequenz des Null- bzw. des rezessiven Genotyps geschätzt. Daraus ließ sich dann auch die Allelfrequenz des dominanten Genotyps berechnen (WEIR, 1990). Diese Methode wird auch bei BLACK (1995) angewandt.

Ein alternativer und weniger „voreingenommener“ Schätzwert ergibt sich durch die Arbeiten von LYNCH & MILLIGAN (1994). Dieser basiert auf einer sogenannten Taylor-Expansion und setzt ebenfalls das Hardy-Weinberg-Gleichgewicht voraus. Innerhalb der vorliegenden Arbeit wurden nun zunächst beide Methoden angewendet und miteinander verglichen. Es blieb festzustellen, dass beide Schätzverfahren zu gleichen Endergebnissen führten und die entsprechenden Werte in jedem Fall stark miteinander korrelierten ($r=0,9982$; $p<0,0001$). Deshalb beschränkt sich die Darstellung der Ergebnisse im Folgenden auf die erstgenannte Methode nach WEIR (1990) und BLACK (1995).

2.6.2.1 Allelfrequenzen

Zum Vergleich der Allelfrequenzen zwischen den verschiedenen Untersuchungsflächen diene ein RxC-Test, der die einzelnen Populationen paarweise miteinander verglich (RAYMON & ROUSSET, 1995). Dabei wurde getestet, ob und wie stark sich die Bandenhäufigkeit der einzelnen Populationen voneinander unterscheiden.

Dieser Test wurde einmal mit dem kompletten Datensatz jeder Art durchgeführt. Danach wendete ich zwei verschiedene Kriterien an, um auszuschließen, dass aufgrund der Einbeziehung seltener Allele mögliche Unterschiede unerkannt blieben. Dazu wurden zum einen alle Loci aus der Analyse ausgeschlossen, die in keiner der untersuchten Populationen mit einer Häufigkeit von mehr als 5% vorhanden waren (95%-Kriterium (I)). Bei einem zweiten Kriterium wurden die Loci außer Acht gelassen, die in allen Populationen zusammen eine Häufigkeit von 5% oder weniger aufwiesen (95%-Kriterium (II)). Diese beiden Kriterien stehen in Analogie zu dem von LYNCH & MILLIGAN (1994) aufgestellten „3/N-Kriterium“, das die Dominanz des verwendeten RAPD-Markers herabsetzt.

Die Durchführung des RxC-Tests im Bezug auf die Allelfrequenzen erfolgte mit Hilfe des Programms „Tools for population genetic analysis 1.3“ (MILLER, 1997).

Um eine irrtümliche Annahme eines nicht signifikanten Ergebnisses zu verhindern, führte ich anschließend bei allen Untersuchungen den sequentiellen Bonferroni-Test durch, mit dessen Hilfe ein multiples Signifikanzniveau erzielt wird.

2.6.2.2 Genetische Distanzen und Identitäten nach NEI (1978)

Bei den hier verwendeten genetischen Distanzen und Identitäten nach NEI (1972/1978) handelt es sich um häufig verwendete Maße für den Grad des genetischen Unterschiedes zwischen Populationen, die wiederum auf den Unter-

schieden in der Allelfrequenz beruhen. Man stellt dabei fest, um wie viel wahrscheinlicher es ist, bei der Entnahme von zwei Genen aus dem Genpool derselben Population identische Allele zu bekommen, als dass, das eine Gen aus dem einen und das andere aus dem Genpool einer anderen Population stammt (SPERLICH, 1988).

NEI (1972/1978) stellt für die Berechnung der Distanz- und der daraus resultierenden Identitätswerte einige Voraussetzungen auf. Zum einen wird angenommen, dass Unterschiede durch Mutationen und genetische Drift entstehen. Darüber hinaus geht man davon aus, dass alle Loci dieselbe Rate neutraler Mutationen haben, ein Gleichgewicht zwischen genetischer Drift und Mutation herrscht und es eine stabile, effektive Populationsgröße gibt. In der folgenden Analyse wurden die „unvoreingenommenen“ Berechnungen nach NEI (1978) durchgeführt.

Die so mit Hilfe des Programms TFPGA 1.3 (MILLER, 1997) errechneten Werte für genetische Distanzen und Identitäten bildeten dann die Grundlage für weitere Berechnungen.

Zum einen wurde auf der Basis der Distanz-Matrix eine weitere Clusteranalyse mit STATISTICA 7.1 (StatSoft, Inc. 2005) durchgeführt (vgl. Kap.2.6.1.4). Im Gegensatz zum ökologischen Teil bediente man sich im Falle der Fusionsregel jetzt der UPGMA (unweighted pair-group method using arithmetic average). Hier berechnet sich die Distanz zwischen zwei Clustern aus der mittleren Distanz zwischen allen Paaren von Objekten aus zwei verschiedenen Clustern. Auch diese Methode ist sehr effizient, wenn die Objekte dazu neigen, natürliche „Klumpen“ zu bilden (STATISTICA 7.1) und wird oft zur Darstellung von genetischen Distanzen verwendet (u.a. VUCETICH et al., 2001; SARMAH et al., 2007).

Als Distanzmaß wurde die Distanz aus der zugrundeliegenden Matrix angegeben.

Zum anderen sollte mittels eines Mantel-Tests (MANTEL, 1967; SOKAL, 1979; SOKAL&ROHLF, 1995) die Abhängigkeit zwischen geographischen und genetischen Distanzen erarbeitet werden. Der Mantel-Test vergleicht zwei beliebige Matrizen und untersucht diese auf signifikante Abweichungen. Die Testergebnisse lieferte auch hier wieder das Programm TFPGA 1.3 (MILLER, 1997).

2.6.2.3 Heterozygotie und Polymorphiegrad

Beide der hier angesprochenen Werte geben Aufschluss über die genetische Diversität einer Population. Je größer Heterozygotie und Polymorphiegrad, desto heterogener ist die Population (FUTUYMA, 1990).

Es wird angenommen, dass sich die einzelnen Loci im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht befinden, sodass die Heterozygotie H einfach aus der Formel $H=2pq$ (p = Allelfrequenz des ersten Allels und q = Allelfrequenz des zweiten Allels) errechnet werden kann (FUTUYMA, 1990). Daraus resultiert dann eine mittlere Heterozygotie innerhalb einer Population.

NEI (1978) führte auch in diesem Fall wieder eine weniger „voreingenommene“ Methode zur Berechnung dieser Maßzahl ein. Die Ausführung dieser führt jedoch auch hier wieder zu identischen Endergebnissen, beziehungsweise die entstandenen Werte korrelierten in hohem Maße ($r=0,9827/p<0,0001$). Deshalb beschränken sich die weiteren Ausführungen auf die einfache, mittlere Heterozygotie.

Ein Locus wird als polymorph angesehen, wenn innerhalb einer Population Individuen sowohl mit, als auch ohne entsprechende Bande in der Gelelektrophorese existieren. Bei dem hier angewandten 95%-Kriterium werden nur die Loci als polymorph angesehen, bei denen der dominante Genotyp mit einer Häufigkeit von höchstens 95 Prozent auftritt.

Die Berechnungen von Heterozygotie, Polymorphiegrad und Polymorphiegrad unter dem 95%-Kriterium erfolgten mit Hilfe des Programmes TFGPA 1.3 (MILLER, 1997). Anschließend wurden auf der Basis dieser Daten wieder alle Untersuchungsflächen miteinander verglichen und der Einfluss bestimmter abiotischer Faktoren auf die Heterogenität der Populationen herausgestellt. Dazu dienten wieder der MANN-WHITNEY-U-Test und die Produkt-Moment-Korrelationen (vgl. Kap. 2.6.1.5). Auch diese führte ich mittels STATISTICA 7.1 (StatSoft, Inc.2005) durch.

2.6.2.4 Analyse der molekularen Varianz (AMOVA)

Eine weitere Analyse der räumlichen Struktur der Laufkäferpopulationen erfolgte anhand einer hierarchischen Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) (EXCOFFIER et al., 1992). Dabei wurde für jede Art der Fixationsindex F_{st} berechnet und damit die Varianzbestandteile und die prozentuale Varianz innerhalb und zwischen den einzelnen Populationen verglichen. Zur Ausführung dieser AMOVA stand das Programm Arlequin vers. 2.000 (SCHNEIDER et al., 2000) zur Verfügung.

3 ERGEBNISSE

3.1 Populationsökologie

3.1.1 Arten- und Individuenzahlen

3.1.1.1 Gesamtarten- und Individuenzahlen

Insgesamt konnten innerhalb der Jahre 2002 bis 2005 auf den sieben Daueruntersuchungsflächen 89 Laufkäferarten nachgewiesen werden. Dabei besaßen die Weichholzauenwälder auf der Fulderaue und bei Ingelheim mit jeweils 56 Arten die höchsten Anzahlen. Das Rheinufer bei Mombach hingegen, beheimatete mit 42 Arten die wenigsten (Abb. 7).

Alles in allem wurden seit 2000 auf allen untersuchten Flächen 101 Carabiden-spezies gefunden.

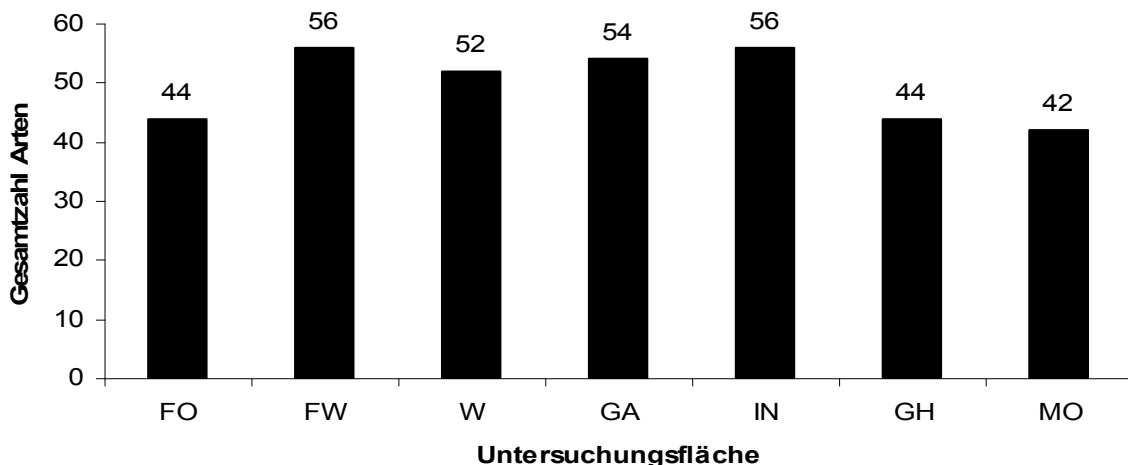


Abbildung 7: Kumulierte Artenzahlen der sieben Dauer-Untersuchungsflächen aller Probenentnahmen der Jahre 2002 bis 2005

Die Individuenzahlen wurden vor dem Vergleich auf Anzahlen pro 100 Fangtage und 12 Barberfallen (4 Jahre mit jeweils 3 Fallen) normiert, da es kleine Unterschiede in den Fangperioden zwischen den einzelnen Flächen gab.

Mit circa 1050 Individuen zeigte die Weichholzaue der Winkeler Aue hier ein deutliches Maximum. Das Mombacher Rheinufer nahm mit knapp 360 Individuen in Übereinstimmung mit der Artenzahl wieder den geringsten Wert an (Abb.8).

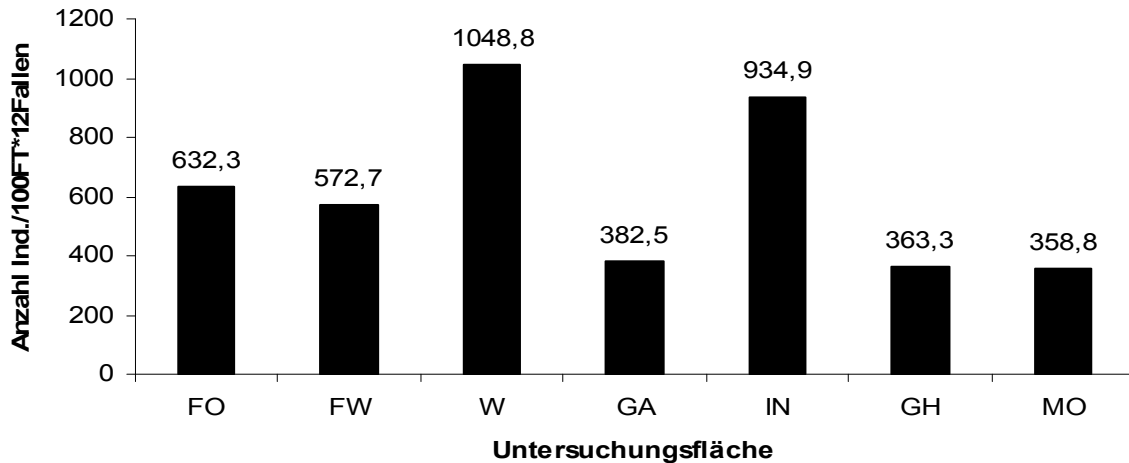


Abbildung 8: Normierte Individuenzahlen der sieben Dauer-Untersuchungsflächen aller Probenentnahmen der Jahre 2002 bis 2005 (Ind.: Individuen, FT: Fangtage)

Die am häufigsten gefundene Art war *Platynus assimilis*. Mit insgesamt 7289 Individuen machte er knapp 29% der Gesamtindividuenzahl aus. Zusätzlich wurden von vier Arten mehr als tausend und von 20 Arten mehr als hundert Individuen gefangen. Bei weiteren neun Spezies handelte es sich um Einzelfänge.

Der MANN-WHITNEY-U-Test zeigte (Tab. A10; Anhang), dass sowohl Arten- ($p=0,005$) als auch Individuenzahlen ($p=0,007$) nur vom Auentyp der untersuchten Fläche abhängig waren.

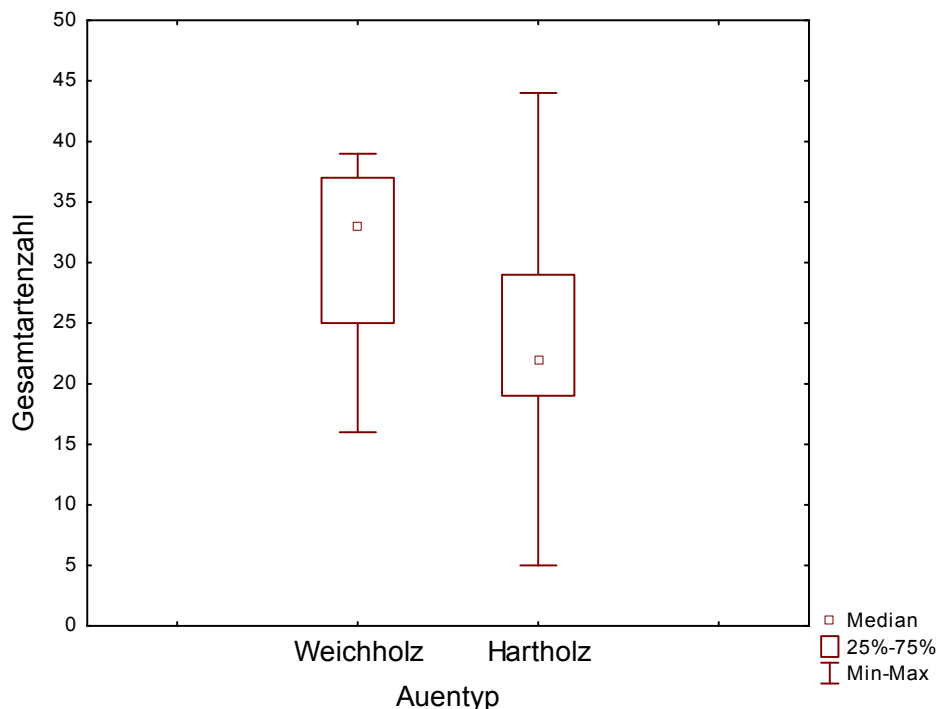


Abbildung 9: Vergleich der Gesamtartenzahl zwischen Weichholz- und Hartholzaunen (MANN-WHITNEY-U-TEST: $p=0,0054$)

In den Weichholzaunen fand man eine größere Anzahl an Arten (Abb.9) und Individuen als in den Hartholzaunenwäldern.

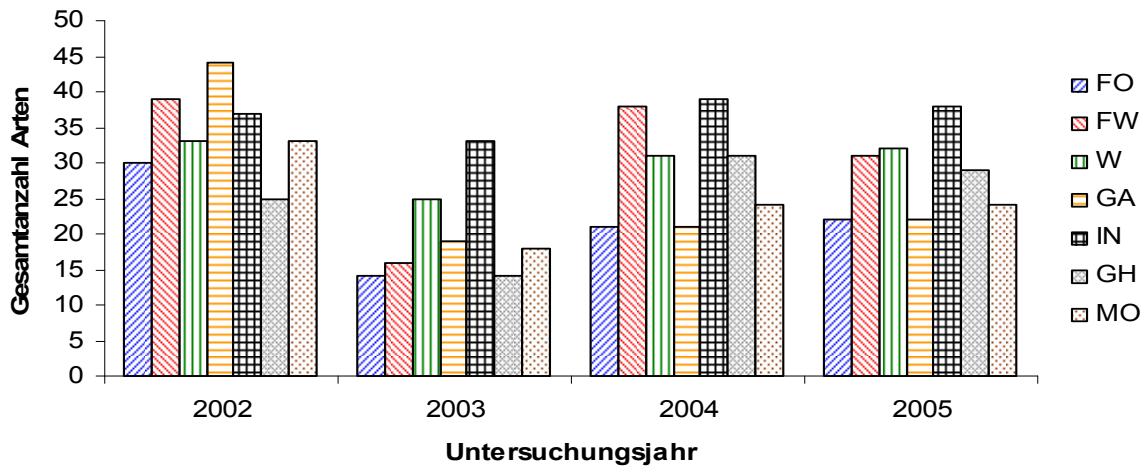


Abbildung 10: Vergleich der Gesamtartenzahl zwischen den einzelnen Untersuchungsjahren

Auf allen Untersuchungsflächen war ein mehr oder weniger deutlicher Rückgang der Anzahl der Arten im Jahre 2003 zu erkennen. Im darauffolgenden Jahr stiegen die Zahlen wieder an, bevor 2005 eine Stagnation bzw. ein leichter Abfall zu verzeichnen werden konnte (Abb.10).

In Bezug auf die normierten Individuenzahlen ließ sich kein eindeutiger Trend auf allen Flächen erkennen (Abb. 11). Hier konnte man vor allem zwei Gruppen ausmachen. Während im Hartholzaunenwald der Fulderaue, auf der Winkeler Aue und im Weichholzaunenwald bei Ingelheim die Anzahlen im Jahr 2003 zunächst stiegen, 2004 wieder abfielen, um dann 2005 wieder leicht zuzunehmen, verhielten sich die anderen Flächen genau umgekehrt. Eine besondere Ausnahme bildete hier der Pappelwald bei Gaulsheim. Hier nahm die Individuenzahl während des gesamten Zeitraumes kontinuierlich, wenn auch geringfügig, ab.

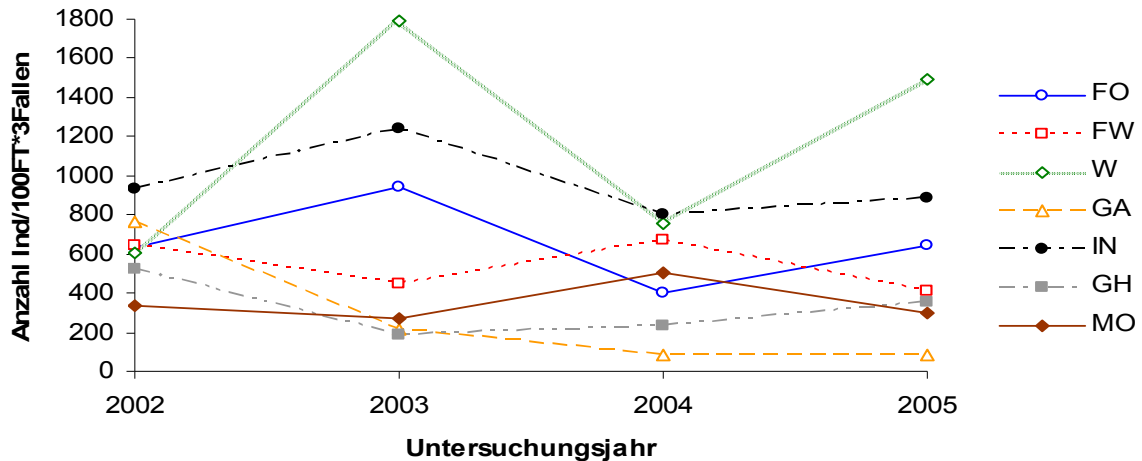


Abbildung 11: Vergleich der normierten Gesamtindividuenzahlen zwischen den einzelnen Untersuchungsflächen (Ind.: Individuen; FT: Fangtage)

Die Produkt-Moment-Korrelation lieferte nur geringe Abhängigkeiten der Arten- und Individuenzahlen von den Kenndaten der jeweiligen Pegelstände (Tab. A12 und A13, Anhang).

Die Artenzahlen nahmen mit steigendem Variationskoeffizienten im Sommer ($r=-0,3701$; $p=0,037$) und der maximalen Anzahl zusammenhängender Tage über dem Pegelmittelwert im Winter ($r=-0,4157$; $p=0,018$) ab, während sie mit steigendem prozentualen Anteil der Tage über dem Mittelwert im Sommer zunahmen ($r=0,4637$; $p=0,008$).

Auf Basis der normierten Individuenzahlen blieben lediglich wenige marginal signifikante Einflüsse zu verzeichnen.

3.1.1.2 Schätzung der Gesamtartenzahl

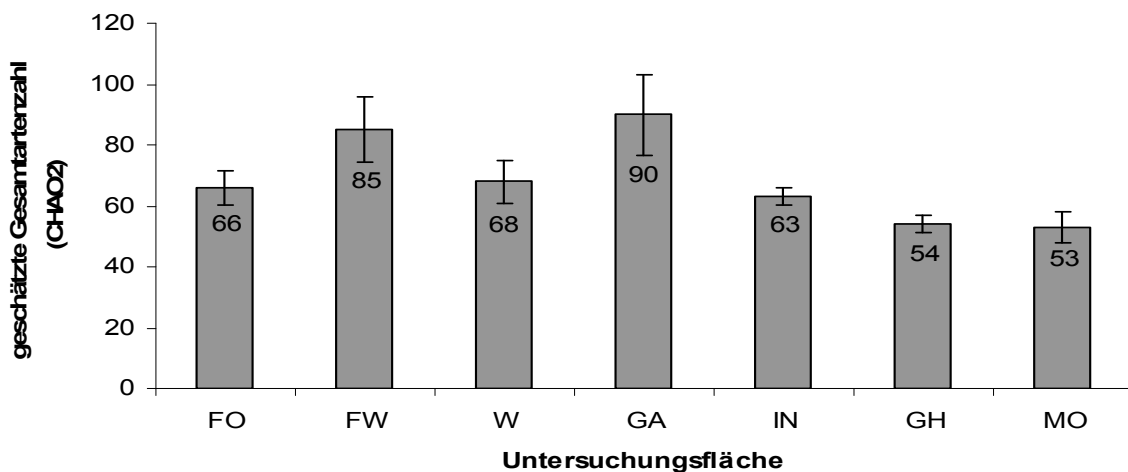


Abbildung 12: Mittels CHAO2 geschätzte Gesamtartenzahl der sieben Daueruntersuchungsflächen mit Standardabweichung

Nach Schätzung der Gesamtartenzahl mit Hilfe des nicht-parametrischen Estimators CHAO2 lag das Artenmaximum von insgesamt $90 \pm 13,2$ Arten bei dem Pappelwald nahe Gaulsheim. Die wenigsten Arten beheimatete demnach, in Übereinstimmung mit den beobachteten Daten, das Mombacher Rheinufer mit $53 \pm 4,9$ Spezies (Abb.12).

Um einen Einblick darüber zu bekommen, ob die im Untersuchungsgebiet vorkommenden Arten während des Fangzeitraumes ausreichend erfasst wurden, trägt man die geschätzten Gesamtartenzahlen gegen die Zeit auf (Abb. 13).

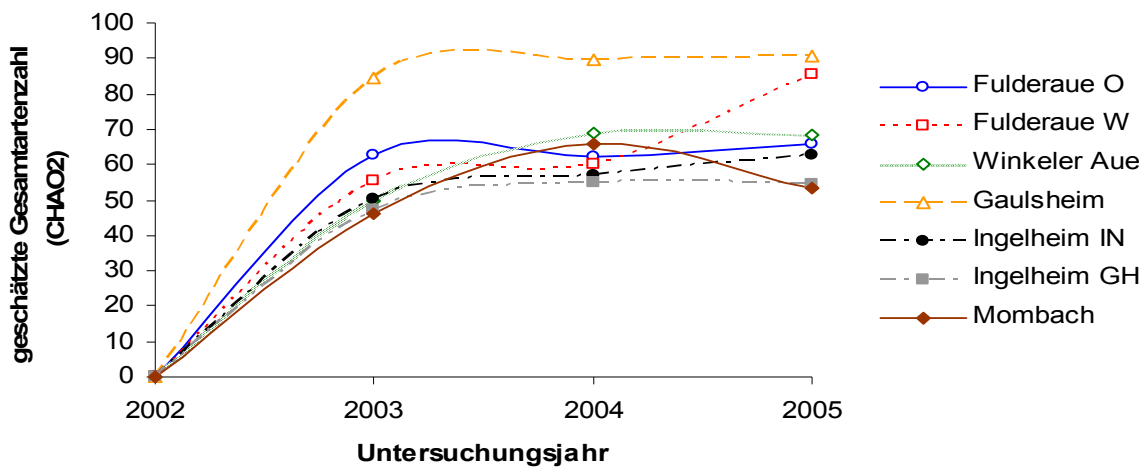


Abbildung 13: Graphische Darstellung der geschätzten Gesamtartenzahl (CHAO2) gegen die Zeit

Mit einer Ausnahme kann man in Abbildung 13 sehr deutlich erkennen, dass sich der geschätzte Wert für die Gesamtartenzahl ab dem zweiten Untersuchungsjahr stabilisierte. Nur das Artenspektrum der Weichholzauenfläche auf der Fulderaue vergrößerte sich im letzten Fangjahr nochmals deutlich.

3.1.1.3 Rote Liste - Arten

Im gesamten Untersuchungsgebiet fanden sich 42 Carabidenarten (41,58%), die laut mindestens einer der drei verwendeten Roten Listen (siehe 2.4.2.1) als gefährdet gelten, beziehungsweise auf den jeweiligen Vorwarnlisten zu finden sind.

Bei Beschränkung der Sicht auf die sieben Dauerflächen der Jahre 2002 bis 2005 blieben immer noch 33 und damit 37,08% der Arten vom Aussterben bedroht.

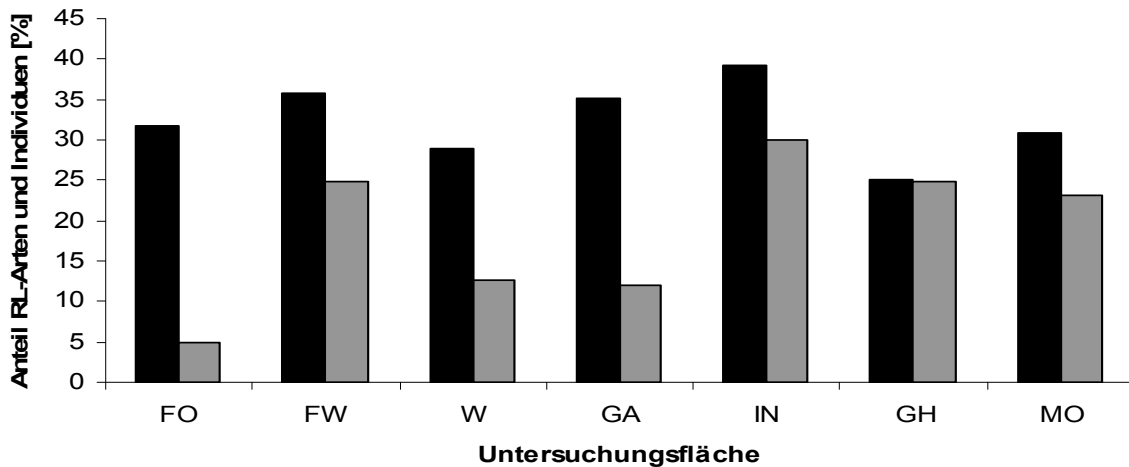


Abbildung 14: Vergleich des prozentualen Anteils von Rote Liste-Arten und –Individuen (schwarz: Arten / grau: Individuen / RL: Rote Liste)

Den höchsten Anteil an seltenen beziehungsweise gefährdeten Arten hatte der Weichholzauenwald bei Ingelheim (IN) mit 39,3%, die wenigsten der benachbarte Hartholzauenwald (GH) mit 25%. Die meisten bedrohten Individuen konnten wiederum in Ingelheim (IN) gefangen werden (30%), wohingegen man die wenigsten Individuen von Rote Liste-Arten im Hartholzauenwald der Fulderaue (5%) fand (Abb.14).

3.1.2 Diversitäten der sieben Daueruntersuchungsflächen

3.1.2.1 SHANNON-Index und Eveness

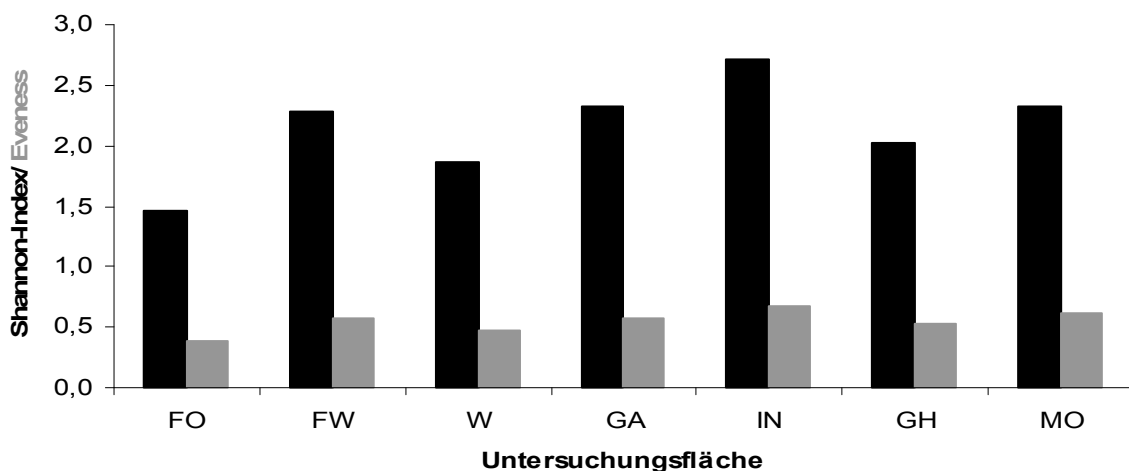


Abbildung 15: SHANNON-Index und Eveness der sieben Daueruntersuchungsflächen (schwarz: SHANNON-Index; grau: Eveness)

Aufgrund des SHANNON-Index ließ sich ableiten, dass der Weichholzauenwald bei Ingelheim die höchste Diversität besaß ($H_s=2,71$). Den niedrigsten Wert dieses Indices fand ich im Hartholzauenwald der Fulderaue ($H_s=1,47$) (Abb.15). Die Werte der Eveness verhielten sich entsprechend (IN: $E=0,67$; FO: $E=0,39$) (Abb.15).

Die Varianzen des SHANNON-Index blieben mit einem Maximum von 0,001 sehr gering und konnten deshalb in obiger Abbildung nicht graphisch dargestellt werden.

Unter Bezugnahme auf den Randomisations-Test unterschieden sich fast alle Flächen signifikant in ihrer Diversität ($p<0,0001$). Eine Ausnahme bildeten hier die Weichholzaue der Fulderaue (FW), das Areal bei Gaulsheim (GA) und das Mombacher Rheinufer (MO) ($FW \leftrightarrow GA: p=0,344$; $FW \leftrightarrow MO: p=0,2539$; $GA \leftrightarrow MO: p=0,8866$).

Dies bestätigte auch das Diversitäts-Ordering mittels der Rényi-Entropie (Abb.16). Zusätzlich konnte man hier auch keine Aussage über den Diversitätenvergleich der Flächen auf der Winkeler Aue (W) und dem Hartholzauengebiet bei Ingelheim (GH) treffen, da sich auch die Graphen dieser beiden Areale schneiden.

Der MANN-WHITNEY-U-Test zeigte eine jedoch nur marginal signifikante Tendenz zur höheren Diversität in Weichholzaunen gegenüber Hartholzaunen ($p=0,086$).

Auf Inselgebieten war die Eveness dennoch signifikant geringer als auf Uferflächen des Festlandes ($p=0,027$).

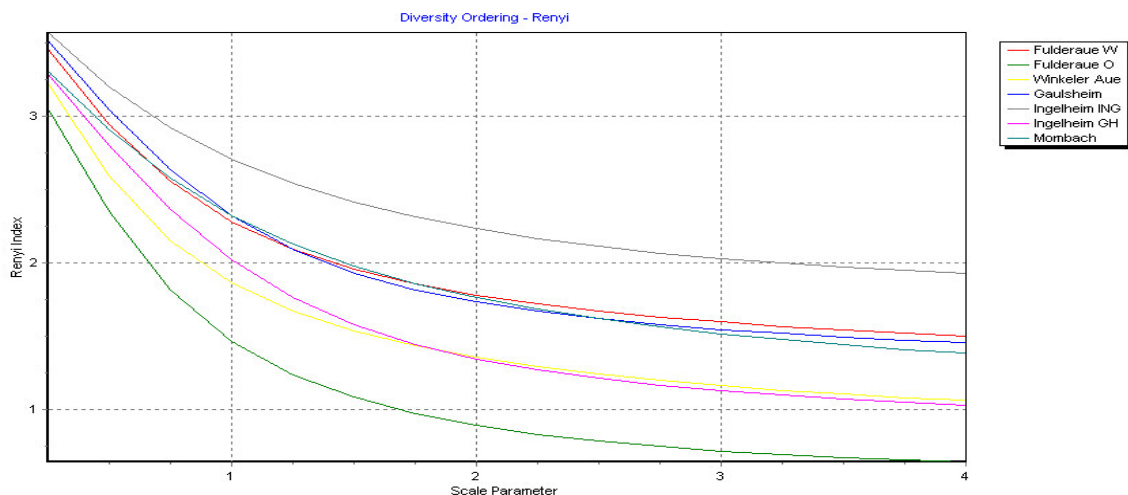


Abbildung 16: Diversitäts-Ordering nach Rényi-Entropie der sieben Daueruntersuchungsflächen

3.1.2.2 Diversitätsvergleich innerhalb der Untersuchungsjahre 2002 bis 2005

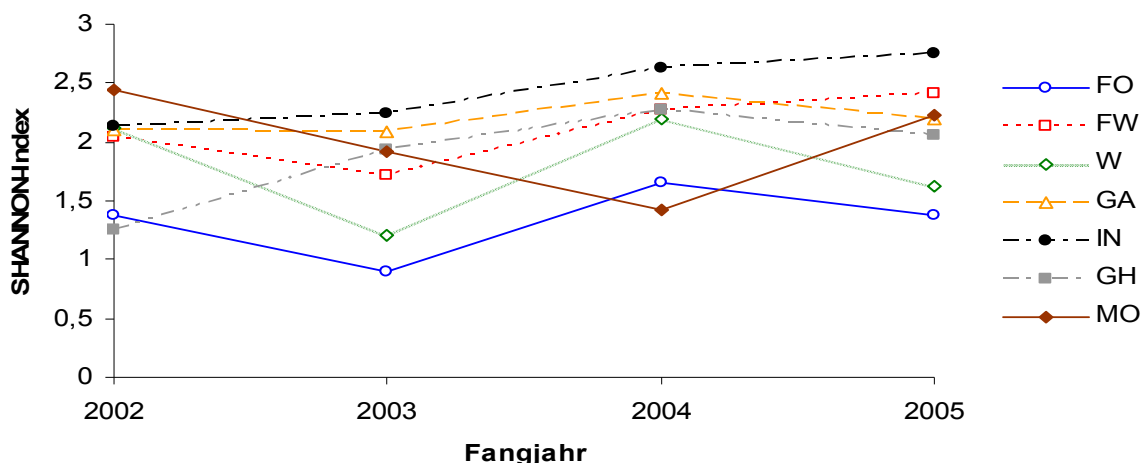


Abbildung 17: Vergleich des SHANNON-Index zwischen den Jahren 2002 und 2005

Fulderaue

Tabelle 11: Vergleich der Diversitäten der Untersuchungsflächen FO und FW zwischen 2002 und 2005
 (angegeben ist das Ergebnis des Randomisationstests (Wahrscheinlichkeit p, dass die beiden Diversitäten gleich sind); signifikante Ergebnisse sind fettgedruckt ($p < 0,05$); (): nach Rényi-Entropie kein Vergleich möglich; Werte für FO oberhalb, Werte für FW unterhalb der Diagonalen)

	2002	2003	2004	2005
2002	*	<0,0001	(0,0003)	0,9540
2003	0,0005	*	<0,0001	<0,0001
2004	0,0007	<0,0001	*	<0,0001
2005	(<0,0001)	<0,0001	(0,0274)	*

Für den Hartholzauenwald der Fulderaue ergaben sich signifikante Diversitätsunterschiede zwischen 2003 und allen weiteren Untersuchungsjahren ($p < 0,0001$) (Tab.11). Der SHANNON-Index nahm in diesem Jahr den niedrigsten Wert für diese Fläche an (Abb. 17). Des Weiteren war hier die Diversität im Jahr 2005 signifikant niedriger als 2004 ($p < 0,0001$).

Auch auf der Weichholzaue dieser Rheininsel unterschied sich der Diversitätswert des Jahres 2003 von allen anderen signifikant ($p < 0,0005$) (Tab.11). In Übereinstimmung mit der Hartholzaue war hier der SHANNON-Index wieder am geringsten (Abb.17). Ein weiterer Unterschied ergab sich für diese Fläche zwischen den Jahren 2002 und 2004 (Tab.11). Zu Beginn der Studie war die Laufkäferzönose hier weniger divers als 2004 (Abb.17).

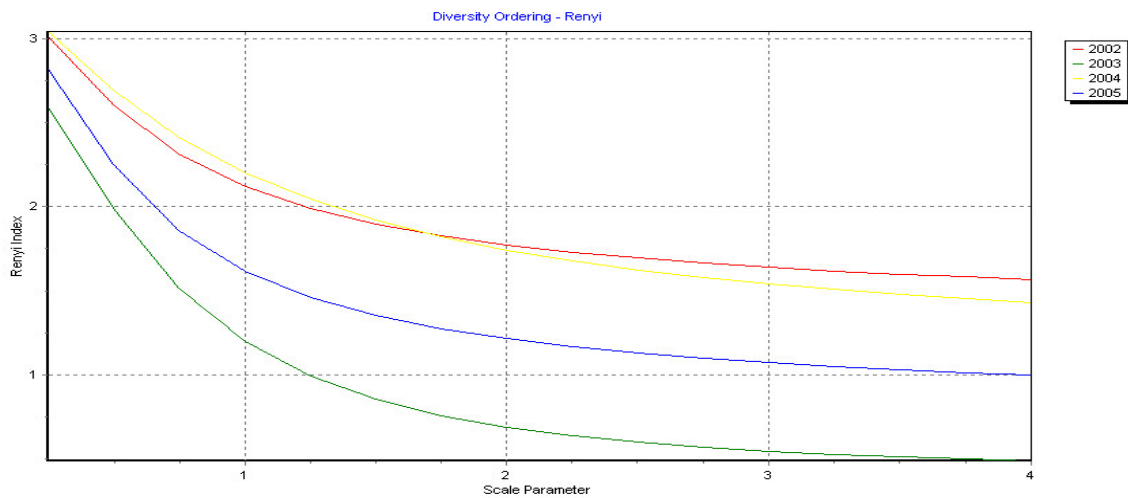
Winkeler Aue

Abbildung 18: Vergleich der Diversitäten der Untersuchungsfläche W zwischen 2002 und 2005 mit Hilfe der graphischen Darstellung des Rényi-Index

Mit Ausnahme von 2002 und 2004 unterschieden sich die Diversitätswerte der Winkeler Aue in allen untersuchten Jahren signifikant (Abb.18). Wiederum stellte auch hier das Jahr 2003 das Minimum des SHANNON-Index dar. 2002 und 2004 war der Wert am höchsten, während er 2005 wieder leicht abnahm (Abb. 17).

Gaulsheim

Aus Abbildung 19 wird ersichtlich, dass sich im Pappelwald bei Gaulsheim nur die Jahre 2003 und 2004 bezüglich ihrer Diversität signifikant unterschieden. Die Carabidengemeinschaft erschien hier 2004 diverser als im Jahre 2003 (Abb.17).

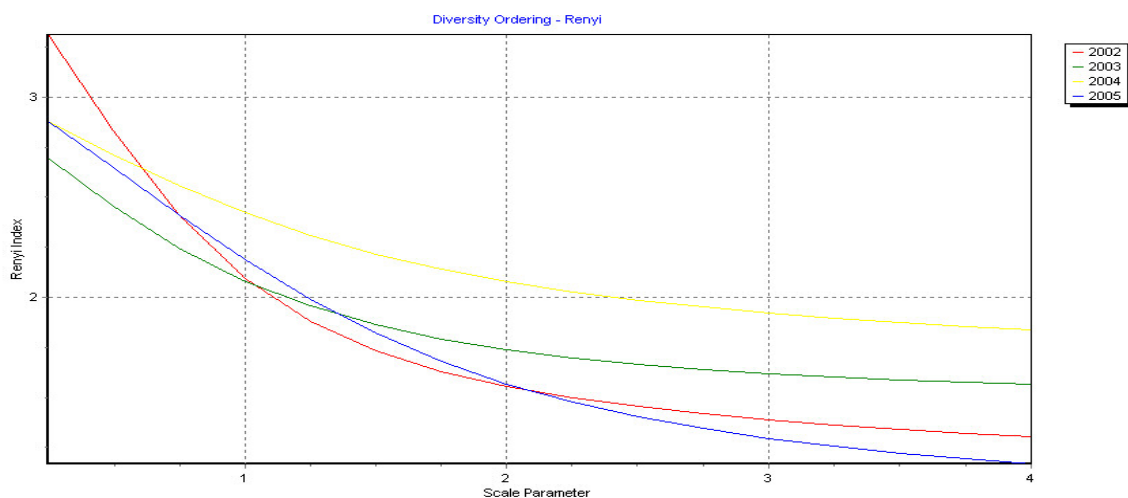


Abbildung 19: Vergleich der Diversitäten der Untersuchungsfläche GA zwischen 2002 und 2005 mit Hilfe der graphischen Darstellung des Rényi-Index

Ingelheim

Tabelle 12: Vergleich der Diversitäten der Untersuchungsflächen IN und GH zwischen 2002 und 2005
 (angegeben ist das Ergebnis des Randomisationstests (Wahrscheinlichkeit p, dass die beiden Diversitäten gleich sind); signifikante Ergebnisse sind fettgedruckt ($p < 0,05$); (): nach Rényi-Entropie kein Vergleich möglich; Werte für IN oberhalb, Werte für GH unterhalb der Diagonalen)

	2002	2003	2004	2005
2002	*	(0,0446)	<0,0001	<0,0001
2003	(<0,0001)	*	<0,0001	<0,0001
2004	<0,0001	0,0101	*	0,0073
2005	<0,0001	0,3728	0,0257	*

Laut des Randomisations-Tests unterschieden sich im Weichholzauenwald bei Ingelheim (IN) alle Untersuchungsjahre hinsichtlich ihres SHANNON-Index. Die Rényi-Entropie ließ jedoch zwischen 2002 und 2003 keinen Vergleich zu (Tab.12). Das untersuchte Diversitätsmaß startete 2002 mit seinem geringsten Wert und nahm dann bis zum Ende der Untersuchung 2005 kontinuierlich zu (Abb.17).

Die Diversität der Hartholzaue nahe Ingelheim (GH) war dagegen 2004 am höchsten (Abb. 17) und unterschied sich auch hier signifikant von allen anderen Jahren (Tab.12). Zusätzlich gab es noch einen Unterschied zwischen dem Anfang und dem Ende des untersuchten Zeitraumes. 2005 war die Laufkäferzönose auf dieser Fläche deutlich diverser als 2002 (Abb. 17).

Mombach

Die Diversitätsindices der Carabidengemeinschaften am Mombacher Rheinufer unterschieden sich lediglich zwischen 2003 und 2004 nicht signifikant, beziehungsweise der Rényi-Index ließ keine Aussage zu (Abb.20).

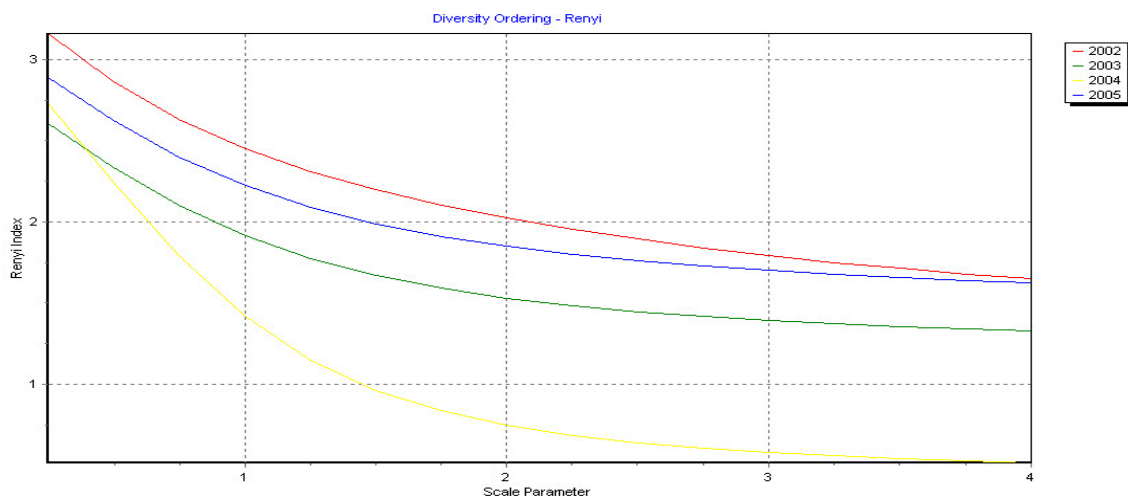


Abbildung 20: Vergleich der Diversitäten der Untersuchungsfläche MO zwischen 2002 und 2005 mit Hilfe der graphischen Darstellung des Rényi-Index

Der SHANNON-Index war hier zu Beginn der Untersuchung 2002 maximal, fiel dann 2003 und 2004 drastisch ab, bevor er sich im Jahre 2005 wieder dem Anfangswert annäherte (Abb.17).

Eine eventuelle Abhängigkeit der Diversität einer Laufkäfergemeinschaft vom vorherrschenden Überflutungsgeschehen wurde nun mit Hilfe der Produkt-Moment-Korrelation zwischen SHANNON-Index und Eveness und den Kenndaten der jeweiligen Pegelstände (Tab.4 und 5) nachgewiesen (Tab. A12 und A13/Anhang). Demnach stieg die Diversität einer Zönose mit wachsender Anzahl zusammenhängender Tage über dem Pegelmittelwert im Sommer an ($r=0,3783/p=0,033$) (Abb.21).

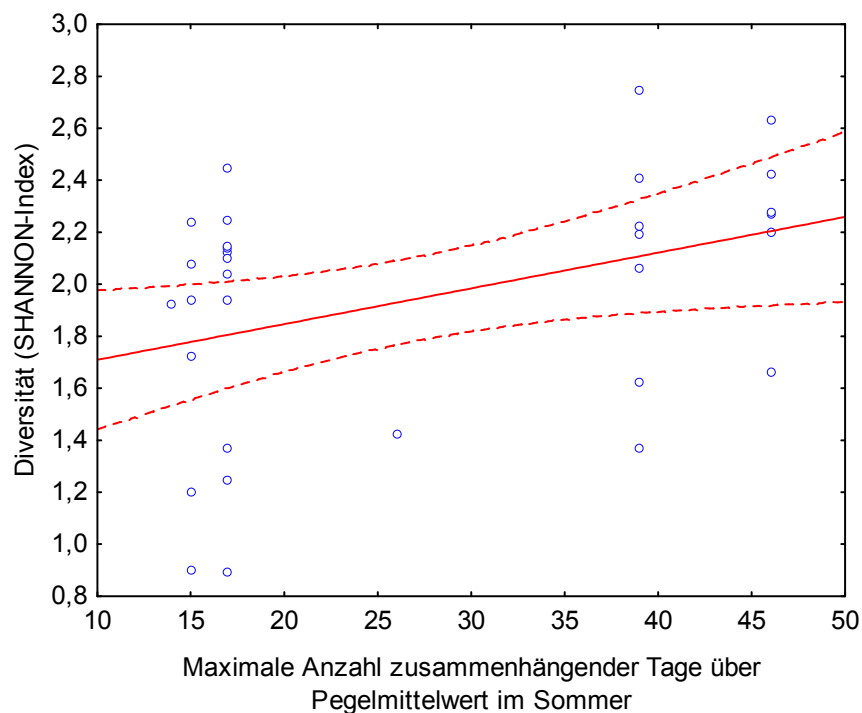


Abbildung 21: Produkt-Moment-Korrelation zwischen der maximalen Anzahl zusammenhängender Tage über dem Pegelmittelwert im Sommer und der Diversität (SHANNON-Index) ($r=0,3783$; $p=0,0328$). (Die Kreise stellen die einzelnen Wertepaare dar. Durchgezogene Linie = Regressionsgerade, gestrichelte Linien = 95%-Konfidenzbänder)

Für die Anzahl der zusammenhängenden Tage unter dem Mittelwert im Sommer konnte der entgegengesetzte Bezug erarbeitet werden. Je mehr Tage unter dem Mittelwert im Sommer, desto geringer waren SHANNON-Index ($r=-0,4422/p=0,011$) und Eveness ($r=-0,3733/p=0,035$). Auch die Anzahl der Tage über dem Hochwasserstand im Winter hatte einen negativen Einfluss auf die Diversität. Der SHANNON-Index sank mit einer Zunahme der Taganzahl ($r=-0,3472/p=0,052$).

3.1.3 Ähnlichkeiten der sieben Daueruntersuchungsflächen

3.1.3.1 Dominanzstruktur

Tabelle 13: Häufigste Arten und Dominanzindex der sieben Daueruntersuchungsflächen

	2002	2003	2004	2005	Gesamt
Fulderaue (W)	<i>Platynus assimilis</i> (39,16%)	<i>Platynus assimilis</i> (37,85%)	<i>Platynus assimilis</i> (24,25%)	<i>Platynus assimilis</i> (19,62%)	<i>Platynus assimilis</i> (31,08%)
Fulderaue (O)	<i>Platynus assimilis</i> (69,02%)	<i>Platynus assimilis</i> (77,51%)	<i>Nebria brevicollis</i> (42,57%)	<i>Platynus assimilis</i> (59,94%)	<i>Platynus assimilis</i> (61,65%)
Winkeler Aue	<i>Platynus assimilis</i> (27,79%)	<i>Platynus assimilis</i> (69,13%)	<i>Platynus assimilis</i> (33,11%)	<i>Platynus assimilis</i> (46,18%)	<i>Platynus assimilis</i> (44,62%)
Gaulsheim	<i>Platynus assimilis</i> (36,15%)	<i>Platynus assimilis</i> (24,86%)	<i>Pterostichus melanarius</i> (21,74%)	<i>Carabus monilis</i> (41,48%)	<i>Platynus assimilis</i> (31,79%)
Ingelheim (IN)	<i>Agonum afrum</i> (38,13%)	<i>Pterostichus anthracinus</i> (37,10%)	<i>Pterostichus anthracinus</i> (19,51%)	<i>Oxypselaphus obscurus</i> (17,19%)	<i>Agonum afrum</i> (19,95%)
Ingelheim (GH)	<i>Agonum afrum</i> (71,85%)	<i>Carabus purpurascens</i> (31,45%)	<i>Oxypselaphus obscurus</i> (29,27%)	<i>Oxypselaphus obscurus</i> (37,37%)	<i>Agonum afrum</i> (45,67%)
Mombach	<i>Platynus assimilis</i> (28,57%)	<i>Pterostichus melanarius</i> (33,48%)	<i>Pterostichus melanarius</i> (67,80%)	<i>Pterostichus melanarius</i> (25,81%)	<i>Pterostichus melanarius</i> (35,04%)

Die Dominanzstruktur im Areal der sieben Daueruntersuchungsflächen wurde im Zeitraum der Probenentnahmen von sechs verschiedenen Carabidenarten angeführt (Tab. 13). Dabei fiel auf, dass die häufigsten Arten jeweils dominant (10-31,9%) und in den meisten Fällen sogar eudominant (>32% / ENGELMANN, 1978) vorkamen.

Im Gesamten gesehen war die Art *Platynus assimilis* in vier (FO, FW, W, GA) der sieben Untersuchungsgebiete am häufigsten vertreten. Auf den beiden Ingelheimer Flächen existierten *Agonum afrum* und am Mombacher Rheinufer *Pterostichus melanarius* als dominante Art.

Den höchsten Dominanzindex erlangte *Platynus assimilis* im Hartholzauenwald der Fulderaue im Jahr 2003 (77,51%). Den minimalen Wert dieses Indexes erreichte *Oxypselaphus obscurus* im Weichholzauenwald bei Ingelheim mit 17,19% (Tab.13).

Zum Vergleich der Dominanzverhältnisse der einzelnen Untersuchungsflächen wurde die Rekonensche Zahl berechnet (Tab. 14). Aus dieser konnte ich ableiten, dass die Flächen bei Gaulsheim (GA) und im Weichholzauengebiet der Fulderaue (FW) die meisten Übereinstimmungen in ihrer Dominanzstruktur aufwiesen ($Re=0,681$). Am weitesten entfernt waren sich in diesem Falle die beiden Hartholzauenwälder auf der Fulderaue (FO) und bei Ingelheim (GH / $Re=0,083$).

Im Allgemeinen ließ sich sogar signifikant belegen ($p=0,0369$), dass sich die Inselgebiete untereinander mehr ähneln als den Ufergebieten.

Tabelle 14: Vergleich der Rekonenschen Zahl zwischen den sieben Daueruntersuchungsflächen (Höchstwert fettgedruckt; Minimalwert unterstrichen; schwarz: Hartholzauen, rot: Weichholzauen; gestrichelte Linie trennt Insel- und Festlandflächen)

	FW	FO	W	GA	IN	GH	MO
FW	*						
FO	0,448	*					
W	0,589	0,579	*				
GA	0,681	0,432	0,595	*			
IN	0,432	0,157	0,132	0,408	*		
GH	0,375	<u>0,083</u>	0,086	0,201	0,599	*	
MO	0,594	0,258	0,444	0,518	0,421	0,311	*

3.1.3.2 Ähnlichkeitsindices

Zur Quantifizierung der Übereinstimmung der Laufkäfergemeinschaften zwischen den Untersuchungsflächen wurden zwei weitere Ähnlichkeitsindices berechnet (Tab. 15).

Der WAINSTEIN-Index zeigte sein Maximum beim Vergleich der Flächen bei Gaulsheim (GA) und im Weichholzgebiet der Fulderaue (FW / $K_w=40,484$). Den höchsten Wert des SÖRENSEN-Quotienten lieferten die beiden Weichholzauen von Winkeler Aue (W) und Fulderaue (FW / $QS=77,778$). Am meisten unterschieden sich in Übereinstimmung beider Indices die Hartholzgebiete bei Ingelheim (GH) und auf der Fulderaue (FO / $K_w=2,777/QS=50,000$) (Tab.15).

Generell konnte unter Bezugnahme auf die Werte des SÖRENSEN-Quotienten hier signifikant bestätigt werden, dass sich die Uferbereiche untereinander mehr ähneln als den Inselgebieten ($p=0,020$). Entsprechendes galt auch für die Inselgebiete, was aber höchstens marginal signifikant durch den WAINSTEIN-Index belegt werden konnte ($p=0,067$).

Tabelle 15: SÖRENSEN-Quotient und Ähnlichkeitsindex nach WAINSTEIN
 (Höchstwert fettgedruckt, Minimalwert unterstrichen; WAINSTEIN-Index oberhalb,
 SÖRENSEN-Quotient unterhalb der Diagonalen; schwarz: Hartholzauen, rot:
 Weichholzauen; gestrichelte Linie trennt Insel- und Festlandflächen)

	FW	FO	W	GA	IN	GH	MO
FW	*	23,076	34,487	40,484	23,064	16,888	34,486
FO	68	*	27,627	19,985	6,749	<u>2,777</u>	11,795
W	77,778	64,583	*	29,319	5,077	3,036	18,811
GA	74,545	63,265	66,038	*	23,341	10,23	25,921
IN	69,643	60	55,556	72,727	*	32,268	23,366
GH	62	<u>50</u>	52,083	67,347	70	*	15,803
MO	73,469	62,791	59,574	66,667	71,429	67,442	*

Zum Vergleich der verschiedenen Indices untereinander wurden die einzelnen Indices aller vier zugrundeliegenden Untersuchungsjahre herangezogen (genaue Werte siehe Tab. A14/Anhang).

Durch den WAINSTEIN-Index konnte man auf diesem Wege ableiten, dass sich die Waldbiotope der Inseln untereinander signifikant mehr ähneln als jenen auf dem Festland ($p=0,0097$). Für die Beziehung der Festlandflächen untereinander zu jenen auf den Inseln, ließ sich jedoch keine signifikante Aussage treffen ($p=0,1703$).

Der SÖRENSEN-Quotient lieferte hier keine Angaben, da sein Wert in allen Vergleichen nahezu gleich blieb.

Auch die Annahme, dass sich die Festlandflächen untereinander mehr ähneln als die Inseln untereinander, konnte ich in diesem Vergleich zumindest tendenziell bekräftigen. Der Maximalwert des SÖRENSEN-Quotienten lag für die Festlandflächen bei 74% und für die Inseln bei 61%, der WAINSTEIN-Index entsprechend bei 41 bzw. 25.

Beim Vergleich der Werte von Weichholzauen und Hartholzauen erhielt ich für beide untersuchten Indices signifikante Ergebnisse. Man konnte erkennen, dass sich die Weichholzauen untereinander mehr ähneln als die Hartholzauen untereinander ($p_{KW}=0,0003/p_{SQ}=0,0005$). Weiterhin ähnelten sich die Hartholzauen untereinander signifikant mehr als den Weichholzauen ($p_{KW}=0,0015/p_{SQ}=0,0209$). Lediglich das Verhältnis zwischen Weichholzauen untereinander und zu den Hartholzauen ließ sich hier nicht signifikant belegen ($p_{KW}=0,2225/p_{SQ}=0,0615$) (Abb. 22).

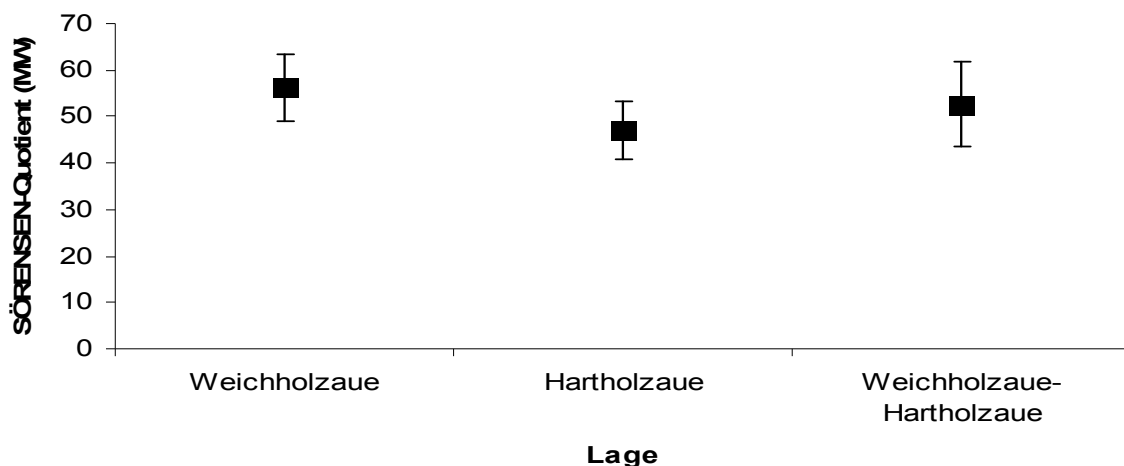


Abbildung 22: SÖRENSEN-Quotient (Mittelwert) in Abhängigkeit des Auentyps
(dargestellt sind die Mittelwerte der SÖRENSEN-Quotiente aus den einzelnen Jahren;
MW: Mittelwert)

3.1.3.3 Graphische Darstellung (Clusteranalyse, PCA)

Clusteranalyse

Zunächst wurde eine Clusteranalyse basierend auf den Inzidenzhäufigkeiten der Arten aller jemals mit Barberfallen beprobten Flächen durchgeführt (Abb. 23). Abgesehen von einer Ausnahme (Erbach), war hier eine deutliche Zweiteilung hinsichtlich der Flächenlage auf Insel oder Festland zu erkennen.

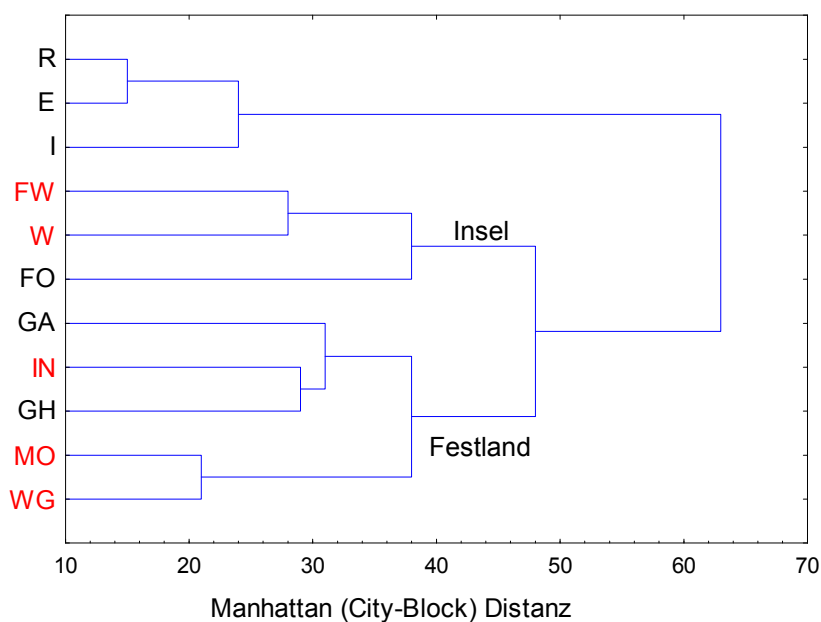


Abbildung 23: Clusterdiagramm aufgrund der Inzidenzhäufigkeiten aller Arten auf allen mit Barberfallen beprobten Flächen (Complete Linkage / schwarz: Hartholzaue; rot: Weichholzaue)

Den folgenden beiden Analysen wurden nur die Daten der sieben Daueruntersuchungsflächen und der Jahre 2002 bis 2005 zugrunde gelegt. (1) Bei der Analyse der Inzidenzhäufigkeiten der Arten (Abb.24) erkennt man deutlich die Zweiteilung der Flächen aufgrund ihrer Insel- oder Festlandlage. Am ähnlichsten waren sich in dieser Darstellung die beiden Weichholzauenwälder auf Winkeler Aue (W) und Fulderaue (FW). Auf der Festlandseite blieb festzuhalten, dass sich die beiden Weichholzauen auch hier am stärksten ähneln.

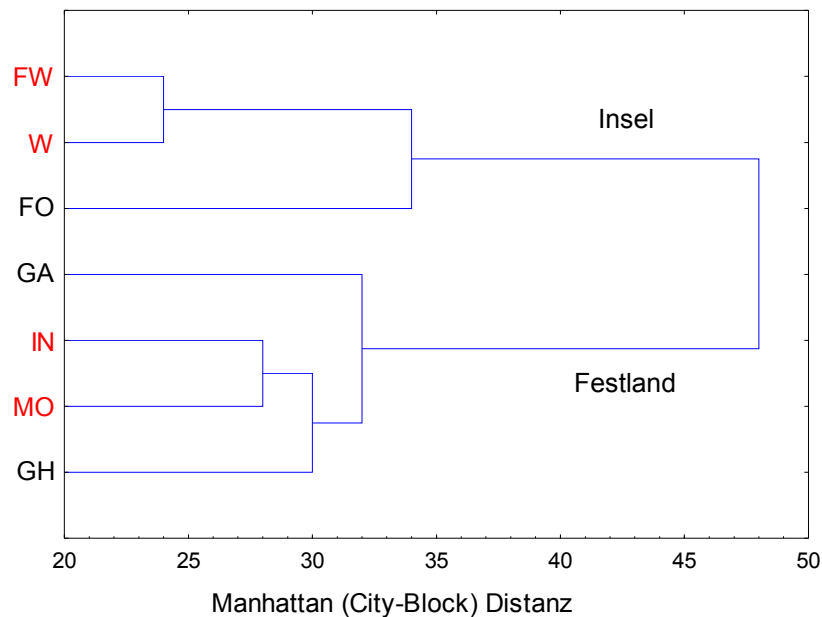


Abbildung 24: Clusterdiagramm basierend auf den Inzidenzhäufigkeiten aller Arten der sieben Daueruntersuchungsflächen zwischen 2002 und 2005 (Complete Linkage/ schwarz: Hartholzaue/rot: Weichholzaue)

(2) Zum anderen führte ich die Analyse anhand der relativen Häufigkeiten der einzelnen Carabidenarten durch (Abb.25). Erneut spiegelte sich die Zweiteilung in Insel- und Uferflächen mit Ausnahme der Weichholzaue auf der Fulderaue (FW) wieder. Weiterhin fielen die deutlichen Cluster der geographisch nahe gelegenen Gebiete wie die beiden Ingelheimer Flächen (IN und GH) beziehungsweise die Winkeler Aue (W) und der Hartholzauenwald der Fulderaue (FO) ins Auge.

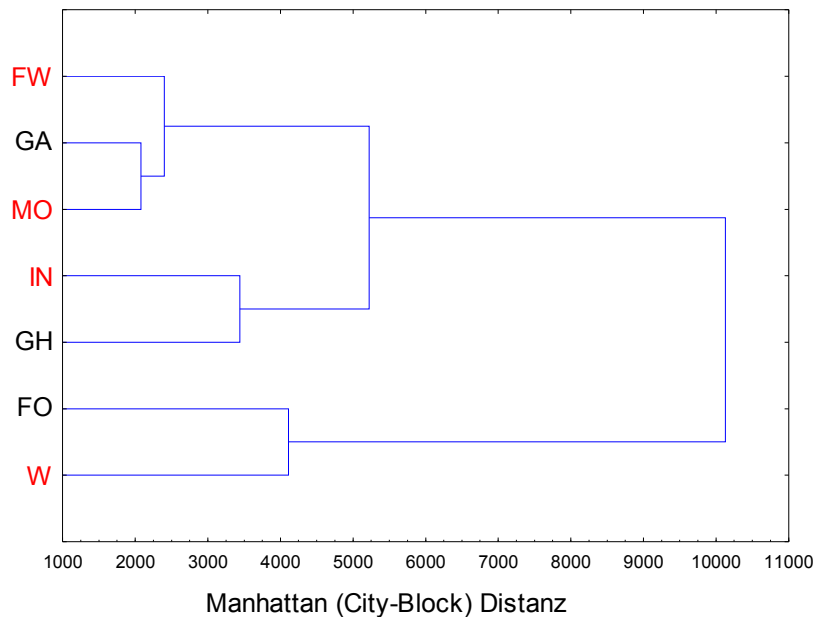


Abbildung 25: Clusterdiagramm auf der Basis der relativen Häufigkeiten der einzelnen Arten der sieben Daueruntersuchungsflächen zwischen 2002 und 2005 (Complete Linkage/ schwarz: Hartholzaue/rot: Weichholzaue)

Principle Components Analysis (PCA) - Hauptkomponentenanalyse

Anhand aller gefangenen Arten und deren effektiven Fangzahlen auf den sieben Daueruntersuchungsflächen der Jahre 2002 bis 2005 zeigte die Hauptkomponentenanalyse folgende graphische Darstellung (Abb. 26). Die erste Achse (Achse 1/1*) erzeugte dabei einen Eigenvalue-Wert von 30,61 und beschrieb damit 34,39% der Gegebenheiten. Die zweite Achse (Achse 2/2*) lag mit ihren Werten (15,40 bzw. 17,31%) deutlich darunter.

Alle brachypteren und damit definitiv nicht flugfähigen Arten (grün) waren in dieser Darstellung im positiven Bereich der ersten Achse zu finden, wo auch die beiden Ingelheimer Flächen angetroffen werden konnten. Alle Carabidenspezies, die makropter, imaginalüberwinternd, hygrophil und klein (GK1-3) sind (orange), befanden sich jedoch bis auf eine Ausnahme im negativen Bereich der zweiten Achse.

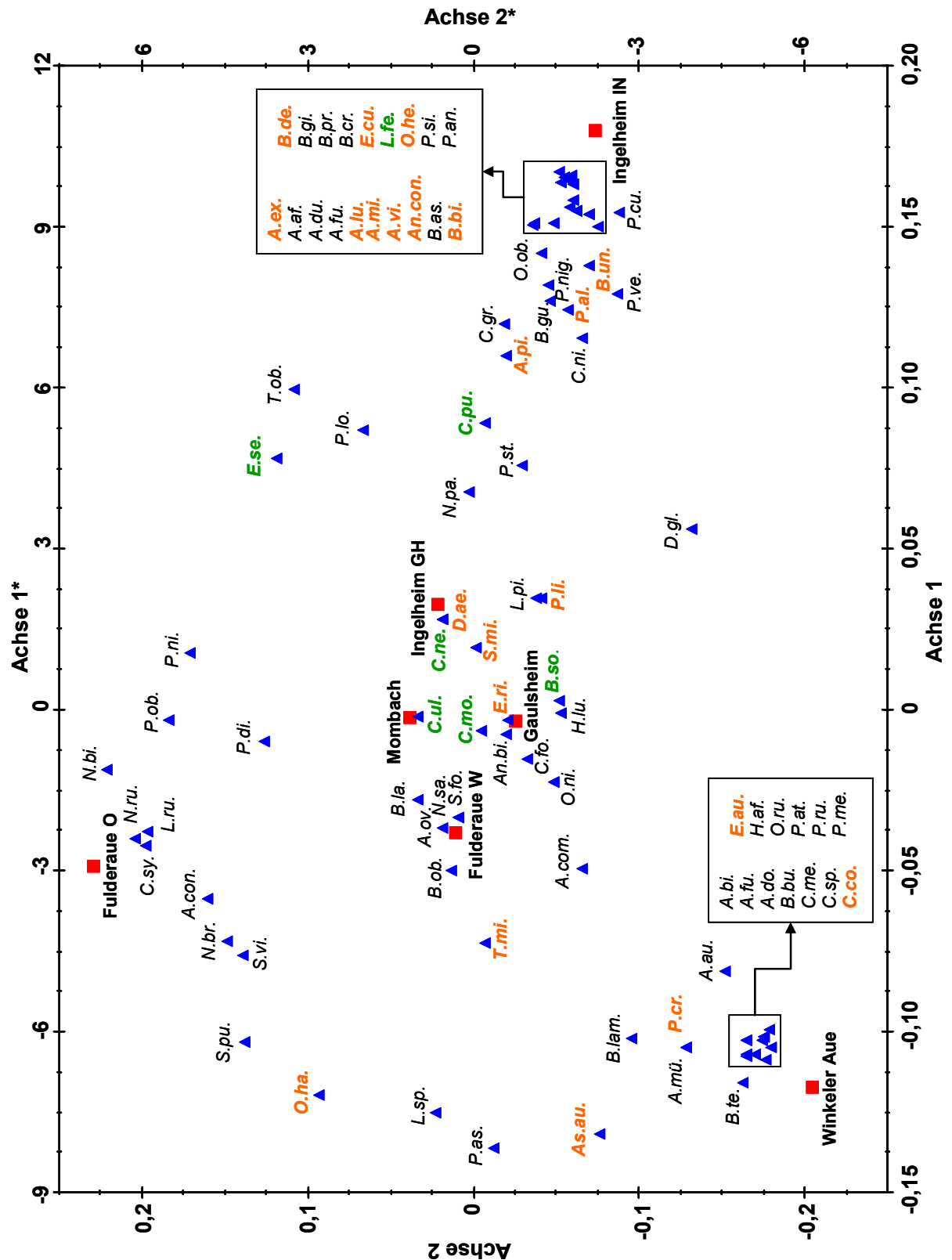


Abbildung 26: Hauptkomponentenanalyse (PCA) aller Arten auf den sieben Daueruntersuchungsflächen zwischen 2002 bis 2005 (Achse 1 (erklärte Varianz: 34,39%) und Achse 2 (erklärte Varianz: 17,31%) beziehen sich auf Speziesvektoren (▲); Achse 1* und 2* definieren die Lage der Untersuchungsflächen (■); grün: brachyptere Arten; orange: optimal an Störungen angepasste Arten (makropter, Imaginalüberwinterer, hygrophil und Größenklasse 1-3)

3.1.4 Vorkommen verschiedener ökologischer Laufkäfertypen

3.1.4.1 Jahresdynamik (Überwinterungstyp)

Im Untersuchungsgebiet dominierten mit 79,77% der Arten die Imaginalüberwinterer sehr stark. Sie waren auf jeder der sieben Flächen mit einer Häufigkeit von über 70% zu finden. Die meisten Carabidenarten dieses Typs beheimatete das Mombacher Rheinufer (88,10%), wohingegen im Hartholzauenwald bei Ingelheim die meisten imaginalüberwinternden Individuen (90,61%) gefangen werden konnten (Abb.27).

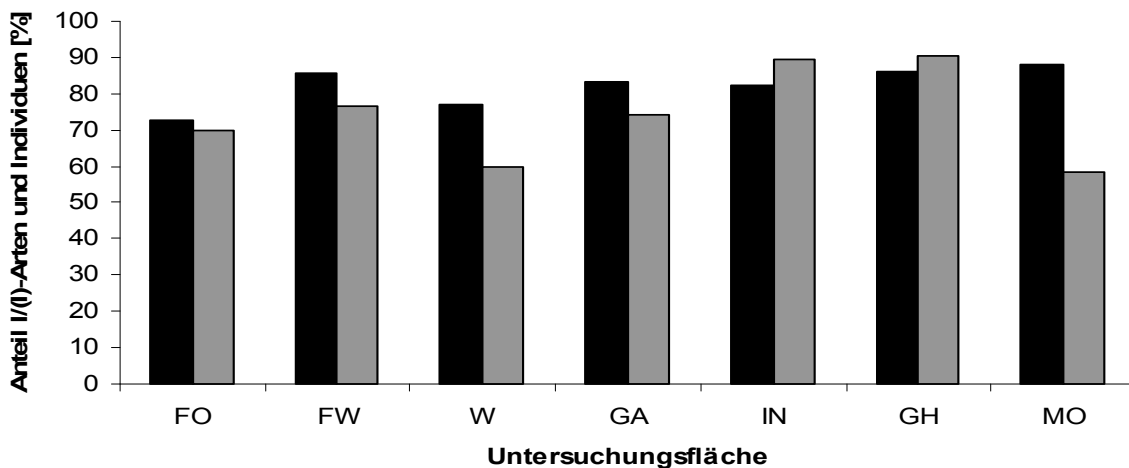


Abbildung 27: Vergleich des prozentualen Anteils von imaginalüberwinternden Arten und Individuen (schwarz: Arten; grau: Individuen; I(I): Imaginalüberwinterer)

Der Mann-Whitney-U-Test zeigte signifikant, dass sich in Weichholzauengebieten mehr Individuen dieser Gruppe fangen ließen als in Hartholzauen ($p=0,015$). Umgekehrtes galt zwischen Insel- und Festlandbereichen bezogen auf den Anteil der Arten ($p=0,010$). Zusätzlich konnte ich einen höheren Anteil von imaginalüberwinternden Laufkäferindividuen auf Löß-Boden herausstellen ($p=0,002$).

Mit Hilfe der Produkt-Moment-Korrelation war eine Abhängigkeit der hier untersuchten Untergruppe von der Breite der Fläche und deren Abstand zum nächsten Ufer nachzuweisen. Je breiter das Areal, desto geringer ($r=-0,3880/p=0,028$) und je größer der Abstand, desto höher ($r=0,3950/p=0,025$) war der Anteil der als Imago überwinternden Carabiden (siehe Tabelle A11/Anhang).

Auf allen hier angeführten Flächen nahm der Anteil der imaginalüberwinternden Arten im Jahr 2003 mehr oder weniger deutlich ab und in den folgenden Jahren wieder zu (Abb. 28).

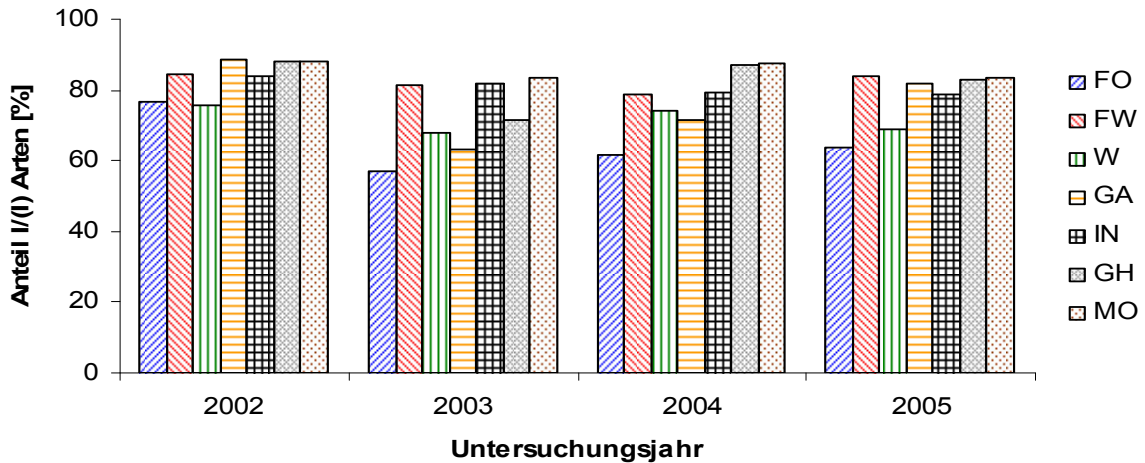


Abbildung 28: Vergleich des Anteils der imaginalüberwinternden Arten zwischen den Jahren 2002 und 2005 (I(I): Imaginalüberwinterer)

Ähnliches galt auch für die Individuenzahlen dieser ökologischen Gruppe (Abb.29), wobei die Abnahme hier in größerem Ausmaß auf die Jahre 2003 und 2004 verteilt war und eine Zunahme in den meisten Fällen erst wieder 2005 stattfand. Eine Ausnahme bildete hier die Fläche auf der Winkeler Aue. Hier nahm der Anteil der Individuen, die als Imago überwinteren im Jahr 2003 zunächst noch zu. Erst ab 2004 war dann eine deutliche Abnahme zu verzeichnen (Abb.29).

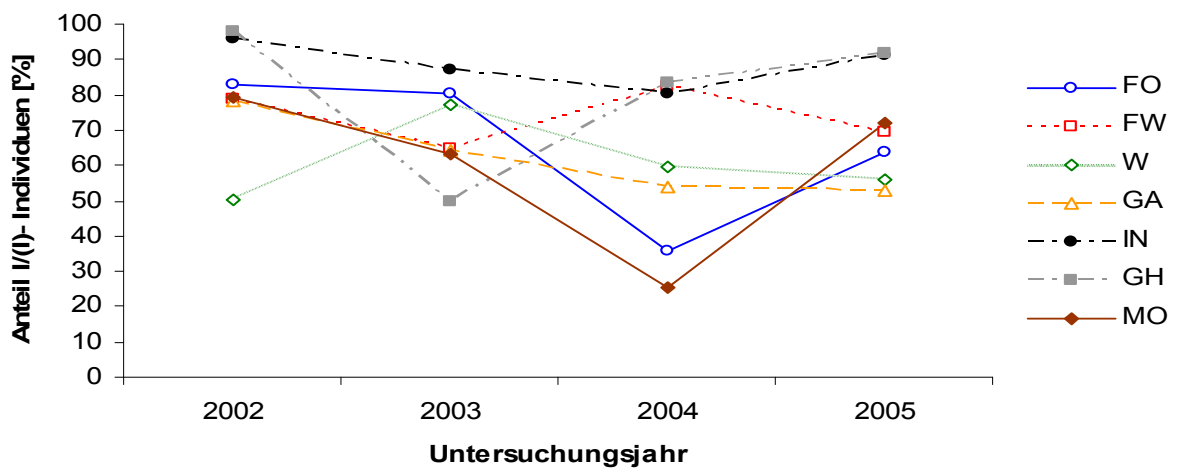


Abbildung 29: Vergleich des Anteils der imaginalüberwinternden Individuen zwischen den Jahren 2002 und 2005 (I(I): Imaginalüberwinterer)

Die Produkt-Moment-Korrelation brachte eine deutliche Abhängigkeit des Artenanteils von den Kenndaten der Pegelstände zum Ausdruck (Tab.A12 und A13, Anhang). Demnach ließen sich zwischen dem Anteil der Arten dieses ökologische Typs und dem mittleren Pegelstand ($r=0,5750/p=0,001$), dem minimalen ($r=0,5831(p<0,0001)$) und maximalen ($r=0,5535/p=0,001$) Pegelstand, der Anzahl der Tage über Normalstand ($r=0,5292/p=0,002$) und Hochwasserstand ($r=0,4779/$

$p=0,006$) im Sommer sowie dem minimalen Pegel im Winter ($r=0,4534/p=0,009$) positive Korrelationen bestätigen. Der Variationskoeffizient im Sommer ($r=-0,5662/p=0,001$) sowie die maximale Anzahl zusammenhängender Tage über ($r=-0,3960/p=0,025$) und unter ($r=-0,4831/p=0,005$) dem Pegelmittelwert im Winter, nahmen negativen Einfluss auf diese Artenzahl. Die Individuenzahlen blieben im Großen und Ganzen von dem Überflutungsgeschehen, gemessen anhand der Pegelstände, eher unbeeinträchtigt. Lediglich mit steigender Anzahl der Tage über dem Normalwasserstand ($r=0,4105/p=0,020$) bzw. dem Hochwasserstand ($r=0,4422/p=0,011$) im Sommer, nahm auch deren Anteil zu.

3.1.4.2 Flugtyp

In dieser Gruppierung stellte sich mit 58% der Gesamtarten ein deutliches Übergewicht der makropteren Carabidenarten ein. Der Anteil dieser flügeltragenden Spezies schwankte im Vergleich der einzelnen Flächen zwischen etwa 40% und 65%, wobei der Pappelwald bei Gaulsheim (GA) mit knapp 63% den höchsten Wert erreichte. Im Hinblick auf den Anteil der Individuen ließen sich stärkere Abweichungen feststellen. Während in der Hartholzaue bei Ingelheim (GH) nur etwa 10% der Laufkäfer makropter waren, fand man im Hartholzauenwald der Fulderaue (FO) einen Prozentsatz von über 75% (Abb.30).

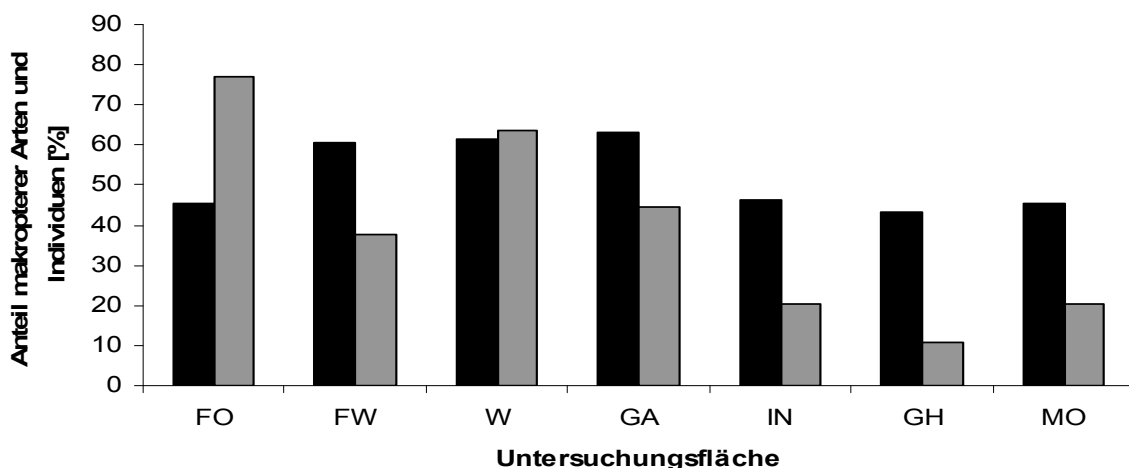


Abbildung 30: Vergleich des prozentualen Anteils von makropteren Arten und Individuen (schwarz: Artenzahl; grau Individuenzahl)

Auf Löß-Boden waren laut Mann-Whitney-U-Test im Vergleich zum eher sandigen Boden mehr makroptere Carabidenarten zu finden ($p=0,049$). Der Anteil der flügel-

tragenden Individuen erreichte demnach auf den Inseln einen höheren Wert als auf den benachbarten Festlandgebieten ($p < 0,0001$) (Abb.31).

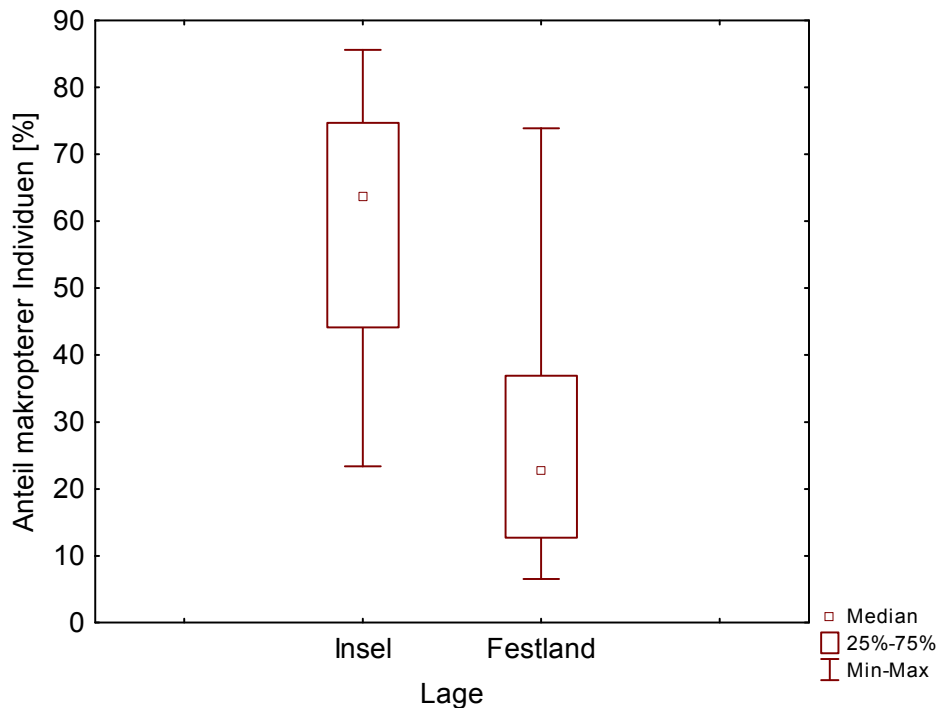


Abbildung 31: Vergleich des Anteils makropterer Individuen zwischen Insel- und Festlandgebieten

Des Weiteren hatte auch der Abstand zum nächsten Ufer einen Einfluss auf diese Artengruppe. Nach der Produkt-Moment-Korrelation bestand hier ein signifikanter Zusammenhang zwischen dem Individuenanteil und dem Abstand ($r = -0,6165$ / $p < 0,0001$). Je größer der Abstand zum Ufer, desto weniger makroptere Laufkäfer fand man dort (siehe Tab. A11/ Anhang).

Beim Jahresvergleich verhielten sich in diesem Falle Arten (Abb. 32) - und Individuenanteile (Abb. 33) sehr ähnlich. Beide zeigten für alle Flächen eine mehr oder weniger deutliche Abnahme in 2003, die sich dann 2004 noch fortsetzt (FO/GA) oder sich in das Gegenteil wandelt (FW/W/MO). Im Jahr 2005 nahm der Anteil auf den beiden Flächen FO und GA wieder deutlich zu, wohingegen er auf FW, W und MO stagnierte oder sogar ein wenig abnahm. Die beiden Ingelheimer Flächen bildeten hier eine Ausnahme. Dort nahm der Anteil makropterer Arten und Individuen während des Untersuchungszeitraumes immer mehr ab und erreichte 2005 sein Minimum.

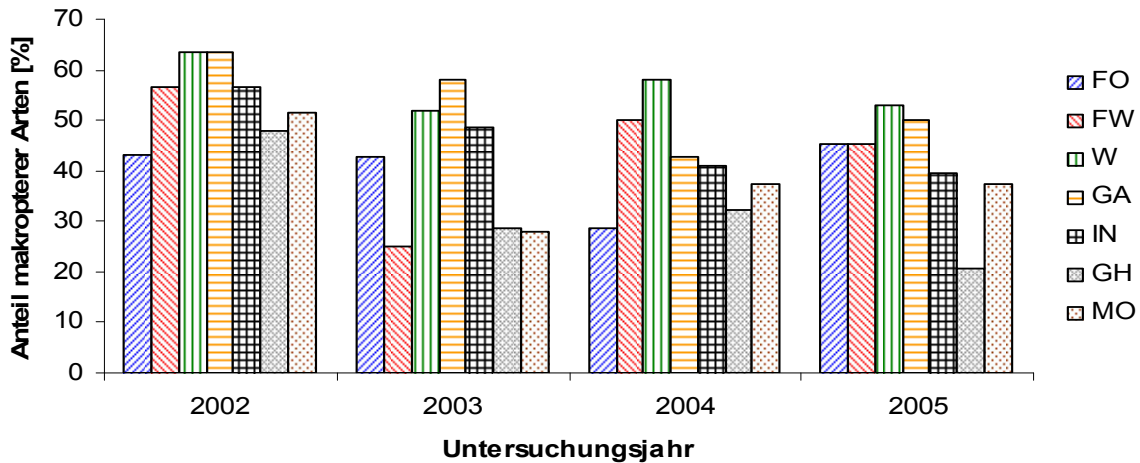


Abbildung 32: Vergleich des Anteils der makropteren Arten zwischen den Jahren 2002-2005

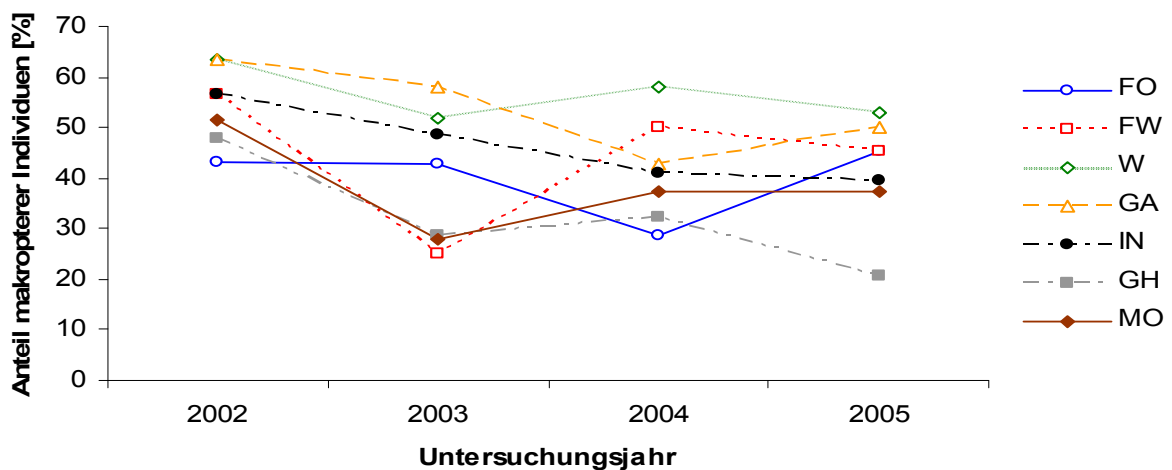


Abbildung 33: Vergleich des Anteils der makropteren Individuen zwischen den Jahren 2002-2005

Abhängigkeiten von den Kenndaten des Pegelstandes ließen sich in diesem Fall durch die Produkt-Moment-Korrelation nur wenige ableiten (genaue Ergebnisse s. Tab. A12 und A13, Anhang). Der Anteil der makropteren Arten stieg lediglich mit der Anzahl der Tage über Normalstand ($r=0,6358/p=0,039$) bzw. über Hochwasserstand ($r=0,3802/p=0,032$) im Sommer und sank mit Zunahme der maximalen Anzahl zusammenhängender Tage über dem Mittelwert im Winter ($r=-0,3993/p=0,024$). Auf Individuenbasis sank deren Anteil mit einer Zunahme des Prozentsatzes an Tagen über dem Mittelwert ($r=-0,3640/p=0,041$).

Zusätzlich wurde nun unter diesem Gesichtspunkt die Flügelausprägung von vier im Untersuchungsgebiet recht häufigen dimorphen Arten untersucht: *Agonum afrum*, *Oxytelus obscurus*, *Pterostichus anthracinus* und *Pterostichus strenuus*. Hier blieb als erstes festzuhalten, dass *Agonum afrum* auf den zugrundeliegenden

Flächen ausschließlich in flügeltragenden Individuen vorkam und damit für die weitere Analyse außer Acht gelassen wurde.

Oxypselaphus obscurus zeigte auf den Inseln mehr makroptere Individuen als auf den Festlandflächen (Mann-Whitney-U-Test: $p=0,019$), *Pterostichus anthracinus* trat auf Festlandflächen vor dem Hochwasserdamm häufiger in geflügelten Individuen auf als dahinter ($p=0,009$). *Pterostichus strenuus* bevorzugte dagegen für seine Vertreter mit Flügeln den Lößboden gegenüber Sand ($p=0,010$). Bei der letzten Art nahm auch der Anteil makropterer Individuen mit dem Abstand der Fläche zum nächsten Ufer (Produkt-Moment-Korrelation: $r=0,4117/p=0,029$) und der maximalen Anzahl zusammenhängender Tage über dem Pegelmittelwert im Sommer ($r=0,3664/p=0,055$) zu.

3.1.4.3 Feuchtepräferenz

Die Laufkäferzönose im Untersuchungsgebiet wurde von den hygrophilen Vertretern ihrer Gattung dominiert. 48,31% der Gesamtartenzahl entfielen auf Spezies dieses ökologischen Typs.

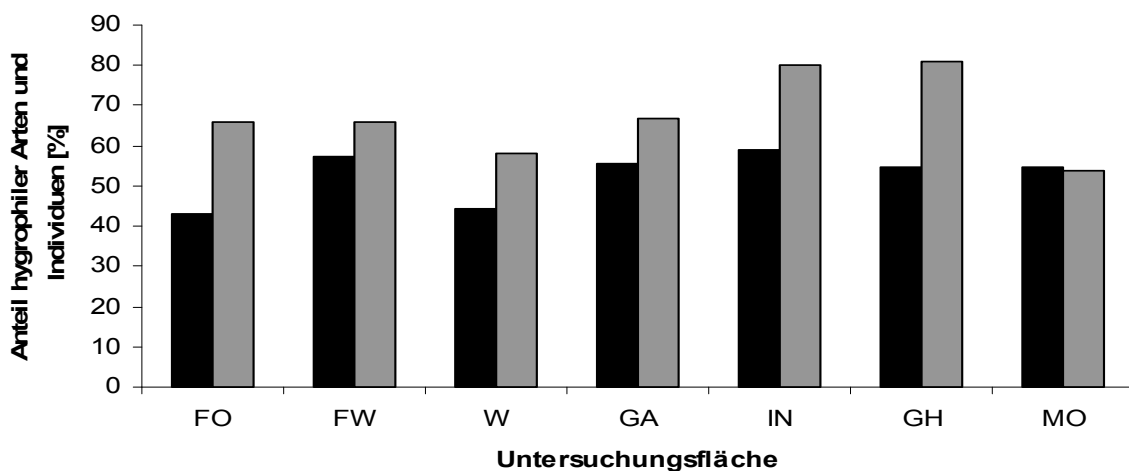


Abbildung 34: Vergleich des prozentualen Anteils hygrophiler Arten und Individuen (schwarz: Artenzahl; grau Individuenzahl)

Die Weichholzaue bei Ingelheim (IN) beheimatete mit knapp 59% die meisten Arten und der benachbarte Hartholzauenwald (GH) mit rund 81% die meisten feuchtigkeitsliebenden Individuen (Abb.34).

Der Mann-Whitney-U-Test zeigte, dass sich sowohl in Weichholzaunen ($p=0,017$) als auch auf Inseln ($p=0,021$) signifikant mehr hygrophile Arten aufhielten als im Hartholzauwald respektive in Uferbereichen des Festlandes. Gleichzeitig nahm der

Anteil der hier untersuchten Arten mit dem Abstand der Fläche zum nächsten Ufer zu (Produkt-Moment-Korrelation: $r=0,3815/p=0,031$) (s. Tab. A11/Anhang).

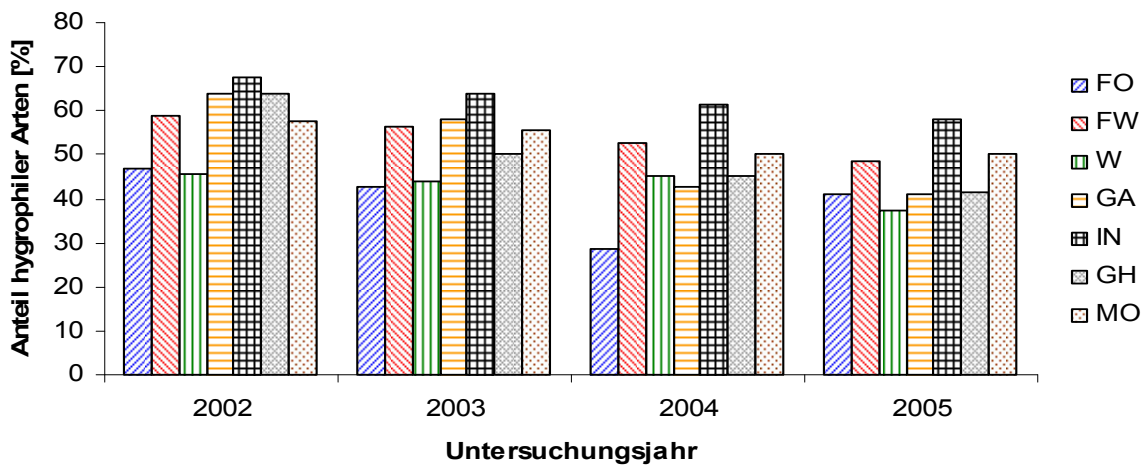


Abbildung 35: Vergleich des Anteils hygrophiler Arten zwischen den Jahren 2002-2005

Der Jahresvergleich zeigte hier sehr deutlich, dass im untersuchten Fall alle Flächen bis auf eine Ausnahme (FO) im Jahr 2005 den geringsten Anteil hygrophiler Arten aufwiesen (Abb.35).

Auf der Basis der Individuenzahlen wurde der geringste Wert wieder mit Ausnahme einer Fläche (GH) bereits 2004 erreicht (Abb.36).

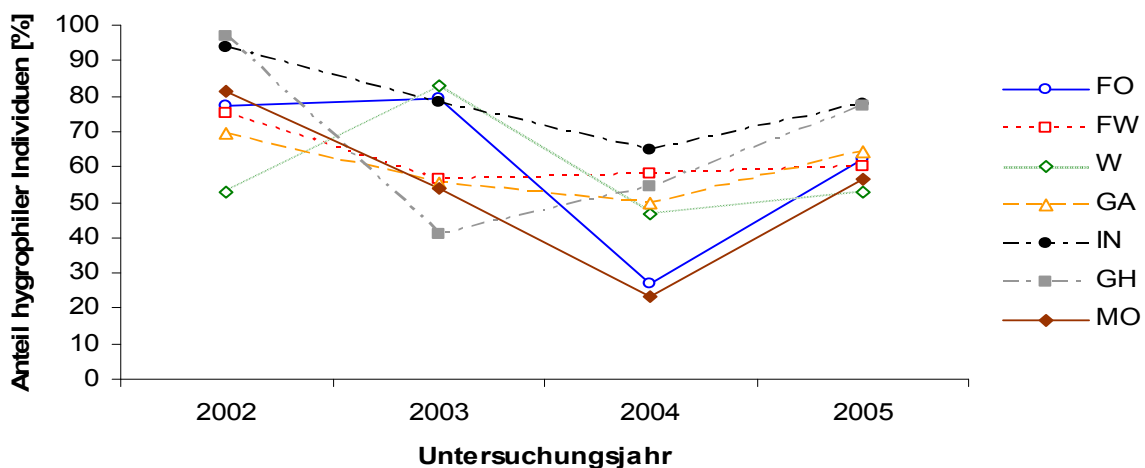


Abbildung 36: Vergleich des Anteils hygrophiler Individuen zwischen den Jahren 2002-2005

Die Kenndaten der jeweiligen Pegelstände und damit das Hochwassergeschehen nahmen laut Produkt-Moment-Korrelation keinen signifikanten Einfluss auf den Anteil hygrophiler Arten in der Laufkäferzönose (Tab.A12 und A13, Anhang). Auf Individuenbasis ließen sich zumindest einige Abhängigkeiten erkennen. Je mehr Tage über dem Normalstand ($r=0,4070/p=0,021$) bzw. Hochwasserstand ($r=0,4406/p=0,012$) im Sommer und über dem Normalstand im Winter ($r=0,3652/p=0,040$),

desto mehr feuchtigkeitsliebende Individuen wurden gefunden. Gegensätzlich verhielt sich die maximale Anzahl zusammenhängender Tage über dem Pegelmittelwert im Sommer ($r=-0,3772/p=0,033$). Hier sank der Anteil der untersuchten Individuen mit einer Zunahme.

3.1.4.4 Größenklassen

Rund 75% der Gesamtarten im Untersuchungsgebiet waren den Größenklassen 1-3 zuzuordnen. Die kleineren Carabidenarten dominierten auch auf allen Flächen mit einem prozentualen Anteil in dieser Größenordnung. Der Individuenanteil dieser Einteilung variierte im Gegensatz dazu jedoch drastisch (Abb. 37). Den geringsten Prozentsatz an Individuen kleiner Arten fand man im Hartholzwald der Fulderaue mit nur 10,41%, wohingegen in der Hartholzaue bei Ingelheim (GH) 86,95% der Individuen den drei ersten Größenklassen angehörten.

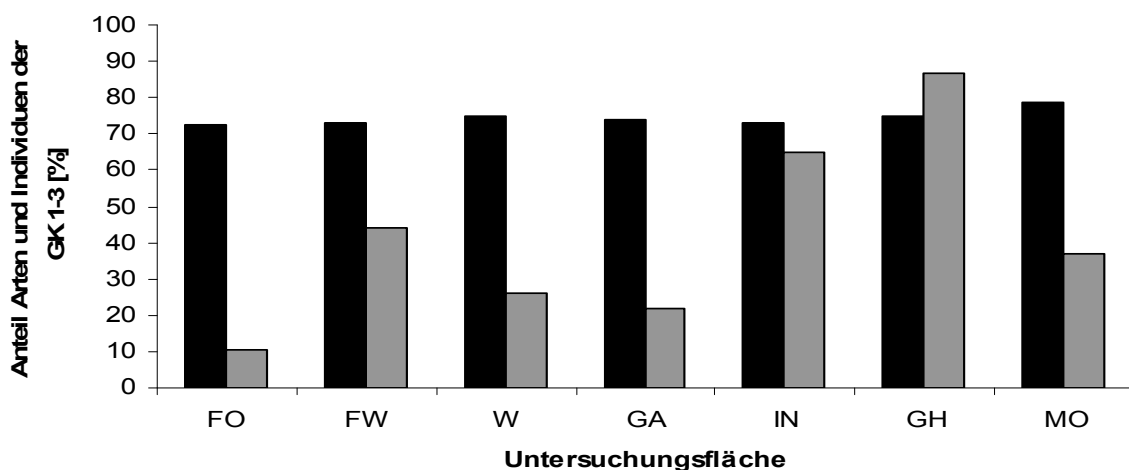


Abbildung 37: Vergleich des prozentualen Arten- und Individuenanteils der Größenklasse 1-3 (schwarz: Artenzahl; grau Individuenzahl; GK: Größenklasse)

Die Abhängigkeit von bestimmten abiotischen Faktoren beschränkte sich in diesem Fall auf wenige Signifikanzen. Die Festlandflächen vor dem Hochwasserschutzdamm beheimateten mehr Individuen der Größenklassen 1-3 als das Gebiet hinter dem Damm (Mann-Whitney-U-Test: $p=0,021$). Betrachtete man an Stelle der Individuenanteil die normierten, effektiven Fangzahlen pro 100 Fangtage, so erhielt man auch noch eine Aussage über die Auswirkung des Auentyps auf die hier untersuchte ökologische Gruppe der Carabiden. Demnach fand ich in Weichholzaunen mehr kleine Laufkäferindividuen als in Hartholzaunen ($p=0,001$).

Ferner wirkten sich die Breite und der Abstand der Untersuchungsfläche vom Ufer auf das Vorkommen kleiner Laufkäfer aus. Aufgrund dieser Untersuchung ließ sich feststellen, dass mit breiter werdendem Auwaldgebiet der Anteil der Individuen der Größenklasse 1-3 abnahm ($r=-0,4648/p=0,007$) und je weiter das Gebiet vom nächsten Ufer entfernt war, desto mehr kleine Individuen auftraten ($r=0,7450/p<0,0001$) (s. Tab A11/ Anhang).

Beim Vergleich der einzelnen Jahre wird deutlich, dass die Anteile an Arten der Größenklasse 1-3 zwischen 60 und 70% nicht allzu stark variierten (Abb. 38). Eine Ausnahme bildete hier das Jahr 2003, in dem auf allen Flächen der Minimalwert dieser Anzahlen erreicht wurde.

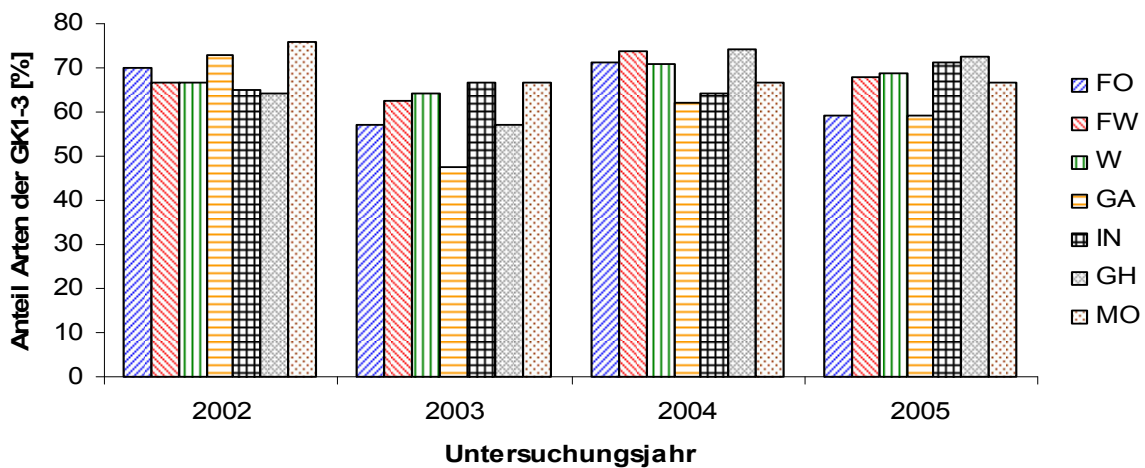


Abbildung 38: Vergleich des Artenanteils der Größenklassen 1-3 zwischen den Jahren 2002-2005 (GK:Größenklasse)

Die Individuenzahlen verhielten sich im Prinzip ähnlich (Abb.39). Auch sie erreichten 2003 mit Ausnahme von zwei Flächen (W, MO) ihr Minimum. Am Mombacher Rheinufer (MO) fand man erst 2004 den geringsten Anteil an kleinen Individuen, wohingegen dieser Anteil auf der Winkeler Aue (W) im Jahr 2004 im Vergleich zu 2003 zunächst nochmals zunahm und dann erst 2005 seinen Tiefpunkt erreichte.

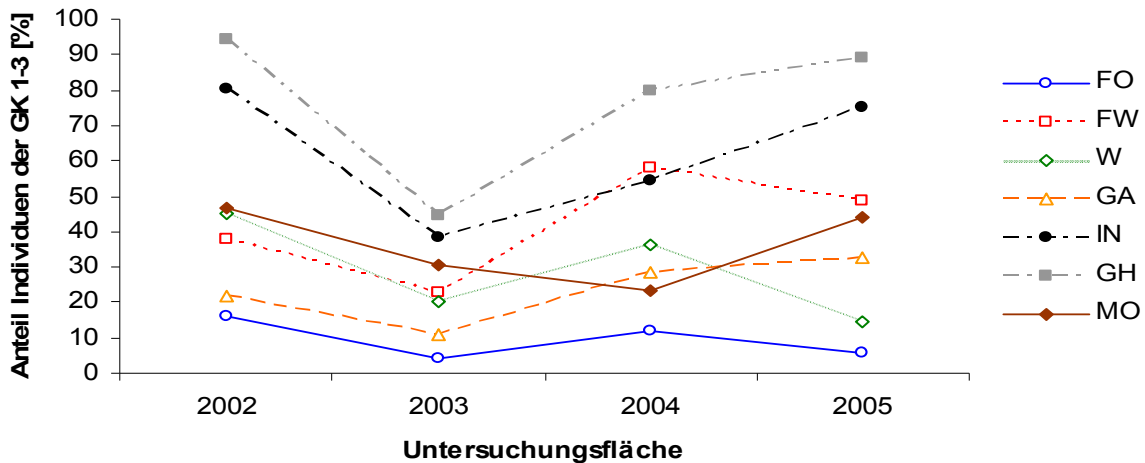


Abbildung 39: Vergleich des Individuenanteils der Größenklassen 1-3 zwischen den Jahren 2002-2005 (GK: Größenklasse)

Die Kenndaten der Pegelstände und somit das Hochwassergeschehen zeigten nur auf den Anteil der Arten eine signifikante Wirkung. Die Individuenzahlen blieben von diesen unbeeinflusst (s.Tab. A12 und A13, Anhang). Eine positive Korrelation fand ich zwischen dem Artenanteil der Größenklassen 1-3 und dem sommerlichen Pegelmittelwert ($r=0,4949/p=0,004$) (Abb.40), dem Minimal- ($r=0,4882/p=0,005$) und Maximalpegel ($r=0,4682/p=0,007$), der Anzahl der Tage über dem Normalstand ($r=0,3884/p=0,028$) und dem Anteil der Tage über Pegelmittelstand ($r=0,5515/p=0,001$). Negative Korrelationen traten zwischen den Artenanteilen und dem Variationskoeffizienten im Sommer ($r=-0,5770/p=0,001$) sowie der maximalen Anzahl zusammenhängender Tage unter dem winterlichen Pegelmittelwert ($r=-0,5015/p=0,003$) und der Anzahl der Tage über dem Hochwasserstand im Winter ($r=-0,4138/p=0,019$) auf.

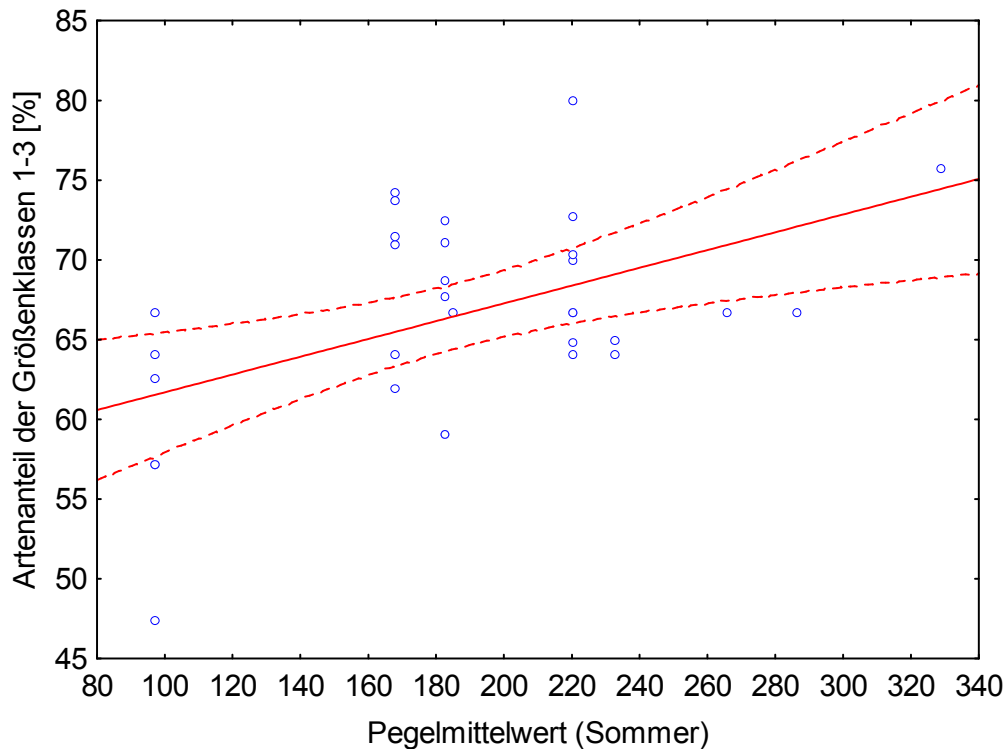


Abbildung 40: Produkt-Moment-Korrelation zwischen dem Pegelmittelwert im Sommer und dem Arten-Anteil der Größenklassen 1-3 [%] ($r=0,4949$; $p=0,0040$). (Die Kreise stellen die einzelnen Wertepaare dar. Durchgezogene Linie = Regressionsgerade, gestrichelte Linien = 95%-Konfidenzbänder.)

3.1.5 Geschlechterverhältnis / Sexual-Index

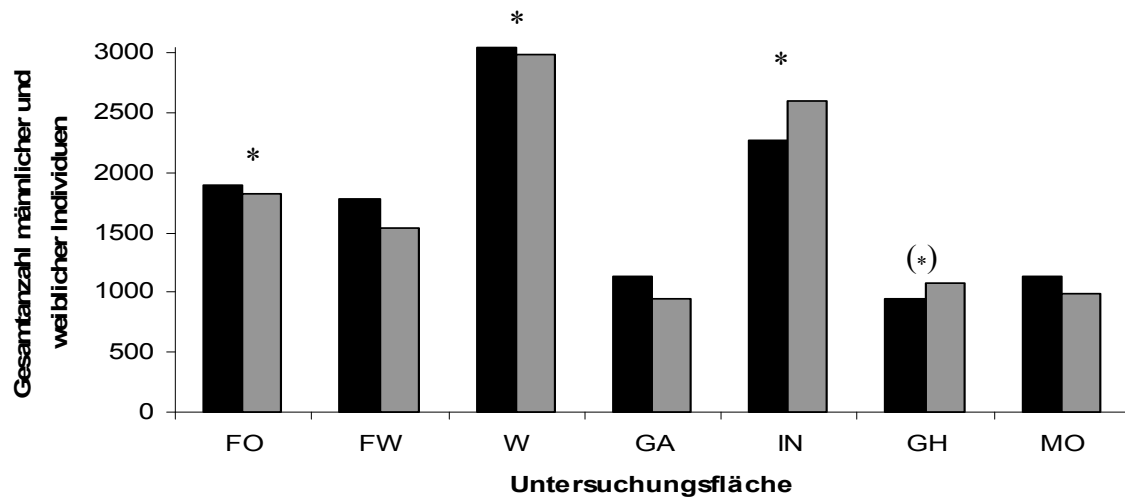


Abbildung 41: Vergleich der Geschlechterverhältnisse (angegeben ist die kumulierte Anzahl der männlichen und weiblichen Individuen; schwarz: männlich; grau weiblich; *: signifikanter Unterschied nach χ^2 -Test; (*): marginal signifikanter Unterschied nach χ^2 -Test)

Auf vier der sieben Daueruntersuchungsflächen konnte mittels des χ^2 -Testes auf Gleichverteilung im Hartholzauenwald der Fulderaue (FO) ($p=0,0026$), auf der Winkeler Aue (W) ($p=0,0179$) und auf beiden Ingelheimer Flächen (IN: $p=0,0052$ /

GH: $p=0,1072$) ein (marginal) signifikanter Unterschied zwischen dem Auftreten von männlichen und weiblichen Individuen herausgestellt werden. In diesen Untersuchungsgebieten, mit Ausnahme der beiden Areale bei Ingelheim, habe ich mehr Männchen als Weibchen gefangen (Abb.41).

Zur Bestimmung des Einflusses abiotischer Faktoren auf das Geschlechterverhältnis wurde der Sexual-Index herangezogen. Dieser berechnete sich aus dem Quotienten der Männchen- und Weibchenanzahl (Männchen/Weibchen). Je höher also der Sexual-Index, desto mehr Männchen im Vergleich zu Weibchen waren im Gebiet anzutreffen.

Der Mann-Whitney-U-Test zeigte, dass der Sexual-Index der Flächen mit Löß-Boden höher war als der der sandigen Areale ($p=0,036$). Gleichzeitig stieg laut Produkt-Moment-Korrelation dieser Index auch mit der Breite der Untersuchungsgebiete an ($r=0,4344/p=0,013$) (s. Tab. A11/ Anhang).

Der Vergleich des Verhältnisses zwischen den Jahren erfolgte wieder mit Hilfe des Chi²-Testes auf Gleichverteilung der beiden Geschlechter. Die dabei errechneten Irrtumswahrscheinlichkeiten sind Tabelle 16 zu entnehmen.

Tabelle 16: Ergebnisse des Chi²-Tests auf Gleichverteilung der männlichen und weiblichen Individuen einer Fläche (angegeben ist die Irrtumswahrscheinlichkeit p; signifikante Ergebnisse sind fettgedruckt; schwarz: Männchen dominieren, rot: Weibchen dominieren)

	2002	2003	2004	2005
Fulderaue (W)	0,428	0,3064	0,5613	0,1829
Fulderaue (O)	0,0664	0,0292	0,0394	0,0436
Winkeler Aue	0,8743	0,0002	0,3363	0,0086
Gaulsheim	0,1989	0,1839	0,8626	0,6617
Ingelheim (IN)	0,1461	0,4211	0,2142	0,0005
Ingelheim (GH)	0,8807	0,374	0,1805	0,0017
Mombach	0,6624	0,0034	0,985	0,8747

Im Gesamten dominierten in den Jahren 2002 ($p=0,0003$) und 2005 ($p=0,0001$) die männlichen Carabiden deutlich. 2003 trat genau das Gegenteil ein, hier fand man mehr Weibchen ($p<0,0001$). Lediglich für das Jahr 2004 ließ sich keine signifikante Aussage treffen.

Im Hartholzauenwald der Fulderaue (FO) dominierten klar (2002-2005) die männlichen Vertreter der untersuchten Käferfamilie, wie auch bei Ingelheim (GH/2005), am Mombacher Rheinufer (MO/2002) und im Jahr 2002 auf der Winkeler Aue (W). Im Jahr 2005 wurden im Weichholzgebiet bei Ingelheim (IN) und auf der Winkeler Aue (W) mehr Weibchen als Männchen gefangen (Tab.16).

Die Produkt-Moment-Korrelation zwischen dem Sexual-Index und den Kenndaten der Pegelstände lieferte für die Sommerwerte vor allem negative, für die Winterdaten ausschließlich positive Ergebnisse (siehe Tab. A12 und 13/Anhang). Negativ korrelierte der Sexualindex mit dem Pegelmittelwert ($r=-0,4025/p=0,022$), dem Minimal- ($r=-0,3640/p=0,041$) und Maximalpegelstand ($r=-0,3960/p=0,025$), der Anzahl der Tage über Normal- ($r=-0,5798/p=0,001$) und Hochwasserstand ($r=-0,4901/p=0,004$) und dem Anteil der Tage über dem Pegelmittelwert ($r=-0,6300/p<0,0001$) im Sommer. Lediglich der sommerliche Variationskoeffizient zeigte eine positive Wirkung auf den Sexualindex ($r=0,5262/p=0,002$), genauso wie die maximale Anzahl zusammenhängender Tage über ($r=0,6046/p=0<0,0001$) und unter ($r=0,6760/p<0,0001$) dem Pegelmittelwert und die Anzahl der Tage über dem Hochwasserstand ($r=0,3586/p=0,044$) der Wintermonate.

3.1.6 Vergleich der Artenzusammensetzung der Jahre 2000/2001 und 2005

In den Jahren 2000 und 2001 wurden bereits Laufkäferuntersuchungen auf einigen der von mir beprobten Dauerflächen durchgeführt. 2000 fanden Probenentnahmen auf der Fulderaue (FW und FO), der Winkeler Aue (W) und auf einer Fläche in Ingelheim (IN) statt. Im Jahr 2001 wurde zusätzlich noch die zweite Ingelheimer Fläche (GH) in die Analyse mit einbezogen.

2005 konnte man mit Hilfe der Barberfallen auf den fünf oben angegebenen Flächen insgesamt 69 Arten und 6380 Individuen nachweisen. 2001 fand man hier noch 68 Arten mit 16646 Individuen. Die vier Vergleichsflächen von 2000 lieferten damals wie auch 2005, 67 Arten mit 7693 Individuen beziehungsweise 3305 Individuen.

2000 fand man 17 Arten, die 2005 nicht mehr vorhanden waren und wiederum 17 der Arten von 2005 konnten 2000 noch nicht nachgewiesen werden. 16 der Arten, die 2001 gefangen wurden, waren 2005 nicht mehr zu finden, 17 Arten konnten 2005 gegenüber 2001 neu bestimmt werden.

3.1.6.1 Vergleich durch Ähnlichkeitsindices

Dieser Vergleich wurde nur für die Jahre 2001 und 2005 durchgeführt, da nur hier derentsprechende Untersuchungszeitraum vorlag und die gleiche Anzahl an Barberfallen verwendet wurde.

**Tabelle 17: Vergleich der Artenzusammensetzung durch Ähnlichkeitsindices
(Höchstwerte sind fettgedruckt, Minimalwerte unterstrichen)**

	Rekonensche Zahl	WAINSTEIN- Index	SÖRENSEN- Quotient
Fulderaue (O)	0,768	27,581	52,830
Fulderaue (W)	0,583	21,994	54,795
Winkeler Aue	0,588	28,245	64,865
Ingelheim (IN)	0,644	35,340	70,886
Ingelheim (GH)	<u>0,547</u>	<u>18,677</u>	<u>50,909</u>

Der Weichholzauenwald nahe Ingelheim (IN) unterlag während des Untersuchungszeitraumes zwischen 2001 und 2005 den wenigsten Veränderungen. Hier erreichten zwei der drei untersuchten Indices ihren Höchstwert. Das benachbarte Hartholzgebiet (GH) wies hingegen bei allen drei Indices den Minimalwert auf und hat sich demnach in den vier zugrundeliegenden Jahren am stärksten verändert.

3.1.6.2 Vergleich der Inzidenzhäufigkeiten

Mit Hilfe des gepaarten t-Tests wurden die Mittelwerte der Inzidenzhäufigkeiten der Arten auf den einzelnen Flächen verglichen.

Während eine Art im Jahr 2000 noch auf durchschnittlich 1,74 der vier Flächen zu finden war, war sie 2005 nur noch auf 1,46 anzutreffen. Dieses Ergebnis war lediglich marginal signifikant ($p=0,056$). 2001 fand man durchschnittlich eine Art noch auf 2,14 der nun fünf Flächen, 2002 nur noch auf 1,79 ($p=0,046$).

Eine Art der Roten Liste Rheinland-Pfalz war 2000 auf durchschnittlich 1,70 Flächen vertreten, wohingegen 2005 nur auf 1,15. Auch dieser Artenrückgang war signifikant ($p=0,016$). 2001 fand man eine solche Art immerhin auf zwei der fünf beprobten Areale, 2005 nur noch auf 1,35 ($p=0,054$).

Für die Rote Liste der in Deutschland gefährdeten Laufkäferarten ergaben sich in diesem Zusammenhang keine signifikanten Ergebnisse. Beim Vergleich der Jahre 2000 und 2005 schienen die Häufigkeiten von 1,35 auf 0,87 der fünf gemeinsamen Flächen zu sinken. Das Ergebnis konnte aber nicht bestätigt werden ($p=0,077$). Der Vergleich zwischen 2001 und 2005 lieferte mit $p=0,234$ keinerlei Hinweise auf eine mögliche Veränderung.

3.2 Populationsgenetik

3.2.1 *Agonum afrum*

Insgesamt wurden 151 Individuen des Dunklen Glanzflachläufers aus neun Populationen genetisch untersucht. Aufgrund der nur geringen DNA-Konzentrationen im Extrakt beschränkte sich die Analyse auf die Verwendung von fünf Primern (Tab. 9/ Kap. 2.5.6.1). Die Tiere stammten aus den Jahren 2002 bis 2004.

3.2.1.1 Allelfrequenzen

Um zu testen, ob und in welchem Ausmaß sich die Bandenhäufigkeiten der einzelnen Populationen voneinander unterscheiden, wurde ein RxC-Test durchgeführt, der die Allelfrequenzen der neun Populationen paarweise miteinander vergleicht.

Tabelle 18: Paarweiser Vergleich der Allelfrequenzen der neun Populationen von *Agonum afrum* nach RAYMOND&ROUSSET (1995) mit Gesamtdaten und 95%-Kriterium (I) (angegeben ist die Irrtumswahrscheinlichkeit p, grau hinterlegt sind signifikante Ergebnisse; fettgedruckt: Signifikanzen nach Bonferroni-Korrektur/ oberhalb der Diagonalen: Vergleich der Gesamtdaten; unterhalb: 95%-Kriterium (I); schwarz: Hartholzauen/rot: Weichholzauen)

INSEL					UFER							
					links				rechts			
					GA	IN	GH	MO	WG	G		
INSEL	FW	*	>0,9999	>0,9999	>0,9999	0,9921	0,2887	>0,9999	0,9651	0,9975		
	FO	>0,9999	*	>0,9999	>0,9999	>0,9999	>0,9999	>0,9999	>0,9999	>0,9999		
	W	>0,9999	>0,9999	*	>0,9999	>0,9999	>0,9999	>0,9999	>0,9999	>0,9999		
UFER	links	GA	0,9996	>0,9999	>0,9999	*	>0,9999	>0,9999	>0,9999	0,9999		
		IN	0,8977	>0,9999	>0,9999	>0,9999	*	>0,9999	0,9757	>0,9999	0,5107	
		GH	0,1096	>0,9999	>0,9999	>0,9999	>0,9999	*	0,4289	0,9998	0,0083	
	rechts	MO	>0,9999	>0,9999	>0,9999	0,9987	0,8967	0,1861	*	0,9430	0,9910	
		WG	0,8896	>0,9999	>0,9999	>0,9999	>0,9999	>0,9999	0,9975	0,8391	*	0,9995
		G	0,9818	>0,9999	>0,9999	0,9967	0,1895	0,0006	0,9418	0,9925	*	

Tabelle 19: Paarweiser Vergleich der Allelfrequenzen der neun Populationen von *Agonum afrum* nach RAYMOND&ROUSSET (1995) unter 95%-Kriterium (II) (angegeben ist die Irrtumswahrscheinlichkeit p, grau hinterlegt sind signifikante Ergebnisse; fettgedruckt: Signifikanzen nach Bonferroni-Korrektur; schwarz: Hartholzauen/rot: Weichholzauen)

		INSEL			UFER						
		FW	FO	W	links				rechts		
					GA	IN	GH	MO	WG	G	
INSEL	FW	*									
	FO	>0,9999	*								
	W	>0,9999	>0,9999	*							
UFER	links	GA	0,9008	>0,9999	>0,9999	*					
		IN	0,2005	>0,9999	>0,9999	>0,9999	*				
		GH	0,0028	>0,9999	0,9947	0,9897	0,9999	*			
	rechts	MO	>0,9999	>0,9999	>0,9999	0,9702	0,1878	0,0087	*		
		WG	0,4351	>0,9999	>0,9999	0,9999	0,9804	0,7226	0,2233	*	
		G	0,7166	>0,9999	>0,9999	0,7793	0,0012	<0,0001	0,5054	0,5606	*

Die Ergebnisse des RxC-Tests machen sehr stark deutlich, dass nur wenige Unterschiede in den Allelfrequenzen der einzelnen Populationen existierten (Tab.18 und 19). Lediglich die beiden Ingelheimer Flächen (IN und GH) unterschieden sich von dem Gebiet am Ginsheimer Altrhein (G) unter Berücksichtigung des 95%-Kriteriums (II) auch noch nach der Korrektur laut Bonferroni signifikant ($p=0,0012$ bzw. $p<0,0001$).

Eine Gruppierung der Populationen in Weichholzauen- und Hartholzauengebiete bzw. Insel- und Uferflächen zeigte signifikante Unterschiede in den Allelfrequenzen zwischen den jeweiligen Gruppen ($p=0,0032$ bzw. $p=0,0012$), die zumindest beim 95%-Kriterium (II) auch den Bonferroni-Korrekturen standhielten ($p<0,0001$).

Der Vergleich der Allelfrequenzen der einzelnen Jahre der jeweiligen Populationen brachte keine signifikanten Änderungen.

3.2.1.2 Genetische Distanzen und Identitäten nach NEI (1978)

Ein zusätzlicher Vergleich der Populationen erfolgte mit Hilfe der genetischen Distanzen und Identitäten nach NEI (1978). Die dazugehörigen Werte für die vorliegende Art sind Tabelle 20 zu entnehmen.

Tabelle 20: Genetische Distanzen und Identitäten nach NEI (1978) der Art *Agonum afrum*
(Distanzen unterhalb und Identitäten oberhalb der Diagonalen; Höchstwerte fettgedruckt; Minimalwerte unterstrichen; schwarz: Hartholzauen/rot: Weichholzauen)

INSEL					UFER						
					links				rechts		
					GA	IN	GH	MO	WG	G	
INSEL	FW	*	0,9899	0,9965	0,9965	0,9944	0,9935	0,9988	0,9966	0,9943	
	FO	0,0102	*	0,9943	0,9866	0,9864	<u>0,9840</u>	0,9909	0,9894	0,9962	
	W	0,0035	0,0057	*	0,9949	0,9943	0,9902	0,9980	0,9937	0,9965	
UFER	links	GA	0,0035	0,0115	0,0051	*	0,9982	0,9968	0,9972	0,9982	0,9934
		IN	0,0056	0,0137	0,0057	0,0018	*	0,9977	0,9950	0,9968	0,9898
		GH	0,0065	0,0162	0,0098	0,0032	0,0023	*	0,9934	0,9958	0,9884
		MO	<u>0,0012</u>	0,0092	0,0020	0,0028	0,0050	0,0066	*	0,9957	0,9945
	rechts	WG	0,0034	0,0107	0,0064	0,0018	0,0032	0,0042	0,0043	*	0,9929
		G	0,0057	0,0038	0,0036	0,0066	0,0103	0,0116	0,0056	0,0071	*

Beim Betrachten der Werte fällt zum einen auf, dass die genetischen Distanzen bei allen Vergleichen sehr gering waren. Das Maximum lag bei 0,0162 (Fulderaue FO und Ingelheim GH). Zum anderen blieb auch der Unterschied zwischen Maximal- und Minimal-Wert sehr klein. Die beiden Orte mit der höchsten Identität (Mombacher Rheinufer MO und Fulderaue FW) wiesen demnach eine genetische Distanz von 0,0012 auf (Tab.20).

Die ausgehend von diesen Daten durchgeführte Clusteranalyse (Abb.42) ließ keine sehr eindeutige Aufteilung erkennen. Die drei Weichholzaueengebiete auf der Fulderaue (FW), der Winkeler Aue (W) und am Mombacher Rheinufer (MO) bildeten ein eigenes Cluster. Einen weiteren Hauptast im Diagramm zeigten die Uferbereiche der Festlandflächen Gaulsheim (GA), Ingelheim (IN+GH) und Winkel-Geisenheim (WG). Das letzte der hier untersuchten Inselgebiete (FO) bildete mit der Weichholzaue am Ginsheimer Altrhein (G) einen eigenen Ast, der im Vergleich zu den anderen relativ isoliert erschien.

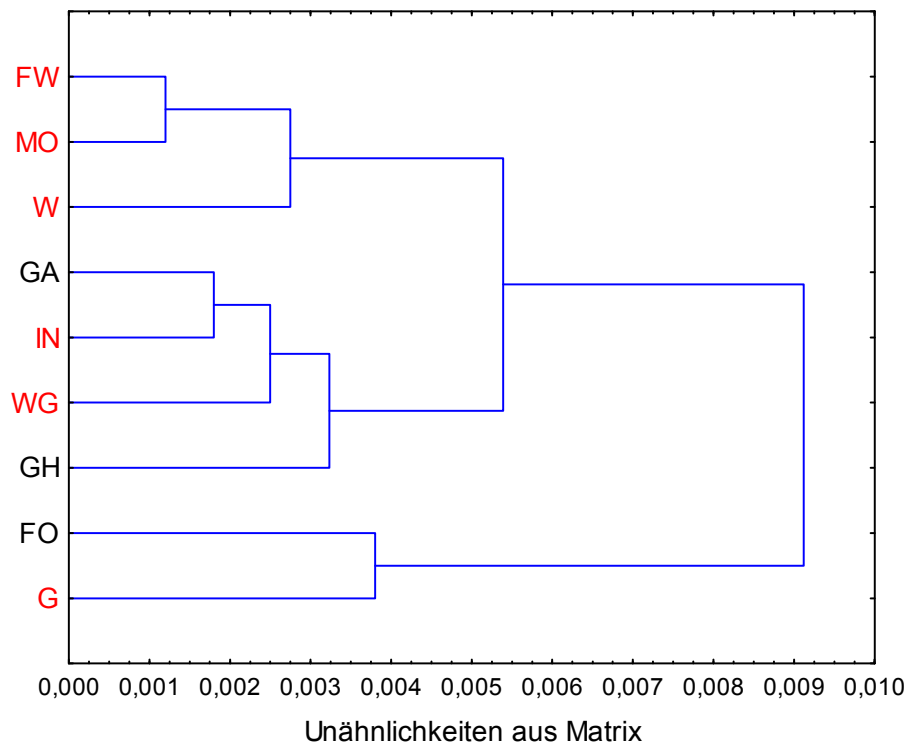


Abbildung 42: UPGMA- Clusterdiagramm für *Agonum afrum* basierend auf den genetischen Distanzen nach NEI (1978) (schwarz: Hartholzaunen/rot: Weichholzaunen)

Der Mantel-Test erbrachte kein signifikantes Ergebnis ($p=0,5290$). Daher schienen genetische und geographische Distanzen voneinander unabhängig.

3.2.1.3 Heterozygotie und Polymorphiegrad

Zur Bestimmung der Heterogenität der Populationen berechnete ich aus den Rohdaten die Heterozygotie, den Polymorphiegrad und den Polymorphiegrad unter der Voraussetzung des 95%-Kriteriums. Die entsprechenden Werte für die Gesamtpopulationen sind in Tabelle 21 dargestellt.

Tabelle 21: Heterogenität der *Agonum afrom*-Populationen
(angegeben sind Heterozygotie, Polymorphiegrad [%] und Polymorphiegrad unter 95%-Kriterium [%]; schwarz: Hartholzaunen; rot: Weichholzaunen)

		Heterozygotie	Polymorphiegrad [%]	Polymorphiegrad (95%) [%]
INSEL	FW	0,1234	82,0628	47,0852
	FO	0,0800	28,6996	28,6996
	W	0,1018	36,7713	36,7713
UFER	GA	0,0891	70,8520	35,4260
	IN	0,1173	82,0628	39,9103
	GH	0,1050	73,5426	36,7713
	MO	0,1254	82,0628	44,3946
	WG	0,0834	68,1614	31,3901
	G	0,0990	62,7803	34,9776

Die errechneten Werte wurden wieder nach Lage und Auentyp der Untersuchungsflächen gruppiert und die Mittelwerte miteinander verglichen. In der Gegenüberstellung der Insel- und Festlandflächen ergab sich so ein zumindest marginal signifikanter Unterschied im Hinblick auf den Polymorphiegrad ($p=0,0809$). Demnach war dieser Wert in den Inselgebieten (MW=49,18%) geringer als auf dem Festland (MW=73,24%). Sowohl für die Heterozygotie als auch für den Unterschied zwischen Weichholz- und Hartholzaue erzielte ich keine signifikanten Werte.

Ferner zeigten die Entfernung der Flächen zum nächstgelegenen Ufer und die Fanghäufigkeit von *Agonum afrom* auf den einzelnen Arealen keine Abhängigkeiten von der hier gemessenen Heterogenität. Hingegen stieg die Fanghäufigkeit (pro 100 Fangtage) dieser Art mit dem Uferabstand der Untersuchungsflächen an ($p=0,0005$). In den Vergleich der Heterogenitätswerte zwischen den drei Untersuchungsjahren wurden nur die Flächen einbezogen, auf welchen auch in allen Jahren Individuen der Art gefangen wurden.

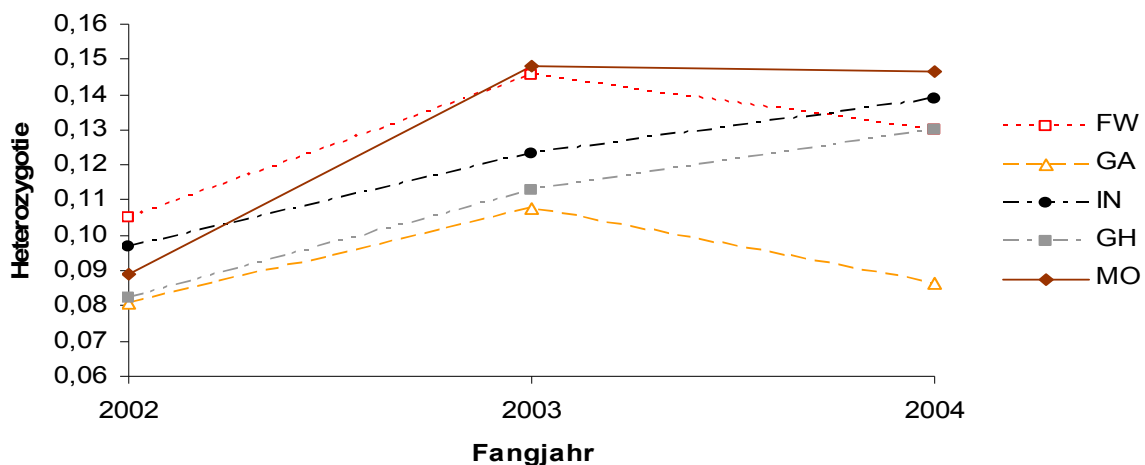


Abbildung 43: Jahresvergleich der Heterozygotie von *Agonum afrom*

Auf allen der fünf dargestellten Flächen nahm die Heterozygotie der Populationen im Jahr 2003 zu. Auch 2004 zeigten die beiden Ingelheimer Flächen (IN und GH) noch einen Zuwachs, während der Wert in der Weichholzaue der Fulderaue (FW) und bei Gaulsheim (GA) abnahm und am Mombacher Rheinufer (MO) nahezu gleich blieb (Abb.43).

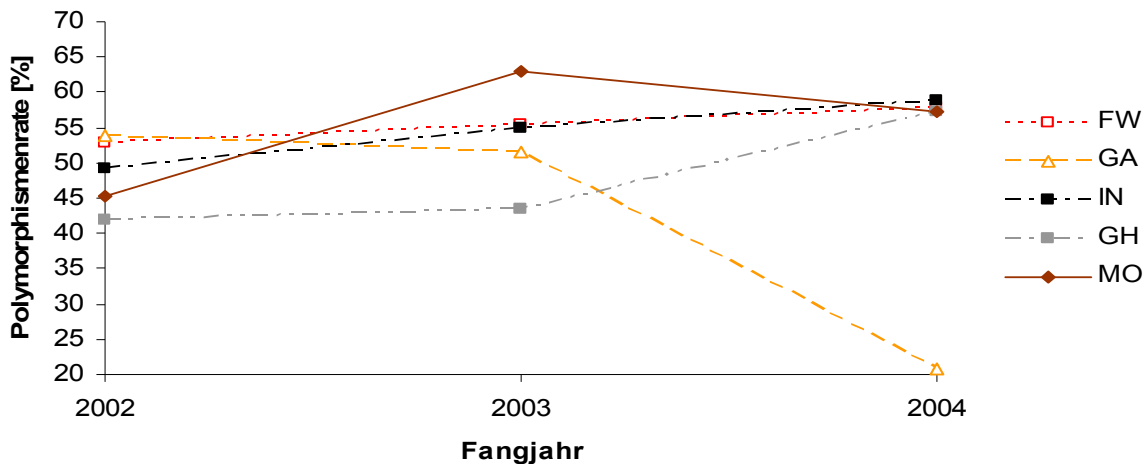


Abbildung 44: Jahresvergleich der Polymorphismenrate von *Agonum afrum*

Im Falle der Polymorphie blieben die Werte zwischen 2002 und 2003 auf allen Flächen mit Ausnahme des Mombacher Rheinufers nahezu konstant. Die beiden Areale bei Ingelheim (IN und GH) und die Weichholzfläche auf der Fulderaue (FW) konnten dann 2004 einen leichten Zuwachs verzeichnen. Die starke Abnahme der Polymorphismenrate der Population bei Gaulsheim (GA) in diesem Jahr ist wohl darauf zurückzuführen, dass in diesem Jahr nur zwei Individuen gefangen wurden. Am Mombacher Rheinufer (MO) nahm der Wert des Polymorphiegrades 2003 zunächst deutlich zu und im darauffolgenden Jahr wieder geringfügig ab (Abb.44).

Die Einflüsse des Hochwassergeschehens, gemessen an den Kenndaten der jeweiligen Pegelstände, auf die Heterogenität der einzelnen Populationen wurden wieder mit Hilfe der Produkt-Moment-Korrelation quantifiziert. Die genauen Ergebnisse sind Tabelle A15 und A16 im Anhang zu entnehmen. Lediglich auf Seiten der Heterozygotie ließen sich hier signifikante Ergebnisse erzielen. Je höher die Anzahl der Tage über Normalstand ($r=-0,7273/p=0,001$) bzw. über dem Hochwasserstand ($r=-0,7461/p=0,001$) im Sommer, desto geringer war die Heterozygotie von *Agonum afrum* im Untersuchungsgebiet. Die maximale Anzahl zusammenhängender

Tage über ($r=0,7479/p=0,001$) bzw. unter ($r=0,6297/p=0,007$) dem Pegelmittelstand im Winter hatte eine gegenteilige Wirkung, das heißt, je mehr Tage desto höher die Heterozygotie.

3.2.2 *Nebria brevicollis*

Im Falle des Gewöhnlichen Dammläufers gingen insgesamt 118 Individuen aus sieben Populationen in die Analyse ein. Sie wurden in den Jahren 2002 bis 2005 gefangen. Innerhalb dieser Untersuchung kamen 11 Primer zum Einsatz (vgl. Tab.9).

3.2.2.1 Allelfrequenzen

Tabelle 22: Paarweiser Vergleich der Allelfrequenzen der sieben Populationen von *Nebria brevicollis* nach RAYMOND&ROUSSET (1995) mit Gesamtdaten und 95%-Kriterium (I) (angegeben ist die Irrtumswahrscheinlichkeit p, grau hinterlegt sind signifikante Ergebnisse; fettgedruckt: Signifikanzen nach Bonferroni-Korrektur/ oberhalb der Diagonalen: Vergleich der Gesamtdaten; unterhalb: 95%-Kriterium (I); schwarz: Hartholzauen/rot: Weichholzauen)

		INSEL				UFER links		
		R	FW	FO	W	GA	IN	GH
INSEL	R	*	0,0618	0,2156	0,3053	0,9740	0,7824	>0,9999
	FW	0,0398	*	>0,9999	>0,9999	>0,9999	>0,9999	>0,9999
	FO	0,1876	>0,9999	*	>0,9999	>0,9999	>0,9999	>0,9999
	W	0,1887	>0,9999	>0,9999	*	>0,9999	>0,9999	>0,9999
UFER links	GA	0,9400	>0,9999	>0,9999	>0,9999	*	>0,9999	>0,9999
	IN	0,7126	>0,9999	>0,9999	>0,9999	>0,9999	*	>0,9999
	GH	>0,9999	>0,9999	>0,9999	>0,9999	>0,9999	>0,9999	*

Tabelle 23: Paarweiser Vergleich der Allelfrequenzen der sieben Populationen von *Nebria brevicollis* nach RAYMOND&ROUSSET (1995) unter 95%-Kriterium (II) (angegeben ist die Irrtumswahrscheinlichkeit p, grau hinterlegt sind signifikante Ergebnisse; fettgedruckt: Signifikanzen nach Bonferroni-Korrektur/ schwarz: Hartholzauen/rot: Weichholzauen)

		INSEL				UFER links		
		R	FW	FO	W	GA	IN	GH
INSEL	R	*						
	FW	<0,0001	*					
	FO	<0,0001	0,9999	*				
UFER links	W	0,0002	>0,9999	0,9942	*			
	GA	0,1478	>0,9999	0,9233	>0,9999	*		
	IN	0,0027	0,9972	0,9556	>0,9999	>0,9999	*	
	GH	>0,9999	>0,9999	>0,9999	>0,9999	>0,9999	>0,9999	*

Ebenfalls bei dieser Art zeigten sich erst bei der Anwendung des 95%-Kriteriums (II) einige Unterschiede, die auch nach sequentieller Bonferroni-Korrektur noch Signifikanzen aufwiesen (Tab.22 und 23). Nur die *Nebria brevicollis*-Population der

Rüdesheimer Aue (R) unterschied sich signifikant von einigen der restlichen Untersuchungsflächen (Fulderaue (FW und FO); Winkeler Aue (W); Ingelheim (IN)). Im Hinblick auf den Auentyp ergaben sich signifikante Veränderungen der Allelfrequenzen in Weichholz- und Hartholzaue ($p=0,0486$). Diese hielten den Korrekturen nach Bonferroni unter Bezugnahme des 95%-Kriteriums (II) ebenso stand ($p<0,0001$). Die Lage der Populationen auf Insel oder Festland beeinflussten die Allelfrequenzen von *Nebria brevicollis* nicht ($p=0,7336$).

Beim Vergleich der Allelfrequenzen der einzelnen Populationen zwischen den verschiedenen Untersuchungsjahren fielen vor allem zwei Flächen durch signifikante Veränderungen auf. Die Allelfrequenzen der Laufkäferpopulation im Hartholzauenwald der Fulderaue (FO) des Jahres 2003 unterschied sich signifikant von der des darauffolgenden Jahres ($p=0,0001$). Die gleiche Situation fand ich im Weichholzgebiet nahe Ingelheim (IN) ($p=0,0156$).

3.2.2.2 Genetische Distanzen und Identitäten nach NEI (1978)

Tabelle 24: Genetische Distanzen und Identitäten nach NEI (1978) der Art *Nebria brevicollis*
(Distanzen unterhalb und Identitäten oberhalb der Diagonalen; Höchstwerte fettgedruckt; Minimalwerte unterstrichen; schwarz: Hartholzaunen/rot: Weichholzaunen)

		INSEL				UFER		
		R	FW	FO	W	GA	links IN	GH
INSEL	R	*	0,9907	0,9914	0,9917	0,9903	0,9916	<u>0,9849</u>
	FW	0,0093	*	0,9978	0,9979	0,9980	0,9985	0,9955
	FO	0,0086	0,0022	*	0,9972	0,9965	0,9978	0,9937
	W	0,0084	0,0021	0,0028	*	0,9974	0,9985	0,9938
UFER	links	GA	0,0097	0,0020	0,0035	0,0026	*	0,9974
		IN	0,0085	<u>0,0015</u>	0,0022	<u>0,0015</u>	0,0026	*
		GH	0,0152	0,0045	0,0064	0,0062	0,0080	0,0058

Die genetischen Distanzen ließen auch bei *Nebria brevicollis* keine großen Werte erkennen (Tab.24). Mit einem Maximum von 0,0152 (Rüdesheimer Aue, R und Ingelheim, GH) und einem Minimum von 0,0015 (Ingelheim, IN und Fulderaue, FW sowie Winkeler Aue, W) blieb das zwischenliegende Intervall wiederum sehr klein.

Die Clusteranalyse anhand der so errechneten Werte (Abb.45) zeigte in diesem Fall eine klare Abspaltung der Rüdesheimer Aue (R) von allen anderen Gebieten. Des Weiteren erkannte man die deutlich isolierte Stellung des Hartholzaungebietes bei Ingelheim (GH) im Diagramm. Dies ist jedoch mit der geringeren Anzahl an Individuen dieser Population im Vergleich zu den anderen zu relativieren. Die verbleibenden Flächen gliederten sich eindeutig in Weichholzaunen- und Hartholz-

auenpopulationen, wobei die Weichholzaunenpopulationen den geringsten Abstand zueinander aufwiesen.

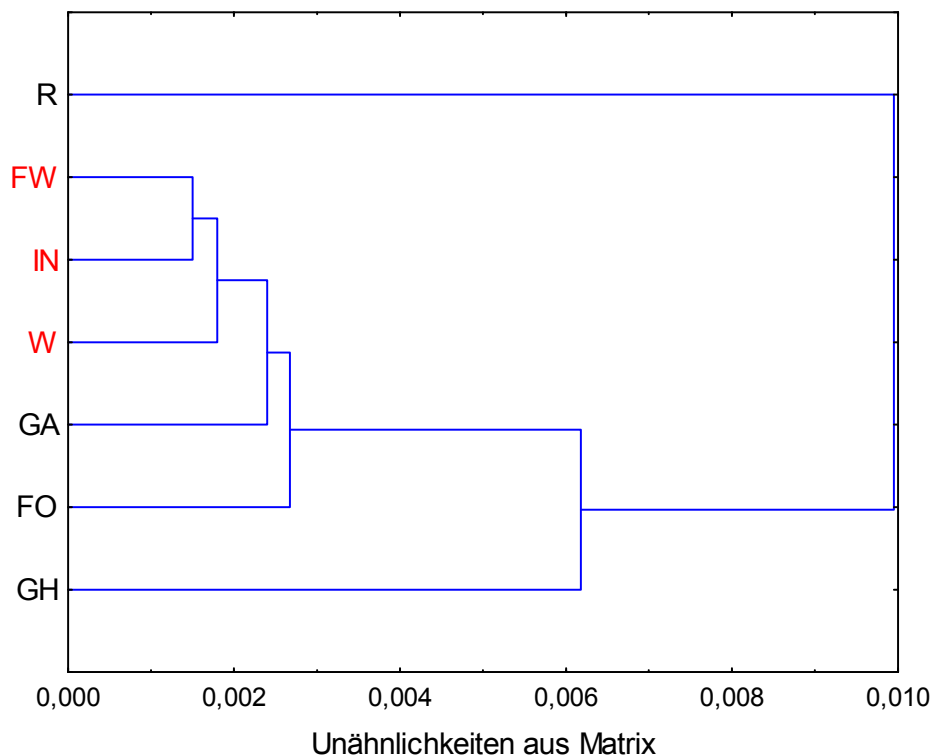


Abbildung 45: UPGMA-Clusterdiagramm für *Nebria brevicollis* basierend auf den genetischen Distanzen nach NEI (1978) (schwarz: Hartholzaunen; rot: Weichholzaunen)

Eine Abhängigkeit zwischen geographischen und genetischen Distanzen konnte mit Hilfe des Mantel-Tests für die hier untersuchten Populationen nachgewiesen werden ($r=0,6575/p=0,0250$).

3.2.2.3 Heterozygotie und Polymorphiegrad

Tabelle 25: Heterogenität der *Nebria brevicollis* -Populationen (angegeben sind Heterozygotie, Polymorphiegrad [%] und Polymorphiegrad unter 95%-Kriterium [%]; schwarz: Hartholzaunen; rot: Weichholzaunen)

		Heterozygotie	Polymorphiegrad [%]	Polymorphiegrad (95%) [%]
INSEL	R	0,1028	75,1843	50,6143
	FW	0,1208	80,5897	42,7518
	FO	0,1100	76,1671	40,2948
	W	0,0973	71,7445	37,3464
UFER links	GA	0,1066	63,3907	34,8894
	IN	0,0967	70,7617	43,2432
	GH	0,0968	29,2383	29,2383

Die hier aufgeführten Werte für Heterozygotie (H) und Polymorphismenrate (P) der *Nebria brevicollis*- Populationen im Untersuchungsgebiet wichen in Bezug auf ihre

Lage auf Insel oder Ufer ($p_H=0,2966$; $p_P=0,1065$) und ihren Auentyp ($p_H=0,9101$; $p_P=0,3592$) nicht signifikant voneinander ab.

Eine Abhängigkeit der Heterogenität der Populationen von der Entfernung der Untersuchungsfläche zum nächsten Ufer ließ sich hinsichtlich der Polymorphismenrate zumindest tendenziell erarbeiten. Je weiter das untersuchte Areal vom Ufer entfernt lag, desto kleiner wurde der Anteil polymorpher Loci ($r=-0,7122/p=0,0726$). Hierbei bleibt jedoch wiederum zu beachten, dass die Population des Hartholzauenwaldes bei Ingelheim aus nur vier Individuen bestand. Schloß man diese aus der Analyse aus, ging auch die Signifikanz des Ergebnisses verloren.

Die Fanghäufigkeit hatte auch bei *Nebria brevicollis* weder einen Einfluss auf die Heterozygotie ($p=0,2571$) noch auf den Polymorphiegrad ($p=0,1069$) der einzelnen Populationen. Außerdem konnte die Abhängigkeit der Fanghäufigkeit pro 100 Fangtagen von dem Abstand der Flächen zum Ufer in diesem Fall nicht belegt werden ($p=0,1288$).

Die Grundlage für den Vergleich der Heterogenität zwischen den einzelnen Untersuchungsjahren bildeten nur die Populationen, von welchen in mindestens drei aufeinanderfolgenden Jahren eine genügende Anzahl an Individuen erfasst wurde.

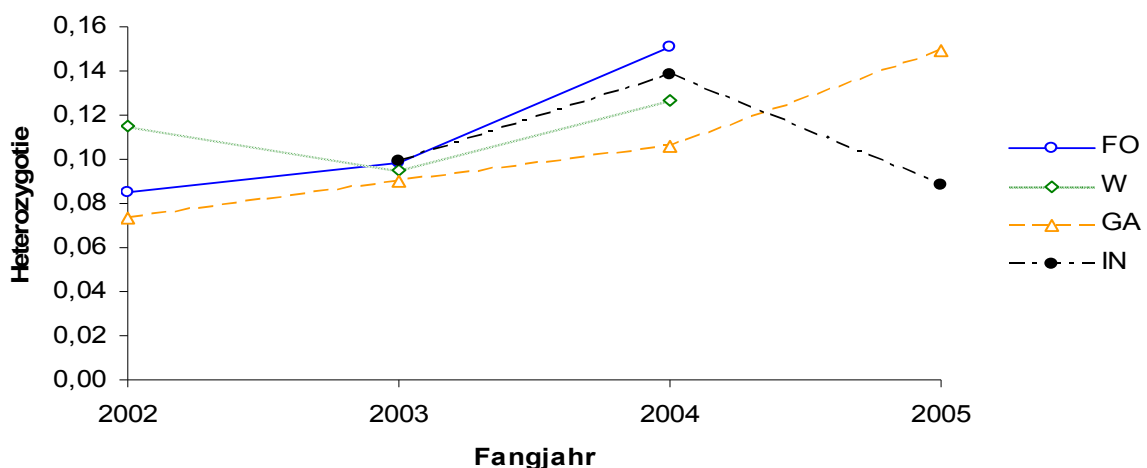


Abbildung 46: Jahresvergleich der Heterozygotie von *Nebria brevicollis*

Die Heterozygotie der Populationen in allen in Abbildung 46 dargestellten Gebieten stieg zwischen den Jahren 2003 und 2004 deutlich an. Zuvor verhielten sich die Populationen auf Winkeler Aue (W) und Fulderaue (FO) sowie bei Gaulsheim (GA) unterschiedlich. Der Wert der Heterozygotie lag in der Weichholzaue (W) 2002

höher, in den Hartholzauen (FO, GA) dagegen tiefer als 2003. Im Jahr 2005 sanken die Werte der Ingelheimer Population (IN) wieder, wohingegen Gaulsheim (GA) einen Zuwachs verzeichnen konnte (Abb.46).

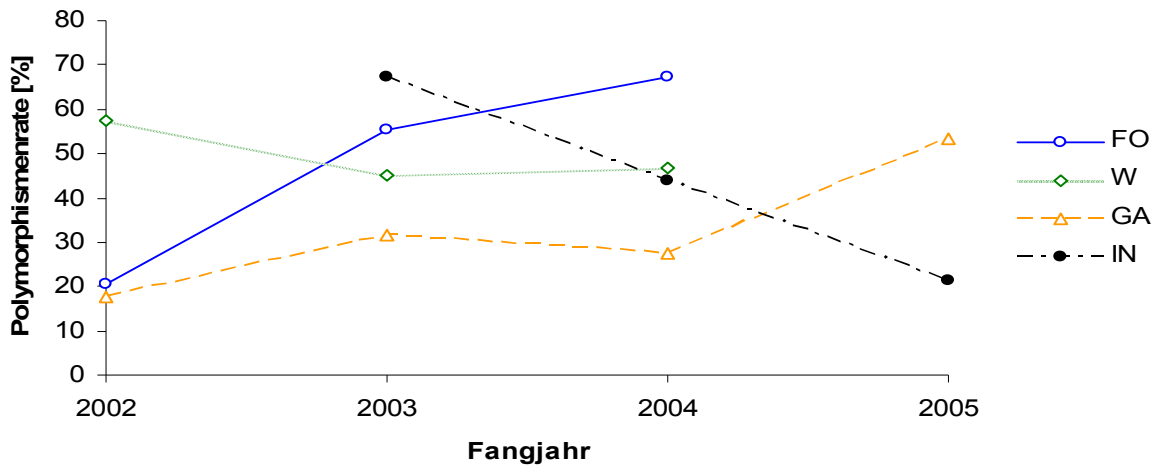


Abbildung 47: Jahresvergleich der Polymorphismenrate von *Nebria brevicollis*

Die Polymorphismenraten von drei der vier untersuchten Populationen blieben in den Jahren 2003 und 2004 fast gleich (Abb.47). Zwischen 2002 und 2003 stiegen sie in den Hartholzauenwäldern der Fulderaue (FO) und bei Gaulsheim (GA) mehr oder weniger deutlich an, und sanken auf der Winkeler Aue (W) geringfügig ab.

Eine Ausnahmestelle stellt hier die Population im Weichholzgebiet bei Ingelheim (IN) dar. Hier nahm der Anteil der polymorphen Loci von 2003 bis 2005 fast linear ab.

Wie schon im Fall von *Agonum afrum*, so schienen auch bei *Nebria brevicollis* die Polymorphismenraten von den Kenndaten der zugehörigen Pegelstände unbeeinflusst (Tab. A15 und A16, Anhang). Nur hinsichtlich der Heterozygotie konnte ich einige Abhängigkeiten erkennen. So sank die Heterozygotie mit zunehmender Anzahl zusammenhängender Tage unter dem Pegelmittelwert im Sommer ($r=-0,4967/p=0,031$) und mit größer werdendem Pegelmaximalstand im Winter ($r=-0,5176/p=0,023$). Des Weiteren hatte der Anteil der Tage über dem Pegelmittelwert an den Gesamttagen im Winter einen positiven Einfluss auf diesen Wert ($r=0,5186/p=0,023$).

3.2.3 *Oxypselaphus obscurus*

Innerhalb der Diplomarbeit von Jessica AUTH (2005) wurden insgesamt 147 Individuen des Sumpf-Enghalsläufers aus den sieben Daueruntersuchungsflächen mittels neun verschiedener Primer genetisch untersucht. Die Tiere stammten aus den Fängen der Jahre 2002 bis 2004.

In dieser Arbeit konnten jedoch keine Wirkungen von Überflutungen auf die populationsgenetische Struktur dieses Carabiden nachgewiesen werden.

Die Analysen zeigten, dass sich alle sieben Populationen in der Verteilung ihrer Allelfrequenzen nicht signifikant unterschieden und daher alle eine sehr hohe genetische Identität aufwiesen. Weiterhin konnte keine Änderung der genetischen Struktur der einzelnen Populationen während des Untersuchungszeitraumes erfasst werden.

Auch der Vergleich von Heterozygotie und Polymorphie zwischen Weichholz- und Hartholzaue bzw. Insel- und Festlandarealen brachte keine signifikanten Unterschiede. Die Abhängigkeit der beiden Werte von der Entfernung der Untersuchungsfläche von Festland bzw. von der Fanghäufigkeit dieses Laufkäfers war nicht signifikant festzustellen.

Aufgrund der Annahme, dass sich die sieben Daueruntersuchungsflächen hinsichtlich ihres Hochwassergeschehens und Überflutungsregimes noch zu sehr ähnelten, habe ich innerhalb meiner Arbeit nun diese Ergebnisse durch die Analyse zweier weiterer Populationen von Ilmenaue und Winkel-Geisenheim ergänzt.

Dies führte jedoch dazu, dass sich fortan in allen Untersuchungen nur noch diese beiden Gebiete deutlich von den anderen abgrenzten.

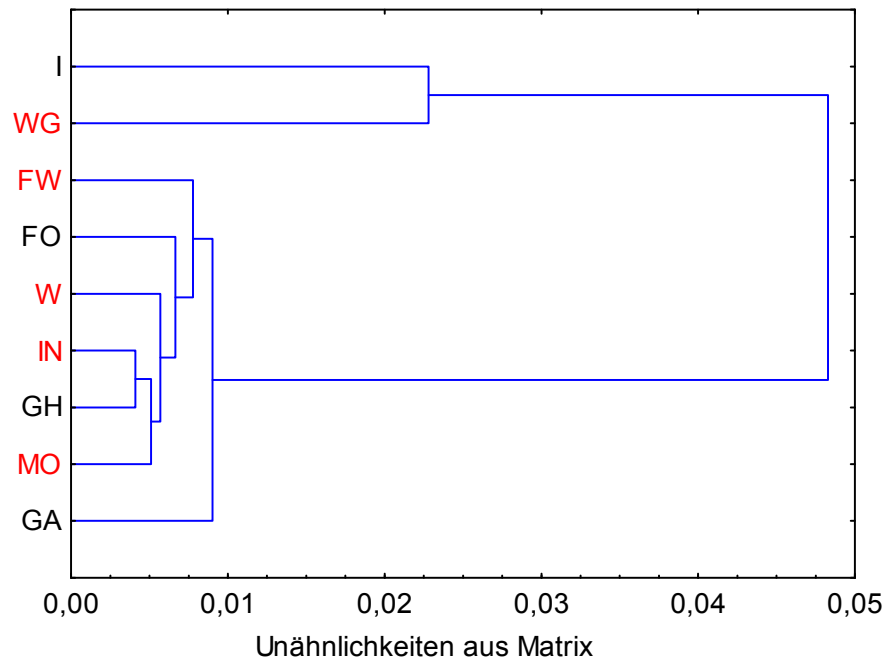


Abbildung 48: UPGMA-Clusterdiagramm für *Oxypselaphus obscurus* basierend auf den genetischen Distanzen nach NEI (1978) (schwarz: Hartholzauen; rot: Weichholzauen)

Abhängigkeiten von Heterozygotie und Polymorphismenraten gegenüber den Faktoren der abiotischen Umwelt konnten auch von mir nicht herausgestellt werden.

Aufgrund der Unsicherheit, ob die deutliche Abspaltung der beiden neu untersuchten Gebiete nun tatsächlich auf Wirkung des Hochwassergeschehens zurückzuführen ist oder aber nur durch die subjektiven Auswertungsmethoden durch zwei unterschiedliche Personen hervorgerufen wurden, bleibt diese Art von anschließenden Analysen ausgeschlossen. Daher wird auch hier nicht weiter auf detaillierte Ergebnisse eingegangen.

3.2.4 *Platynus assimilis*

Der weitverbreitete und auch im Untersuchungsgebiet hochdominante Schwarze Enghalsläufer stellte mit 14 Populationen den größten Datensatz der genetischen Untersuchung. Insgesamt dienten von dieser Art 287 Individuen mittels 12 verschiedenen Primern als Grundlage der RAPD-Analyse. Die Tiere stammten aus den Jahren 2002 bis 2004.

3.2.4.1 Allelfrequenzen

Tabelle 26: Paarweiser Vergleich der Allelfrequenzen der 14 Populationen von *Platynus assimilis* nach RAYMOND&ROUSSET (1995) mit Gesamtdaten und 95%-Kriterium (I) (angegeben ist die Irrtumswahrscheinlichkeit p, grau hinterlegt sind signifikante Ergebnisse; fettgedruckt: Signifikanzen nach Bonferroni-Korrektur/ oberhalb der Diagonalen: Vergleich der Gesamtdaten; unterhalb: 95%-Kriterium (I); schwarz: Hartholzauen/rot: Weichholzauen)

		INSEL							UFER						
		R	I	FW	FO	W	MA	S	links				rechts		
									GA	IN	MO	J	WG	E	G
INSEL	R	*	>0,999	0,884	0,729	0,730	>0,999	>0,999	0,883	>0,999	0,713	0,934	>0,999	>0,999	>0,999
	I	>0,999	*	0,976	0,985	0,964	>0,999	>0,999	0,998	>0,999	0,946	0,752	>0,999	>0,999	>0,999
	FW	0,797	0,855	*	>0,999	>0,999	>0,999	0,064	>0,999	>0,999	>0,999	0,447	0,100	0,011	>0,999
	FO	0,516	0,896	>0,999	*	>0,999	0,998	0,149	>0,999	>0,999	>0,999	0,111	0,537	0,138	0,914
	W	0,471	0,795	>0,999	>0,999	*	>0,999	0,012	>0,999	>0,999	>0,999	0,338	0,367	0,009	0,983
	MA	>0,999	>0,999	>0,999	0,988	0,996	*	0,999	>0,999	>0,999	0,996	>0,999	>0,999	0,991	>0,999
	S	0,999	0,998	0,022	0,017	0,002	0,993	*	0,346	0,629	0,481	>0,999	>0,999	0,984	>0,999
UFER	GA	0,735	0,986	>0,999	>0,999	>0,999	0,999	0,168	*	>0,999	>0,999	0,989	0,958	0,530	>0,999
	IN	>0,999	>0,999	>0,999	>0,999	>0,999	>0,999	0,342	>0,999	*	>0,999	0,289	>0,999	0,999	>0,999
	MO	0,443	0,839	>0,999	>0,999	>0,999	0,968	0,280	>0,999	>0,999	*	0,039	0,597	0,008	0,919
	J	0,816	0,446	0,183	0,031	0,101	0,999	>0,999	0,943	0,067	0,007	*	>0,999	0,025	0,999
	WG	>0,999	>0,999	0,020	0,380	0,179	>0,999	0,998	0,862	>0,999	0,306	0,999	*	>0,999	>0,999
	E	>0,999	>0,999	0,002	0,019	0,002	>0,999	0,918	0,198	0,990	0,001	0,003	>0,999	*	0,999
	G	>0,999	>0,999	>0,999	0,744	0,915	>0,999	0,998	>0,999	>0,999	0,798	0,992	>0,999	0,981	*

Wie schon bei allen zuvor besprochenen Arten zeigten sich auch bei *Platynus assimilis* erst bei der Anwendung des 95%-Kriteriums (II) signifikante Unterschiede in den Allelfrequenzen der einzelnen Populationen, die auch dem sequentiellen Bonferroni-Test standhielten (Tab. 26 und 27).

Hier fällt besonders ins Auge, dass sich die auch geographisch am weitesten abseits gelegenen Gebiete bei Jockgrim (J) und auf der Sändcheninsel bei Nackenheim (S) von nahezu allen anderen Untersuchungsflächen unterschieden. Des Weiteren unterschieden sich die linksrheinischen und rechtsrheinischen Festlandgebiete untereinander nur im Ausnahmefall von den Vergleichen mit der weit entfernt gelegenen Fläche bei Jockgrim (J). Zwischen gegenüberliegenden Uferbereichen wurden jedoch auch schon auf kleinerer geographischer Distanz deutliche Differenzen in der Allelfrequenz sichtbar (Tab.27).

Tabelle 27: Paarweiser Vergleich der Allelfrequenzen der 14 Populationen von *Platynus assimilis* nach RAYMOND&ROUSSET (1995) unter 95%-Kriterium (II) (angegeben ist die Irrtumswahrscheinlichkeit p, grau hinterlegt sind signifikante Ergebnisse; fettgedruckt: Signifikanzen nach Bonferroni-Korrektur/ schwarz: Hartholzaunen/rot: Weichholzaunen)

		INSEL							UFER						
		R	I	FW	FO	W	MA	S	links				rechts		
INSEL	R	*							GA	IN	MO	J	WG	E	G
	I	>0,999	*												
	FW	<0,001	<0,001	*											
	FO	<0,001	<0,001	>0,999	*										
	W	<0,001	<0,001	>0,999	>0,999	*									
	MA	0,963	>0,999	<0,001	<0,001	<0,001	*								
	S	0,030	0,010	<0,001	<0,001	<0,001	0,005	*							
UFER	links	GA	<0,001	0,002	>0,999	>0,999	0,999	0,003	<0,001	*					
	IN	0,578	0,726	>0,999	>0,999	0,993	0,714	<0,001	>0,999	*					
	MO	<0,001	<0,001	>0,999	>0,999	>0,999	<0,001	<0,001	0,991	0,563	*				
	J	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	0,003	0,031	<0,001	<0,001	<0,001	*			
	rechts	WG	0,962	>0,999	<0,001	<0,001	<0,001	0,855	0,003	<0,001	0,058	<0,001	0,037	*	
	E	>0,999	>0,999	<0,001	<0,001	<0,001	0,692	<0,001	<0,001	0,121	<0,001	<0,001	>0,999	*	
	G	0,106	0,994	0,002	<0,001	<0,001	>0,999	0,052	0,011	0,337	<0,001	<0,001	0,799	0,069	*

Sowohl der Auentyp als auch die Lage der Untersuchungsflächen auf Insel- oder Festland hatten im Fall von *Platynus assimilis* einen Einfluss auf die Allelfrequenzen. So unterschieden sie sich zwischen Weichholz- und Hartholzaue ($p < 0,0001$) respektive zwischen Insel- und Festlandflächen ($p < 0,0001$) signifikant.

Der Vergleich der Allelfrequenzen der einzelnen Untersuchungsjahre auf den verschiedenen Flächen führte nur bei der Population nahe Gaulsheim (GA) zu Ergebnissen, die auch dem Bonferroni-Test standhielten. Demnach ließen sich dort Unterschiede zwischen 2002 und 2004 erkennen ($p = 0,0002$).

Ein zusätzlicher RxC-Test brachte die Abhängigkeit der Allelfrequenzen vom Geschlecht des Individuums näher. Dieser wurde bei allen Arten und allen Populationen durchgeführt. Jedoch nur im Falle der *Platynus assimilis*- Population bei Winkel-Geisenheim (WG) wichen die Allelfrequenzen von männlichen und weiblichen Individuen signifikant voneinander ab ($p = 0,004$).

3.2.4.2 Genetische Distanzen und Identitäten nach NEI (1978)

Tabelle 28: Genetische Distanzen und Identitäten nach NEI (1978) der Art *Platynus assimilis*
 (Distanzen unterhalb und Identitäten oberhalb der Diagonalen; Höchstwerte fettgedruckt;
 Minimalwerte unterstrichen; schwarz: Hartholzauen/rot: Weichholzauen)

		INSEL							UFER							
		R	I	FW	FO	W	MA	S	links				rechts			
									GA	IN	MO	J	WG	E	G	
INSEL	R	*	0,999	0,993	0,993	0,993	0,997	0,994	0,994	0,997	0,991	0,992	0,999	0,999	0,995	
	I	<u>0,001</u>	*	0,993	0,993	0,993	0,998	0,994	0,995	0,997	0,992	0,991	0,999	0,999	0,997	
	FW	0,007	0,007	*	0,999	0,999	0,994	0,992	0,998	0,997	0,999	0,990	0,993	0,992	0,994	
	FO	0,007	0,007	0,001	*	0,999	0,993	0,992	0,998	0,998	0,998	0,990	0,994	0,992	0,992	
	W	0,007	0,007	0,001	0,001	*	0,994	0,992	0,997	0,996	0,998	<u>0,989</u>	0,992	0,991	0,993	
	MA	0,003	0,002	0,007	0,007	0,006	*	0,996	0,994	0,996	0,993	0,993	0,997	0,996	0,998	
	S	0,006	0,006	0,008	0,009	0,008	0,004	*	0,993	0,992	0,993	0,995	0,994	0,992	0,997	
UFER	links	GA	0,006	0,006	0,002	0,002	0,003	0,006	0,007	*	0,997	0,997	0,993	0,995	0,994	0,994
		IN	0,003	0,003	0,003	0,002	0,004	0,004	0,008	0,003	*	0,996	0,991	0,997	0,997	0,995
		MO	0,009	0,008	0,001	0,002	0,002	0,008	0,007	0,003	0,004	*	0,989	0,992	0,990	0,992
		J	0,008	0,009	0,010	0,010	0,011	0,007	0,005	0,007	0,010	0,011	*	0,993	0,990	0,993
		WG	0,001	0,001	0,007	0,006	0,008	0,004	0,006	0,005	0,003	0,008	0,007	*	0,999	0,996
	rechts	E	0,001	0,001	0,009	0,008	0,009	0,004	0,008	0,006	0,003	0,011	0,010	0,001	*	0,995
		G	0,005	0,004	0,007	0,008	0,007	0,002	0,003	0,006	0,005	0,008	0,007	0,004	0,005	*

In Anbetracht der Werte der genetischen Distanzen nach NEI (1978), konnte ich auch für diese für das gesamte Untersuchungsgebiet hochdominante Art keine großen Differenzen feststellen (Tab.28). Das Maximum lag mit 0,011 beim Vergleich der beiden Weichholzauen bei Jockgrim (J) und am Mombacher Rheinufer (MO) sowie bei Jockgrim (J) und auf der Winkeler Aue (W). Das Minimum wurde mit 0,001 zwischen der Rüdesheimer Aue (R) und der Ilmenaue (I) erreicht.

Nichts desto trotz war es möglich anhand der folgenden Clusteranalyse (Abb.49) wieder einige Besonderheiten abzulesen. So bildete das weit abseits gelegene Gebiet bei Jockgrim (J) einen eigenen Ast im Diagramm, der von den restlichen deutlich abgespalten war. Weiterhin fiel auf, dass die beiden nördlichsten und kleinsten der untersuchten Inselgebiete (Rüdesheimer Aue (R) und Ilmenaue (I)) eng zusammenlagen und relativ wenig Abstand zueinander aufwiesen. Ebenfalls die beiden rechtrheinischen Areale bei Winkel-Geisenheim (WG) und Erbach (E) formten gemeinsam einen Ast.

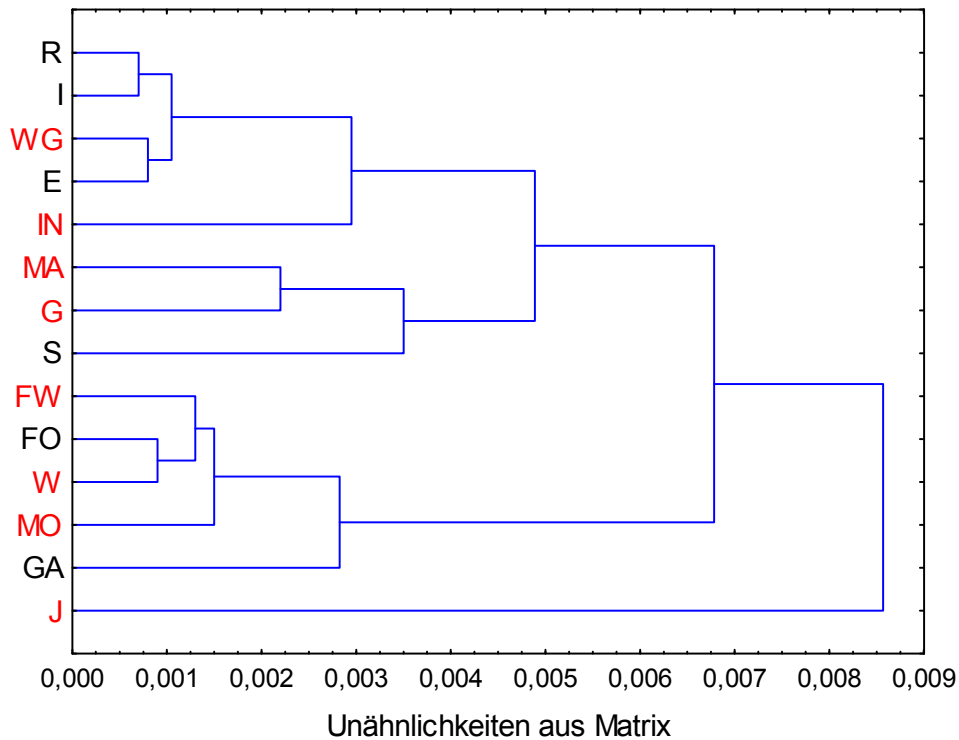


Abbildung 49: UPGMA-Clusterdiagramm für *Platynus assimilis* basierend auf den genetischen Distanzen nach NEI (1978) (schwarz: Hartholzaunen; rot: Weichholzaunen)

Die genetischen Distanzen nach NEI (1978) zeigten bei dieser Art wieder laut Mantel-Test eine deutliche Abhängigkeit von ihrer Lage und damit von der geographischen Distanz zwischen den Flächen ($r=0,5055/p=0,0010$).

In allen drei der genetischen Analyse zugrundeliegenden Untersuchungsjahren wurden auf den sieben Dauerflächen genügend *Platynus assimilis*-Individuen gefangen, um einen Jahresvergleich anhand von Clusteranalysen durchführen zu können. Abbildung 50 zeigt die einzelnen Analysen der drei Jahre.

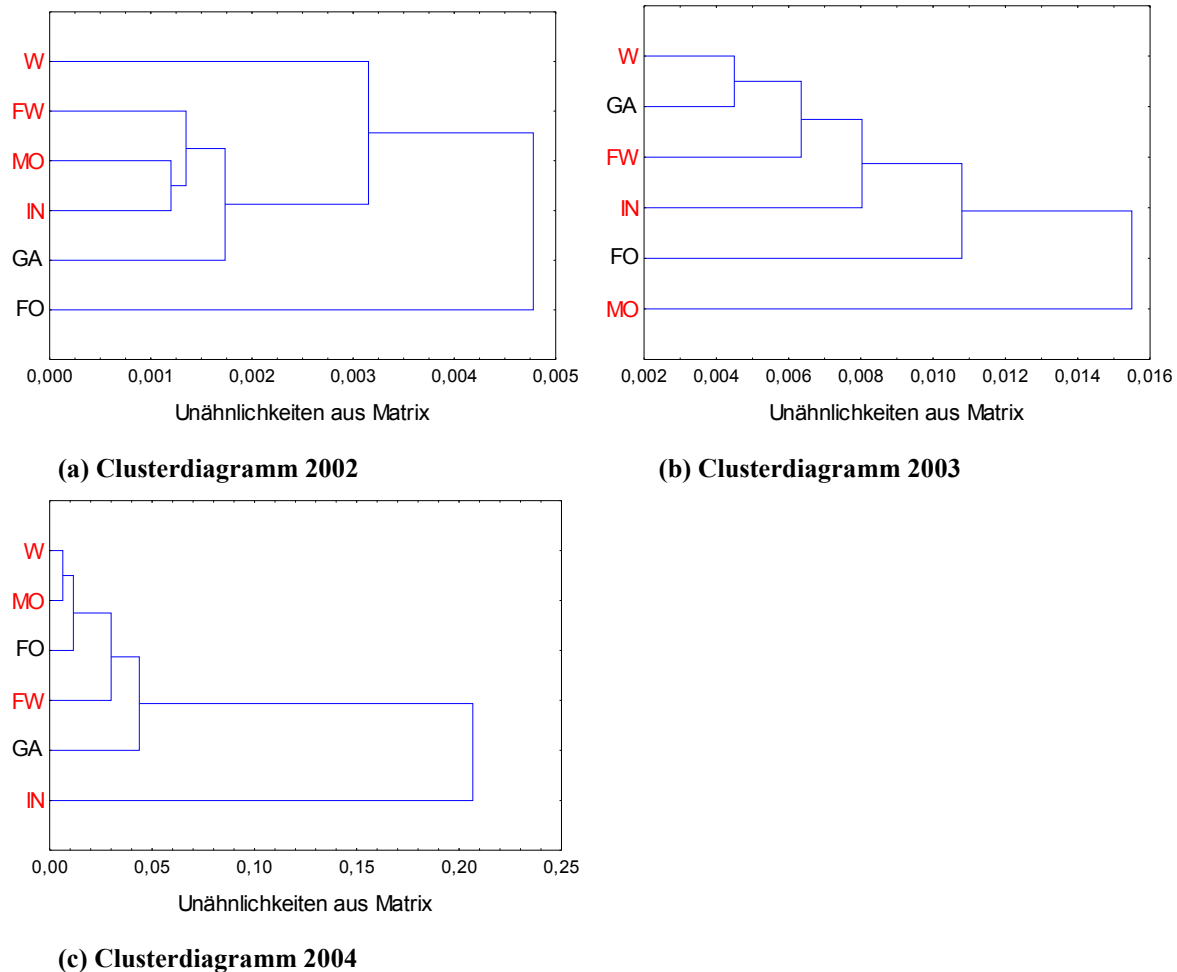


Abbildung 50: UPGMA-Clusterdiagramme der Jahre 2002 bis 2004 für *Platynus assimilis* basierend auf den genetischen Distanzen nach NEI (1978) (schwarz: Hartholzaue; rot: Weichholzaue)

Die Analysen zeigten, dass während des Untersuchungszeitraums deutliche Veränderungen in der genetischen Struktur der einzelnen Populationen von *Platynus assimilis* auftraten. Die Diagramme der UPGMA-Clusteranalysen schienen in allen drei Jahren grundlegend verschieden (Abb.50)

Während die Fläche bei Ingelheim (IN) im Jahr 2002 noch enge Cluster mit verschiedenen anderen Gebieten bildete, sonderte sie sich im Laufe der Jahre immer weiter ab und formte 2004 sogar einen eigenen, deutlich abseits stehenden Ast des Diagramms.

Zu Anfang der Untersuchung im Jahre 2002 konnte man noch eine weitestgehend eindeutige Gliederung der Flächen bezüglich des Auentyps erkennen (Abb. 50a). Diese hielt in den folgenden Jahren nicht mehr stand (Abb. 50b und c).

Eine weitere Tatsache fällt hier auf, die Unähnlichkeiten der unterschiedlichen Flächen zueinander nahmen von 2002 bis 2004 um ein Vielfaches zu.

3.2.4.3 Heterozygotie und Polymorphiegrad

Tabelle 29: Heterogenität der *Platynus assimilis* -Populationen
 (angegeben sind Heterozygotie, Polymorphiegrad [%] und Polymorphiegrad unter 95%-Kriterium [%]; schwarz: Hartholzauen; rot: Weichholzauen)

		Heterozygotie	Polymorphiegrad [%]	Polymorphiegrad (95%) [%]
INSEL	R	0,1026	69,1293	42,4802
	I	0,0905	68,3377	68,3377
	FW	0,0890	55,9367	24,8021
	FO	0,0873	54,8813	28,7599
	W	0,0858	51,4512	29,5515
	MA	0,0910	59,8945	29,8153
	S	0,1168	63,0607	42,7441
UFER	GA	0,0923	56,7282	29,2876
	links			
	IN	0,0935	62,7968	34,5646
	MO	0,0916	56,2005	29,2876
	J	0,1114	62,0053	35,3562
	rechts			
	WG	0,0951	69,9208	39,3140
	E	0,0922	68,3377	41,1609
	G	0,0807	55,4090	24,0106

Bezüglich ihrer Lage auf Insel oder Festland konnte ich weder für die in Tabelle 29 aufgelisteten Heterozygotiewerte (H) noch für den Polymorphiegrad (P) Abhängigkeiten feststellen ($p_H=0,8733$; $p_P=0,7206$).

Die beiden Auentypen scheinen sich jedoch zumindest hinsichtlich des Polymorphiegrades unter dem 95%-Kriterium unterschieden zu haben. Hier fand man einen höheren Wert innerhalb Weichholzauen gegenüber Hartholzgebieten ($p=0,0609$). Für die Heterozygotie erzielte ich wiederum keine signifikanten Ergebnisse ($p=0,3964$).

Auch von der Entfernung der Untersuchungsflächen zum nächsten Ufer zeigte die Heterogenität in diesem Fall keine Abhängigkeiten ($p_H=0,7715$; $p_P=0,8058$). Ferner konnte ich auch für die Beziehung zwischen dem Uferabstand und der Fanghäufigkeit von *Platynus assimilis* pro 100 Fangtagen keine Werte ableiten, die einem realistischen Signifikanzniveau unterlagen ($p=0,1562$).

Im Gegensatz dazu nahm die Fanghäufigkeit bzw. die effektive Anzahl der gefangenen Individuen einen zumindest erkennbaren Einfluss auf die hier angegebenen Werte. Mit zunehmender Anzahl der gefangenen *Platynus assimilis* – Individuen pro 100 Fangtagen sank die Polymorphismsrate ($r=-0,4512/p=0,0400$) (Abb.51).

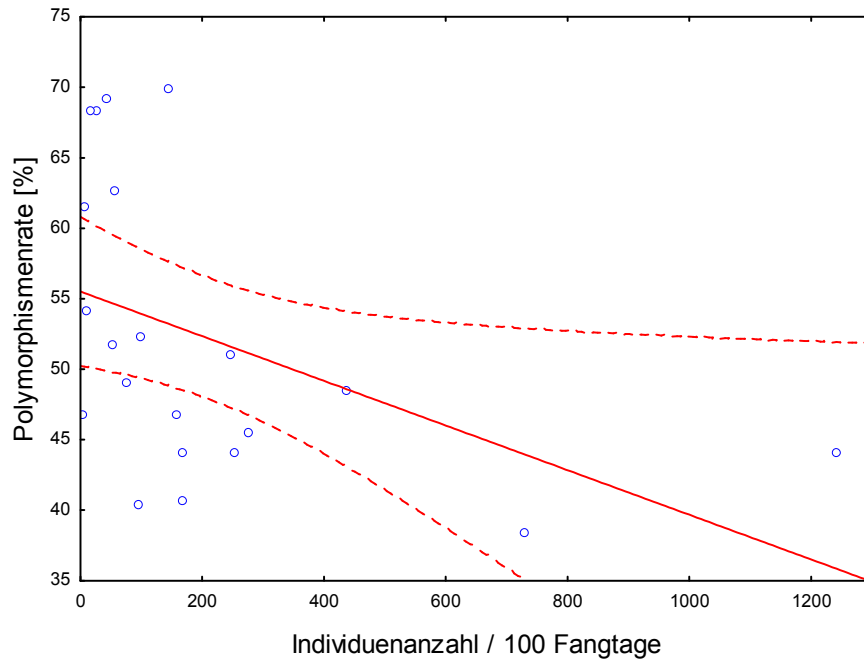


Abbildung 51: Produkt-Moment-Korrelation zwischen der Anzahl der gefangenen Individuenzahl pro 100 Fangtagen und der Polymorphismenrate von *Platynus assimilis* ($r=-0,4512$; $p=0,0400$). (Die Kreise stellen die einzelnen Wertepaare dar. Durchgezogene Linie = Regressionsgerade, gestrichelte Linien = 95%-Konfidenzbänder)

Auch die Heterozygotie nahm bei erhöhter Fanghäufigkeit [%] ab ($r=-0,5562$; $p=0,0088$) (Abb.52).

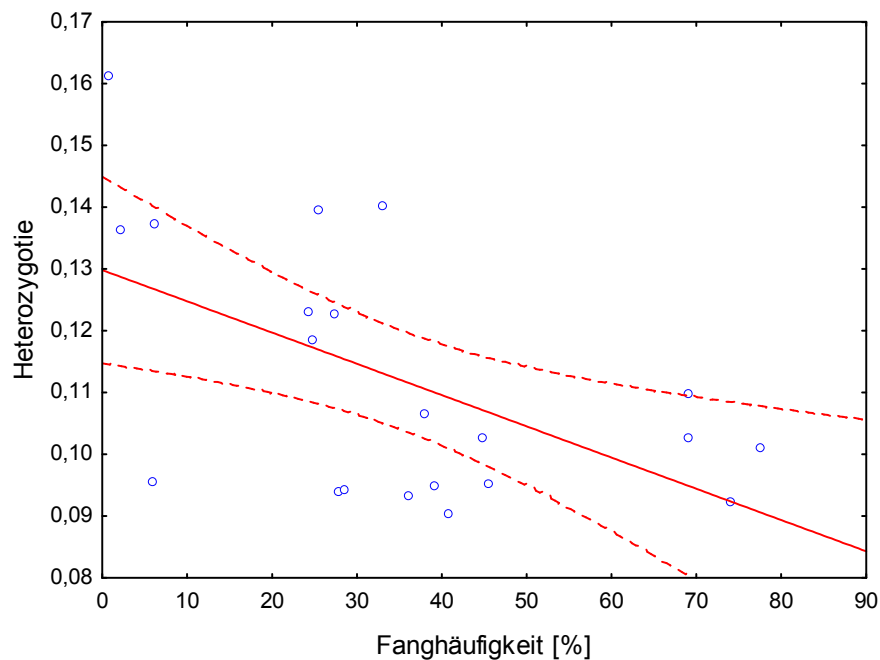


Abbildung 52: Produkt-Moment-Korrelation zwischen der Fanghäufigkeit [%] und der Heterozygotie ($r=-0,5562$; $p=0,0088$) von *Platynus assimilis*. (Die Kreise stellen die einzelnen Wertepaare dar. Durchgezogene Linie = Regressionsgerade, gestrichelte Linien = 95%-Konfidenzbänder)

Der im Folgenden ausgeführte Jahresvergleich von Heterozygotie und Polymorphismenrate basierte wie bereits bei den vorangegangenen Arten wieder nur auf den Daten der Flächen, die in allen drei Untersuchungsjahren eine ausreichende Anzahl an Individuen lieferten.

Die Werte der Heterozygotie zeigten innerhalb der Jahre 2002 bis 2004 einen sehr einheitlichen Verlauf in allen Gebieten. So stieg der Wert von 2002 bis 2004 immer mehr an oder blieb in einem Fall (FO) zumindest nahezu gleich (Abb.53).

Im Bereich der Polymorphismenraten variierten die einzelnen Populationen jedoch etwas stärker (Abb.54). Während die Kurven der beiden Weichholzaunen auf Fulder (FW) und Winkeler Aue (W) mit einer geringen Abnahme 2003 und einem Zuwachs 2004 fast parallel verliefen, nahm der Polymorphiegrad bei Gaulsheim (GA) und am Mombacher Rheinufer (MO) im Jahr 2003 zunächst zu. In Mombach hielt diese Zunahme noch bis ins darauffolgende Jahr an, während die Population bei Gaulsheim hier Defizite zu verzeichnen hatte. Die Situation im Hartholzgebiet der Fulderaue (FO) war vergleichbar mit der der Weichholzaue (FW) mit der Ergänzung, dass sowohl Ab- als auch Zunahme hier in höherem Maße ausfielen.

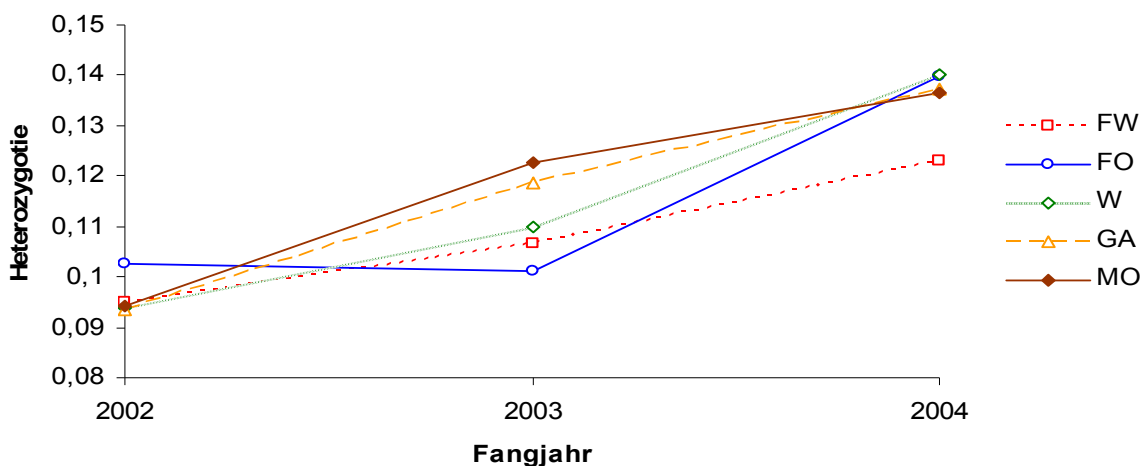


Abbildung 53: Jahresvergleich der Heterozygotie von *Platynus assimilis*

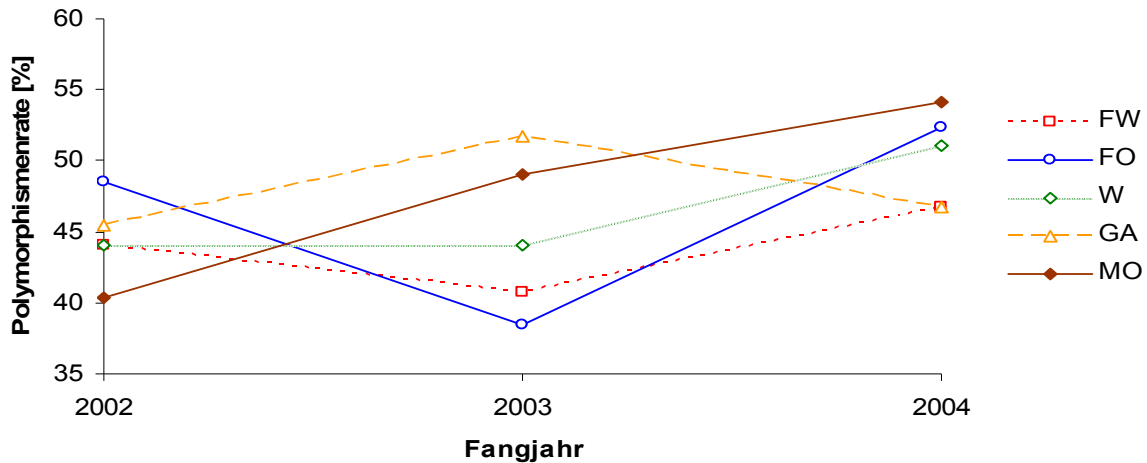


Abbildung 54: Jahresvergleich der Polymorphismenrate von *Platynus assimilis*

Die Kenndaten der jeweiligen Pegelstände und damit das Hochwassergeschehen zeigte eine mehr oder weniger gegensätzliche Wirkung auf die Heterozygotie beziehungsweise den Polymorphiegrad von *Platynus assimilis* im Untersuchungsgebiet (Tab. A15 und A16, Anhang).

Während die Heterozygotie mit steigender maximaler Anzahl zusammenhängender Tage über dem Pegelmittelwert im Sommer wuchs ($r=0,5468/p=0,006$), sank sie mit wachsender Anzahl der Tage über dem Normalstand ab ($r=-0,5997/p=0,002$). Die Pegelwerte des Winters führten zu ähnlichen Ergebnissen. Hier korrelierten Heterozygotie und maximale Anzahl an zusammenhängenden Tagen über ($r=0,5468/p=0,006$) beziehungsweise unter ($r=0,5132/p=0,010$) dem Pegelmittelwert positiv, wohingegen die Anzahl der Tage über dem Normalstand wieder einen negativen Einfluss hatte ($r=-0,4178/p=0,042$).

In Gegensatz dazu stieg die Polymorphismenrate mit wachsender Anzahl der Tage über dem Normalpegelstand im Sommer an ($r=0,4425/p=0,030$) und verringerte sich aber mit der Zunahme der maximalen Anzahl zusammenhängender Tage über ($r=-0,4132/p=0,045$) beziehungsweise unter ($r=-0,4102/p=0,046$) dem Pegelmittelstand im Winter.

Für alle anderen untersuchten Kenndaten konnte ich bei dieser Art keine Beeinflussung auf deren Heterogenität nachweisen, die einem realistischen Signifikanzniveau unterlagen.

3.2.5 *Pterostichus anthracinus*

Die genetische Untersuchung des Kohlschwarzen Grabläufers basierte auf 126 Individuen aus sieben Populationen. Die auch hier nur sehr geringe Konzentration an isolierter DNA machte eine Beschränkung der Analyse auf sechs Primer erforderlich (Tab.9). Das verwendete Material entstammte den Fängen der Jahre 2002 bis 2005.

3.2.5.1 Allelfrequenzen

Tabelle 30: Paarweiser Vergleich der Allelfrequenzen der 7 Populationen von *Pterostichus anthracinus* nach RAYMOND&ROUSSET (1995) mit Gesamtdaten und 95%-Kriterium (I) (angegeben ist die Irrtumswahrscheinlichkeit p, grau hinterlegt sind signifikante Ergebnisse; fettgedruckt: Signifikanzen nach Bonferroni-Korrektur/ oberhalb der Diagonalen: Vergleich der Gesamtdaten; unterhalb: 95%-Kriterium (I); schwarz: Hartholzauen/rot: Weichholzauen)

INSEL				UFER					
				links				rechts	
				GA	IN	GH	MO	WG	
INSEL	FW	*	>0,9999	>0,9999	>0,9999	>0,9999	>0,9999	0,3729	
	W	>0,9999	*	>0,9999	>0,9999	>0,9999	>0,9999	0,1285	
UFER	links	GA	>0,9999	>0,9999	*	>0,9999	0,9996	>0,9999	0,0772
		IN	>0,9999	>0,9999	>0,9999	*	0,9985	>0,9999	0,7824
		GH	0,9976	0,9999	0,9870	0,9605	*	0,9995	0,0529
		MO	>0,9999	>0,9999	>0,9999	>0,9999	0,9783	*	0,9199
	rechts	WG	0,0642	0,0068	0,0051	0,3361	0,0045	0,5947	*

Tabelle 31: Paarweiser Vergleich der Allelfrequenzen der 7 Populationen von *Pterostichus anthracinus* nach RAYMOND&ROUSSET (1995) unter 95%-Kriterium (II) (angegeben ist die Irrtumswahrscheinlichkeit p, grau hinterlegt sind signifikante Ergebnisse; fettgedruckt: Signifikanzen nach Bonferroni-Korrektur/ schwarz: Hartholzauen/rot: Weichholzauen)

INSEL				UFER					
				links				rechts	
				GA	IN	GH	MO	WG	
INSEL		FW	W						
	FW	*							
	W	>0,9999	*						
UFER	links	GA	0,9157	0,9837	*				
		IN	>0,9999	>0,9999	0,9995	*			
		GH	0,8512	0,9710	0,8377	0,7305	*		
		MO	>0,9999	>0,9999	0,9942	>0,9999	0,5453	*	
	rechts	WG	0,0001	<0,0001	<0,0001	0,0050	<0,0001	0,0400	*

Erst unter dem Ausschluss seltener Allele (95%-Kriterium (II)) erwiesen sich die gefundenen Unterschiede auch nach sequentieller Bonferroni-Korrektur noch als signifikant (Tab.30 und 31). Dabei fiel ins Auge, dass sich nur die Population bei Winkel-Geisenheim (WG) von nahezu allen anderen absonderte (Tab. 30). Alle übrigen Gebiete zeigten große Ähnlichkeiten.

Die erneute Gruppierung der Flächen hinsichtlich ihres Auentyps und der Lage auf Insel oder Festland führte hingegen zu deutlichen Unterschieden. Weichholz- und Hartholzauen unterschieden sich schon auf Basis des gesamten Datensatzes signifikant, auch nach Bonferroni ($p=0,0018$). Die Abweichung von Insel- und Festlandpopulationen war allerdings erst nach dem 95%-Kriterium (II) eindeutig erkennbar ($p=0,003$).

Die Einzelbetrachtungen der jeweiligen Untersuchungsflächen in den unterschiedlichen Fangjahren lieferten nur für Gaulsheim (GA) einen Unterschied. So unterschieden sich dort die *Pterostichus anthracinus*- Populationen der Jahre 2002 und 2004 signifikant in ihren Allelfrequenzen ($p<0,0001$).

3.2.5.2 Genetische Distanzen und Identitäten nach NEI (1978)

Tabelle 32: Genetische Distanzen und Identitäten nach NEI (1978) der Art *Pterostichus anthracinus* (Distanzen unterhalb und Identitäten oberhalb der Diagonalen; Höchstwerte fettgedruckt; Minimalwerte unterstrichen; schwarz: Hartholzauen/rot: Weichholzauen)

INSEL				UFER				
				GA	Links			rechts
		FW	W		IN	GH	MO	
INSEL	FW	*	0,9987	0,9961	0,9987	0,9962	0,9979	0,9733
	W	0,0013	*	0,9960	0,9981	0,9972	0,9977	0,9681
UFER	links	GA	0,0039 0,0040	*	0,9977	0,9955	0,9965	0,9676
		IN	0,0013 0,0019	0,0023	*	0,9950	0,9996	0,9721
		GH	0,0038 0,0027	0,0046	0,0050	*	0,9945	<u>0,9658</u>
		MO	0,0021 0,0023	0,0036	0,0004	0,0055	*	0,9729
	rechts	WG	0,0270 0,0324	0,0329	0,0283	0,0348	0,0275	*

Ein ähnliches Bild wie bei allen zuvor besprochenen Spezies zeigte sich auch bei dieser Art wieder im Bezug auf die genetischen Distanzen und Identitäten nach NEI (1978) (Tab. 32). Direkt fielen die sehr geringen Distanzwerte, respektive hohen Identitätswerte, auf. Das Maximum der Distanzen lag beim Vergleich der Flächen Ingelheim (GH) und Winkel-Geisenheim (WG) mit 0,0348. Das Minimum dieses Wertes wurde zwischen den beiden Weichholzauen bei Ingelheim (IN) und am Mombacher Rheinufer (MO) mit 0,0004 erreicht.

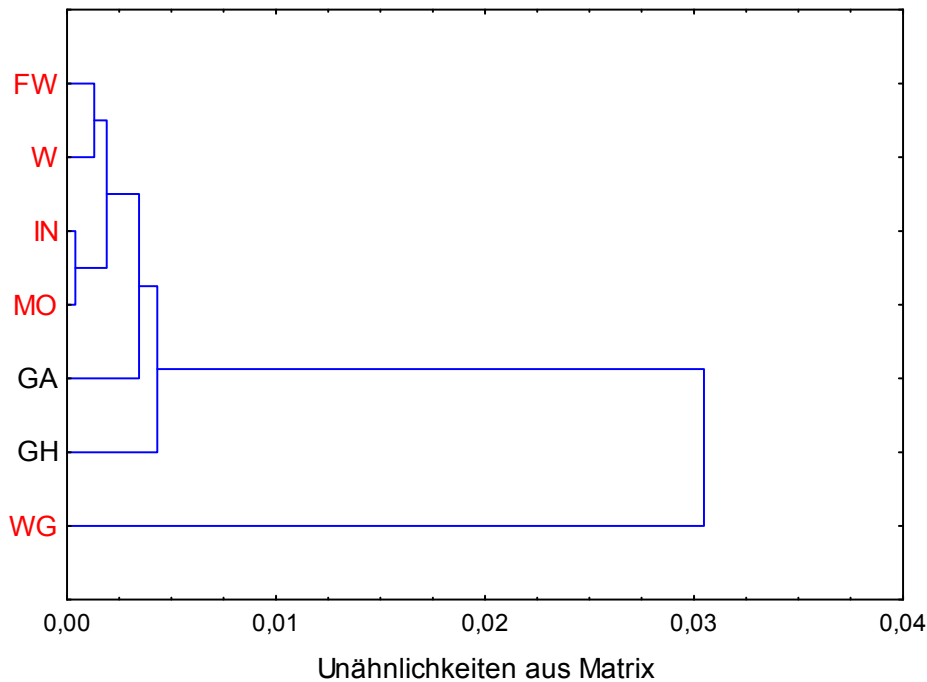


Abbildung 55: UPGMA-Clusterdiagramm für *Pterostichus anthracinus* basierend auf den genetischen Distanzen nach NEI (1978) (schwarz: Hartholzauen; rot: Weichholzauen)

Auch im UPGMA- Diagramm (Abb.55) auf der Basis der genetischen Distanzen nach NEI (1978) blieb eine klare Abspaltung der Fläche bei Winkel-Geisenheim (WG) zu erkennen. Die Populationen der übrigen Areale gliederten sich eindeutig in Weichholzauen- und Hartholzauen-Populationen. Innerhalb der Weichholzgebiete fand ich eine Auftrennung der Flächen gemäß ihrer geographischen Lage auf Insel oder Festland. So bildeten die am nächsten gelegenen Gebiete, nämlich Fulderaue (FW) und Winkeler Aue (W) beziehungsweise Ingelheim (IN) und Mombach (MO), jeweils einen Ast des Diagramms.

Alles in allem konnte der Mantel-Test jedoch keine Abhängigkeit der genetischen und geographischen Distanzen nachweisen ($p=0,7500$).

3.2.5.3 Heterozygotie und Polymorphiegrad

Tabelle 33: Heterogenität der *Pterostichus anthracinus* -Populationen
(angegeben sind Heterozygotie, Polymorphiegrad [%] und Polymorphiegrad unter 95%-Kriterium [%]; schwarz: Hartholzaunen; rot: Weichholzaunen)

		Heterozygotie	Polymorphiegrad [%]	Polymorphiegrad (95%) [%]
INSEL		FW	0,1226	79,8319
		W	0,1208	78,1513
UFER	links	GA	0,1253	78,9916
		IN	0,1288	81,9328
		GH	0,1387	66,8067
	rechts	MO	0,1075	76,8908
		WG	0,0837	38,6555

Die Gruppierung der Untersuchungsflächen hinsichtlich ihrer Lage auf Insel oder Festland bzw. des Auentyps ließ auch bei der letzten der fünf Modellarten keine signifikanten Unterschiede erkennen. Demnach wichen die Heterogenitäten der Populationen in Weichholz- und Hartholzaue ($p_H=0,7748$; $p_P=0,4709$) sowie auf Insel und Festland ($p_H=0,2233$; $p_P=0,9025$) nicht voneinander ab.

Die Entfernung der Areale zum nächstgelegenen Ufer beeinflusste zumindest die Polymorphismenrate unter der Bedingung des 95%-Kriteriums. Dieser Wert stieg mit zunehmender Entfernung ebenfalls an ($r=0,8373/p=0,0187$) (Abb.56). Die Heterozygotie ($p=0,2263$) und der Anteil aller polymorphen Loci ($p=0,9552$) blieben davon unbeeinflusst.

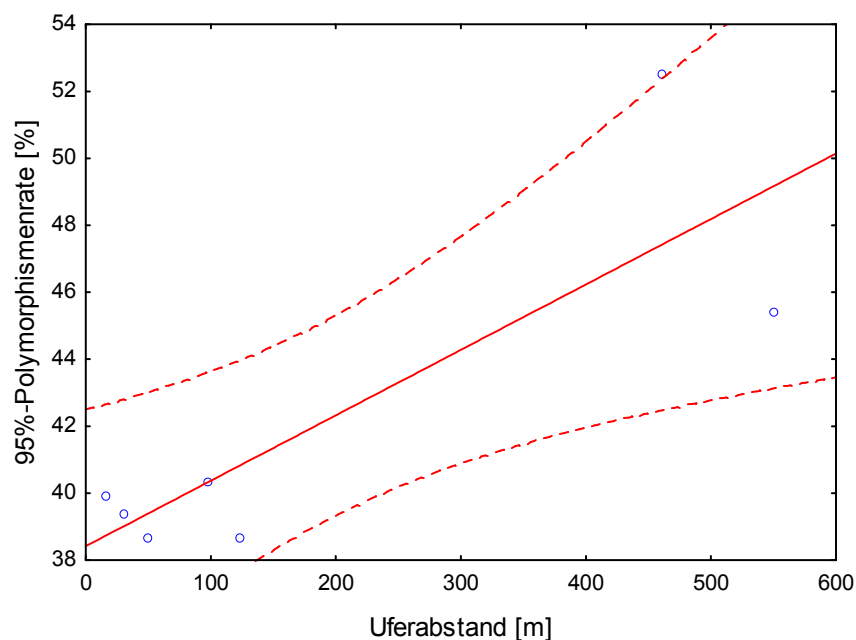


Abbildung 56: Produkt-Moment-Korrelation zwischen dem minimalen Uferabstand der Flächen und der 95%-Polymorphismenrate ($r=0,8373$; $p=0,0187$) von *Pterostichus anthracinus* (Beschreibung wie Abb. 50)

Auch der Mittelwertsvergleich zwischen nah am Ufer gelegenen Flächen und weiter entfernten bestätigte diese Abhängigkeit. Die 95%-Polymorphismenrate nimmt in ufernahen Gebieten einen marginal signifikant niedrigeren Wert an als in uferfernen (Mann-Whitney-U-Test: $p=0,0507$).

Eine Abhängigkeit der Fanghäufigkeit dieser Art vom Uferabstand der Untersuchungsflächen konnte zumindest marginal signifikant nachgewiesen werden ($r=0,3520/p=0,0916$). Damit stieg die Wahrscheinlichkeit, ein Individuum von *Pterostichus anthracinus* zu fangen mit wachsender Entfernung zum Ufer.

Diese Fanghäufigkeit ihrerseits sowie die effektive Anzahl der gefangenen Individuen pro 100 Fangtage beeinflussten wiederum die 95%-Polymorphismenrate, wenn auch nur marginal signifikant. Danach erhöhte sich diese Rate mit der wachsenden Anzahl an Individuen ($r=0,3874/p=0,0827$) bzw. deren Häufigkeiten [%] ($r=0,4130/p=0,0704$) (Abb.57). Für die Werte der Heterozygotie konnten auch in diesem Fall keine signifikanten Abhängigkeiten nachgewiesen werden ($p=0,6118$ bzw. $p=0,8304$).

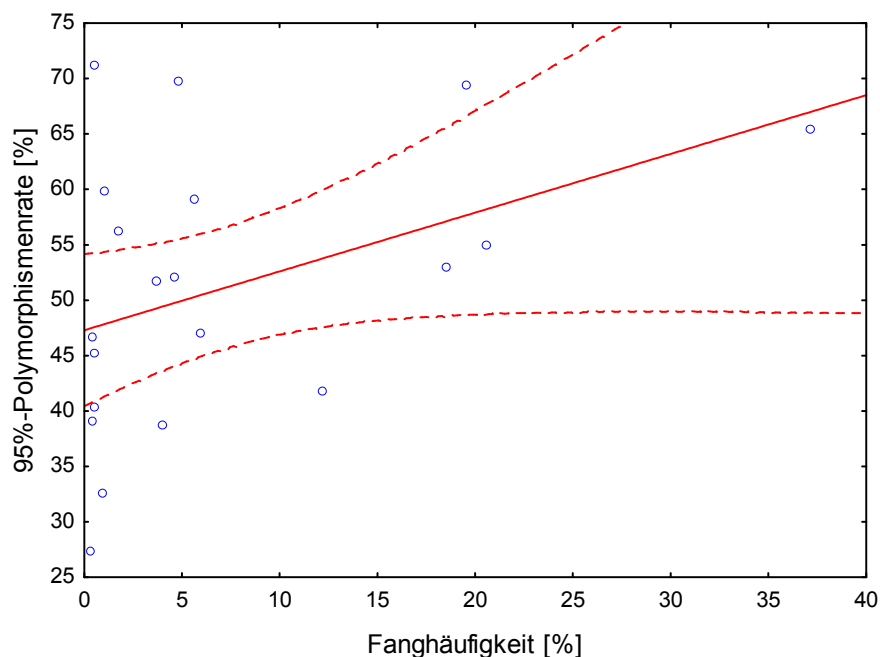


Abbildung 57: Produkt-Moment-Korrelation zwischen der Fanghäufigkeit [%] von *Pt. anthracinus* und der 95%-Polymorphismenrate ($r=0,4130$; $p=0,0704$). (Die Kreise stellen die einzelnen Wertepaare dar. Durchgezogene Linie = Regressionsgerade, gestrichelte Linien = 95%-Konfidenzbänder)

Für den Jahresvergleich der beiden Heterogenitätswerte bildeten die Basis wieder nur die Flächen, auf welchen eine für eine realistische Analyse ausreichende Anzahl an Individuen in mindestens drei aufeinanderfolgenden Untersuchungsjahren gefangen wurde.

Im Falle der Heterozygotie ergab sich folgendes Bild (Abb. 58). Auf allen vier relevanten Flächen nahm der Wert zwischen 2002 und 2003 in mehr oder weniger gleichem Maße zu. Im darauffolgenden Jahr nahm er im Hartholzauenwald bei Gaulsheim (GA) wieder ab, während er in den restlichen drei Weichholzaueengebieten weiter wuchs. Die Winkeler Aue (W) erfuhr dann 2005 nochmals einen drastischen Zuwachs, der sich im Übrigen auch mit den Daten der Flächen am Mombacher Rheinufer (MO) und bei Ingelheim (GH), die hier nicht dargestellt wurden, deckte.

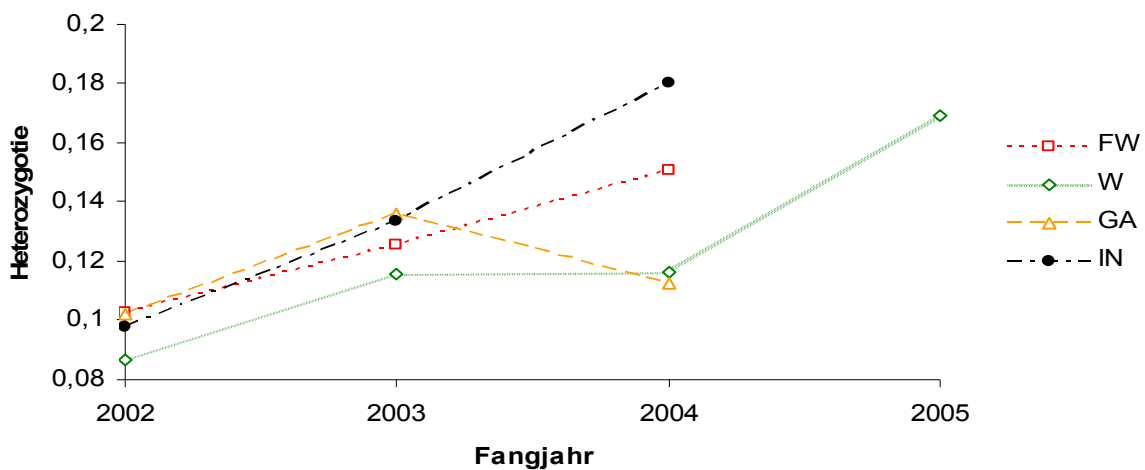


Abbildung 58: Jahresvergleich der Heterozygotie von *Pterostichus anthracinus*

Der Verlauf des Graphen der Polymorphismenrate war im Prinzip sehr ähnlich (Abb.59). Während in den drei Weichholzaunen der Wert zwischen 2002 und 2003 in mehr oder weniger großem Maße anstieg und bis 2004 relativ konstant blieb, stagnierte er im Hartholzgebiet bei Gaulsheim (GA) in den ersten beiden Jahren und nahm im darauffolgenden Jahr sogar ab. Für 2005 zeigte sich auch in diesem Fall eine deutliche Zunahme des Wertes für die Population auf der Winkeler Aue (W).

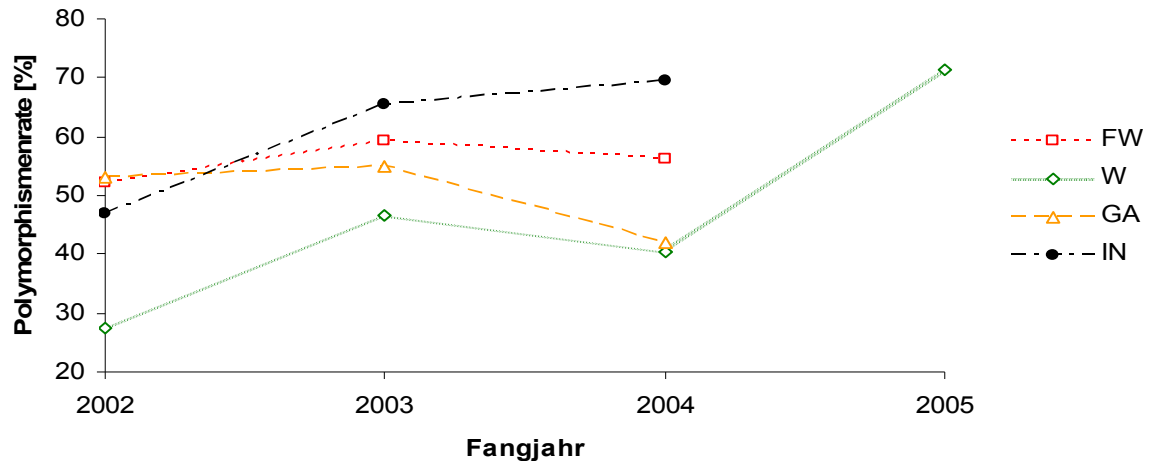


Abbildung 59: Jahresvergleich der Polymorphismenrate von *Pterostichus anthracinus*

Die Abhängigkeit der Heterogenität von dem Hochwassergeschehen, gemessen an ausgewählten Kenndaten der jeweiligen Pegelstände, beschränkte sich auch im Falle von *Pterostichus anthracinus* auf die Heterozygotie (Tab. A15 und A16, Anhang).

Damit stieg diese mit wachsender Anzahl zusammenhängender Tage über dem Pegelmittelwert sowohl im Sommer ($r=0,5707/p=0,009$) als auch im Winter ($r=0,7570/p<0,0001$) an. Die generelle Anzahl der Tage über dem Normalpegelstand ($r=-0,5853/p=0,007$) und dem Hochwasserstand ($r=-0,7384/p<0,0001$) im Sommer hatte dagegen einen negativen Einfluss. Gleiches galt für die Winterwerte des Normalstandes ($r=-0,4716/p=0,036$). Zusätzlich wuchs die Heterozygotie der Populationen mit dem Anteil der Tage über dem mittleren Pegelstand an den gesamten Fangtagen im Winter ($r=0,5102/p=0,022$).

3.2.6 Analyse der molekularen Varianzen (AMOVA)

Die Unterschiede zwischen der genetischen Variation innerhalb und zwischen den einzelnen Populationen wurden mit Hilfe der Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) herausgearbeitet. Deren Ergebnisse sind Tabelle 34 zu entnehmen.

Tabelle 34: Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) aller untersuchten Laufkäferarten

Art	genetische Variation zwischen den Populationen		genetische Variation innerhalb der Populationen		Fixationsindex F_{st}
	Varianzbestandteile	Prozentuale Varianz	Varianzbestandteile	Prozentuale Varianz	
<i>Agonum afrum</i>	1,1009	5,35	19,4577	94,65	0,0536 ($p < 0,0001$)
<i>Nebria brevicollis</i>	1,4476	4,90	28,0865	95,10	0,0490 ($p < 0,0001$)
<i>Platynus assimilis</i>	1,7856	7,09	23,3988	92,91	0,0709 ($p < 0,0001$)
<i>Pterostichus anthracinus</i>	1,2918	5,28	23,1902	94,72	0,0528 ($p < 0,0001$)

Die genetische Variation zwischen den einzelnen Populationen war in allen Fällen mit einem Prozentsatz von 4,9% bis 7,09% sehr niedrig. Bei jeder untersuchten Art wurden deutlich über 90% der genetischen Variabilität innerhalb der Populationen gemessen. Die Fixationsindices als Maß für die genetische Distanz zwischen Populationen lagen dementsprechend niedrig zwischen 0,0490 und 0,0709, waren aber durchgehend signifikant ($p < 0,0001$). Dies ließ bei allen Spezies auf eine niedrige, aber signifikante Differenzierung der Populationen schließen.

3.2.7 Vergleich der Heterogenität der verschiedenen Arten

Bei dieser zusätzlichen Untersuchung sollte der Einfluss der ökologischen Gruppierung auf die genetische Heterogenität der Arten herausgestellt werden.

Dabei dienten für jede Art nur die Rohdaten der Primer als Grundlage, die bei allen Arten gemeinsam untersucht wurden. Dies waren C7, E14, E16 und RAPD2. Daraus berechnete ich dann die durchschnittlichen Heterogenitätswerte aller Populationen zusammen für eine Art und verglich diese im Bezug auf die verschiedenen ökologischen Gruppen wie Jahresdynamik, Flugtyp, Feuchtepräferenz und Größenklassen.

In diese Analyse gingen auch die Werte der Art *Oxypselaphus obscurus* mit ein, da hier die Flächen nicht unmittelbar zueinander in Bezug gesetzt wurden.

Tabelle 35 zeigt die Werte der Irrtumswahrscheinlichkeit p eines Mann-Whitney-U-Tests, der die Mediane der zwei Gruppen verschiedener Ausprägungen des ökologischen Typs miteinander vergleicht.

Tabelle 35: Ergebnisse des MANN-WHITNEY-U-Tests zwischen der Heterogenität und den verschiedenen ökologischen Gruppierungen der Laufkäfer (Angabe ist die Irrtumswahrscheinlichkeit p , dick gedruckt sind die signifikanten Ergebnisse. Die Tabelle erlaubt keine Aussage darüber, in welchem Maße (positiv/negativ) die Heterogenität von den Laufkäfer-gruppierungen beeinflusst wurde (s.Text).

	Jahresdynamik	Flugtyp	Feuchtepräferenz	Größenklasse
	(Imaginal-Larvalüberwinterer)	(makropter-dimorph)	(hygrophil-mesophil)	(GK 1-3 - GK 4-6)
Heterozygotie	0,0483	0,0129	0,0483	0,0692
Polymorphismenrate	0,5105	0,481	0,5105	0,6565
Polymorphismenrate (95%)	0,2582	0,6173	0,2582	0,9595

Laut diesem Test beeinflussten die verschiedenen ökologischen Typen nur die Heterozygotie. Diesbezüglich konnte man einen höheren Wert bei den Imaginal-überwinterern gegenüber den Larvalüberwinterern, bei den flügeltragenden gegenüber den flügellosen (Abb.60) und bei den hygrophilen gegenüber den mesophilen Arten ausmachen.

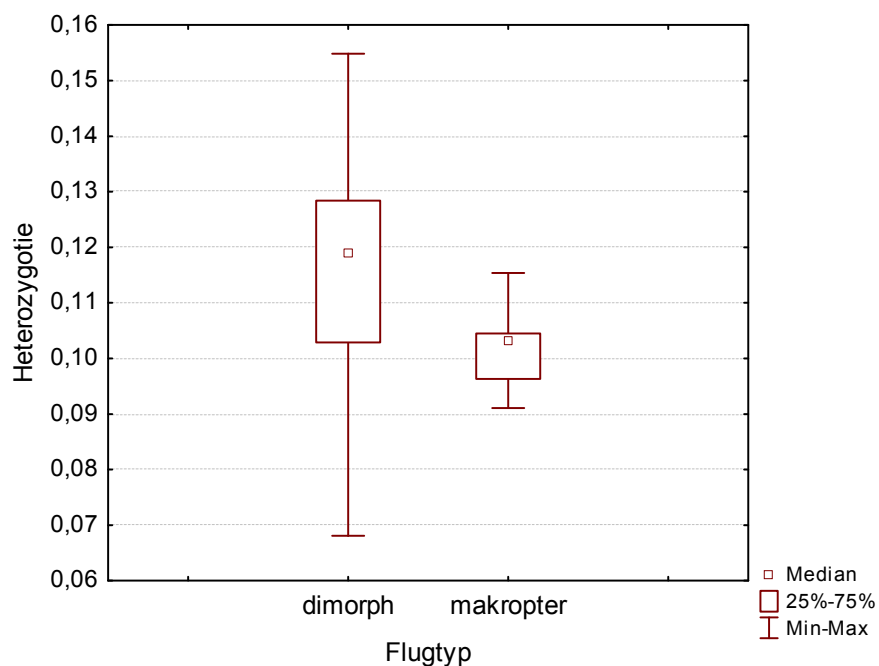


Abbildung 60: Vergleich der Heterozygotie zwischen dimorphen und makropteren Laufkäferarten (MANN-WHITNEY-U-Test: $p=0,0129$)

4 DISKUSSION

Das Bodenwasser und die Wasserverfügbarkeit sind zwei der Hauptfaktoren für die Verbreitung von Laufkäfern. Daraus ergeben sich bedeutende Unterschiede zwischen nassen und trockenen (EYRE, 2006), respektive überfluteten und nicht überfluteten (ZULKA, 1989) Gebieten. Vor allem werden diese durch unterschiedliche Sedimente infolge verändertem Wasserdurchfluss sowie Anzahl und Frequenz der Fluten bedingt (EYRE, 2006).

Lebewesen in Auen sind den regelmäßigen Überschwemmungen ihrer Habitate unmittelbar ausgesetzt. Deshalb haben spezielle Carabiden verschiedene Verhaltensanpassungen an diese zyklisch auftretenden Störungen entwickelt. Entweder sie überdauern die ungünstigen Lebensbedingungen unmittelbar auf den überstauten Flächen oder sie besiedeln sie durch ein hohes Ausbreitungspotential immer wieder neu (BONN & HELLING, 1997; KLIMEŠ, 2002; ROTHENBÜCHER & SCHAEFER, 2006). Viele Arten überleben häufige Störungen durch Wiederbesiedlungsprozesse infolge einer Metapopulationsstruktur (THACKER, 1996).

Fragmentierung (z.B. durch Überflutungen) kann die genetische Diversität demzufolge auch vergrößern. Dies geschieht durch die Erhöhung der adaptiven Evolution in räumlich getrennten Populationen (SANDER et al., 2006). Überflutungen vernichten die Fauna also nicht, sondern gestalten die Auen und schaffen so neue, vielfältige Lebensraumstrukturen, die die Voraussetzung für autotypische Lebensgemeinschaften bilden (WOHLGEMUTH-V.R. et al., 1997). Demnach existieren Laufkäferarten, die sogar auf Überflutungen angewiesen sind (z.B. *Platynus longiventris*).

Hier bleibt jedoch immer zu beachten, dass zur kausalen Erklärung der Verbreitung von Laufkäferarten auch andere Entwicklungsstadien (vor allem die Larven) berücksichtigt werden müssten. Die Bedeutung der Larven bei der Regulation der natürlichen Populationsdichten ist sehr groß, da hier sehr starke Abweichungen der Lebensformen zu den Imagines auftreten. Die Carabidenlarven können jedoch aufgrund ihrer hypogäischen Lebensweisen im Vergleich zur epigäischen der Imagines nur schwer gefangen werden (THIELE, 1964a; KEGEL, 1989) und blieben so aus der Studie ausgeschlossen.

Im Folgenden sollen die Einflüsse wechselnder Wasserstände beziehungsweise unterschiedlicher Wasserverfügbarkeit zum einen auf die Artenzusammensetzungen

im Allgemeinen, auf spezielle ökologische Carabidengruppen und auf die genetische Struktur einzelner Laufkäferpopulationen diskutiert werden.

4.1 Struktur und Vergleich der Carabidenfauna im Untersuchungsgebiet

4.1.1 Arten- und Individuenzahlen / Artenspektrum

In den Auwäldern des nördlichen Oberrheins konnten in der vorliegenden Untersuchung insgesamt 101 Carabidenarten nachgewiesen werden. Diese Anzahl entspricht 18,3% der 553 in Deutschland, 27,4% der 369 in Rheinland-Pfalz und 28,3% der 357 in Hessen vorkommenden Spezies dieser Tiergruppe (MALTEN, 1998; TRAUTNER et al., 1998; SCHÜHLE & PERSOHN, 2000). Mit knapp einem Drittel der Arten in beiden beprobten Bundesländern zeigt sich hier wiederum die Tatsache, dass die Laufkäfer in Auengebieten weit verbreitet sind.

Untersuchungen auf der Basis minimaler Sammelprogramme mit zuverlässigen Daten bzw. Ergebnissen sind entweder auf Gefäßpflanzen, Vögel- oder Vertebraten-Gemeinschaften beschränkt oder beruhen auf Schätzwerten (BROSE, 2002). Für Arthropoden und speziell Carabiden, die mit Barberfallen gefangen wurden, stellt sich hier der Schätzer CHAO2 als beste Näherung an die effektive Artenzahl heraus (BROSE, 2002). Er wurde auch in der vorliegenden Arbeit verwendet. Dieser Schätzer zeigte innerhalb seiner Fehlergrenzen durch die Standardabweichung in Übereinstimmung mit den beobachteten Werten die maximale Artenzahl auf der Fläche bei Gaulsheim und sein Minimum am Mombacher Rheinufer. So kann man davon ausgehen, dass auch die beobachteten Anzahlen der Realität sehr nahe kommen. Wird der CHAO2-Wert graphisch über die Zeit dargestellt (Abb.13), erreichte er in den letzten beiden Jahren für die Mehrzahl der Flächen ein Plateau. Das heißt, es wurden keine oder nur noch sehr wenige neue Arten nachgewiesen. Dies weist darauf hin, dass das Artenspektrum der einzelnen Gebiete innerhalb der Fangjahre gut erfasst wurde. Es ist also davon auszugehen, dass nahezu alle Arten auch im gesamten Untersuchungsgebiet durch die Fallen erfasst wurden.

Die hier angegebene Artenzahl erscheint mit 101 zwar an der untersten Grenze, ist aber durchaus mit anderen Arbeiten im Oberrhein-Gebiet vergleichbar. So wurden zum Beispiel am Lampertheimer Altrhein 115 (HANDKE, 1996), in der Rheinaue bei Rastatt 117 (ZAWADZKI & SCHMIDT, 1994), im Unterfeld bei Guntersblum 147

(LUDEWIG, 1999) und in der Knoblauchsau (Kühkopf) sogar mehr als 160 Arten nachgewiesen (HANDKE, 1996). Auch im Hinblick auf die Aktivitätsdichte (Individuenzahlen) bleibt die Untersuchung in den meisten Fällen deutlich hinter den oben angeführten Arbeiten zurück. Diese Tatsache ist unter Umständen damit zu erklären, dass dort mit einem erhöhten Erfassungsaufwand, das heißt mit mehr Fallen bzw. einem längeren Untersuchungszeitraum gearbeitet wurde. Oder es sind, beziehungsweise waren in den jeweiligen Gebieten andere Lebensräume vorhanden, die im Untersuchungsgebiet Inselrhein fehlten. Denn höhere Artenzahlen weisen auf einen größeren Strukturreichtum auf engem Raum und ein reichhaltiges Angebot unterschiedlicher Habitatstrukturen hin (HANDKE, 1995; GRUBE & BEYER, 1997). Dies ist ein weiterer Beleg dafür, dass die naturnahe Überflutungsdynamik ein entscheidender Faktor für artenreiche und autotypische Zönosen ist, die durch den starken zeitlichen und räumlichen Wandel einen großen Strukturreichtum auf engstem Raum hervorruft. Zusätzlich bleibt hier auch noch festzuhalten, dass es sich bei den Vergleichsarbeiten um Untersuchungen aus früheren Jahren handelt und sich das Artenvorkommen einer Fläche im Laufe der letzten Jahre sehr verändert hat (siehe 3.1.6). Ein deutlicher Artenrückgang ist in allen Gebieten zu verzeichnen.

Epigäische Insekten reagieren signifikant auf gegebene Unterschiede in verschiedenen großen Habitaten (LEHVÄVIRTA et al., 2006). Speziell Carabiden brauchen im Allgemeinen eine bestimmte Habitatgröße zum Überleben (LÖVEI & SUNDERLAND, 1996). Laut der Inseltheorie von MAC ARTHUR & WILSON (1967) weisen große Habitatinseln mehr Arten auf als kleine. Diese Aussage kann durch meine Untersuchungen nicht bestätigt werden. Sowohl die Produkt-Momentkorrelation (Tab. A11/Anhang), die allerdings nur lineare Zusammenhänge prüft, als auch eine Gruppierung der Flächen in kleine (< 5 ha) und große (> 5 ha) Areale und der anschließende MANN-WHITNEY-U-Test zeigten keine Unterschiede ($p=0,4354$). Die Arten- und Individuenanteile scheinen also unabhängig von der Größe des bewohnten Gebietes. Eventuell unterscheiden sich die in vorliegender Arbeit untersuchten Flächen hinsichtlich ihrer Größe zu wenig, um signifikante Unterschiede zu erhalten. Vermutlich sind die untersuchten Inseln auch nicht genug voneinander isoliert, sodass sie eigentlich für die Carabiden keinen „Inselcharakter“ aufweisen. Die Trennungsbarrieren, wie sie zum Beispiel der Fluss darstellt, werden durch

geeignete Ausbreitungsmechanismen überwunden und wirken so dem eigentlichen Einfluss der Habitatfragmentierung entgegen.

Zulka (1989) fand in seiner Arbeit trotz unterschiedlicher Substrat- und Mikroklima-verhältnisse eine sehr starke Ähnlichkeit der Artengemeinschaften in Weichholz- und Hartholzaue. Doch bereits HANDKE (1996, 1997) konnte innerhalb der Weichholzaue signifikant mehr Arten und Individuen nachweisen. Diese Feststellung stimmt mit den Ergebnissen meiner Studie überein (Abb.9).

Der Artenreichtum korreliert nach VAN LOOY et al. (2005) ebenfalls mit dem maximalen stündlichen Flutzuwachs und der Anzahl der Überflutungen während einer Fangperiode. Diese Abhängigkeit lässt sich auch aus den Daten meiner Arbeit erkennen. Ein steigender Variationskoeffizient im Sommer und eine wachsende Anzahl zusammenhängender Tage über dem Pegelmittelwert im Winter lassen die Artenzahl sinken, was durch die höhere Belastung durch drohende Hochwasserereignisse zu begründen ist. Der prozentuale Anteil der Tage über dem Mittelwert im Sommer dagegen zeigt eine positive Wirkung auf den Artenreichtum. Daraus wird wieder einmal ersichtlich, dass einige Laufkäferarten eine gewisse Feuchtigkeit zum Überleben benötigen.

Das Artenspektrum meines Untersuchungsgebiets zeigt sehr große Ähnlichkeiten mit selbst weiter entfernten Auengebieten wie am südlichen Oberrhein (GERKEN, 1981), an Elbe und Weser (BONN et al., 1997) und an der Oder (WOHLGEMUTH-V.R. et al., 1997).

Die mit fast einem Drittel der gefangenen Individuen häufigste Art im Untersuchungsgebiet (*Platynus assimilis*) tritt auch bei anderen Populationsstudien durch ihre hohe Anzahl hervor. So wird sie sogar als häufigste Art der Wälder am südlichen Oberrhein bezeichnet (GERKEN, 1981), und ihre Bindung an feuchtkühle Wälder (THIELE & WEISS, 1976) machen diese Spezies zum sichersten Indikator für feuchte naturnahe Gehölze (DÖRFER et al., 1995).

Ferner gelten noch weitere Laufkäferarten als spezielle **Indikatoren** für durch Hochwasser beeinflusste Flächen. Auch diese finden sich im Untersuchungsgebiet. So ist zum Beispiel *Platynus longiventris* als typische Auenart bekannt, die sogar auf regelmäßige Überflutungen angewiesen ist (WOHLGEMUTH-v.R. et al., 1997). Während meiner gesamten Arbeit fand ich diesen Carabiden in drei von vier Weichholzaunen und nur in einer von drei Hartholzaunen, welche aufgrund ihrer Lage

weniger durch Hochwasser beeinflusst werden. Diese Hartholzauenfläche befand sich jedoch auf einer Insel (FO), welche natürlicherweise, wenn auch sehr selten, überflutet wird.

Die Art *Agonum mülleri* besiedelt vor allem Gebiete dicht am Ufer, die bei Hochwasser von rasch strömendem Wasser überspült werden (DÖRFER et al., 1995). Im Untersuchungsgebiet trat sie ausschließlich in Weichholzauen auf Inseln auf und zeigte damit gleich zwei typische hochwassergefährdete Standortbedingungen.

Vermehrte Vorkommen von *Pterostichus anthracinus*, *Bembidion tetracolum*, *Bembidion biguttatum*, *Pterostichus vernalis* und *Agonum micans* stehen für regelmäßig überflutete, flussnahe Standorte, an denen das Wasser länger zurückbleibt, und *Paranchus albipes*, *Bembidion dentellum* und *Oxypselaphus obscurus* gelten als gute Indikatoren für Weidenbestände (DÖRFER et al., 1995). Alle diese vorgenannten Arten konnte ich vorwiegend und jeweils in größerer Anzahl in den einzelnen Weichholzgebieten nachweisen (Tab. A17 – A24/Anhang).

Pterostichus anthracinus, als typische Art stehender Gewässer (FREUDE et al., 1976), findet sich in der durchgeführten Hauptkomponentenanalyse (Abb.26) in unmittelbarer Nähe der Fläche bei Ingelheim (IN) wieder, für welche diese Umweltbedingungen typisch sind.

Auch der Einfluss des Substrates auf die darauf lebenden Laufkäfergemeinschaften ist bekannt (BONN & ZIESCHE, 2000). Nach ZAWADZKI & SCHMIDT (1994) gelten so vor allem die Arten *Dyschirius globosus* und *Clivina fossor* als qualitative Indikatoren für Sandböden. Beide Arten wurden von mir auch auf der Mehrzahl der Flächen mit sandigen Substraten gefangen. Aber auch die Areale mit Löß-Boden zeigten diese Spezies. Dies könnte ein erstes Zeichen für die einsetzende Austrocknung und eventuelle Versandung der Gebiete sein.

4.1.2 Diversität und Ähnlichkeiten der Untersuchungsflächen

Die Diversitätsindices der einzelnen Untersuchungsflächen nehmen, bis auf eine Ausnahme, alle einen Wert nahe zwei oder darüber an (Abb.15). Nur der Hartholzauenwald der Fulderaue bleibt deutlich unter diesem (siehe unten). Hohe Diversitätsindices sprechen für eine große Habitatheterogenität der Flusssufer, die mehr potentielle ökologische Nischen am selben Platz schaffen (VAN LOOY et al.,

2005) und signalisieren somit die Intaktheit der Aue (GERKEN, 1985). Aus diesem Grunde kann man davon ausgehen, dass die Auwälder des Untersuchungsgebietes einer noch mehr oder weniger natürlichen Dynamik unterliegen.

Ein Großteil der Laufkäfer lebt, wie schon angemerkt, in Auen, und viele Arten sind auf die dynamischen Prozesse und typischen Auenstrukturen sowie regelmäßige Überflutungen sogar angewiesen (TRAUTNER, 1994). Daraus resultiert eine hohe Diversität in den Weichholzauengebieten, die tendenziell den Wert der Hartholzauen sogar übersteigt (Kap.3.1.2.1).

Im Bezug auf die wechselnden Wasserstände und damit die Überflutungsdynamik konnte ich im Hinblick auf die Diversität der Artenzusammensetzung (SHANNON-Index) vor allem zwei deutliche Abhängigkeiten herausstellen. Bei zunehmender maximaler Anzahl der Tage über dem Pegelmittelwert im Sommer steigt die Diversität an, wohingegen sie bei ebenso steigender maximaler Anzahl zusammenhängender Tage unter dem Pegelmittelwert abnimmt. Dieser Sachverhalt entspricht dem, was nach der Hypothese der mittleren Störung (siehe 1.1) erwartet wird. Bei geringen Störungen bleibt die Diversität minimal, nimmt danach zu und bei sehr starken Beeinträchtigungen wieder stark ab. Die Störungen der Laufkäferzönosen durch die wechselnden Pegelstände befinden sich also innerhalb einer mittleren Intensität. Die Eveness zeigt in diesem Fall nur bei der maximalen Anzahl zusammenhängender Tage unter dem Pegelmittelwert im Sommer eine Abhängigkeit. Auch hier sinkt der Wert mit zunehmender Taganzahl. Die Erhöhung der Diversität mit zunehmender Anzahl Tage über dem Pegelmittelwert scheint also vor allem auf eine Erhöhung der Artenzahl zurückzugehen, was jedoch nicht signifikant, sondern nur tendenziell nachgewiesen werden konnte (Tab. A12, Anhang). Demnach könnte die steigende Diversität bei längeren Perioden hoher Pegelstände auch auf die wachsende Aktivität der Carabiden bei solchen Störungen zurückzuführen sein.

Man sollte sich jedoch hier vor Augen halten, dass der ausschließliche Vergleich der Indices mit Fehlern behaftet ist. Damit kann zum Beispiel der Rückgang einer Art durch die Zunahme anderer Arten überdeckt werden (POSPISCHIL, 1982) und sich so eine spezialisierte und außergewöhnliche Gemeinschaft zu einer mehr und mehr gewöhnlichen Artenzusammensetzung weit verbreiteter Arten entwickeln.

Die hohen Dominanzindices in allen Gebieten (Tab.13) und die daraus resultierende sehr einseitig dominierte Artenverteilung gelten ebenfalls als sichere Anzeichen für

gestörte Lebensräume (BONN et al., 1997). Durch die ständig wechselnden Lebensbedingungen müssen die Arten gut angepasst sein, und somit können nur die optimal eingestellten Arten hohe Individuenzahlen erlangen. Die Dominanzwerte verändern sich im Laufe der Jahre auf den beiden Ingelheimer Flächen (IN und GH) sowie dem Areal bei Gaulsheim (GA) sehr deutlich (Tab. 13). Ein möglicher Grund dafür können die auftretenden Hochwasserereignisse bzw. Überstauungen sein, denn schon HANDKE (1997) wies eine solche Wechselwirkung zwischen Dominanz und Hochwassergeschehen nach. Am ähnlichsten hinsichtlich ihrer Dominanzverhältnisse sind sich laut Rekonenscher Zahl (Tab.14) der Weichholzaunenwald der Fulderaue (FW) und die Hartholzaue bei Gaulsheim (GA). Beide Flächen werden vom weitverbreiteten *Platynus assimilis* mit relativ gleichen Indices dominiert. Aufgrund der hohen Dominanz von *Agonum afrum* ausschließlich in den zwei Gebieten bei Ingelheim unterscheiden sich diese am stärksten von den anderen.

Die ähnlichste Artenzusammensetzung weisen laut SÖRENSEN-Quotient und WAINSTEIN-Index die beiden Weichholzaunen auf Fulderaue (FW) und Winkeler Aue (W) beziehungsweise die Weichholzaue der Fulderaue (FW) und das Hartholzgebiet bei Gaulsheim (GA) auf (Tab.15). Die Ähnlichkeit der beiden Weichholzaunen auf verschiedenen Inseln unterstreicht nochmals die Aussage, dass sich in zwei entfernten oder durch Barrieren getrennten Gebieten bei gleichem Faktorengefüge ähnliche oder vergleichbare Artengruppen bilden können (TIETZE, 1985).

Der Weichholzaunenwald der Fulderaue (FW) und die Fläche bei Gaulsheim (GA) dagegen sind durch ihre relativ nahe geographische Lage gekennzeichnet. Trotz ihrer Lage auf Insel und Festland war eventuell infolge der starken Austrocknung im Jahr 2003 über einen Landsteg ein stärkerer Artaustausch und damit eine Annäherung der Artengemeinschaften möglich.

Die Carabidenzönosen der Hartholzaunenwälder auf der Fulderaue (FO) und bei Ingeheim (GH) unterschieden sich am stärksten. Beide stellen in Beziehung auf auwaldtypische Gegebenheiten mehr und mehr gestörte Flächen dar. Bei Ingelheim erfolgte eine Störung anthropogener Art durch die einsetzenden Bauarbeiten der Polderverlegung, und auch die Hartholzaue der Fulderaue entwickelte sich von einer auwaldtypischen Fläche weg (siehe unten).

Ein weiterer Faktor, der die Ähnlichkeiten der untersuchten Flächen beeinflusst, scheint ihre Lage in Relation zum Damm zu sein. Unter diesem Gesichtspunkt

konnten nur die vier Flächen des linksrheinischen Ufers miteinander verglichen werden. Dabei befand sich nur ein Gebiet hinter dem Hochwasserschutzdamm. Deshalb bleibt die Aussagekraft der Analyse nur unter Vorbehalt zu betrachten, aber dennoch lassen sich einige Tendenzen ableiten. Die Lage der Flächen vor dem Damm gleicht in gewisser Weise der auf den Inseln. Sie sind dem Einfluss des Hochwassers schon infolge ihrer größeren Nähe zum Fluss unmittelbarer ausgesetzt und durch die Barriere des Dammes von umliegenden potentiell besiedelbaren und geschützteren Arealen getrennt. Diese Annahme wird durch die beiden Ähnlichkeitsindices (SÖRENSEN-Quotient und WAINSTEIN-Index) im Wesentlichen bestätigt. Der Hartholzauenwald bei Ingelheim (GH), als einzige Fläche hinter dem Damm, gleicht demnach den Inselhabitaten am wenigsten (Tab.15).

Gleichzeitig zeigen die beiden berechneten Indices, dass sich die Habitate auf dem Festland hinsichtlich ihrer Artenzusammensetzungen zumindest tendenziell ähnlicher sind als die Inselflächen untereinander. Dies bestätigt die Hypothese, dass sich Stellen mit weniger Störungen einander mehr ähneln als Stellen mit hoher Störungsrate (LEHVÄVIRTA et al., 2006). Laut WAINSTEIN-Index hingegen gleichen sich die Inseln untereinander mehr als den Gebieten auf dem Festland. Hier ist deutlich zu erkennen, dass die Inseln durch ihre typischen Lebensbedingungen eine eigene Fauna entwickelt haben. Sie müssen infolge des unmittelbaren Einflusses der Hochwasserereignisse optimal angepasst sein. Umgekehrt ist jedoch die Habitatdiversität auf dem Festland durch menschliche Eingriffe erhöht, was dann letzten Endes zu anderen Artengemeinschaften führt. Auf allen drei untersuchten Inseln fand ich nur eine dominante Art, während auch zwischen den einzelnen Untersuchungsjahren die Variation auf den Festlandflächen entscheidend größer war (Tab.13). Der Ähnlichkeitsindex nach WAINSTEIN berücksichtigt in seiner Berechnung im Gegensatz zum SÖRENSEN-Quotienten nicht nur die gemeinsamen Arten, sondern auch ihre relativen Häufigkeiten. So können auf der einen Seite die Inseln in ihrer Artenzusammensetzung den Festlandflächen in gewissem Maße gleichen. Die relativen Häufigkeiten der verschiedenen Arten unterscheiden sich jedoch grundlegend.

Auch die Clusteranalysen auf der Basis der Inzidenzhäufigkeiten (Abb.23 und 24) zeigen deutliche Spaltungen in Insel und Festland, respektive Weichholz- und Hartholzauen, was eine Auswirkung des Flusses auf die Laufkäferzönosen ein

weiteres Mal unterstreicht. Dabei erlangen die Weichholzaunen in allen Fällen geringere Distanzen zueinander als die Hartholzaunen. Die Weichholzauwälder ähneln sich also untereinander mehr als die Hartholzauwälder untereinander, was auch durch den Vergleich der Ähnlichkeitsindices nochmals herausgestellt werden konnte (Abb.22). In den Gebieten mit Weichholzbewuchs etablierten sich infolge der extremeren Bedingungen und klimatischen Verhältnisse mehr Spezialisten als in den Hartholzaunen. Diese müssen den dort sehr ähnlichen Lebensbedingungen optimal angepasst sein.

Des Weiteren kann man in der Struktur dieser Clusterdiagramme auch den Einfluss der geographischen Lage auf die Carabidengemeinschaften ablesen. Beide Ingelheimer Flächen clustern trotz unterschiedlichem Auentyp zusammen. Zusätzlich findet man die relativ kleinen und isolierten Inseln Rüdesheimer Aue und Ilmenaue immer in einem eigenen Cluster und weit entfernt von den anderen.

Die Clusteranalyse mittels der relativen Häufigkeiten (Abb. 25) spiegelt im Prinzip die Struktur wieder, die bereits durch den Vergleich der Rekonenschen Zahl gegeben war, denn relative Häufigkeiten und Dominanzstruktur sind identisch. Die Extrastellung der beiden Ingelheimer Flächen wird bedingt durch die dortige Dominanz von *Agonum afrum*. Der Hartholzaunenwald der Fulderaue (FO) und das Gebiet auf der Winkeler Aue (W) grenzen sich durch die hohe Dominanz von *Platynus assimilis* stark ab. Die restlichen drei Flächen bilden ein gemeinsames Cluster, da hier jeweils eine Art mit fast identischem Dominanzindex vorherrscht. Innerhalb dieser Gruppe zeigt sich nochmals die Aufspaltung hinsichtlich des Auentyps.

Zusätzlich wurden die Unterschiede zwischen Insel- und Festland, beziehungsweise Weichholz- und Hartholzaue auch durch die Hauptkomponentenanalyse bekräftigt. Mit der Winkeler Aue (W) sowie den Weichholzgebieten auf der Fulderaue (FW) und bei Ingelheim (IN) befinden sich drei der vier näher untersuchten Weichholzaunen in deren unterem Bereich (Abb. 26). Ihre Artengemeinschaften werden also vor allem durch die eindeutigen Störungsindikatoren (imaginalüberwinternde, flügeltragende, kleine und hygrophile Arten), die am besten an dynamische Flussuferhabitate angepasst sind (VAN LOOY et al., 2005), begünstigt. Alle Inseln befinden sich dagegen auf der negativen, alle Festlandareale auf der positiven ersten Achse. Somit kann man auch hier eine Zweiteilung erkennen.

Die Sonderstellung der Hartholzauenfläche auf der Fulderaue (FO) habe ich bereits mehrfach erwähnt und möchte deshalb nun nochmals etwas genauer darauf eingehen. Diese Fläche ist die einzige, deren SHANNON-Index deutlich unter dem Wert zwei liegt. Der unmittelbare Grund dafür ist die dort vorherrschende extrem dominante Art *Platynus assimilis* ($d > 60\%$). Die geringe Diversität lässt deshalb auf eine nicht intakte Aue schließen, die also selteneren Störungen durch das immer wiederkehrende Hochwasser unterliegt. Dies wird auch durch die Hauptkomponentenanalyse (PCA) belegt. Auch hier erhält der Hartholzauenwald der Fulderaue eine Sonderstellung, denn er findet sich in genau entgegen gesetzter Richtung zu den Arten der typischen Störungsanzeiger wieder. Die kleinen, fliegenden, hygrophilen und imaginalüberwinternden Spezies, die somit am besten an dynamische Flussuferstandorte angepasst sind (VAN LOOY et al., 2005), befinden sich alle auf der negativen zweiten Achse, das besagte Areal der Fulderaue jedoch weit in deren positivem Bereich (Abb.26).

4.1.3 Geschlechterverhältnis

Männliche und weibliche Laufkäfer reagieren unterschiedlich auf die jeweiligen abiotischen Faktoren in ihrem Lebensraum (ŠUSTEK, 1984). Deshalb wird das Geschlechterverhältnis oft als nützlicher Indikator für den Zustand und die Dynamik einer Carabidenpopulation herangezogen. Die unterschiedliche Mobilität und Mortalität der Geschlechter führt zu einer Änderung der Populationsstruktur innerhalb kürzester Zeiträume (KLIMEŠ, 2002). Dabei ist die Dominanz von Männchen oder Weibchen einer Art meist unabhängig von der Dominanzstruktur. Eine nur geringe Dominanz von männlichen Individuen kann jedoch lediglich auf deren höhere Mobilität zurückzuführen sein, und daher gelten nur eindeutige und signifikante Unterschiede in der Geschlechterverteilung als maßgebend (SZYSZKO, 1976; ŠUSTEK, 1984).

In Überflutungsgebieten weicht das Geschlechterverhältnis von dem in normalen, stabilen und nichtdynamischen Lebensräumen vorkommenden Wert von 1:1 deutlich ab (KLIMEŠ, 2002). Auch im Untersuchungsgebiet der vorliegenden Arbeit erkennt man in einigen Fällen eine signifikante Abweichung von diesem Wert (siehe 3.1.5). Es handelt sich also auch hier vermutlich um gestörte bzw. dynamische Lebensräume.

Auf allen Flächen, auf welchen die männlichen Vertreter der Carabiden dominieren, (Abb.41/Tab. 16) herrschen demnach noch natürliche Auenverhältnisse vor. Nach den natürlichen Überflutungen kommt es infolge immer wiederkehrender Neubesiedlung der Flächen zu erneuter Ausbildung von Gründerpopulationen, in welchen die Männchen aufgrund ihrer größeren Mobilität überwiegen (KLIMEŠ, 2002). Unter diesem Gesichtspunkt fällt besonders ins Auge, dass sich beide Flächen, auf welchen signifikant mehr Männchen als Weibchen anzutreffen waren, auf Inseln befanden (Abb.41). Dies ist eine Bestätigung für das höhere Ausbreitungspotential der Carabiden auf Inseln.

Auch das Gebiet der Hartholzaue auf der Fulderaue lässt hier, infolge der Dominanz männlicher Individuen, auf typische Auenverhältnisse schließen. Dies steht jedoch keineswegs im Einklang mit den bereits diskutierten Ergebnissen dieser Fläche, die alle auf eine mehr oder weniger starke Wegentwicklung des Areals von den kennzeichnenden Auengegebenheiten hinweisen. Aus diesem Grunde könnten hier auch andere Störungen (z.B. anthropogener Art, die Bewirtschaftung mit Rindern oder zunehmende Bodenverdichtung) diese Veränderungen im Geschlechtergleichgewicht hervorrufen.

Ferner sind auf den beiden Ingelheimer Flächen, auf welchen die weiblichen Laufkäferindividuen dominieren, wahrscheinlich andere Stressfaktoren (Temperatur, anthropogenen Einflüsse) als die Überflutungen zu finden, die nicht unmittelbar einer Flucht bedürfen und damit die mobileren Männchen nicht beeinflussen. Aber auch hier ist aufgrund der signifikanten Abweichung vom Gleichgewicht von einer gewissen Dynamik bzw. Störung der Flächen auszugehen. Denn ebenso in Populationen, die vom Aussterben bedroht sind, findet man mehr Weibchen als Männchen, da diese als stressresistenter gelten (KLIMEŠ, 2002).

Im Jahr 2005 überwiegen aber auch im Hartholzgebiet bei Ingelheim die männlichen Carabiden (Tab. 16). Durch die unmittelbare Nähe der Fläche zu einer Baustelle der Polderverlegung bei Ingelheim in diesem Jahr, kam es dort zu erheblichen Störungen. Dadurch setzte bei vielen Laufkäfern das Fluchtverhalten ein und erhöht so die Anzahl der gefangenen mobileren Männchen. Durch höhere Wanderungsbewegungen (Emigration / Immigration) wird also der Anteil der männlichen Individuen in den Fallenfängen vergrößert (ŠUSTEK, 1984).

Alle anderen Flächen zeigen keine signifikante Abweichung des Geschlechterverhältnisses, was auf ungestörtere, stabilere Lebensbedingungen mit weniger Dynamik hinweist.

Die im Allgemeinen mobileren Männchen erlangen also in gestörten Gebieten einen entscheidenden Vorteil. Der höhere Sexual-Index auf Löß (Kap. 3.1.5) ist somit ebenfalls mit dem einsetzenden Fluchtverhalten zu begründen. Durch ihren höheren Wassergehalt gelten die Flächen mit Lößboden potentiell als überflutungsgefährdeter, da die Überstauungen schneller auftreten als beim austrocknenden Sandboden. Deshalb erreichen auch hier die mobileren Männchen höhere Anzahlen. Zusätzlich erweisen sich die dortigen nassen Bedingungen für die Reproduktion der Weibchen als eher ungünstig.

Eine weitere Abhängigkeit des Geschlechterverhältnisses ergab sich innerhalb dieser Arbeit im Bezug auf die Auwaldbreite. Je breiter die Fläche, desto größer war auch der Sexual-Index, das heißt, in breiteren, also weniger störungsanfälligeren Habitaten wurden mehr Männchen im Vergleich zu Weibchen gefangen. Aufgrund der höheren Mobilität der männlichen Carabiden gelten diese jedoch als Zeichen für kürzliche beziehungsweise immer wiederkehrende Neubesiedlungen, die vor allem in schmalen Auwäldern infolge der öfteren und extremeren Fluten notwendig werden. Deshalb scheinen hier für die Verteilung der Geschlechter noch andere Störungsfaktoren eine bedeutendere Rolle zu spielen.

Darüber hinaus reagiert der Sexual-Index auf eine Erhöhung des Wasserstandes und eine Steigerung der Taganzahl über einem kritischen Pegelstand in den meisten Fällen mit einer Abnahme seines Wertes. Dies spricht für eine Dominanz der im Allgemeinen stressresistenteren Weibchen in den gestörteren Gebieten. Die mobileren Männchen, die für eine Wiederbesiedlung der Flächen entscheidender erscheinen, müssen also noch durch andere Faktoren dezimiert werden. Eine Zunahme zeigt sich hier bei steigender Anzahl zusammenhängender Tage unter dem Pegelmittelwert im Winter. Dann können also die verlassenen Flächen wieder „rückerobert“ werden.

Abschließend bleibt hier noch zu erwähnen, dass die gewählte Fangmethode mittels Barberfallen unterschiedliche Wirkungen auf die beiden Geschlechter vorweist (LUFF, 1986) und in diesem Zusammenhang auch verschiedene Fangflüssigkeiten ungleiche Effekte zeigen (HOLOPAINEN, 1992). Somit sind die hier diskutierten Ergebnisse mit einigen Fehlerquellen behaftet und nur unter Vorsicht mit

Literaturangaben zu vergleichen. Indem aber auf allen Teilflächen dieselben standardisierten Fangbedingungen herrschten und somit dann auf allen Flächen derselbe systematische Fehler (bias) gemacht wurde, bleiben die Teilgebiete dennoch vergleichbar.

4.1.4 Veränderungen der Laufkäferzönosen zwischen 2000/01 und 2005

Die Gesamtartenzahlen der vier bzw. fünf in diese Untersuchung mit eingehenden Flächen haben sich im Laufe der untersuchten Jahre nicht drastisch verändert. Die Artenzusammensetzungen variierten dagegen deutlich. So wurden in 2000 bzw. 2001 einige Arten gefunden, die 2005 nicht mehr nachgewiesen werden konnten. Diese scheinbare Abnahme der Artenzahl wurde aber 2005 durch das Auftreten von neuen Arten gegenüber den Vorjahren ausgeglichen. Demzufolge wurde die Reduktion eines Teils der Arten durch die Zunahme anderer kompensiert. Eine Naturschutzstrategie, die also nur auf reinen Artenzahlen basiert, könnte zu irreführenden Ergebnissen gelangen, da Störungen weit verbreitete und reichlich vorhandene Arten begünstigen. So entwickelte sich aus einer ehemaligen Gemeinschaft seltener und interessanter Laufkäferspezies eine Zönose aus Allergeweltsarten, ohne dass sich die Artenzahlen änderten (THIELE & WEISS, 1976; DAVIES & MARGULES, 1998).

Im Untersuchungsgebiet am meisten verändert hat sich während der Untersuchungsperiode, laut allen drei für die Carabidenfauna berechneten Indices, der Hartholzauenwald bei Ingelheim (GH) (Tab.17). Hier erreichten alle berechneten Werte ihr Minimum. Dies ist vermutlich auf eine zusätzliche anthropogene Störung, nämlich die Baustelle der Polderverlegung seit 2003 zurückzuführen. Es zeigt sich also wieder deutlich, dass die unnatürlichen Einflüsse durch den Menschen die Artendiversität in höherem Maße beeinträchtigen als natürliche Extremereignisse (THIELE & WEISS, 1976).

Am ähnlichsten laut Rekonenscher Zahl und damit die wenigsten Unterschiede in der Dominanzstruktur blieb in den letzten sechs Jahren der Hartholzauenwald der Fulderaue (FO) (Tab.17). Hier ist auch in allen Jahren die stark vorherrschende Dominanz von *Platynus assimilis* ($d > 60\%$) unübersehbar (Tab. 13).

Der Weichholzauenwald bei Ingelheim (IN) hat sich hingegen im Hinblick auf SÖRENSEN-Quotient und WAINSTEIN-Index innerhalb des Untersuchungszeit-

raums am wenigsten verändert (Tab.17). Durch die Anbindung an das Festland konnten hier eventuelle Störungen durch Wasser oder Temperatur usw. mittels Zuwanderungen aus den umliegenden Flächen kompensiert werden.

Die Auswirkungen der relativ trockenen Jahre oder auch die der Extremwasserstände veränderten aufgrund der unmittelbareren Wirkungen die Carabidenfaunen der Inseln drastischer als auf dem Festland.

Innerhalb der Populationen erschienen hingegen auf der vorgenannten Fläche bei Ingelheim (IN) die stärksten Abweichungen. Am Beispiel von *Platynus assimilis* lässt sich dies aus den Clusteranalysen auf der Basis der genetischen Distanzen der einzelnen Jahre ableiten (Abb.50). Im Laufe der Zeit wurde die Position der Weichholzaue bei Ingelheim immer isolierter. Die Zusammensetzung der Population scheint sich also zu ändern, was wiederum für eine Zuwanderung fremder Individuen aus dem Umfeld spricht.

Ein allgemeiner Artenrückgang im Untersuchungsgebiet (bei einem hohen Standardisierungsgrad in der Fangmethodik) der letzten sechs Jahre ist durch den Vergleich der Inzidenzhäufigkeiten (Kap. 3.1.6.2) zu bestätigen. KOTZE & O'HARA (2003) machen für den deutlichen Rückgang der Mehrheit der Arten in Europa die Veränderungen in der Landnutzung verantwortlich. Demnach haben sich die Qualität und die Quantität der Carabidenhabitate in den letzten Jahrhunderten in West-Europa deutlich verändert. Die einzelnen Arten sind somit noch mehr der Beeinflussung durch den Menschen, zwischen- und innerartlicher Konkurrenz und Umweltveränderungen ausgesetzt.

Bei diesem Vergleich sollte man sich jedoch immer vor Augen halten, dass in den Jahren 2000 und 2001 mit einer anderen Fangflüssigkeit und durch eine andere Person gesammelt und bestimmt wurde. Auch hieraus können sich Unterschiede in der Artenzusammensetzung ergeben, denn vor allem die Fangflüssigkeit beeinflusst den Fangernfolg drastisch (siehe Kap. 4.6.1).

4.1.5 Naturschutzrelevanz der Gebiete

Deutschlandweit stehen 57,4% der Laufkäferarten auf der Roten Liste inklusive der Vorwarnliste (TRAUTNER et al, 1998). In Rheinland-Pfalz und Hessen ist dieser Wert ein wenig niedriger, liegt aber noch bei gut 53% (SCHÜLE & PERSOHN, 2000; MALTEN, 1998). Dabei leben die meisten Individuen seltener Arten dieser Tier-

gruppe in auenähnlichen Lebensräumen (HANDKE, 1995 und 1997). Auch im Untersuchungsgebiet befindet sich knapp die Hälfte aller nachgewiesenen Arten auf mindestens einer der drei hier verwendeten Roten Listen. Auf allen Flächen macht ihr Anteil wenigstens 25% aus. Das Auftreten vieler seltener Spezies in den Auwaldgebieten macht diese Lebensräume so besonders schützenswert (HANDKE, 1996). Umweltbeeinflussungen verschiedener Arten zeigen schnelle Auswirkungen auf die Qualität der Invertebratenhabitate und die Verbreitung seltener Arten. Deshalb ist der Schutz dieser Organismen, speziell der Käfer, dringend notwendig, was auch einen Schutz der Landschaften, die für diese Tiere essentiell sind, wie die Auen, voraussetzt (EYRE, 2006). Doch nicht nur die Gebiete an sich, sondern auch deren Umfeld sollte durch geeignete Schutzmaßnahmen gesichert werden, denn die Menge an brauchbarem Habitat im Umfeld beeinflusst zum Beispiel auch die genetische Diversität von weitverbreiteten und mobile Arten (HANDKE, 1997; SANDER et al., 2006). In dieser Hinsicht sind auch immer wieder die negativen Einflüsse des heutigen Klimawandels von steigendem Interesse, da auch hieraus durchaus tiefgründige Effekte auf die Verteilung einiger Invertebratenarten resultieren könnten (EYRE, 2006).

Die Reliktvorkommen wertgebender Arten müssen geschützt werden, um ein Artenreservoir aufzubauen. In Auen sind häufig nur noch reliktdäre Vorkommen charakteristischer Arten und Artengemeinschaften zu finden, die sie als prioritäre Räume für die Entwicklung des Arten- und Biotopschutzes notwendig machen (TRAUTNER, 1994). Dies zeigt sich im Untersuchungsgebiet zum einen vor allem im Hartholzauenwald der Fulderaue, auf der Winkeler Aue und im Areal bei Gaulsheim. Der Anteil an Rote-Liste-Arten dieser Flächen liegt nahe dem Durchschnittswert von 32,4%, wohingegen jedoch der Individuenanteil dieser gefährdeten Arten hier deutlich unter dem Mittelwert von 18,97% bleibt (Abb.14). Weiterhin ist das Vorkommen von Rote Liste-Arten im Allgemeinen auf allen Flächen sehr rückläufig oder zeigt zumindest die Tendenz dazu, was der Vergleich der Inzidenzhäufigkeiten zwischen den Jahren 2000/01 und 2005 deutlich macht (Kap. 3.1.6.2). Zum anderen stellt das hier untersuchte Oberrheingebiet sogenannte Rückzugsflächen für einige Carbidenspezies dar. *Asaphidion austriacum* gilt in Rheinland-Pfalz als extrem seltene Art (SCHÜLE & PERSOHN, 2000), wurde aber am Inselrhein recht häufig gefangen. Ein weiteres Beispiel ist *Oxypselaphus obscurus*, der in Rheinland-Pfalz bereits auf der Vorwarnliste steht, im gesamten Untersuchungsgebiet aber recht

zahlreich auftrat. Ähnliches gilt für *Agonum fuliginosum*, *Oodes helopioides* und *Carabus monilis*. Ferner ist in diesem Zusammenhang das wieder nachgewiesene Auftreten von *Carabus ullrichii* am Mombacher Rheinufer zu nennen. Dieser Carabide hat seinen Verbreitungsschwerpunkt in Südosteuropa und gilt als Art, die Wälder meidet und schwere lehmige Böden bevorzugt. Er ist in Auen durchaus lebensfähig und wurde im Lampertheimer Altrheingebiet in Wäldern mit Hartholzbewuchs bereits nachgewiesen (HANDKE, 1996). In Deutschland und Hessen ist er als gefährdet, innerhalb Rheinland-Pfalz sogar als vom Aussterben bedroht eingestuft. Am Mombacher Rheinufer wurden ab dem Jahr 2004 regelmäßig Individuen dieser Spezies gefangen. Durch die Trockenheit des Jahres 2003 und der folgenden Frühjahre erlangte dieser Carabide mit imaginaler Frühjahrstätigkeit sogar ideale Voraussetzungen für Fortpflanzung und Larvalentwicklung.

Letztlich bleibt hier noch festzuhalten, dass die menschlichen Einflüsse zur Zeit solch einen signifikanten Effekt auf die Umwelt haben, dass selbst die am besten ans Überleben angepassten Arten in Gefahr sind (KOTZE & O'HARA, 2003) und damit eine ausgeprägte Naturschutzrelevanz der besagten Gebiete besteht.

4.2 Vorkommen bestimmter ökologischer Laufkäfertypen im Untersuchungsgebiet

Die Kenntnis der Verhaltensweise von Carabidenarten (z.B. deren Reaktion auf Überflutungen, ihre Populationsdynamik und weitere Eigenschaften) ist nötig, um Momentaufnahmen verschiedener Laufkäferzönosen, wie sie sie trotz mehrjähriger Untersuchungsdauer meiner Arbeit darstellen, zu interpretieren (HANDKE, 1996). Deshalb werden die Spezies in diverse ökologische Gruppen eingeteilt, deren schon angesprochene Indikatorfunktion für die jeweilige Fläche herausgestellt und deren Anteil im Untersuchungsgebiet diskutiert.

Die ökologische Einteilung hat jedoch keinen Anspruch auf weiträumige Gültigkeit, denn viele Arten zeigen ein regional stark wechselndes autökologisches Verhalten (DÖRFER et al., 1995). Die unkritische Übernahme dieser allgemeinen Angaben kann also zu Fehlinterpretationen führen.

4.2.1 Jahresdynamik (Überwinterungstyp)

Die Verbreitung von Laufkäferarten ist u. a. abhängig vom Fortpflanzungstyp und damit dem jahreszeitlichen Auftreten der Larven (THIELE, 1964a). Larvalüberwinterer sind toleranter gegenüber sommerlicher Austrocknung, und deren Anteil nimmt daher mit steigender Austrocknung zu (THIELE & WEISS, 1976). In Überflutungsgebieten dominieren demnach die Imaginalüberwinterer (KLIMEŠ, 2002), da die relativ ungeschützten und wenig mobilen Larven durch die winterlichen Hochwasserereignisse dann nicht beeinträchtigt werden (HANDKE, 1997). Ein hoher Anteil an als Imago überwinternden Arten ist also typisch für Auengebiete (BONN & HELLING, 1997) und gilt als Indikator für intakte Auenlandschaften (WOHLGEMUTH-V.R. & GRUBE, 1999; RATHS & RIECKEN, 1999). Auch im Untersuchungsgebiet der vorliegenden Arbeit dominieren die imaginalüberwinternden Spezies mit knapp 80% in hohem Maße. Auf allen Flächen macht diese ökologische Gruppe einen Anteil von über 70% aus. Somit kann man davon ausgehen, dass es sich bei allen einbezogenen Arealen noch um intakte Auwälder und damit dynamische Lebensräume handelt.

Der vorherrschende Überwinterungstyp gibt damit auch Aufschluss über die mikroklimatischen Verhältnisse im Untersuchungsgebiet. Dabei sind vor allem die Faktoren während der Larvalentwicklung entscheidend. Imaginalüberwinterer bevorzugen eher offene, landwirtschaftlich genutzte und nasse, also gestörte Lebensräume. Wohingegen Larvalüberwinterer ein ausgeglicheneres und damit ungestörtes Mikroklima favorisieren (RATHS & RIECKEN, 1999).

In Verhaltensversuchen konnte gezeigt werden, dass die meisten Laufkäferarten nicht innerhalb der Aue überwintern, sondern mit steigendem Wasserstand das Gebiet verlassen und das überschwemmte Areal mit sinkendem Wasserstand entweder von umliegenden Habitaten oder hochwassersicheren Schutzstrukturen innerhalb des Überflutungsgebiets wiederbesiedeln (ROTHENBÜCHER & SCHAEFER, 2006). Aufgrund der häufigeren und extremeren Wasserstandsänderungen während der Wintermonate sind auch hier die als Imago überwinternden Arten gegenüber den relativ unmobilen Larven klar im Vorteil.

In meiner Untersuchung konnte ich mit zunehmender Breite des Auwaldgebietes einen sinkenden Anteil an imaginalüberwinternden Individuen feststellen. Somit bestätigen meine Ergebnisse die Theorie, dass schmale Auwälder durch Überflutungen in höherem Maße beeinflusst werden als breite, da der Anteil der

Imaginalüberwinterer mit zunehmender Bodenfeuchte und Überschwemmungsdauer steigt (WOHLGEMUTH-V.R. et al., 1997).

Aus dem gleichen Grund ist auch der höhere Anteil von Individuen dieses ökologischen Typs auf den feuchteren Lößböden zu erklären (Kap. 3.1.4.1), denn den Einfluss des Substrates auf die darauf lebenden Carabidengemeinschaften konnten schon BONN & ZIESCHE (2000) nachweisen. THIELE (1964) hingegen zeigte eine Zunahme der Herbsttiere mit einer Anreicherung von Humusstoffen im Boden, die möglicherweise durch eine chemische Hemmung der Imaginalüberwinterer verursacht wird. Diese Aussage lässt sich aufgrund meiner Ergebnisse jedoch nicht belegen.

Die regelmäßigere Überflutung und die damit verbundene größere Dynamik des Lebensraumes innerhalb der Weichholzaue spiegelt sich ebenso in dem vermehrten Auftreten deutlicher Störungsanzeiger wie Imaginalüberwinterer (Kap. 3.1.4.1) auf den Flächen mit Weichholzbewuchs wieder.

Erstaunlicherweise fand ich jedoch auf den Inseln prozentual weniger Imaginalüberwinterer (Tab. A10, Anhang) als auf dem Festland. Diese sind eigentlich, wie schon mehrmals gezeigt, Indikatoren für gestörte und dynamische Lebensräume und deshalb hätte man hier letztlich genau das Gegenteil erwartet. Die Inseln sind jedoch, wie schon oben beschrieben, durch ihre seltene Bewirtschaftung deutlich weniger Störungen durch den Menschen ausgesetzt als die umliegenden Festlandgebiete. Da sich unnatürliche (anthropogene) Belastungen auf die Diversität einer Artengemeinschaft stärker auswirken als natürliche Extremereignisse (THIELE & WEISS, 1976), wird hier auch die Ansiedlung von nicht optimal an Hochwasser angepasste Arten möglich. Zusätzlich lassen auch weitere Anpassungsmechanismen der Laufkäfer für das Überdauern der Überstauung vor Ort die Anreicherung von Larvalüberwinterern auf den Inseln zu.

Mit steigendem Pegelwert und größer werdender Anzahl an Tagen über einem kritischen Wasserstand, nehmen auch die Wahrscheinlichkeit und das Ausmaß der Überflutungen einzelner Flächen drastisch zu. Die Bewohner dieser Habitats müssen optimal an diese dynamischen Bedingungen angepasst sein. Deshalb erhöht sich in diesem Fall auch die Anzahl der typischen Störungsanzeigerarten, wie die Imaginalüberwinterer. In längeren Trockenphasen, unter anderem durch Zunahme der zusammenhängenden Tage unter dem Pegelmittelwert im Winter dagegen, findet man genau die umgekehrte Abhängigkeit.

Zusätzlich fand ich jedoch entgegen meiner anfänglichen Hypothese mit zunehmendem Abstand der Untersuchungsflächen vom nächsten Ufer, also sinkendem Überflutungsrisiko, einen Anstieg der Arten und Individuen, die auf Störfaktoren und nasse Gegebenheiten im Habitat hinweisen (Imaginalüberwinterer). Dies ist ein Hinweis darauf, dass ein anderer Faktor als der Einfluss des Rheins die Laufkäfergemeinschaft noch maßgeblich mitbestimmt.

4.2.2 Flugtyp

Arten in fragmentierten und instabilen Lebensräumen sollten ein hohes Ausbreitungspotential besitzen (SCHWERK et al., 1997). Daher ist die Flugfähigkeit der Carabiden ein guter Hinweis auf instabile und dynamisch Habitate, die immer wieder neu besiedelt werden müssen (KOTZE & O'HARA, 2003; GÜTH et al., 2006). Die Laufkäfer aus gestörten Gebieten fliegen also gut und unterscheiden sich in ihrer Gestalt wesentlich von jenen aus ungestörten Gebieten (EYRE, 2006). Die durch Überflutungen geschaffenen Mikrohabitate bestehen in der Regel nur kurzfristig, sodass ein optimales Ausnutzen der Nischen nur durch eine hohe und gezielte Ausbreitungsfähigkeit möglich ist (GRUBE & BEYER, 1997). Die Flügelausprägung, das heißt ein hoher Anteil an ausbreitungsfähigen, also makropteren Arten, ist ein Indiz für die Naturnähe von Flussauen und gilt als Bioindikator für die Überflutungswahrscheinlichkeit eines Gebietes (BONN et al., 1997), und der Anteil an geflügelten Individuen erscheint bei auftretenden Überflutungen deutlich höher (KLIMEŠ, 2002). Auch in meiner Arbeit zugrundeliegenden Untersuchungsgebiet dominieren die flügeltragenden Carabidenspezies mit mehr als der Hälfte aller Arten.

Die Abnahme des Individuenanteils an makropteren Laufkäfern mit der Zunahme des Abstandes der Flächen vom nächsten Ufer bestätigt wiederum die Tatsache, dass die flussnäher gelegenen Gebiete deutlich häufigeren und extremeren Störungen durch Überflutung ausgesetzt sind. Je weiter die Habitate also vom Fluss entfernt, desto weniger sind die Carabiden darauf angewiesen, durch Fliegen den Überflutungen zu entkommen.

Mit steigender Wahrscheinlichkeit und zunehmendem Ausmaß der Überflutungen nehmen also die typischen Störungsanzeigerarten wie makroptere zu. Dies bestätigen auch die in der Regel positiven Korrelationen zwischen den steigenden

Pegelwerten beziehungsweise der größer werdenden Anzahl an Tagen über einem kritischen Wasserstand und den Anteilen der flügeltragenden Laufkäfer (Tab. A12 und A13, Anhang)

Des Weiteren fand ich mehr makroptere Arten und auch mehr makroptere Individuen des dimorphen *Pterostichus strenuus* auf den Flächen mit Löß-Boden (Kap. 3.1.4.2). Durch den höheren Wassergehalt und die steigende Überflutungsgefahr sind in diesen Habitaten Carabiden auf die Flucht durch das Fliegen stärker angewiesen als auf den trockeneren Sandböden.

Je stabiler die besiedelten Habitate sind, desto geringer ist die relative Flügelgröße (GÜTH et al., 2006). Die dann brachypteren, also flügellosen Individuen müssen keine Flugapparatur aufbauen, können früher reproduzieren und erhalten so einen entscheidenden Fitness-Vorteil in stabilen Lebensräumen. Deshalb findet man dort auch mehr Spezies dieses Typs (ROFF, 1986; KOTZE & O'HARA, 2003). Insgesamt waren nur sieben der 101 Arten des Untersuchungsgebiets brachypter und diese mit 1,6% der Gesamtindividuenzahl nur spärlich vorhanden. Alle flügellosen Arten finden sich in der Hauptkomponentenanalyse (Abb. 26) nur auf der Seite der Festlandbereiche wieder und grenzen so die Inseln von diesen ab. Diese flügellosen Spezies treten also vorwiegend an den trockensten Stellen auf, während ein hoher Anteil makropterer Arten unmittelbar am Wasser anzutreffen ist (KLIMEŠ, 2002), was sich wiederum durch die vorliegende Studie bestätigen lässt. Auf den Inseln konnten sowohl mehr flügeltragende Laufkäferindividuen insgesamt, als auch mehr makroptere Vertreter der dimorphen Spezies *Oxypselaphus obscurus* gefangen werden (Abb.31). ROTHENBÜCHER & SCHAEFER (2006) konnten innerhalb ihrer Arbeit zeigen, dass die meisten Laufkäfer vor dem steigenden Hochwasser fliehen und mit sinkenden Wasserständen die einzelnen Flächen wiederbesiedeln. Auf den Inseln fehlt die Möglichkeit, bei und nach diesen Störungen die Gebiete wieder direkt aus dem angrenzenden Umland zu besiedeln. Deshalb bleibt dort die Flugfähigkeit notwendig. Auf dem Festland stellt hingegen auch das Laufen ein potentielles Fluchtverhalten dar. Anhand dieser hier geschilderten Ergebnisse lässt sich wiederum ableiten, dass die Auwaldflächen im Untersuchungsgebiet speziell auf den Inseln ihre natürliche Dynamik noch nicht ganz verloren haben.

Die ursprüngliche Flugfähigkeit stellte sich im Lauf der Evolution der Arten als sehr kostspielig heraus und unterlag einem hohen Selektionsdruck. So kam es zum sekundären Verlust der Flugfähigkeit und zur Ausbildung des Flügeldimorphismus (LÖVEI & SUNDERLAND, 1996). Er ist genetisch determiniert, und die Expression von langflügeligen Genotypen wird durch bestimmte Umweltfaktoren (unter anderem Temperatur, Nahrung) beeinflusst (GEIPEL & KEGEL, 1989; GÜTH et al., 2006). Bei den weiblichen Carabiden ist in diesem Zusammenhang auch das „Oogenese-Flug-Syndrom“ bekannt. Zur besseren Verbreitung wird der Flugapparat voll entwickelt, und nach der Histolyse der Flügel werden die freiwerdenden Ressourcen dann zur Reproduktion verwendet (GRUBE & BEYER, 1997; KOTZE & O'HARA, 2003). Dimorphe Arten scheinen also durch die Möglichkeit zur Absorption und Regeneration des Flugapparates weniger rückgangsanfällig als makroptere und brachyptere (KOTZE & O'HARA, 2003). Sie können ihre Energieressourcen den Habitatbedingungen anpassen. Das zeigt sich auch in der vorliegenden Studie, denn nur bei den beiden makropteren Arten (*Nebria brevicollis* und *Platynus assimilis*), fand ich Korrelationen zwischen den geographischen und genetischen Distanzen. Die beiden dimorphen Spezies (*Agonum afrum* und *Pterostichus anthracinus*) zeigten keine solchen Abhängigkeiten. Damit scheint der Flügeldimorphismus einen entscheidenden Vorteil gegenüber den beiden anderen Formen zu besitzen. Doch warum findet man trotzdem im Verhältnis noch weniger dimorphe Arten in instabilen Lebensräumen, wenn dieser ökologische Typ doch so viele Vorteile bietet? Auch in meiner Arbeit fand ich im Untersuchungsgebiet weniger dimorphe als makroptere Arten, was im Einklang mit der Analyse von BONN & HELLING (1997) an der Mittelelbe steht. Im Wesentlichen gibt es dafür zwei Gründe: Zum einen handelt es sich beim Dimorphismus nur um eine vorübergehende Form in der Evolution beim Übergang von flügeltragend zu flügellos. Zum anderen waren nur wenige Arten, die die letzte Eiszeit südlich der Alpen und Pyrenäen überlebten in der Lage, Nord-West-Europa wiederzubesiedeln. Insbesondere wurden im klimatisch sehr variablen Nord-West-Europa die Arten begünstigt, die entweder eine größere Mobilität (flügeltragende) oder eine größere räumliche Anpassung aufwiesen (KOTZE & O'HARA, 2003).

Der Anteil der flügellosen Individuen unter den Dimorphen steigt mit der Stabilisierung des Habitats an (ROFF, 1986; KOTZE & O'HARA, 2003). Deshalb fand ich auch mehr makroptere Individuen der Art *Pterostichus anthracinus* auf den

Flächen vor dem Damm (Kap. 3.1.4.2). Die Gebiete hinter dem Damm sind aufgrund des Hochwasserschutzes weniger dynamisch, und hier bieten sich den Lebewesen auch andere Fluchmöglichkeiten, wie zum Beispiel „Laufen“.

Alles in allem sollte man sich bei diesen Vergleichen immer vor Augen halten, dass die Voraussetzung für die Flugfähigkeit nicht allein in Flügeln ausreichender Größe besteht, sondern auch die volle Ausprägung der Flugmuskulatur des Metathorax notwendig ist. So wird das Flugvermögen zahlreicher dimorpher und auch makropterer Arten über den Auf- und Abbau dieser Flugmuskeln reguliert (GEIPEL & KEGEL, 1989; GRUBE & BEYER, 1997). Trotz ausgebildeter Flügel kann ein Individuum also bei fehlender Muskulatur flugunfähig bleiben (DEN BOER, 1970). Die beiden in dieser Arbeit näher untersuchten makropteren Arten *Nebria brevicollis* und *Platynus assimilis* gelten so im Allgemeinen als schlechte Flieger.

Im Übrigen haben einzelne Carabidenarten auch andere Verhaltensanpassungen entwickelt, die das Überdauern des Hochwassers vor Ort ermöglichen (mittels physikalischer Kieme, in Luftspalten des Bodens, auf Bäume oder Sträuchern / HANDKE, 1997; ROTHENBÜCHER & SCHAEFER, 2006) oder einen weiteren Weg des Fliehens einschlagen (tauchen, schwimmen, treiben auf Baumstämmen) (SIEPE, 1994; GRUBE & BEYER, 1997; KLIMEŠ, 2002).

4.2.3 Feuchtepräferenz

Feuchtigkeit gilt generell als limitierender Faktor für die Verbreitung verschiedener Laufkäferarten. Deshalb findet man auch keine Carabiden in den Wüstengebieten (POSPISCHIL, 1982; LÖVEI & SUNDERLAND, 1996). Die Biotopbindung der einzelnen Spezies wird vor allem durch die Feuchtigkeit und die Lichtverhältnisse bestimmt. Die Temperatur spielt hier nur eine untergeordnete Rolle. Doch im Allgemeinen ist nicht nur ein Faktor für die Wahl des Lebensraumes verantwortlich. Meist entsteht eine artspezifische Kombination aus zwei oder in seltenen Fällen auch allen drei Faktoren (THIELE, 1964a). Abweichungen infolge des Temperaturunterschiedes finden wir nur bei sehr hohen Temperaturen (THIELE, 1964a). Die Einstellung der Feuchtepräferenz ist weitgehend unabhängig vom Geschlecht der untersuchten Tiere und der Jahreszeit (THIELE, 1964a).

In vorliegender Arbeit waren 48,31% der Gesamtarten feuchtigkeitsliebend. Die restlichen Carabidenspezies teilten sich zu gleichen Teilen in xero- und mesophile Vertreter auf. Der Individuenanteil der hygrophilen Organismen überschritt auf allen Flächen 50%. Ein Großteil an hygrophilen Laufkäfern gilt als typisches Merkmal für Auen (BONN & HELLING, 1997), und somit kann ich auch hier die noch vorhandene autotypische Dynamik im Untersuchungsgebiet bestätigen. Zusätzlich ist der relativ hohe Anteil von mesophilen Arten ein Indiz für die vorherrschenden instabilen Lebensbedingungen. Zeitweise müssen die Bewohner dieser Gebiete mit feuchten, darüber hinaus aber auch mit trockenen Lebensbedingungen auskommen.

Die beiden Ingelheimer Flächen zeigen die meisten hygrophilen Arten und Individuen. Trotz der relativ großen Entfernung zum Fluss und der damit scheinbar verbundenen geringeren Beeinflussung, hält sich hier in jedem Frühjahr ein temporäres Gewässer, das erst spät austrocknet und so feuchte Lebensräume schafft. Der Hartholzauenwald der Fulderaue (FO) zeigt die mit Abstand wenigsten hygrophilen Arten. Diese Tatsache unterstreicht wieder die Sonderstellung dieser Fläche, die schon in Kapitel 4.2.2 herausgestellt wurde. Das Areal auf der Winkeler Aue (W) beheimatet für eine Weichholzaue eine verhältnismäßig nur geringe Anzahl feuchtigkeitsliebender Spezies, was auf die dort angereicherten, schnell austrocknenden Sandböden zurückzuführen ist.

Die regelmäßigere Überflutung und der damit einhergehende größere Grad der Vernässung innerhalb der Weichholzaue spiegelt sich hier im vermehrten Auftreten hygrophiler Arten (Kap. 3.1.4.3) wider. Ferner reicherten sich auch auf den Inseln, aufgrund der höheren Bodenfeuchte durch den unmittelbareren und extremeren Einfluss des Wassers von allen Seiten, mehr hygrophile Arten an (Kap. 3.1.4.3).

Ein steigender Pegelwert und eine größer werdende Anzahl an Tagen über einem kritischen Wasserstand erhöhen ferner den Wassergehalt des Bodens. Deshalb nehmen auch in diesem Fall die typischen hygrophilen Spezies in der Regel zu.

Doch auch hier sollte man sich vor Augen halten, dass die Larven in verschiedenen Stadien mehr Flüssigkeit benötigen als die Imagines und damit austrocknungs-empfindlicher sind als diese (THIELE, 1964a). Darum kann man davon ausgehen, dass sie die Verteilung der Arten wesentlich mitbestimmen.

4.2.4 Größenklassen

Die mittlere Körpergröße der Laufkäfergemeinschaften in Waldgebieten, Mooren und Grasflächen ist von verschiedenen Umweltfaktoren abhängig. Der Grad der Störung stellt hier einen der bedeutendsten Faktoren dar, der zu einer Eliminierung der großen Arten führt (LÖVEI & SUNDERLAND, 1996). Hierbei birgt jedoch nicht die Körpergröße an sich das Risiko, sondern die mit ihr verbundenen Lebenszyklusmerkmale und ökologischen Charakteristika. So leben große Laufkäfer meist in kleinen Populationen, haben hohe „Homerange“-Anforderungen und niedrige Reproduktionsraten, was sie rückgangsanfälliger als kleine Individuen macht (KOTZE & O'HARA, 2003). Kleine Arten reagieren schneller auf Umweltveränderungen und somit gilt die Körpergröße als bedeutungsvoll für das Aussterberisiko (KOTZE&O'HARA, 2003). Der längere Lebenszyklus und die damit verbundenen längeren Larvalzeiten, machen auch die Larven der großen Spezies anfälliger für Bodenveränderungen (LÖVEI & SUNDERLAND, 1996; KOTZE & O'HARA; 2003).

Im Untersuchungsgebiet gehören drei Viertel aller Arten den Größenklassen eins bis drei an. Der Artenanteil bleibt auf allen Flächen nahezu gleich. Die Größe der Laufkäfer steht laut HANDKE (1995) auch in engem Zusammenhang mit den ökologischen Bedingungen im Untersuchungsgebiet. So weisen kleine Arten auf einen eher instabilen, große Arten auf einen stabilen und älteren Lebensraum hin. Der auch hier beobachtete Anteil der kleinen Carabidenspezies (GK1-3) von 75% entspricht also wiederum einem Lebensraum mit hoher Dynamik (HANDKE, 1997; RATHS&RIECKEN, 1999). Die großen Tiere nehmen nach einer Störung drastisch ab, wohingegen die kleinen Lebewesen danach vermehrt auftreten (RAINIO & NIEMELÄ, 2003).

In meiner Untersuchung konnte ich mit zunehmender Breite des Areals weniger kleine (GK 1-3) Individuen feststellen. Da kleine Tiere vor allem auf lang überfluteten Flächen zu finden sind (HANDKE, 1997), bestätigen meine Ergebnisse somit die Theorie, dass schmale Auwälder durch Überflutungen in höherem Maße beeinflusst werden als breite. Des Weiteren überwogen die Individuen der Größenklassen eins bis drei deutlich in den Bereichen, die vor dem Hochwasserdamm zu finden waren. Dies unterstreicht nochmals die unmittelbarere Wirkung des Überflutungsgeschehens auf diese Flächen. Das vermehrte Auftreten kleiner Carabiden (GK1-3/Kap.3.1.4.4) auf den Flächen mit Weichholzbewuchs betont erneut die regelmäßigere Überflutung

und die damit verbundene größere Dynamik des Lebensraumes innerhalb der Weichholzaue.

Mit steigendem Pegelwert und größer werdender Anzahl an Tagen über einem kritischen Wasserstand, nehmen auch die Wahrscheinlichkeit und das Ausmaß der Überflutungen einzelner Flächen drastisch zu. Deshalb nehmen in diesem Fall auch kleine Spezies in der Regel zu. In längeren Trockenphasen, unter anderem durch Zunahme der zusammenhängenden Tage unter dem Pegelmittelwert im Winter dagegen, findet man genau die umgekehrte Abhängigkeit. Hier nimmt die Häufigkeit der kleinen Laufkäfer ab.

In der Hartholzaue der Fulderaue (FO) fand ich mit Abstand die wenigsten Individuen der unteren drei Größenklassen. Auch hier erkennt man also wieder die schon mehrmals zuvor angesprochene Sonderstellung dieses Gebietes (Kap. 4.1.2; 4.2.3). Im Allgemeinen fällt jedoch auf, dass auf allen Flächen, außer den beiden Ingelheimern, im Vergleich zu den Artenzahlen nur geringe Individuenanteile der Größenklassen 1-3 vorherrschen (Abb.37). Dies ist auf die hohe Dominanz von *Platynus assimilis* bzw. *Pterostichus melanarius* zurückzuführen, die beide der Größenklasse vier angehören. *Agonum afrum*, die hochdominante Art der beiden Ingelheimer Flächen dagegen, ist der Größenklasse drei zuzuordnen und damit in die Individuenanteile der ersten drei Klassen einbezogen. Auch die Zunahme der Individuen der Größenklasse eins bis drei mit steigendem Abstand der Flächen zum nächsten Ufer ist durch die hohe Dominanz von *Agonum afrum* (GK3) in den beiden entferntesten Gebieten bei Ingelheim (IN und GH) etwas zu relativieren. Diese Laufkäferart findet man in höheren Dichten oder fast ausschließlich in uferfernen Habitaten. Obwohl *Agonum afrum* optimal an Störungen durch Wasser angepasst ist (dimorph -> makropter, hygrophil, Imaginalüberwinterer, GK3) vermeidet er Flächen, die durch den Rhein unmittelbar beeinflusst werden. Aber auch hier kommt es durch andere Faktoren (temporäre Gewässer) zu Überstauungen.

Zusätzlich fand ich hingegen, entgegen meiner anfänglichen Hypothese, mit zunehmendem Abstand der Areale vom Ufer einen Anstieg der Arten und Individuen, die auf Störfaktoren und nasse Gegebenheiten im Habitat hinweisen, also Vertreter der Größenklasse eins bis drei. Dies ist ein weiterer Hinweis darauf, dass noch ein anderer Faktor als der Einfluss des Rheins die Laufkäfergemeinschaft maßgeblich mitbestimmen muss.

4.3 Populationsgenetische Untersuchung typischer Auwaldarten

4.3.1 Genetische Diversität der einzelnen Populationen

Im Hinblick auf die populationsgenetischen Studien kann man als erstes festhalten, dass sich bei allen untersuchten Arten nur wenige Unterschiede in den Allelfrequenzen, lediglich geringe genetischen Distanzen und ausschließlich kleine Diversitäts- bzw. Heterozygotiewerte finden lassen. Die Polymorphismenrate der einzelnen Populationen erscheint jeweils relativ hoch, was jedoch auf das Verfahren der RAPD-Methode zurückzuführen ist (vgl. Kap. 4.6.2). Durch diese nur geringen Diversitätswerte bekräftigt sich wiederum der Hinweis, dass es sich hier um kleine instabile Populationen handeln muss (PARKER et al., 2002). Die genetische Diversität wird unter anderem durch den Landschaftsaufbau beeinflusst (SANDER & WOLTERS, 2004). Damit führen instabile bzw. dynamische Lebensräume zu instabilen Populationen, die sich immer wieder neu anpassen müssen oder neue Habitate besiedeln. Keine oder nur geringe Differenzierungen zwischen Populationen sprechen weiterhin für ein hohes Ausbreitungspotential der Organismen, das sie entstandene Barrieren überwinden lässt (SCHWERK et al., 1997). Durch die daraus resultierende Möglichkeit, neue oder bereits „ausgestorbene“ Biotope wiederzubesiedeln, wirkt die Ausbreitung gegen den Verlust der genetischen Variabilität (JONSSON et al., 2003). Dies wird hier durch die Tatsache bestätigt, dass die genetische Variabilität innerhalb der Populationen sehr hoch ist und nur noch geringe prozentuale Anteile auf die Diversität zwischen den Populationen entfallen (siehe Kap. 3.2.6). Solch eine Auftrennung scheint typisch für die Familie der Carabiden, denn auch zahlreiche andere Arbeiten mit Laufkäfern zeigen die höchsten genetischen Variationen innerhalb der Populationen (GÜTH et al., 2006). Zusätzlich bleibt in diesem Zusammenhang noch festzuhalten, dass die errechneten Heterozygotiewerte und die untersuchte Probenzahl nicht miteinander korrelierten ($p=0,5833$). Das heißt, die, wenn auch geringen Unterschiede, wurden nicht durch die verschiedenen Probenanzahlen hervorgerufen (VUCETICH et al., 2001).

Die genetische Differenzierung wächst nicht unbedingt mit der geographischen Distanz, und auch Arten mit geringer Ausbreitungswahrscheinlichkeit müssen nicht zwangsläufig dem „Isolation-by-distance“-Modell genügen (SANDER & WOLTERS, 2004). Diese Aussage wird auch durch die in vorliegender Arbeit durchgeführten Mantel-Tests untermauert. Demnach fehlt bei den beiden analysierten dimorphen Arten (*Agonum afrum* und *Pterostichus anthracinus*) die Korrelation zwischen

räumlicher und genetischer Distanz, was dafür spricht, dass hier das Gleichgewicht zwischen Besiedlung und genetischer Drift nicht erreicht wurde. Wir finden hier einen höheren Wert des Genflusses gegenüber der genetischen Drift (GÜTH et al., 2006). Außerdem scheint die Besiedlung eines Gebietes nicht vorwiegend von den nächstgelegenen Biotopen zu erfolgen, sondern mehr ein Zufallsprozess zu sein. Dies entspricht dem „Inselmodell“ der Metapopulationstheorie (BEGON et al., 1998). Darüberhinaus weist diese Beziehung jedoch gleichfalls auf eine große Mobilität und damit Ausbreitungswahrscheinlichkeit hin (SANDER et al., 2006). Der entgegengesetzte Fall zeigt sich hinsichtlich der untersuchten makropteren und damit ausbreitungsfähigen Arten (*Nebria brevicollis* und *Platynus assimilis*). Hier korrelieren die genetischen mit den geographischen Distanzen, wie wir es für das „stepping stone“ Modell einer Metapopulation erwarten (BEGON et al., 1998) und damit tauschen Individuen naher Populationen häufiger Gene aus, als weiter entfernte (KIM & SAPPINGTON, 2004). Genfluss und genetische Drift befinden sich also im Gleichgewicht (JONSSON et al., 2003).

Dieser Einfluss der geographischen Lage lässt sich durch die Clusteranalysen der genetischen Distanzen der beiden Arten *Nebria brevicollis* (Abb.45) und *Platynus assimilis* bestätigen (Abb.49). Hier clustern die beiden Ingelheimer Flächen (IN und GH) trotz unterschiedlichen Auentyps zusammen. Des Weiteren erkennt man die deutliche Abspaltung der beiden relativ kleinen und isolierten Inseln Rudesheimer Aue (R) und Ilmenaue (I).

Der Vergleich verschiedener Clusteranalysen auf Basis der genetischen Diversitäten einzelner Populationen und den Diversitäten der Artengemeinschaften aus dem ersten Teil der Diskussion (4.1.2) liefert in erster Linie zwei deutliche Ergebnisse.

Zum einen erkennt man auch in der Clusteranalyse der genetischen Distanzen von *Agonum afrum* die bereits mehrfach angesprochene deutliche Sonderstellung des Hartholzauenwaldes auf der Fulderaue (Abb.42). Die dort lebenden Vertreter dieser Art schienen von allen anderen Populationen grundlegend verschieden. Sie könnten durch Überflutungen deutlich weniger gestört worden sein und scheinen somit eine eigene relativ stabile Population entwickelt zu haben.

Zum anderen fand ich hier Hinweise auf ein mögliches Besiedlungsmuster der beiden Rheinuferseiten. In der Clusteranalyse auf Basis der Inzidenzhäufigkeiten der Arten befinden sich rechts- und linksrheinische Gebiete, die also durch die Barriere des

Rheins voneinander getrennt sind, mit geringem Abstand auf einem Ast des Baumdiagramms (Abb. 23). Dies ist als weiteres Indiz für die Entstehung ähnlicher oder vergleichbarer Artengruppen in zwei entfernten oder getrennten Gebieten bei gleichem Faktorengefüge zu werten (TIETZE, 1985). Die genetischen Distanzen bzw. deren Diagramme zeigen diesen Sachverhalt jedoch nicht. Bei allen auf beiden Rheinseiten untersuchten Arten setzten sich die gegenüberliegenden Uferbereiche deutlich voneinander ab (Abb. 42, 49, 55). Die linksrheinischen Areale bilden jeweils einen eigenen und gegenüber den restlichen Gebieten isolierten Ast. Des Weiteren fand ich auch einige Unterschiede in den Allelfrequenzen links- und rechtsrheinischer Uferabschnitte (Tab. 27, 31). Die beiden Uferseiten des Rheins sind also vermutlich unabhängig voneinander, wahrscheinlich über weitere angrenzende Festlandhabitate, besiedelt worden und stehen mit diesen erwartungsgemäß in stärkerem Individuenaustausch als mit den Populationen der anderen Flussseite.

4.3.2 Genetische Unterschiede bestimmter ökologischer Laufkäfertypen

Beim Vergleich der Heterozygotie von imaginal- und larvalüberwinternden Arten (Tab. 35) fällt ein weiteres Indiz für die höhere Unempfindlichkeit der erstgenannten gegenüber Störungen ins Auge. Die Imaginalüberwinterer zeigen signifikant höhere Werte als die Larvalüberwinterer.

Ein weiterer Hinweis für die geringere Störungsanfälligkeit der geflügelten Arten ist die höhere Heterozygotie dieser gegenüber den ungeflügelten. Durch das Fliegen ist eine potentielle Flucht aus lebensbedrohlichen Habitaten möglich und das Ausbreitungspotential wird erhöht.

Die erhöhte Heterozygotie der hygrophilen gegenüber den mesophilen Arten verdeutlicht nochmals den Einfluss der feuchten und damit weitgehend instabilen Lebensräume auf die Laufkäfer.

Der aufgrund der höheren Diversität der besiedelten Lebensräume vermutete Anstieg der Heterozygotie von kleinen gegenüber großen Laufkäferarten konnte in meiner Arbeit nur marginalsignifikant bestätigt werden. Dies ergibt sich jedoch auch eventuell aus der Tatsache, dass vor allem kleine Spezies in die genetische Untersuchung einbezogen wurden. Bei stärkeren Größenunterschieden wäre auch dieses Ergebnis sicherlich signifikant geworden.

4.3.3 Einfluss verschiedener Faktoren auf die genetische Struktur von Laufkäferpopulationen

4.3.3.1 Auwaldgröße

Hinsichtlich des Unterschiedes innerhalb einzelner Populationen in Bezug auf die Größe des zur Verfügung stehenden Habitates, erwartet man eine geringere genetische Diversität (Heterozygotie) auf kleinen als auf großen Habitatinseln (VUCETICH et al., 2001). Große Areale bieten einen größeren Strukturreichtum und damit mehr Möglichkeiten zur Ausbildung differenzierter Gruppen. Diese Aussage lässt sich durch meine Untersuchung zumindest tendenziell für drei der vier genetisch untersuchten Arten bestätigen. Auf den großen Flächen war die Heterozygotie von *Agonum afrum*, *Nebria brevicollis* und *Platynus assimilis* größer als auf den kleinen. Die Unterschiede waren jedoch, vermutlich wegen der zu kleinen Stichproben, nicht signifikant.

4.3.3.2 Entfernung vom Fluss

Mit zunehmender Entfernung der Fläche bzw. der Fallenstandorte vom nächsten Ufer, verringerte sich der Einfluss des Flusses. Das heißt, je weiter die Fallen vom Ufer entfernt aufgestellt wurden, desto kleiner war ihre Beeinflussung durch das Hochwassergeschehen. Die weiter im Landesinneren liegenden Flächen sollten also trockenere und weniger dynamische Lebensbedingungen aufweisen, als die näher am Fluss gelegenen.

Eine Abhängigkeit vom Abstand der Flächen zum nächsten Ufer zeigt der Polymorphiegrad des Kohlschwarzen Grabläufers *Pterostichus anthracinus*. Ihr Wert wächst mit steigendem Abstand (Abb.56). Häufige Überflutungen lösen durch die Zerstörung und Wiederbesiedlung der betroffenen Habitate oft Flaschenhalseffekte aus, die die genetische Diversität senken. Mit wachsendem Abstand zum Ufer sinkt die Überflutungsgefahr und die Heterozygotie sowie der Polymorphiegrad können steigen.

Hier ist letztlich noch anzumerken, dass die räumlichen Abstandsangaben keine exakten Messungen darstellen. Zum einen handelt es sich nur um grobe Schätzungen (+/- 5m). Zum anderen wurden die drei Fallenabstände eines Standortes gemittelt. Die sich daraus ergebende Streuung wird nicht weiter berücksichtigt. Es wird also nicht unterschieden, ob alle Fallen einen ähnlichen Abstand zum Ufer

hatten, oder eine Falle weit, die andere jedoch nahe am Ufer stand. Durch das Poolen der einzelnen Falleninhalte war diese Unterscheidung jedoch von Anfang an nicht möglich.

4.3.3.3 Auentyp

Die Weichholzaunen sind aufgrund ihrer näheren Lage zum Fluss und der geringeren Höhe ü.N.N. einer regelmäßigeren und unmittelbarer Beeinflussung des Rheins ausgesetzt. Das Überflutungsgeschehen wirkt sich also in höherem Maße auf die Weichholzaunenwälder aus, die aus diesem Grunde durch feuchtere und instabilere Lebensbedingungen gekennzeichnet werden. Innerhalb dieser Auen werden verschiedene Mikrohabitate immer wieder verändert bzw. neu gestaltet, die dann einer Vielzahl von Laufkäfern als Lebensraum dienen. Die höher gelegenen Bereiche der Hartholzaue werden nur kurz oder gar nicht überflutet und bilden so potentielle Refugien für die relativ mobilen Laufkäfer (GRUBE & BEYER, 1997).

Auch die genetische Diversität scheint wenigstens bei einer der untersuchten Arten vom Auentyp beeinflusst zu werden. Damit ist der Polymorphiegrad des Schwarzen Enghalsläufers *Platynus assimilis* in Weichholzgebieten zumindest marginal signifikant höher als in Hartholzwäldern (Kap. 3.2.4.3). Durch den Fluss werden die unterschiedlichsten Lebensräume geschaffen, was dann den Polymorphiegrad positiv beeinflusst. So kann eine Fragmentierung der Landschaft die genetische Diversität auch erhöhen (SANDER et al., 2006).

Überflutete Gebiete, wie zum Beispiel Weichholzaunen und nicht oder nur selten überstaute Flächen, wie Hartholzaunen, unterscheiden sich in ihrer Laufkäferzönose grundlegend (ZULKA, 1989). Wie meine Arbeit zeigt, trifft dies auch für die genetische Populationsstruktur der untersuchten Arten zu: Die Unterschiede in den Allelfrequenzen aller untersuchten Arten zwischen den beiden Auentypen sind signifikant. Zusätzlich zeigen auch einige der durchgeführten Clusteranalysen eine sehr deutliche Aufspaltung der Flächen in Weichholz- und Hartholzaunen (Abb. 45, 55). Dabei sind die Distanzen der Weichholzaunen untereinander in allen Fällen geringer als die der Hartholzaunen. Dies zeigt erneut die optimale Anpassung der Lebewesen in Weichholzaunen an die dort vorherrschenden extremeren Bedingungen im Vergleich zu den Hartholzwäldern.

In diesem Zusammenhang bleibt hier noch festzuhalten, dass der frühere, natürliche Hartholzaunenwald vielerorts durch Rodung in landwirtschaftliche Flächen um-

gewandelt wurde und die heutige Hartholzaue vorwiegend künstlich angelegt ist. Des Weiteren ist der heutige Hartholzauenwald noch relativ jung und man kann in ihm lediglich Vorstufen erkennen, da die Entwicklung der Endstadien mehrere Jahrzehnte in Anspruch nimmt (Volk, 1994).

4.3.3.4 Lage (Insel – Ufer)

Die Inseln sind aufgrund ihrer Isoliertheit den Hochwasserereignissen und vielfältigen anderen Störungen unmittelbarer ausgesetzt als die Festlandbereiche. Gleichzeitig sind die Inseln aber nicht oder nur kaum bewirtschaftet, was zu einer niedrigeren anthropogenen Störungsintensität führt.

Im hier bearbeiteten Untersuchungsgebiet grenzen sich die Inseln offensichtlich von den Festlandgebieten ab. Dies wird auch in der graphischen Darstellung der Clusteranalysen auf genetischer Ebene am Beispiel von *Pterostichus anthracinus* (Abb. 55) deutlich. Zusätzlich fand ich bei drei der vier genetisch untersuchten Arten einen signifikanten Unterschied in der Allelfrequenz zwischen Insel- und Festlandpopulationen.

Der Polymorphiegrad des Dunklen Glanzflachläufers *Agonum agrum* erreichte auf den Inseln im Vergleich zu den benachbarten Festländern im Mittel einen niedrigeren Wert (Kap. 3.2.1.3). Hier spielt die Populationsgröße eine entscheidende Rolle. Sie ist auf den Inseln kleiner als auf dem Festland, wo ein potentieller Austausch mit dem gesamten Umland möglich ist. Große Populationen mit niedrigeren Aussterberaten, wie sie auf dem Festland zu finden sind, werden nur wenig durch die genetische Drift beeinflusst. Dadurch kommt es zu einer Anreicherung von Mutationen und damit zu einer erhöhten genetischen Diversität (VUCETICH et al., 2003).

4.3.3.5 Wasserstandsdynamik (Pegelstände)

Die Ergebnisse dieses Abschnitts beruhen auf Pegelstandsmessungen der nächstgelegenen Städte (Bingen, Oestrich, Mainz und Maxau). Direkt an den Untersuchungsflächen wurden keine Messungen durchgeführt. Je nach dem Abstand der Gebiete zu der nächsten Station (meist mehrere km) verwendete ich die Daten von einem der vier Standorte. Die Pegelstände der verschiedenen Orte korrelieren jedoch sehr stark miteinander ($r > 0,9915$). Zusätzlich basieren die durchgeführten Korrelationen nicht auf den eigentlichen Pegelwerten, sondern auf spezifischen

Kenndaten, die daraus errechnet wurden und sich in vielfältiger Weise auf das Hochwassergeschehen während des Untersuchungszeitraumes beziehen.

Die Heterogenität der Populationen verhält sich im Bezug auf die wechselnden Pegelstände und die damit verbundenen Hochwassersituationen nicht einheitlich. Es lässt sich sowohl zwischen- also auch innerartlich kein gleichmäßiges Muster der Reaktionen erkennen. Steigende Pegelwerte, die für häufigere Überstauungen und gleichzeitig stärker Fragmentierung der Landschaft stehen, führen in einigen Fällen zu Abnahmen, in anderen aber zu Zunahmen der Heterozygotie- und Polymorphiewerte. Die Hypothese, dass sich die Heterogenität von Populationen in gestörten und dynamischen Habitaten erniedrigt, kann also nicht eindeutig bestätigt werden. Vielmehr gilt auch hier wieder die Theorie der mittleren Störung. Eine mittlere Störungsintensität kann somit durchaus auch die genetische Variabilität erhöhen. Desweiteren ist es möglich, dass Fragmentierung durch die Schaffung unterschiedlichster Mikrohabitate die genetische Diversität vergrößern kann (SANDER et al., 2006). Alles in allem fällt in diesem Zusammenhang noch auf, dass erwartungsgemäß vor allem die Heterozygotiewerte von den Kenndaten der Pegelstände abhängig sind. Der Polymorphiegrad scheint in den meisten Fällen unbeeinflusst. Lediglich bei der Art *Platynus assimilis* fand ich signifikante Korrelationen. Die Heterozygotiewerte sinken bereits, wenn ein Allel dominiert und andere seltener werden. Beim Polymorphiegrad müssen dagegen an den Genorten die Allele nahezu ganz verschwunden sein und pro Locus nur noch ein dominantes Allel übrig bleiben.

4.4 Das Jahr 2003

Das Untersuchungsjahr 2003 zeichnete sich durch seine sehr hohen Temperaturen und extreme Trockenheit aus. Während dieses Jahres kam es auf keiner der Flächen zu erhöhten Wasserständen, geschweige denn zu Überstauungen. Vielmehr verschwand zeitweise die Barriere des Flusses für die Bewohner der Inselbiotope, denn die Habitate der Inseln waren im Hochsommer aufgrund des extrem niedrigen Wasserpegels zeitweilig durch einen „Landsteg“ mit den Uferbereichen des Festlandes verbunden (vor allem die Insel Fulderaue, September 2003).

Die Austrocknung der Biotope innerhalb dieses Jahres macht sich an verschiedenen Stellen deutlich bemerkbar. Zum einen sind die Artenzahlen auf allen untersuchten Flächen 2003 am geringsten, was jedoch in erster Linie auf den erst später einsetzenden Fangzeitraum zurückzuführen ist. Dadurch bleiben die speziellen Frühjahrsarten in diesen Fängen unterrepräsentiert. Beschränkt man seine Sicht nun nur auf die Probenetermine, die in allen Jahren stattfanden, so erhält man kein eindeutiges Bild. Auf einigen Flächen sind auch hier die Artenzahlen im Jahr 2003 minimal, auf anderen bleiben sie während des gesamten Zeitraumes nahezu gleich und wieder andere zeigen 2003 im Vergleich zu den anderen Jahren sogar eine geringe Zunahme. Zusätzlich erreichen aber auch die normierten Individuenzahlen entweder 2003 oder im darauffolgenden Jahr ihr Minimum. Dies zeigt wiederum, dass auch Austrocknung und hohe Temperaturen für die anpassungsfähigen Laufkäfer erhebliche Störfaktoren darstellen.

Des Weiteren unterscheiden sich fast alle Shannon-Indices als Maß der Diversität der Flächen signifikant von denen des Jahres 2003 (Tab.11-12/Abb.18-20). Auch dieser Wert ist im besagten Jahr meist minimal. Durch die ausbleibenden Überflutungen wird den einzelnen Gebieten ihre Dynamik genommen und durch die Reduzierung der gestalterischen Wirkung des fließenden Wassers werden weniger Mikrohabitate geschaffen. Somit verringert sich die Vielfaltigkeit der Landschaft und mit ihr die Diversität der sie bewohnenden Artengemeinschaften. Wahrscheinlich ist auch, dass einige Arten die extreme Trockenheit dieses Jahres nicht überstehen konnten oder aufgrund ihrer verminderten Aktivität nicht gefangen wurden.

Gleichzeitig befinden sich die Anteile der besonders störungsanzeigenden (Imaginal-überwinterer, makropter, hygrophil, GK1-3) Arten in diesem Jahr auf dem Minimum ihrer Werte oder nehmen im Laufe der Jahre kontinuierlich ab. So zeigen die feuchtigkeitsliebenden, hygrophilen Spezies einen solchen Aktivitätsverlauf. Die meisten Arten dieser ökologischen Gruppe konnten 2002, die wenigsten 2005 gefangen werden (Abb.35). Dies weist auf eine allmähliche Austrocknung der Biotope und eine mehr oder weniger starke Wegentwicklung von den natürlichen Auenverhältnissen hin. Die sukzessive Vertrocknung der Untersuchungsflächen zeigt sich auch anhand der makropteren, also flugfähigen Arten. Auch deren Anteil nimmt in den beiden Gebieten bei Ingelheim (IN und GH) beständig zwischen 2002 und 2005 ab, wohingegen auf allen anderen Flächen im Jahr 2003 die wenigsten flügeltragenden Spezies gefangen wurden (Abb.32). Durch die Vertrocknung bleiben

die wiederkehrenden Störungen durch Überflutungen aus oder werden zumindest verringert und die Laufkäfer sind nicht mehr auf eine Flucht durch das Fliegen angewiesen.

In den Jahren 2002 und 2005 tauchten im gesamten Untersuchungsgebiet mehr männliche als weibliche Carabiden auf. 2003 waren dagegen die Weibchen in der Überzahl. Durch die Trockenheit und heißen Temperaturen im Jahr 2003 bestand keine Relevanz für eine vermehrte Aktivität der mobileren Männchen, da durch die geringeren Störungen infolge hoher Wasserstände eine Fluchtbewegung so gut wie unnötig wurde. Die Dominanz der Weibchen im Jahr 2003 weist jedoch wiederum auf gestörte Populationen hin. Die Ursachen sind hier vermutlich die starke Austrocknung und die hohen Temperaturen, die die im Allgemeinen als stressresistenter geltenden Weibchen bevorteilen.

Desgleichen gibt es auch auf der Seite der genetischen Untersuchungen Anhaltspunkte dafür, dass sich besonders das Jahr 2003 deutlich von allen anderen absetzt. Alle beobachteten Allelfrequenzunterschiede innerhalb der Populationen zwischen den einzelnen Jahren beziehen sich entweder auf 2003 oder 2004. In 2004 waren somit auch noch die Spätfolgen der Hitze und Trockenheit des vorangegangenen Jahres sichtbar. Im Übrigen war auch das Jahr 2004 nicht durch übermäßige Niederschläge oder Vernässungen geprägt.

Im Falle des Schwarzen Enghalsläufers *Platynus assimilis* ergibt sich bei der Clusteranalyse auf Basis der genetischen Distanzen im Jahr 2002 noch eine weitestgehende Gliederung der Flächen hinsichtlich ihres Auentyps (Abb. 50a). Diese verliert sich aber in den folgenden Jahren, und alle Flächen scheinen mehr oder weniger durchmischt (Abb. 50b und c). Durch die „gestörte“ Überflutungsdynamik in den relativ heißen und trockenen Jahren 2003 und 2004 spielt der Auentyp anscheinend nur noch eine untergeordnete Rolle. Die unterschiedliche Beeinflussung der beiden Typen durch eventuelle Hochwasser wird verringert oder bleibt ganz aus. Somit ist eine Durchmischung von Weichholz- und Hartholzaunenpopulationen vermutlich möglich. Die genetischen Abstände (Distanzen) der einzelnen Populationen zueinander nehmen jedoch im Laufe der Jahre um ein Vielfaches zu (Abb. 50). Infolgedessen sind Überflutungen bzw. Feuchtigkeit oder Nässe anscheinend nicht die einzigen Faktoren, die die genetische Struktur der Populationen der untersuchten Arten bedingen.

Im Bezug auf die Heterogenitätswerte lassen sich nur andeutungsweise Rückschlüsse auf die Einflüsse des hier diskutierten Extremjahres ziehen. Die Heterozygotie zeigt innerhalb der Jahre des Untersuchungszeitraumes in einer Mehrzahl der Fälle einen kontinuierlichen Anstieg, was wiederum zu der Annahme führt, dass die Flächen immer weniger Störungen durch Hochwasser oder ähnliches ausgesetzt werden. Beim Polymorphiegrad kann man in diesem Zusammenhang vor allem bei den Arten *Nebria brevicollis* und *Platynus assimilis* eine deutliche Zweiteilung erkennen. Während die Weichholzauen und Inselflächen, also die potentiell gestörteren Gebiete, zunächst zwischen 2002 und 2003 eine Abnahme dieses Wertes verzeichnen, der dann 2004 wieder ansteigt, verhalten sich die Hartholzauen und Festlandgebiete anders. In diesem Fall erkennt man, ähnlich wie bei der Heterozygotie, eine mehr oder weniger durchgängige Zunahme.

Die Unterschiede zwischen den Heterogenitätswerten innerhalb großer und kleiner Populationen führen zu einer Abhängigkeit von Heterozygotie bzw. Polymorphie und der Individuendichte. Für die Art *Pterostichus anthracinus* erhöht sich die Polymorphismenrate mit steigender Individuenzahl bzw. Fanghäufigkeit (Abb.57). Kleine, und noch dazu isolierte Populationen, verlieren die genetische Variabilität infolge genetischer Drift schneller als große (JONSSON et al., 2003; SANDER et al., 2006). Deshalb korreliert auch die genetische Distanz mit der Häufigkeit der gefangenen Individuen derselben Art positiv.

Die Populationen von *Platynus assimilis* hingegen zeigen eine Abnahme beider Heterogenitätswerte mit Zunahme der Fanghäufigkeiten. Je mehr Tiere gefangen wurden, je größer also die Aktivitätsabundanzen und damit auch die geschätzten Populationsgrößen, desto geringer werden Heterozygotie und Polymorphiegrad (Abb.51, 52). Die größeren Populationen dieser Art scheinen also in der Vergangenheit öfter zusammengebrochen zu sein und eventuell durch einen genetischen Flaschenhals ihre Diversität weitestgehend verloren zu haben. Ein Grund für das Auftreten dieses genetischen Flaschenhalses könnte wieder die Extremsituation während des Jahres 2003 sein. Infolge der ausgeprägten Hitze und Trockenheit während dieses Jahres, verschlechterten sich die Lebensbedingungen für *Platynus assimilis* drastisch, was sich auch in der Populationsgröße dieser Art widerspiegelt. Im Jahr 2004 zeigt sich auf allen untersuchten Flächen das Minimum seines Vorkommens. Der typische Bewohner von Auwaldflächen ist optimal an das Leben in

Überschwemmungsgebieten angepasst oder sogar auf zeitweise Überstauungen angewiesen. Durch das Ausbleiben dieser Hochwasserereignisse wird er nun stark zurückgedrängt und verarmt genetisch.

Nach FREELAND (2005) sind wieder besonders die Heterozygotiewerte für die Aufdeckung von Flaschenhals-Effekten nützlich. Die Polymorphismenraten zeigten in den dort angeführten Beispielen keine Abhängigkeiten. Ähnliche Verhältnisse wurden von SANDER & WOLTERS, 2004 auch für den Großlaufkäfer *Carabus auratus* bei Göttingen nachgewiesen.

Ein weiterer Grund für die Abnahme der Heterogenität mit wachsender Häufigkeit der gefangenen Individuen könnte jedoch auch die größere Isoliertheit der großen Populationen gegenüber den kleinen sein. Dafür spricht außerdem die Tatsache, dass sich alle großen Populationen dieser Art auf den relativ stark isolierten Inseln befinden. Je isolierter eine Fläche beziehungsweise Population, desto weniger findet ein Austausch mit anderen Populationen statt. Deshalb bleibt deren Heterogenität klein.

4.5 Schlussfolgerungen

Aufgrund der vorliegenden Ergebnisse lässt sich die Hauptfrage, die mit Hilfe dieser Studie geklärt werden sollte, eindeutig mit „Ja“ beantworten. Überflutungen haben einen Einfluss auf die Arten- und Populationsstruktur von Carabiden.

Eine hohe Anzahl von seltenen und spezialisierten Arten, hohe Diversitäts- und Dominanzindices, die deutliche Dominanz von störungsanzeigenden Arten sowie ein von der Gleichverteilung abweichendes Geschlechterverhältnis und die niedrigen Heterozygotiewerte weisen auf kleine, isolierte Populationen hin, die regelmäßig Störungen ausgesetzt sind. Damit kann man davon ausgehen, dass alle hier untersuchten Auwälder noch einer mehr oder weniger natürlichen Dynamik unterliegen.

Dennoch zeigen sich sowohl auf ökologischer als auch auf genetischer Seite, wie schon vermutet, deutliche Unterschiede zwischen oft und selten überfluteten Gebieten. Dabei spielen vor allem, wie schon am Anfang angesprochen (Kap. 1.6), die verschiedenen Auentypen (Weichholzaue-Hartholzaue) und die Lage der Flächen auf Insel oder Festland die entscheidenden Rollen. Geringere Einflüsse zeigten sich

bei anderen Faktoren, wie Wasserstandsschwankungen, Auwaldbreite, Entfernung der Fläche zum Fluss und Lage zum Damm. Dabei bleibt jedoch festzuhalten, dass entgegen der anfänglichen Hypothese, eine höhere Störungswahrscheinlichkeit nicht zwingend einen Verlust von Diversität zur Folge haben muss. Durch wiederkehrende Überflutungen werden immer wieder neue Habitate geschaffen, die sowohl auf ökologischer als auch auf genetischer Seite die Diversität erhöhen können. Gleichzeitig beeinflussten die extrem heißen und trockenen Bedingungen im Jahre 2003 die Laufkäfergemeinschaften eher negativ. Damit lässt sich also bestätigen, dass diese Auenbewohner an den mehr oder weniger regelmäßigen Zyklus von trockenen und feuchten Bedingungen angepasst oder sogar darauf angewiesen sind. Außerdem kann ich die bereits in der Einleitung angesprochene naturschutzbiologische Bedeutsamkeit dieser Arbeit mit Hilfe meiner Ergebnisse nur nochmals unterstreichen. Fast die Hälfte der beobachteten Carabidenarten steht auf mindestens einer der Roten Listen von Deutschland, Rheinland-Pfalz oder Hessen. Darüber hinaus fand ich einen deutlichen Artenrückgang zwischen den Jahren 2000 und 2005. Für das gesamte Untersuchungsgebiet besteht somit ein hoher Schutzbedarf.

Wie die Clusteranalyse der genetischen Abstände zeigt, sind links- und rechts-rheinisches Ufer relativ unabhängig voneinander, sodass man ein Austausch zwischen ihnen nur gering sein kann. Der Vergleich mit Clusteranalysen aufgrund der Inzidenzhäufigkeiten der gefundenen Arten weist jedoch darauf hin, dass die beiden Uferseiten trotz ihrer Trennung durch den Fluss relativ ähnliche Artengemeinschaften entwickeln konnten. Sie scheinen jedoch unabhängig voneinander, wahrscheinlich über weitere angrenzende Festlandhabitate, besiedelt worden zu sein und stehen mit diesen erwartungsgemäß in stärkerem Individuenaustausch als mit den Populationen der anderen Flusseite.

4.6 Methodenkritik

Die Zuverlässigkeit einer wissenschaftlichen Aussage ist in hohem Maße abhängig von der Aussagekraft der Methode, mit deren Hilfe das Ergebnis zustande kommt (MÜLLER, 1984). Aus diesem Grunde sollen im folgenden Abschnitt die der vorliegenden Arbeit zugrundeliegenden Methoden kritisch diskutiert werden.

4.6.1 Barberfallen

Der Einsatz von Barberfallen in der ökologischen und faunistischen Freilandforschung gilt als Standardmethode für den Fang verschiedenster Bodenlebewesen (Müller, 1984). Es handelt sich hierbei um eine mechanisch arbeitende, von subjektiven Fehlern freie und vom Sammelgeschick des einzelnen Untersuchers unabhängige Methode. Sie erlaubt den gleichzeitigen Fang in verschiedenen Biotopen und zu jeder Tages- und Nachtzeit (TRETZEL, 1955). Dies stellt aufgrund des hohen Anteils an nachtaktiven Carabidenspezies einen entscheidenden Vorteil dar.

Dennoch muss man sich bei der Verwendung der erhobenen Daten immer vor Augen halten, dass es sich hierbei nur um Aktivitätsabundanzen und nicht um die absoluten Individuendichten handelt (TRETZEL, 1955; THIELE, 1964b). Die Fallen erfassen jedoch im optimalen Anwendungsbereich die Carabidenfauna recht vollständig und kommen der quantitativen Verteilung der Realität nahe (DÖRFER et al., 1995). Einige Wissenschaftler konnten auch eine Korrelation zwischen der Anzahl der gefangenen Individuen je Falle und der Populationsgröße in einer stabilen und kontinuierlichen Umwelt nachweisen (BAARS, 1979; BASEDOW & RZEHA, 1988), was allerdings durch FRANKE et al. (1988) nicht bestätigt wurde.

Trotzdem erscheinen beim Einsatz von Barberfallen in ökologischen Studien einige Unsicherheiten, die nicht zuletzt auf die zahlreichen Faktoren zurückzuführen sind, die ihre Fangeffektivität beeinflussen. So nennt bereits ADIS (1979) 18 verschiedene Parameter, wie zum Beispiel Größe, Form, Material, Abstand, Klima und Vegetation, die Einfluss auf die Anzahl der gefangenen Individuen bzw. deren Aktivität nehmen. Sogar die zum Schutz angebrachten Regendächer sollen eine anlockende Wirkung auf tagaktive Carabiden haben (MÜLLER, 1984). Zahlreiche Autoren wie NOVÁK (1969), LUFF (1975) und KOIVULA et al. (2003) bestätigen dessen Aussagen. Demnach verfälschen auch spezifische Anlockwirkungen durch Aas, Verteidigungssekrete und Sexuallockstoffe das Bild der Aktivitätsdichte (BASEDOW & RZEHA, 1998), und bereits gefangene Individuen beeinflussen so den Weiterfang (LUFF, 1986). Unter diesem Gesichtspunkt kommt auch der Wahl der Fang- und Konservierungsflüssigkeit eine bedeutende Rolle zu. Hier zeigen zum Beispiel Fänge mit unterschiedlichen Formaldehyd-Konzentrationen verschiedene Ergebnisse (PÉKAR, 2002). Diese Flüssigkeit ist ebenso für die weiteren genetischen Untersuchungen nicht zu verwenden, da die anschließende RAPD- Methode vollständige DNA mit

hohem Molekulargewicht benötigt und diese durch Formaldehyd bereits teilweise zersetzt wird (GURDEBEKE & MALFAIT, 2002). Ethanol dagegen gilt laut dieser beiden Autoren als beste Fangflüssigkeit hinsichtlich des DNA-Gehaltes und dem daraus resultierenden RAPD-Bandenmuster.

Weiterhin zeigen BAARS (1979) und MÜLLER (1984) einen Einfluss des Wegfangs und der Ortskonstanz auf. Darunter versteht man jenen Zeitraum, den ein Individuum im Untersuchungsgebiet verbringt. Er ist negativ mit der Individuengröße korreliert. Die Körpergröße selbst stellt auch einen entscheidenden Fangfaktor dar. Vor allem kleinere und damit auch weniger mobile Arten sind in den Fallen meist unterrepräsentiert (LUFF, 1975; DÖRFER et al., 1995).

Ferner beeinflussen der Abstand der einzelnen Fallen zueinander und deren Anordnung im Raum die Fangzahl, was jedoch davon abhängt, welche Strecke ein Individuum innerhalb einer Fangperiode zurücklegt (MÜLLER, 1984).

Weiterhin hängt die Anzahl der gefangenen Tiere natürlich auch vom artspezifischen Verhalten ab (ADIS, 1979; MÜLLER, 1984). Nicht alle der auf dem Boden lebenden Arthropoden werden gefangen und nicht alle Tiere, die den Rand der Falle erreichen, fallen auch hinein.

Trotz ihrer zahlreichen Nachteile bzw. Abhängigkeiten erfassen Barberfallen im Vergleich zu anderen Fangmethoden die meisten Carabiden (DUELLI et al., 1990). Sie bleiben für die Feldökologie außerordentlich wertvoll, wenn die Untersuchung sorgfältig geplant und standardisiert ist, um mögliche Fehlinterpretationen zu verhindern (KOIVULA et al., 2003). Barberfallen eignen sich gut für Untersuchungen verschiedener Taxa, die aktiv auf der Bodenoberfläche sind wie die Carabiden (PRASIFKA et al., 2007), da hier der Wirkungsbereich der Falle mit dem Hauptaufenthaltsgebiet des zu untersuchenden Tieres übereinstimmt (TRETZEL, 1955).

Diese Methode wurde also für die vorliegende Studie ausgewählt, um möglichst viele Daten von verschiedenen Flächen zu erhalten. So konnten alle Flächen gleichzeitig und unabhängig beprobt werden. Durch die Wahl der im Vergleich zu Becherfallen effizienteren Trichterfallen (GURDEBEKE & MAELFAIT, 2002) und die Standardisierung der gewählten Gegebenheiten und Methodik in allen Gebieten wurde versucht, zumindest einen Großteil der möglichen Fehlerquellen zu reduzieren. Drei bis vier Einzelfallen in einer Reihe mit einem Abstand von jeweils circa zehn Metern gelten als gute Voraussetzungen für einen effektiven Fang (TRETZEL,

1955, ADIS, 1979; DUELLI et al., 1990, MECKE & GRIMM, 1997). Der Untersuchungszeitraum umfasste in den meisten Jahren die ganze Vegetationsperiode, um der Jahresdynamik der Carabidenpopulationen entgegenzuwirken (ADIS, 1979). Ethanol als Fangflüssigkeit garantiert die RAPD-Tauglichkeit des gefangenen Materials (siehe oben) und die Wahl der Standardmethode erlaubt den Vergleich der Ergebnisse mit anderen Werken.

4.6.2 RAPD-Methode

Die genetische Untersuchung von Populationen mittels der RAPD-Methode fand schon in vielen Studien der unterschiedlichsten Tierarten wie Fischen (PARKER et al., 2002); Mäusen (VUCETICH et al., 2001) und Copepoden (DIXON et al., 2004) sowie zahlreichen Pflanzenarten (z.B. SALES et al., 2001; SARMAH et al., 2007) ihren Einsatz. Auch innerhalb der Insekten ist ihre Leistung gut anerkannt (LÉRY et al., 2003; HASAN, 2006 u.a.), und spezielle Untersuchungen an Laufkäfern wurden ebenfalls bereits durchgeführt (SCHWERK et al., 1997; BRÜCKNER, 2002), wobei SANDER et al. (2006) sogar die Wirkung der Habitatsfragmentierungen mit einbeziehen.

Die Fähigkeit von RAPD-Primern zur Untersuchung von genetischen Unterschieden zwischen Populationen einer Art, wurde bereits von LYNCH & MILLIGAN (1994) herausgestellt und durch zahlreiche weitere Arbeiten immer wieder bestätigt (PARKER et al., 2002; LÉRY et al., 2003; MARTÍNEZ et al., 2006). Die RAPD-Marker finden ihre Anwendung vor allem im innerartlichen Bereich, wo nur wenige andere Techniken solch eine Fülle von Informationen in einem Experiment hervorbringen (LÉRY et al., 2003). Von SALES et al. (2001) werden sie sogar als Hauptuntersuchungsmethode der genetischen Diversität zwischen und innerhalb von Populationen angegeben. Sie sind nützlich für anfängliche Stadien der Diversitätsuntersuchung (SARMAH et al., 2007) und können in genetischen Rahmenprogrammen verwendet werden (VEROVNIK et al., 2003).

Zahlreiche Vorteile dieser Methode wurden bereits von LYNCH & MILLIGAN (1994) ausführlich diskutiert. So handelt es sich hier um eine relativ einfache, günstige und schnelle Methode (HASAN, 2006; MARTÍNEZ et al., 2006), bei der nur eine geringe Menge an DNA benötigt wird (LÉRY et al., 2003; PRAKASH et al., 2007). Daher kann bereits aus einer kleinen Menge Tiermaterial ein spezifisches Bandenmuster erstellt werden. Die kurzen Primer und vergleichsweise niedrigen Annealing-

Temperaturen erlauben den Einsatz von Universalprimern, die eine vorherige Kenntnis des zu untersuchenden Genoms unnötig machen (KIM & SAPPINGTON, 2004; PRAKASH et al., 2007).

Trotz der anscheinend überzeugenden Vorteile, ist die RAPD-Methode eine der am häufigsten in Frage gestellten Analysen. Dies wird vor allem durch die Dominanz der verwendeten Marker und die mangelnde Reproduzierbarkeit der Ergebnisse bedingt. Dominante Marker liefern ungenauere Allelfrequenzschätzungen verglichen mit codominanten Markern, wie beispielsweise Microsatelliten (LYNCH & MILLIGAN, 1994; DIXON et al., 2004). Sie behindern zudem die komplette genotypische Determinierung (SALES et al., 2001), wodurch deren Auflösungsvermögen in molekularbiologischen Studien sehr reduziert wird (KIM & SAPPINGTON, 2004). Die große Anzahl der Polymorphismen scheint weiterhin irreführend, da Banden der gleichen Größe von nicht verwandten Individuen vielleicht nicht identisch in ihrer Allelstruktur sind, sondern nur durch Zufall als gleich groß erscheinen (LÉRY et al., 2003). Aufgrund dessen haben LYNCH & MILLIGAN (1994) in ihrer Arbeit Modifikationen von Schätzern für populationsgenetische Parameter mittels dominanter Marker erarbeitet (VEROVNIK et al., 2003), die den Ausschluss der Fragmente mit geringer Null-Allel-Frequenz fordern und die RAPD-Analyse damit den Allozym-Analysen vergleichbar machen (SALES et al., 2001). Des Weiteren sollte die Probenanzahl bei Untersuchungen mit dominanten Markern nicht zu klein gewählt werden, um einen Allelfrequenzvergleich zu ermöglichen (DIXON et al., 2004). In der vorliegenden Arbeit wurden deshalb im Vergleich zu anderen Studien relativ viele Individuen pro Population untersucht. Bei der Auswertung wurden die Analysen ferner auch nach LYNCH & MILLIGAN (1994) durchgeführt, was aber zu keinen neuen Erkenntnissen führte.

Die fehlende Reproduzierbarkeit - eines der praktischen Probleme der RAPD-Methode - ist in besonderem Maße auf die Wahl der unspezifischen Primer zurückzuführen, die auch zufällig an verschiedenen anderen Stellen des Genoms binden können. Eine Optimierung hinsichtlich dieses Störfaktors kann im Wesentlichen auf zwei Wegen ablaufen. Zum einen durch die Analyse vieler verschiedener Primer und das anschließende Poolen der Daten. Damit basiert die Analyse auf einer größeren Anzahl von RAPD-Markern (LYNCH & MILLIGAN, 1994). Zum zweiten ist hier auch die ausschließliche Verwendung für Untersuchungen nahe verwandter Arten zu nennen (MARTÍNEZ et al., 2006). Außerdem erhöhen strikt

identische Versuchsbedingungen die Reproduzierbarkeit erheblich. Auch diesen Optimierungen habe ich in der vorliegenden Arbeit Folge geleistet. Zusätzlich wurden zur Reduzierung der möglichen Fehlerquellen die Reproduzierbarkeit aller Banden durch wiederholte Analyse aller Proben getestet und nur die reproduzierten Banden in die spätere Analyse einbezogen (SCHWERK et al., 1997; PRAKASH et al., 2007). Die hier angewendeten Versuchsbedingungen für PCR und Gel-Elektrophorese sind mit jenen der meisten Veröffentlichungen vergleichbar (z.B. HASAN, 2006; SARMAH et al., 2007). Die Verwendung von 1,8% Agarosegelen führt zu einer weiteren Verdeutlichung der einzelnen Banden gegenüber niedriger prozentigen Gelen (SCHWERK et al., 1997; LÉRY et al., 2003). Trotzdem zeigen diese mit Ethidium-Bromid angefärbten Gele nicht immer alle Banden (SANDER et al., 2006) und sollten besser durch horizontale Acrylamid-Gele mit Silberfärbung ersetzt werden (MARTÍNEZ et al., 2006).

Der Gebrauch der "puReTaq™ Ready-To-Go™ PCR Beads" vermindert die Kontaminations- und damit möglichen Fehlerquellen wesentlich gegenüber dem wiederholten Selbstmischen des Master-Mix (DIXON et al., 2004; MATÍNEZ et al., 2006).

Trotz ihrer zahlreichen Nachteile sind RAPD-Marker bei gewissenhafter Durchführung als eine wertvolle und zuverlässige Methode zur Untersuchung der Ökologie und genetischen Struktur von Populationen anzusehen (KIM & SAPPINGTON, 2004; SANDER et al., 2006). Aus diesem Grunde wurden sie auch in der hier vorliegenden Arbeit zur Untersuchung des vergleichsweise großen Datensatzes verwendet. Eine andere Methode kam in Anbetracht der immensen Probenanzahl nicht zum Einsatz.

5 ZUSAMMENFASSUNG

Zwischen den Jahren 2002 und 2005 wurde mit Hilfe von Barberfallen die Laufkäferfauna der Auwälder am nördlichen Oberrhein zwischen Mainz und Bingen erfasst. Dabei dienten verschiedene Rheininseln und ufernahe Festlandgebiete als Probeflächen. Fünf der typischen Bewohner dieser Flächen (*Agonum afrum*, *Nebria brevicollis*, *Oxypselaphus obscurus*, *Platynus assimilis*, *Pterostichus anthracinus*) dienten als Modellarten für die Untersuchung der genetischen Diversität mittels RAPD-Analysen. Hier gingen zusätzlich noch weitere, entferntere Populationen der jeweiligen Art mit ein.

Alles in allem habe ich im Untersuchungsgebiet über 20.000 Individuen aus 101 Carabidenarten gefangen. Die häufigsten Vertreter waren *Platynus assimilis*, *Pterostichus melanarius* und *Agonum afrum*. Hohe Diversitäts- und Dominanzindices auf allen Flächen sprechen für die Dynamik des Lebensraumes und somit die Intaktheit der untersuchten Auwälder. Einen weiteren Hinweis auf die ständig wechselnden Lebensbedingungen durch immer wiederkehrende Überflutungen zeigt das Auftreten von verschiedenen ökologischen Gruppen. Überall dominierten deutlich die Arten, die mit gewissen Störungen des Habitates auskommen oder durch ihr hohes Ausbreitungspotential davor fliehen können. Das sind die Imaginal-überwinterer, makropteren, hygrophilen und kleinen Spezies der Größenklassen eins bis drei. Auch das Geschlechterverhältnis weist auf deutliche Anzeichen für regelmäßige Beeinträchtigungen der Flächen hin.

Das Hauptaugenmerk dieser Arbeit lag bei den Einflüssen der Hochwasserstände auf die Artenzusammensetzungen und die genetischen Diversitäten der Laufkäferpopulationen. Deshalb untersuchte ich auch die Wirkung derjenigen Faktoren, die ihrerseits unmittelbar von den Extremwasserständen beeinflusst werden. Hier sind vor allem der Auentyp (Weichholz/Hartholz) und die Lage der Flächen auf Insel oder Festland zu nennen, die die deutlichsten Unterschiede in Artendiversität und Genetik der einzelnen Populationen zeigten. Aber auch weitere Faktoren, wie Wasserstandsdynamik, Auwaldbreite, Entfernung vom Fluss und Lage zum Damm weisen Zusammenhänge mit bestimmten ökologischen Gruppen auf. Lediglich die Habitatgröße scheint keinen Einfluss auf die Diversitäten zu nehmen. Eine AMOVA

zeigte, dass die größte genetische Varianz innerhalb und nicht zwischen den einzelnen Populationen einer Art zu finden ist.

Abschließend konnten für das Jahr 2003, in dem extrem heiße und trockene Bedingungen herrschten, negative Effekte auf die Laufkäfergemeinschaften gezeigt werden. Diese reichten sogar soweit, dass für eine Population ein Flaschenhalseffekt, das heißt, der Verlust der genetischen Variabilität nachgewiesen wurde.

Knapp die Hälfte der beobachteten Arten im Untersuchungsgebiet steht auf einer der Roten Listen von Deutschland, Rheinland-Pfalz oder Hessen. Ein Vergleich der Artenzahlen mit gleichwertigen Untersuchungen der Jahre 2000 und 2001 kam zu dem Ergebnis, dass die Artenzahlen stark rückläufig sind. Somit ist das gesamte Gebiet als gefährdet einzustufen und es besteht ein hoher Schutzbedarf.

6 LITERATUR

- ADIS, J. (1979):** Problems of Interpreting Arthropod Sampling with Pitfall Traps. – *Zoologischer Anzeiger* **202**(3/4); 177-184
- ADIS, J. & JUNK, W.J. (2002):** Terrestrial invertebrates inhabiting lowland river floodplains of Central Amazonia and Central Europe: a review. – *Freshwater Biology* **47**; 711-731
- ASSMANN, T.; BALKENKOHL, M.; DAFFNER, H.; GEBERT, J.; HIEKE, F.; LOHSE, G.A.; LOMPE, A.; MÜLLER-MOTZFELD, G.; SCHMIDT, J.; TRAUTNER, J.; WRASE, D.W. (1998):** Ergänzungen und Berichtigungen zu „Die Käfer Mitteleuropas“ – 1. Familie Carabidae. – IN: LUCHT, W.H. & KLAUSNITZER, B.; Die Käfer Mitteleuropas. Vierter Supplementband mit Katalogteil (Bd. 15). – Goecke&Evers-Verlag Krefeld; 23-76
- AUTH, J. (2005):** Populationsgenetische Analyse von Laufkäfern auf Rheininseln. – Diplomarbeit am Fachbereich Biologie (Abt. Ökologie) der Johannes Gutenberg-Universität Mainz, unveröffentlicht, 82 S
- BARBER, H.S. (1931):** Traps of cave-inhabiting insects. – *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society* **46**; 259-266
- BARNDT, D.; BRASE, S.; GLAUCHE, M.; GRUTTKE, H.; KEGEL, B.; PLATEN, R.; WINKELMANN, H. (1991):** Die Laufkäferfauna von Berlin (West) – mit Kennzeichnung und Auswertung der verschollenen und gefährdeten Arten (Rote Liste, 3. Fassung). – *Landschaftsentwicklung und Umweltforschung* **S6**; 243-275
- BAARS, M.A. (1979):** Catches in Pitfall Traps in Relation to Mean Densities of Carabid Beetles. – *Oecologia* **41**; 25-46
- BASEDOW, T. & RHEZAK, H. (1988):** Abundanz und Aktivitätsdichte epigäischer Raubarthropoden auf Ackerflächen – ein Vergleich. – *Zoologisches Jahrbuch Syst.* **115**; 495-508
- BEGON, M.; MORTIMER, M.; THOMPSON, D.J. (1997):** Populationsökologie. – Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, Berlin, Oxford; 380 S.
- BEGON, M.E.; HARPER, J.L.; TOWNSEND, C.R. (1998):** Ökologie. – Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, Berlin; 750 S.
- BENECKE, M. (1998):** Random amplified polymorphic DNA (RAPD) typing of necrophageous insects (Diptera, Coleoptera) in criminal forensic studies: validation and use in practice. – *Forensic Science International* **98**; 157-168
- BLACK, W.C. (1995):** FORTAN: Programs for the analysis of RAPD-PCR markers in Populations, Colorado State University, Fort Collins, Co.
- BONN, A.; HAGEN, K.; HELLING, B. (1997):** Einfluß des Überschwemmungsregimes auf die Laufkäfer – und Spinnengemeinschaften in den Uferbereichen der mittleren Elbe und Weser. – *Arbeitsberichte Landschaftsökologie Münster* **18**; 177-191
- BONN, A. & HELLING, B. (1997):** Einfluß von schwankenden Wasserständen auf die Flugaktivität von Laufkäfern. – *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie* **11**; 439-442
- BONN, A. & ZIESCHE, T. (2000):** Auswirkungen von Uferbaumaßnahmen auf die Carabidenfauna eines Flusses. – *Naturschutz und Landschaftsplanung* **32**(8); 242-249
- BRANDSHAW, W.E. & HOLZAPFEL, C.M. (2006):** Evolutionary Response to Rapid Climate Change. – *Science* **312**; 1477-1478
- BROSE, U. (2002):** Estimating species richness of pitfall catches by non-parametric estimators. – *Pedobiologia* **46**; 101-107
- BRÜCKNER, M. (2002):** Phylogenie und Biogeographie der Gattung *Percus* BONELLI 1810 (Coleoptera, Carabidae): Eine molekularsystematische Analyse. – Verlag Mainz, Wissenschaftsverlag, Aachen; 245 S.

- CHAO, A. (1984):** Non-parametric estimation of the number of classes in a population. – *Scandinavian Journal of Statistics* **11**; 265-270
- CONNELL, J.H. (1979):** Tropical Rain Forests and Coral Reefs as Open Non-Equilibrium Systems. – IN: ANDERSON, R.M.; TURNER, B.D.; TAYLOR, L.R. (Hrsg.): Population Dynamics. – Blackwell Scientific Publications, Oxford; 141-163
- DARWIN, CH. (1959):** On the Origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservative of Favoured Races in the Struggle of Life. (Reprint 1964). – Harvard University Press, Cambridge, MA; 502 S.
- DAVIES, K.F. & MARGULES, C.R. (1998):** Effects of habitat fragmentation on carabid beetles: experimental evidence. – *Journal of Animal Ecology* **67**; 460-471
- DEN BOER, P.J. (1970):** On the Significance of Dispersal Power for Populations of Carabid-Beetles (Coleoptera, Carabidae). – *Oecologia* **4**; 1-28
- DESENDER, K. & MAELFAIT, J.-P. (1986):** Pitfall trapping within enclosures: a method for estimating the relationship between the abundance of coexisting carabid species (Coleoptera: Carabidae). – *Holarctic Ecology* **9**; 245-250
- DILGER, R. & SPÄTH, V. (1985):** Kartierung und Bilanzierung schutzwürdiger Bereiche der Rheinniederung im Regierungsbezirk Karlsruhe. – *Natur und Landschaft* **60**; 435-440
- DIXON, B.A.; SHINN, A.P.; SOMMERVILLE, C. (2004):** Genetic characterization of populations of the ectoparasitic caligid, *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer 1837) using randomly amplified polymorphic DNA. – *Aquaculture Research* **35**; 730-741
- DÖRFER, K.; BUSCHMANN, M.; GERKEN, B. (1995):** Carabidengemeinschaften (Coleoptera, Carabidae) im Einflussbereich wechselnder Wasserstände an der Oberweser. – *Limnologie aktuell* **6**; 191-212
- DÜCKER, A.; MÜLLER-REICH, C.; SCHMÜSER, H.; PAHNKE, K.; HEUBEL, K.; GIENAPP, P.; BORCHERDING, R.; NÖTZOLD, R.; HEUBEL, V.; NÖTZOLD, V. (2006):** Laufkäfer. – Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtung DJN (Hrsg.), Göttingen; 158 S.
- DUELLI, P.; STUDER, M.; KATZ, E. (1990):** Minimalprogramme für die Erhebung und Aufarbeitung zooökologischer Daten als Fachbeiträge zu Planungen am Beispiel ausgewählter Arthropodengruppen. – *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz* **32**; 211-222
- ENGELMANN, H.-D. (1978):** Zur Dominanzklassifizierung von Bodenarthropoden. – *Pedobiologia* **18**; 378-380
- EXCOFFIER, L.; SMOUSE, P.; QUATTRO, J. (1992):** Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: Application to human mitochondrial DNA restriction data. – *Genetics* **131**; 479-491
- EYRE, M.D. (2006):** A strategic interpretation of beetle (Coleoptera) assemblages, biotopes, habitats and distribution, and the conservation implications. – *Journal of Insect Conservation* **10**; 151-160
- FRANKE, U.; FRIEBE, B.; BECK, L. (1988):** Methodisches zur Ermittlung der Siedlungsdichte von Bodentieren aus Quadratproben und Barberfallen. – *Pedobiologia* **32**; 253-264
- FREELAND, J.R. (2005):** Molecular Ecology. – Wiley-Verlag, Chichester; 388 S.
- FREUDE, H.; HARDE, K.W.; LOHSE, G. (1976):** Die Käfer Mitteleuropas – Band 2: Carabidae. – Goecke&Evers-Verlag Krefeld, 302 S.
- FUKAREK, F.; HÜBEL, H.; KÖNIG, P.; MÜLLER, G.K.; SCHUSTER, R.; SUCCOW, M. (1995):** Urania Pflanzenreich – Vegetation. – Leipzig, Jena, Berlin; 253-256
- FUTUYMA, D.J. (1990):** Evolutionsbiologie. – Birkhäuser-Verlag, Basel; 679 S.
- GALLUSER, W. A. & SCHENKER, A. (1992):** Die Auen am Oberrhein (Les zones alluviales du Rhin supérieur. – Birkhäuser-Verlag, Basel; 192 S.
- GEIPEL, K.-H. & KEGEL, B. (1989):** Die Ausbildung der metathoracalen Flugmuskulatur von Laufkäferpopulationen ausgewählter Straßenrandbiotop in Berlin (West). – *Verhandlungen Der Gesellschaft für Ökologie* **XVII**; 727-732

- GERKEN, B. (1980):** Intakte Auen am südlichen Oberrhein im Hinblick auf bodenlebende Coleopteren. – *Colloques phytosociologiques* **IX**; 717-730
- GERKEN, B. (1981):** Zum Einfluß periodischer Überflutungen auf bodenlebende Coleopteren in Auewäldern am südlichen Oberrhein. – *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie* **3**; 13-134
- GERKEN, B. (1985):** Zonationszönosen bodenlebender Käfer der Oberrhein-Niederung : Spiegel der Wandlung einer Stromauenlandschaft. – *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie* **4**; 443-446
- GLADITSCH, S. (1978):** Zur Käferfauna des Rußheimer Altrheingebietes (Elisabethenwört). – *Die Natur- und Landschaftsschutzgebiete Baden-Württembergs* **10**; 451-522
- GRUBE, R. & BEYER, W. (1997):** Einfluß eines naturnahen Überflutungsregimes auf die räumlich-zeitliche Dynamik der Spinnen- und Laufkäferfauna am Beispiel des Deichvorlandes der unteren Oder. – *Arbeitsberichte Landschaftsökologie Münster* **18**; 209-226
- GURDEBEKE, S. & MAELFAIT, J.-P. (2002):** Pitfall trapping in population genetics studies: Finding the right "solution". – *The Journal of Arachnology* **30**; 255-261
- GÜTH, M.; DURKA, W.; MRZLJAK, J. (2006):** Genetische Untersuchungen zur Populationsstruktur von *Calathus erratus* (Carabidae) in gestörten Offenlandbereichen der Niederlausitz. – *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie* **15**; 107-112
- HANDKE, K. (1995):** Zur Laufkäferfauna eines Bremer Flußmarschengebietes (Niedervieland/Ochtumniederung/Ochtumsand). – *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* **4**; 203-225
- HANDKE, K. (1996):** Die Laufkäferfauna des Naturschutzgebietes „Lampertheimer Altrhein“ in der südhessischen Oberrheinebene (Kreis Bergstraße). – *Decheniana* **149**; 139-160
- HANDKE, K. (1997):** Auswirkungen von Überstauungsmaßnahmen auf Wirbellose in der Bremer Flußmarsch – eine Bilanz 10jähriger Untersuchungen. – *Arbeitsberichte Landschaftsökologie Münster* **18**; 77-112
- HASAN, H.S. (2006):** Survey of *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Homoptera: Aleyrodidae) Biotopes in Jordan using RAPD marker. – *Journal of Entomology* **3(4)**; 290-297
- HEYDEMANN, B. (1964):** Die Carabiden der Kulturbiotop von Binnenland und Nordseeküste – ein ökologischer Vergleich (Coleopt., Carabidae). – *Zoologischer Anzeiger* **172**; 49-86
- HOLOPAINEN, J. K. (1992):** Catch and sex ratio of Carabidae (Coleoptera) in pitfall traps filled with ethylene glycol or water. – *Pedobiologia* **36**; 257-261
- HUDSON, P.F. (2003):** Floodplains: environment and process. – *Geomorphology* **56**; 223-224
- JONSSON, M.; JOHANNESSEN, J.; SEITZ, A. (2003):** Comparative genetic structure of the threatened tenebrionid beetle *Oplocephala haemorrhoidalis* and its common relative *Bolitophagus reticulatus*. – *Journal of Insect Conservation* **7**; 111-124
- KAULE, G. (2001):** Fließgewässer in Baden-Württemberg als Lebensraum für ausgewählte Artengruppen. – Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg (Hrsg.); 52 S.
- KEGEL, B. (1989):** Die räumliche und zeitliche Verteilung von Larven und Adulten der Laufkäferart *Nebria brevicollis* F. in einem Niedermoor. – *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* **XVII**; 733-737
- KELLER, I.; NENTWIG, W.; LARGIADÈR, C.R. (2004):** Recent habitat fragmentation due to roads can lead to significant genetic differentiation in an abundant flightless ground beetle. – *Molecular Ecology* **13**; 2983-2994
- KIM, K.S. & SAPPINGTON, T.W. (2004):** Genetic structuring of the boll weevil populations in the US based on RAPD markers. – *Insect Molecular Biology* **13(3)**; 293-303
- KLEIN, H. & CÖLLN, K. (1994):** Untersuchungen zur Wanzen- und Laufkäferfauna des Wirftales bei Stadtkyll (Kreis Daun/Eifel) als Grundlage für landespflegerische Maßnahmen. – *Flora und Fauna in Rheinland-Pfalz* **7(2)**; 395-432

- KLIMEŠ, L. (2002):** Effects of floods on ground beetles (Carabidae) and harvestmen (Opiliones). – In: KVET, J. & JENIK, J. (2002): Fresh water wetlands and their sustainable future: evidence from the Trebon Basin Biosphere Reserve; 361-372
- KOCH, K. (1989):** Die Käfer Mitteleuropas – Ökologie (Bd. 1). – Goecke&Evers-Verlag, Krefeld, 15-107
- KÖHLER, W.; SCHACHTEL, G.; VOLESKE, P. (2002):** Biostatistik – 3.Auflage. – Springer-Verlag, Berlin und Heidelberg; 301 S.
- KOIVULA, M.; KOTZE, D.J.; HIISIVUORI, L.; RITA, H. (2003):** Pitfall trap efficiency: do trap size, collecting fluid and vegetation structure matter?. – *Entomologica Fennica* **14**(1); 1-14
- KÖPPEL, C. & SPELDA, J. (1994):** Das vertikale Ausweichen von Bodenarthropoden und Lepidopteren-Larven in den „Rastatter Rheinauen“ als Reaktion auf ein künstliches Hochwasser durch den Schleusentorbruch an der Stustufe Iffezheim (Landkr. Rastatt). – *Mitteilungen Entomologischer Verein Stuttgart* **29**; 111-118
- KOTZE, D.J. & O'HARA, R.B. (2003):** Species decline – but why? Explanations of carabid beetle (Coleoptera, Carabidae) declines in Europe. – *Oecologia* **135**; 138-148
- KRATOCHWIL, A. & SCHWABE, A. (2001):** Ökologie der Lebensgemeinschaften. – Ulmer-Verlag, Stuttgart, 756 S.
- LARSSON, S.G. (1939):** Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden. – *Entomologiske Meddelelser* **20**; 277-560
- LEHVÄVIRTA, S.; KOTZE, D.J.; NIEMELÄ, J. MÄNTYSAARI, M.; O'HARA, B. (2006):** Effects of fragmentation and trampling on carabid beetle assemblages in urban woodlands in Helsinki, Finland. – *Urban Ecosystems* **9**; 13-26
- LÉRY, X.; LaRUE, B.; COSSETTE, J.; CHARPENTIER, G. (2003):** Characterization and authentication of insect cell lines using RAPD markers. – *Insect Biochemistry and Molecular Biology* **33**; 1035-1041
- LUDEWIG, H.-H. (1996a):** Für Rheinland-Pfalz neu und selten nachgewiesene Laufkäferarten (Coleoptera: Carabidae). – *Mainzer naturwissenschaftliches Archiv* **34**; 155-163
- LUDEWIG, H.-H. (1996b):** Die Laufkäferfauna (Coleoptera: Carabidae) der Auengebiete bei Guntersblum am Rhein I: Das Naturschutzgebiet „Fischsee“. – *Fauna und Flora in Rheinland-Pfalz* **8**(2); 421-438
- LUDEWIG, H.-H. (1999):** Die Bedeutung des Unterfeldes von Guntersblum für die Laufkäferfauna der Altrheingebiete des nördlichen Oberrheingraben. – *Angewandte Carabidologie Suppl.* **1**, 75-79
- LUFF, M.L. (1975):** Some Features Influencing the Efficiency of Pitfall Traps. – *Oecologia* **19**; 345-357
- LUFF, M.L. (1986):** Aggregation of Carabidae in Pitfall Traps. – In: DEN BOER et al.: Carabid Beetles, Their Adaptation and Dynamics; Stuttgart, New York; 385-397
- LOMPE, A. (1989):** Ergänzungen und Berichtigungen zu FREUDE-HARDE-LOHSE „Die Käfer Mitteleuropas“ – Bd.2 (1976), U.O. Adephaga, Familienreihe Carabidae, 1. Familie Carabidae. – In: LOHSE, G.A. & LUCHT, W. (1989): Die Käfer Mitteleuropas. Erster Supplementband mit Katalogteil (Bd. 12). - Goecke&Evers-Verlag, Krefeld; 23-59
- LÖVEI, G.L. & SUNDERLAND, K.D. (1996):** Ecology and behaviour of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). – *Annual Review of Entomology* **41**; 231-256
- LYNCH, M. & MILLIGAN, B.G. (1994):** Analysis of population genetic structure with RAPD markers. – *Molecular Ecology* **3**; 91-99
- MAC ARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. (1967):** The theory of Island Biogeography. – Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- MANTEL, N. (1967):** The detection of disease clustering and a generalized regression approach. – *Cancer Research* **27**; 290-220
- MALTEN, A. (1998):** Rote Liste der Sandlaufkäfer und Laufkäfer Hessens (Coleoptera: Cicindelidae, Carabidae). – Hessisches Ministerium des Innern und für Landwirtschaft; Forsten und Naturschutz (Hrsg.); 48 S.

- MARGGI, W. A. (1992):** Faunistik der Sandlaufkäfer und Laufkäfer der Schweiz (Cicindelidae & Carabidae; Coleoptera) unter besonderer Berücksichtigung der „Roten Liste“. – *Documenta Faunistica Helveticae* **13**
- MARTÍNEZ, R.; AÑÍBARRO, C.; FERNÁNDEZ, S. (2006):** Genetic variability among *Alexandrium tamarense* and *Alexandrium minutum* strains studies by RAPD banding pattern analysis. – *Harmful Algae* **5**; 599-607
- MECKE, R. & GRIMM, R. (1997):** Faunistisch ökologische Untersuchung begrünter Dachflächen im Hamburger Stadtgebiet. – *Naturschutz und Landschaftsplanung* **29(10)**; 297-302
- MIDDELKOOP, H.; DAAMEN, K.; GELLENS, D.; GRABS, W.; KWADIJK, J.C.J.; LANG, H.; PARMET, B.W.A.H.; SCHÄDLER, B.; SCHULLA, J.; WILKE, K. (2001):** Impact of climate change on hydrological regimes and water resources management in the Rhine basin. – *Climatic Change* **49**; 105-128
- MILLER, M.P. (1997):** Tools for population genetic analysis (TFPGA) 1.3: A windows program for the analysis of allozyme and molecular population genetic data.
- MILLY, P.C.D.; WETHERALD, R.T.; DUNNE, K.A.; DELWORTH, T.L. (2002):** Increasing risk of great floods in a changing climate. – *Nature* **415**; 514-517
- MUDELSEE, M.; BÖRNGEN, M.; TETZLAFF, G.; GRÜNEWALD, U. (2003):** No upward trends in the occurrence of extreme floods in central Europe. – *Nature* **425**; 166-169
- MÜHLENBERG, M. (1993):** Feilandökologie – 3. Auflage. – Quelle und Meyer-Verlag; Heidelberg und Wiesbaden; 511 S.
- MÜLLER, J.K. (1984):** Die Bedeutung der Fallenfang-Methode für die Lösung ökologischer Fragestellungen. – *Zoologisches Jahrbuch Syst.* **111**; 281-205
- NEI, M. (1972):** Genetic distance between populations. – *American Naturalist* **106(949)**; 283-292
- NEI, M. (1978):** Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. – *Genetics* **89**; 583-590
- NEILAN, B.A. (1995):** Identification and Phylogenetic Analysis of Toxigenic Cyanobacteria by Multiplex Randomly Amplified Polymorphic DNA PCR. – *Applied and Environmental Microbiology* **61(6)**; 2286-2291
- NEU, C. (2003):** Untersuchung der Laufkäfergemeinschaften (Carabidae) in den Auwälder am nördlichen Oberrhein – insbesondere im Hinblick auf die Auswertungen von Extremwasserständen – Diplomarbeit am Fachbereich Biologie (Abteilung Ökologie) der Johannes Gutenberg-Universität Mainz, unveröffentlicht, 87 S.
- NEUDECKER, C. & THIELE, H.-U. (1974):** Die jahreszeitlichen Synchronisation der Gonadenreifung bei *Agonum assimile* Payk. (Coleop. Carab.) durch Temperatur und Photoperiode. – *Oecologia* **17**; 141-157
- NOVÁK, B. (1969):** Bodenfallen mit großem Öffnungsdurchmesser zur Untersuchung der Bewegungsaktivität von Feldcarabiden (Col. Carabidae). – *Acta Universitatis Palackianae Olomucensis Faculta Rerum Naturalium Tom.* **31**; 71-86
- PARKER, R.W.; PAIGE, K.N.; DeVRIES, A.L. (2002):** Genetic Variation among populations of the Antarctic toothfish: evolutionary insights and implications for conservation. – *Polar Biology* **25**; 256-261
- PÉKAR, S. (2002):** Differential effects of formaldehyde concentration and detergent on the catching efficiency of surface active arthropods by pitfall traps. – *Pedobiologia* **46**; 539-547
- PENNEY, M. M. (1966):** Studies on certain aspects of the ecology of *Nebria brevicollis* (F.) (Coleoptera, Carabidae). – *Journal of Animal Ecology* **35**; 505-512
- PENNEY, M. M. (1969):** Diapause and reproduction in *Nebria brevicollis* (F.) (Coleoptera, Carabidae). – *Journal of Animal Ecology* **38**; 219-233
- PIANKA, E.R. (2000):** Evolutionary Ecology, sixth Edition. – Addison Wesley Longman Verlag; 512 S.

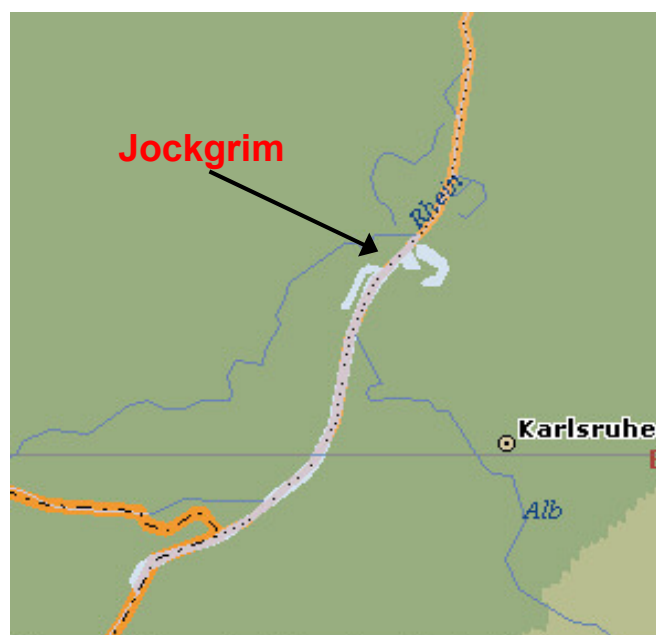
- PINTER, N.; ICKES, B.S.; WLOSINSKI, J.H.; VAND DER PLOEG, R.R. (2006):** Trends in flood stages: Contrasting results from the Mississippi and Rhine River system. – *Journal of Hydrology* **331**(3-4); 554-566
- PISCES CONSERVATION LTD (2002),** IRC House, Pennington, Lymington, SO 41 8GN; UK
- POSPISCHIL, R. (1982):** Käfer als Indikatoren für den Wasserhaushalt des Waldes. – *Decheniana – Beihefte* **26**; 158-170
- POWER, M.E.; PARKER, G.; DIETRICH, W.E.; SUN, A. (1995):** How does Floodplain width affect floodplain river ecology? A preliminary exploration using simulations. – *Geomorphology* **13**; 301-317
- PRAKASH, S. & VAN STADEN, J. (2007):** Assessment of genetic relationship between *Rhus* L. species using RAPD markers. – *Genetic Resources and Crop Evolution* **54**(1); 7-11
- PRASIFKA, J.R.; LOPEZ, M.D.; HELLMICH, R.L.; LEWIS, L.C.; DIVELY, G.P. (2007):** Comparison of pitfall traps and litter bags for sampling ground-dwelling arthropods. – *Journal of Applied Entomology* **131** (2); 115-120
- RAINIO, J. & NIEMELÄ, J. (2003):** Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. – *Biodiversity and Conservation* **12**; 487-506
- RATHS, U. & RIECKEN, U. (1999):** Laufkäfer (Col.: Carabidae) im Drachenfelder Ländchen. Tierwelt in der Zivilisationslandschaft – Teil III. – *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz* **59**; 156 S.
- RAYMOND, M.L. & ROUSSET, F. (1995):** An exact test for population differentiation. – *Evolution* **49**; 1280-1283
- RECK, H.R. (1990):** Zur Auswahl von Tiergruppen als Biodeskriptoren für den tierökologischen Fachbeitrag zu Eingriffsplanungen. – *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz* **32**; 99-119
- RÉNYI, A. (1961):** On measures of entropy and information. – IN: Proceeding of the 4th Berkeley Symposium on the Mathematical Statistics and Probability **1**; 547-561
- RIECKEN, U. (1992):** Planungsbezogene Bioindikation durch Tierarten und Tiergruppen - Grundlagen und Anwendung - . – *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz* **36**; 187 S.
- ROFF, D.A. (1986):** The evolution of wing dimorphism in insects. – *Evolution* **40**(5); 1009-1020
- ROFF, D.A. (1990):** The evolution of flightlessness in insects. – *Ecological Monographs* **60**(4); 389-421
- ROTHENBÜCHER, J. & SCHAEFER, M. (2006):** Submersion tolerance in floodplain arthropod communities. – *Basic and Applied Ecology* **7**; 398-408
- SADLER, J.P.; SMALL, E.C.; FISZPAN, H.; TELFER, M.G.; NIEMELÄ, J. (2006):** Investigating environmental variation and landscape characteristics of an urban-rural gradient using woodland carabid assemblages. – *Journal of Biogeography* **33**; 1126-1138
- SALES, E.; NEBAUER, S.G.; MUS, M.; SEGURA, J. (2001):** Population genetic study in the balearic endemic plant species *Digitalis minor* (Scrophulariaceae) using RAPD markers. – *American Journal of Botany* **88**(10); 1750-1759
- SANDER, A.-C. & WOLTERS, V. (2004):** Genetic structure of *Carabus auratus* in a fragmented landscape. – *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* **34**; 190
- SANDER, A.-C.; PURTAUF, T.; HOLZHAUER, S.I.J.; WOLTERS, V. (2006):** Landscape effects on the genetic structure of the ground beetle *Poecilus versicolor* STURM 1824. – *Biodiversity and Conservation* **15**; 245-259
- SARMAH, P.; BARUA, P.K.; SARMA, R.N.; SEN, P.; DEKA, P.C. (2007):** Genetic diversity among rattan genotypes from India based on RAPD-marker analysis. – *Genetic Resources and Crop Evolution* **54**(3); 593-600
- SCHERNEY, F. (1959):** Unsere Laufkäfer. – Ziemsen Verlag, Wittenberg; 78 S.

- SCHMIDT, H. & WESTHEIDE, W. (1998):** RAPD-PCR Experiments Confirm the Distinction Between Three Morphologically Similar Species of *Nerilla* (Polychaeta: Nerillidae). – *Zoologischer Anzeiger* **236**; 277-285
- SCHMIDT, H. & WESTHEIDE, W. (1999):** Genetic Relationships (RAPD-PCR) Between Geographically Separated Populations of the "Cosmopolitan" Interstitial Polychaete *Hesionides gohari* (Hesionidae) and the Evolutionary Origin of the Freshwater Species *Hesionides riegerorum*. – *The Biological Bulletin* **196**; 216-226
- SCHNEIDER, S.; ROESSLI, D.; EXCOFFIER, L. (2000):** Arlequin: A software for population genetic data analysis. Vers. 2.0. – Genetic and Biometry Lab, Department of Anthropology, University of Geneva
- SCHÜLE, P. & PERSOHN, M. (2000):** Laufkäfer: Rote Liste der in Rheinland-Pfalz gefährdeten Laufkäfer (Coleoptera: Carabidae) (Stand: 01.01.1998). – Ministerium für Umwelt und Forsten, Mainz (Hrsg.), 28S.
- SCHWERK, A.; WAHLE, P.; ASSMANN, T.; ABS, M. (1997):** Analysis of genetic diversity of the carabid beetle species *Harpalus rubripes* and *Nebria brevicollis* (Coleoptera: Carabidae) using RAPD fingerprinting and allozyme analysis. – *Zoologische Beiträge N.F.* **38(2)**; 245-260
- SIEPE, A. (1994):** Das „Fluchtverhalten“ von Laufkäfern (Coleoptera: Carabidae), ein Komplex von öko-ethologischen Anpassungen an das Leben in der periodisch überfluteten Aue – I : Das Schwimmverhalten. – *Zoologisches Jahrbuch Syst.* **121**; 515-566
- SIMPSON, E.H. (1949):** Measurement of diversity. – *Nature* **162**; 688
- SMITH, E.P. & VAN BELL, A.G. (1984):** Nonparametric estimation of species richness. – *Biometrics* **40**; 119-129
- SOKAL, R. (1979):** Testing statistical significance of geographic variation patterns. – *Systematic Zoology* **28**; 227-232
- SOKAL, R. & ROHLF, F.J. (1995):** Biometry – 3rd edition. – W.H. Freeman and Co.; New York
- SOLOMON, S.; Qin, D.; MANNING, M.; CHEN, Z.; MARQUIS, M.; AVERYT, K.B.; TIGNOR, M.; MILLER, H.L. (2007):** IPCC, 2007: Climate Change 2007: The physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. – Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA 996 S.
- SOLOW, A.R. (1993):** A simple Test for change in community structure. – *Journal of Animal Ecology* **62(1)**; 191-193
- SPANG, W.D. (1996):** Die Eignung von Regenwürmern (Lumbicidae), Schnecken (Gastropoda) und Laufkäfern (Carabidae) als Indikatoren für autotypische Standortbedingungen. – *Heidelberger Geographische Arbeiten* **102**; 236 S.
- SPERLICH, D. (1988):** Populationsgenetik – Grundlagen und experimentelle Ergebnisse. – Gustav Fischer Verlag, Stuttgart und New York; 240 S.
- StatSoft, Inc. (2005):** STATISTICA 7.1 für Windows
- STIEVE, H. (1924):** Über den Einfluss der Umwelt auf die Lebewesen. – *Klinische Wochenschrift* **3(26)**; 1153-1158
- STRYER, L.; BERG, J.M.; TYMOCZKO, J.L. (2003):** Biochemie. – Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, Berlin und Oxford; 1153 S.
- ŠUSTEK, Z. (1984):** The bioindicative and prognostic significance of sex ratio in carabidae (Insecta, Coleoptera). – *Ekológia Vol. 1, No. 1*; 3-22
- SZYSZKO, J. (1976):** Male-to-female ratio in *Pterostichus oblongopunctatus* (Coleoptera, Carabidae) as one characteristic of a population. – *Pedobiologia* **16**; 51-57
- THACKER, J.R.M. (1996):** Carabidologists and fragmented habitats. – *Trends in Ecology and Evolution* **11**; 103-104
- THIELE, H.-U. (1964a):** Experimentelle Untersuchungen über die Ursachen der Biotopbindung bei Carabiden. – *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* **53**; 387-452

- THIELE, H.-U. (1964b):** Ökologische Untersuchungen an bodenbewohnenden Coleopteren einer Heckenlandschaft. – *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* **53**; 537-586
- THIELE, H.U. (1977):** Carabid Beetles in Their Environment. – Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York; 369 S.
- THIELE, H.U. & KREHAN, I. (1967):** Unterschiedliche Steuerung der Imaginaldiapause bei den beiden Geschlechtern des Laufkäfers *Agonum assimilis* PAYK. – *Naturwissenschaften* **54**; 122-123
- THIELE, H.-U. & WEISS, H.-E. (1976):** Die Carabiden eines Auenwaldgebietes als Bioindikatoren für Anthropogen bedingte Änderungen des Mikroklimas. – *Schriftenreihe für Vegetationskunde* **10**; 359-374
- THOMS, M.C. (2003):** Floodplain-river ecosystems: lateral connections and the implications of human interference. – *Geomorphology* **56**; 335-349
- TIETZE, F. (1985):** Veränderungen der Arten- und Dominanzstruktur in Laufkäferzönosen (Coleoptera – Carabidae) bewirtschafteter Graslandökosysteme durch Intensivierungsfaktoren. – *Zoologisches Jahrbuch Syst.* **112**; 367-382
- TRAUTNER, J. (1994):** Zielformulierung und Erfolgskontrolle für die Belange des Artenschutzes bei Planungen in Auen – am Beispiel der Laufkäfer (Col.; Carabidae). – *Initiativen zum Umweltschutz* **1**; 289-303
- TRAUTNER, J.; MÜLLER-MOTZFELD, G.; BRÄUNICKE, M. (1997):** Rote Liste der Sandlaufkäfer und Laufkäfer Deutschlands (Coleoptera: Cicindelidae et Carabidae), 2. Fassung, Stand Dezember 1996. – *Naturschutz und Landschaftsplanung* **29 (9)**; 261-273
- TRAUTNER, J.; MÜLLER-MOTZFELD, G.; BRÄUNICKE, M. (1998):** Rote Liste der Sandlaufkäfer und Laufkäfer Deutschlands (Coleoptera: Cicindelidae et Carabidae) (Bearbeitungsstand 1996). – *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz* **55**; 159-167
- TRETZEL, E. (1955):** Technik und Bedeutung des Fallenfangs für ökologische Untersuchungen. – *Zoologischer Anzeiger* **155**; 276-287
- V.D. ZANDE, L. & BIJLSMA, R. (1994):** Limitations of the RAPD technique in phylogeny reconstruction in *Drosophila*. – *Journal of Evolutionary Biology* **8**; 645-656
- VAN LOOY, K.; VANACKER, S.; JOCHEMS, H.; De BLUST, G.; DUFRÉNE, M. (2005):** Ground beetle habitat templates and riverbank integrity. – *River Research and Applications* **21**; 1133-1146
- VEROVNIK, R.; SKET, B.; PREVORČNIK, S.; TRONTELJ, P. (2003):** Random amplified polymorphic DNA diversity among surface and subterranean populations of *Asellus aquaticus* (Crustacea: Isopoda). – *Genetica* **119**; 155-165
- VOLK, H. (1994):** Wie naturnah sind die Auewälder am Oberrhein? Anthropogene Einflüsse seit 1800 im Hinblick auf den heutigen Zustand. – *Naturschutz und Landschaftsplanung* **26(1)**; 25-31
- VUCETICH, L.M.; VUCETICH, J.A.; JOSHI, C.P.; WAITE, T.A.; PETERSON, R.O. (2001):** Genetic (RAPD) diversity in *Peromyscus maniculatus* populations in a naturally fragmented landscape. – *Molecular Ecology* **10**; 35-40
- WALTER, B.A. & MORAND, S. (1998):** Comparative performance of species richness estimating methods. – *Parasitology* **116**; 395-405
- WEIR, B.S. (1990):** Genetic Data Analysis II: Methods for Discrete Population Genetic Data. – Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts; 445 S.
- WILLIAMS, J.G.K.; KUBELIK, A.R.; LIVAK, K.J.; RAFALSKI, J.A.; TINGEY, S.V. (1990):** DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. – *Nucleic Acids Research* **18(22)**; 6531-6535
- WELSH, J. & McCLELLAND, M. (1990):** Fingerprinting genomes using PCR with arbitrary primers. – *Nucleic Acids Research* **18(24)**; 7213-7218
- WOHLGEMUTH-VON REICHE, D.; GRIEGEL, A.; WEIGMANN, G. (1997):** Reaktion terrestrischer Arthropodengruppen auf Überflutungen der Aue im Nationalpark Unteres Odertal. – *Arbeitsberichte Landschaftsökologie Münster* **18**; 193-207

- WOHLGEMUTH-VON REICHE, D. & GRUBE, R. (1999):** Zur Lebensraumbindung der Laufkäfer und Webspinnen (Coleoptera, Carabidae; Araneae) im Überflutungsbereich der Odertal-Auen. – *Limnologie aktuell* **9**; 147-169
- ZAWADZKI, F. & SCHMIDT, K. (1994):** Faunistisch - ökologische Untersuchung der Laufkäfer in der Rheinaue Rastatt (Coleoptera: Carabidae). – *Carolinea* **52**; 83-92
- ZULKA, K.P. (1989):** Einfluß der Hochwässer auf die epigäische Arthropodenfauna im Überschwemmungsbereich der Marsch (Niederösterreich). – *Mitteilungen der Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie* **7**; 74-75

7 ANHANG



Microsoft® Encarta® Enzyklopädie Professional 2003 © 1993-2002 Microsoft Corporation. Alle Rechte vorbehalten.

(a) Jockgrim



Microsoft® Encarta® Enzyklopädie Professional 2003 © 1993-2002 Microsoft Corporation. Alle Rechte vorbehalten.

(b) Ginsheimer Altrhein und Sändcheninsel

Abbildung A1: Lage der südlichen Untersuchungsflächen

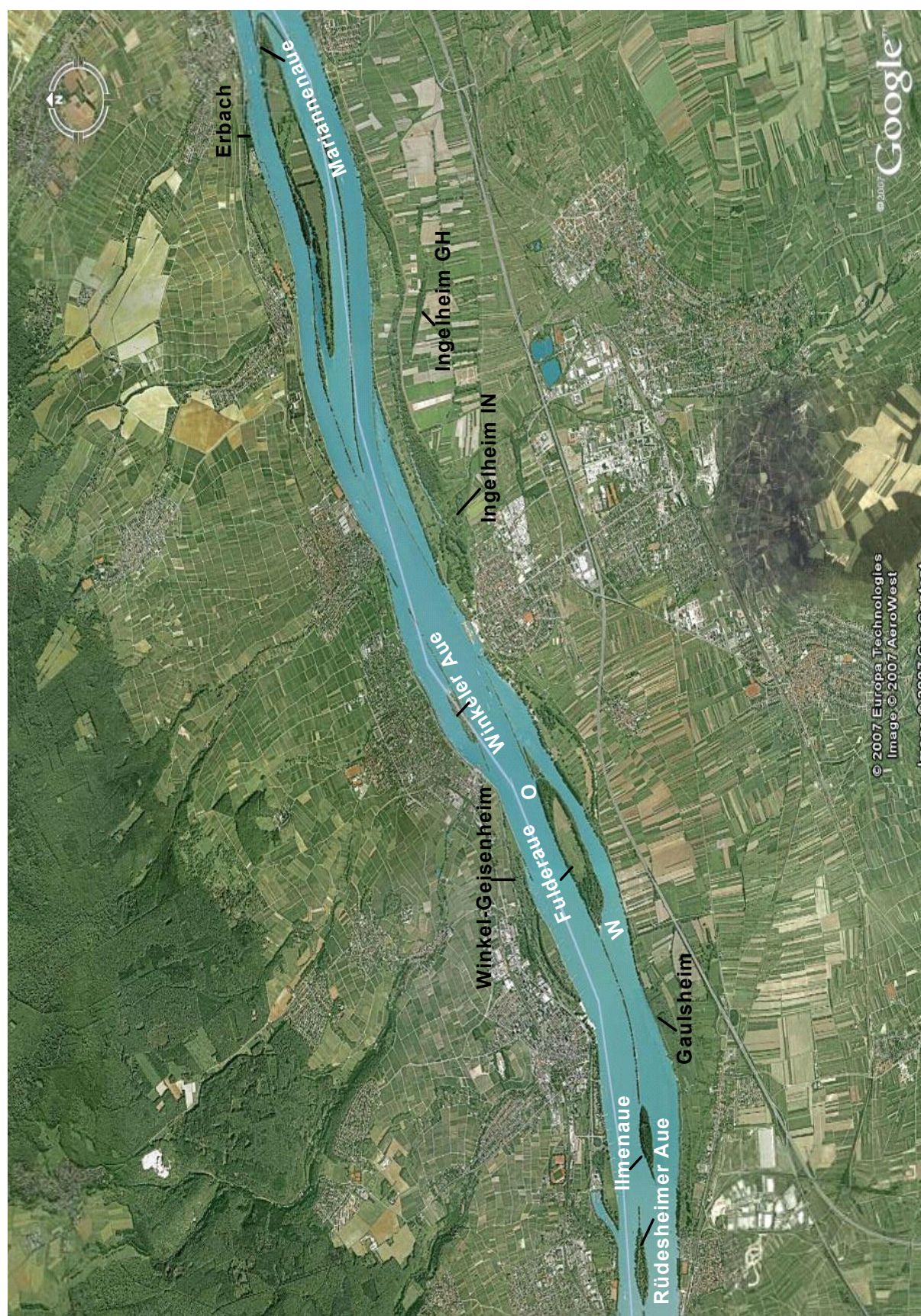


Abbildung A2: Luftaufnahme des nördlichen Oberrheins und Lage der dortigen Untersuchungsflächen (weiße Schrift : Inselnflächen / schwarze Schrift: Festlandflächen; Quelle: GoogleEarth)



(a) Rüdesheimer Aue



(b) Ilmenaue



(c) Mariannenaue



(d) Winkel-Geisenheim



(e) Erbach

Abbildung A3: Bilder einiger Untersuchungsflächen

Tabelle A1: Geographische Distanzen (Luftlinie) zwischen den einzelnen Untersuchungsflächen [km]

	R	I	FW	FO	WG	MA	S	GA	IN	GH	MO	J	WG	E	G
Rüdesheimer Aue	*														
Ilmenau	1,27	*													
Fulderaue (W)	3,36	2,14	*												
Fulderaue (O)	4,60	3,40	1,28	*											
Winkeler Aue	5,68	4,56	2,53	1,32	*										
Mariannenaue	12,27	11,12	9,01	7,73	6,60	*									
Sändcheninsel	30,23	2,98	27,13	26,20	25,78	21,13	*								
Gaulsheim	2,29	1,03	1,30	2,57	3,83	10,29	27,96	*							
Ingelheim (IN)	7,37	6,18	4,06	2,79	1,81	4,96	24,06	5,33	*						
Ingelheim (GH)	9,30	8,11	5,98	4,72	3,71	3,11	22,52	7,24	1,93	*					
Mombach	20,06	18,88	16,75	15,48	14,40	7,82	16,54	18,00	12,70	10,77	*				
Jockgrim	103,14	102,76	102,83	103,14	104,00	105,10	93,00	102,32	103,57	103,72	106,09	*			
Winkel-Geisenheim	3,85	2,75	0,93	0,94	1,83	8,42	27,14	2,12	3,55	5,48	16,22	103,65	*		
Erbach	11,50	10,38	8,29	7,02	5,83	0,93	22,01	9,59	4,28	2,57	8,67	105,43	7,65	*	
Ginsheimer Altrhein	27,81	26,54	24,50	23,39	22,68	17,01	6,51	25,53	20,88	19,09	10,92	99,25	24,29	17,94	*

Tabelle A2: Tägliche Pegelstände der Pegel Bingen und Maxau [cm] (01.11.2001 bis 24.10.2002)
(Bingen (BI): Normalstand: 241 cm, Hochwasserstand: 350 cm;
Maxau (MX): Normalstand 541 cm, Hochwasserstand: 620 cm; -- : fehlende Werte;
Quelle: www.wetteronline.de)

Datum	BI	MX	Datum	BI	MX	Datum	BI	MX	Datum	BI	MX
01.11.01	161	451	01.01.02	--	--	03.03.02	429	667	03.05.02	193	537
02.11.01	156	455	02.01.02	--	--	04.03.02	410	638	04.05.02	228	633
03.11.01	158	448	03.01.02	255	506	05.03.02	380	607	05.05.02	313	719
04.11.01	158	430	04.01.02	241	497	06.03.02	341	577	06.05.02	372	727
05.11.01	150	422	05.01.02	217	482	07.03.02	310	558	07.05.02	379	692
06.11.01	144	423	06.01.02	200	465	08.03.02	292	540	08.05.02	360	643
07.11.01	144	423	07.01.02	189	453	09.03.02	275	524	09.05.02	327	613
08.11.01	158	502	08.01.02	186	458	10.03.02	261	504	10.05.02	299	593
09.11.01	217	584	09.01.02	183	447	11.03.02	248	496	11.05.02	289	585
10.11.01	--	545	10.01.02	180	442	12.03.02	235	494	12.05.02	292	582
11.11.01	--	510	11.01.02	175	439	13.03.02	227	487	13.05.02	297	595
12.11.01	234	486	12.01.02	169	432	14.03.02	221	482	14.05.02	300	617
13.11.01	210	484	13.01.02	165	428	15.03.02	217	480	15.05.02	290	578
14.11.01	203	490	14.01.02	161	428	16.03.02	214	469	16.05.02	274	566
15.11.01	198	471	15.01.02	158	424	17.03.02	207	463	17.05.02	256	559
16.11.01	193	468	16.01.02	156	419	18.03.02	201	458	18.05.02	246	549
17.11.01	--	--	17.01.02	152	415	19.03.02	203	474	19.05.02	239	550
18.11.01	177	455	18.01.02	150	416	20.03.02	232	606	20.05.02	240	557
19.11.01	171	447	19.01.02	149	417	21.03.02	343	726	21.05.02	247	546
20.11.01	167	451	20.01.02	154	408	22.03.02	458	701	22.05.02	240	543
21.11.01	163	438	21.01.02	185	404	23.03.02	506	695	23.05.02	226	546
22.11.01	159	433	22.01.02	239	423	24.03.02	504	682	24.05.02	225	566
23.11.01	161	436	23.01.02	259	430	25.03.02	474	648	25.05.02	231	575
24.11.01	173	449	24.01.02	257	433	26.03.02	434	626	26.05.02	234	565
25.11.01	184	436	25.01.02	276	469	27.03.02	397	605	27.05.02	235	560
26.11.01	182	442	26.01.02	281	477	28.03.02	345	575	28.05.02	233	590
27.11.01	195	483	27.01.02	286	486	29.03.02	316	548	29.05.02	239	627
28.11.01	220	484	28.01.02	318	599	30.03.02	289	535	30.05.02	250	595
29.11.01	244	504	29.01.02	361	585	31.03.02	272	526	31.05.02	247	574
30.11.01	261	511	30.01.02	370	546	01.04.02	259	508	01.06.02	235	560
01.12.01	287	634	31.01.02	353	533	02.04.02	246	499	02.06.02	227	546
02.12.01	324	645	01.02.02	335	506	03.04.02	236	499	03.06.02	221	541
03.12.01	348	599	02.02.02	316	491	04.04.02	228	485	04.06.02	217	543
04.12.01	325	581	03.02.02	270	485	05.04.02	224	479	05.06.02	216	541
05.12.01	308	564	04.02.02	240	463	06.04.02	213	473	06.06.02	217	552
06.12.01	287	565	05.02.02	226	465	07.04.02	208	459	07.06.02	229	570
07.12.01	279	560	06.02.02	215	466	08.04.02	202	623	08.06.02	240	660
08.12.01	271	537	07.02.02	211	492	09.04.02	194	460	09.06.02	268	652
09.12.01	263	520	08.02.02	214	489	10.04.02	192	457	10.06.02	291	632
10.12.01	248	509	09.02.02	220	487	11.04.02	190	453	11.06.02	286	661
11.12.01	233	506	10.02.02	234	514	12.04.02	186	446	12.06.02	286	655
12.12.01	222	499	11.02.02	267	527	13.04.02	185	457	13.06.02	287	625
13.12.01	214	488	12.02.02	281	508	14.04.02	186	478	14.06.02	276	615
14.12.01	207	472	13.02.02	305	489	15.04.02	196	490	15.06.02	259	598
15.12.01	195	465	14.02.02	351	494	16.04.02	204	479	16.06.02	251	579
16.12.01	186	459	15.02.02	365	489	17.04.02	206	471	17.06.02	245	570
17.12.01	181	451	16.02.02	344	478	18.04.02	204	467	18.06.02	244	570
18.12.01	176	452	17.02.02	323	465	19.04.02	197	461	19.06.02	233	563
19.12.01	171	440	18.02.02	301	457	20.04.02	196	457	20.06.02	225	564
20.12.01	168	439	19.02.02	262	456	21.04.02	192	448	21.06.02	227	574
21.12.01	163	438	20.02.02	256	455	22.04.02	184	444	22.06.02	226	563
22.12.01	164	436	21.02.02	315	527	23.04.02	179	435	23.06.02	226	553
23.12.01	163	426	22.02.02	341	538	24.04.02	173	435	24.06.02	221	--
24.12.01	159	430	23.02.02	348	520	25.04.02	172	448	25.06.02	221	--
25.12.01	151	424	24.02.02	349	560	26.04.02	176	484	26.06.02	230	--
26.12.01	159	425	25.02.02	364	568	27.04.02	190	485	27.06.02	227	565
27.12.01	165	427	26.02.02	391	613	28.04.02	203	513	28.06.02	219	554
28.12.01	163	423	27.02.02	431	624	29.04.02	211	475	29.06.02	215	574
29.12.01	179	484	28.02.02	434	674	30.04.02	208	471	30.06.02	216	570
30.12.01	241	702	01.03.02	436	695	01.05.02	195	469	01.07.02	219	555
31.12.01	331	729	02.03.02	441	657	02.05.02	189	490	02.07.02	211	536

Tabelle A2: Fortsetzung

Datum	BI	MX	Datum	BI	MX
03.07.02	208	533	02.09.02	193	608
04.07.02	203	538	03.09.02	213	567
05.07.02	202	535	04.09.02	229	559
06.07.02	197	533	05.09.02	217	555
07.07.02	196	536	06.09.02	213	546
08.07.02	194	529	07.09.02	210	533
09.07.02	194	513	08.09.02	204	525
10.07.02	193	512	09.09.02	199	520
11.07.02	196	520	10.09.02	195	529
12.07.02	195	507	11.09.02	202	545
13.07.02	192	503	12.09.02	210	534
14.07.02	191	512	13.09.02	207	511
15.07.02	194	508	14.09.02	196	499
16.07.02	192	520	15.09.02	184	491
17.07.02	217	592	16.09.02	179	478
18.07.02	265	642	17.09.02	171	472
19.07.02	294	679	18.09.02	167	464
20.07.02	298	640	19.09.02	161	458
21.07.02	287	610	20.09.02	158	467
22.07.02	263	587	21.09.02	161	500
23.07.02	243	579	22.09.02	169	504
24.07.02	232	570	23.09.02	181	535
25.07.02	228	563	24.09.02	194	595
26.07.02	223	559	25.09.02	229	695
27.07.02	218	542	26.09.02	286	705
28.07.02	212	521	27.09.02	322	652
29.07.02	202	501	28.09.02	308	637
30.07.02	189	498	29.09.02	286	611
31.07.02	187	496	30.09.02	263	562
01.08.02	188	508	01.10.02	236	548
02.08.02	205	511	02.10.02	221	535
03.08.02	207	501	03.10.02	210	530
04.08.02	195	493	04.10.02	204	520
05.08.02	189	498	05.10.02	202	520
06.08.02	186	495	06.10.02	205	507
07.08.02	184	511	07.10.02	216	573
08.08.02	187	527	08.10.02	236	580
09.08.02	199	523	09.10.02	245	542
10.08.02	205	529	10.10.02	228	525
11.08.02	215	580	11.10.02	211	513
12.08.02	246	664	12.10.02	200	510
13.08.02	280	734	13.10.02	195	497
14.08.02	308	696	14.10.02	189	492
15.08.02	316	676	15.10.02	185	522
16.08.02	298	665	16.10.02	188	561
17.08.02	285	655	17.10.02	214	583
18.08.02	277	638	18.10.02	245	647
19.08.02	267	611	19.10.02	287	664
20.08.02	254	600	20.10.02	306	661
21.08.02	247	600	21.10.02	303	622
22.08.02	250	600	22.10.02	293	610
23.08.02	246	570	23.10.02	289	627
24.08.02	233	554	24.10.02	292	633
25.08.02	220	542			
26.08.02	210	537			
27.08.02	204	530			
28.08.02	217	531			
29.08.02	221	523			
30.08.02	211	521			
31.08.02	201	503			
01.09.02	195	517			

Tabelle A3: Tägliche Pegelstände der Pegel Mainz und Oestrich [cm] (01.11.2001 bis 21.10.2005)
 (Mainz (MZ): Normalstand: 338 cm, Hochwasserstand: 480 cm;
 Oestrich (OE): Normalstand 235 cm, Hochwasserstand: 320 cm; -- : fehlende Werte;
 Quelle: www.wetteronline.de)

Datum	MZ	OE	Datum	MZ	OE	Datum	MZ	OE	Datum	MZ	OE
01.11.01	240	147	01.01.02	--	--	03.03.02	533	399	03.05.02	292	180
02.11.01	240	142	02.01.02	--	--	04.03.02	512	372	04.05.02	346	218
03.11.01	243	145	03.01.02	353	--	05.03.02	472	340	05.05.02	428	290
04.11.01	239	143	04.01.02	339	--	06.03.02	435	314	06.05.02	480	345
05.11.01	229	135	05.01.02	309	--	07.03.02	407	285	07.05.02	486	353
06.11.01	221	128	06.01.02	289	--	08.03.02	387	268	08.05.02	461	333
07.11.01	222	128	07.01.02	275	--	09.03.02	373	254	09.05.02	425	302
08.11.01	247	143	08.01.02	270	--	10.03.02	360	243	10.05.02	399	276
09.11.01	327	201	09.01.02	268	--	11.03.02	346	231	11.05.02	388	267
10.11.01	377	--	10.01.02	261	--	12.03.02	334	221	12.05.02	386	267
11.11.01	362	--	11.01.02	252	155	13.03.02	326	213	13.05.02	396	274
12.11.01	338	220	12.01.02	246	151	14.03.02	319	208	14.05.02	400	278
13.11.01	306	197	13.01.02	243	149	15.03.02	313	203	15.05.02	390	269
14.11.01	296	191	14.01.02	239	145	16.03.02	309	200	16.05.02	372	254
15.11.01	292	185	15.01.02	236	141	17.03.02	301	196	17.05.02	355	239
16.11.01	281	180	16.01.02	232	139	18.03.02	293	188	18.05.02	348	232
17.11.01	271	--	17.01.02	228	135	19.03.02	293	186	19.05.02	341	225
18.11.01	263	162	18.01.02	223	131	20.03.02	328	203	20.05.02	346	228
19.11.01	254	156	19.01.02	224	132	21.03.02	455	298	21.05.02	351	234
20.11.01	250	152	20.01.02	228	134	22.03.02	580	417	22.05.02	344	227
21.11.01	246	148	21.01.02	263	158	23.03.02	627	477	23.05.02	303	219
22.11.01	243	146	22.01.02	333	206	24.03.02	617	475	24.05.02	301	218
23.11.01	251	146	23.01.02	354	239	25.03.02	582	444	25.05.02	275	227
24.11.01	268	158	24.01.02	350	235	26.03.02	536	404	26.05.02	303	233
25.11.01	275	171	25.01.02	361	242	27.03.02	494	353	27.05.02	314	231
26.11.01	272	167	26.01.02	378	257	28.03.02	440	317	28.05.02	306	229
27.11.01	295	180	27.01.02	380	261	29.03.02	410	289	29.05.02	323	239
28.11.01	330	205	28.01.02	406	283	30.03.02	386	266	30.05.02	319	251
29.11.01	345	228	29.01.02	459	328	31.03.02	370	251	31.05.02	330	246
30.11.01	361	242	30.01.02	466	341	01.04.02	357	241	01.06.02	267	232
01.12.01	378	261	31.01.02	448	322	02.04.02	348	231	02.06.02	242	223
02.12.01	425	298	01.02.02	429	309	03.04.02	336	221	03.06.02	262	213
03.12.01	446	321	02.02.02	389	289	04.04.02	329	214	04.06.02	256	206
04.12.01	419	299	03.02.02	365	250	05.04.02	321	211	05.06.02	281	205
05.12.01	397	282	04.02.02	342	228	06.04.02	311	201	06.06.02	289	207
06.12.01	384	264	05.02.02	321	212	07.04.02	302	195	07.06.02	334	219
07.12.01	376	257	06.02.02	310	202	08.04.02	331	187	08.06.02	344	227
08.12.01	371	251	07.02.02	306	197	09.04.02	285	181	09.06.02	375	253
09.12.01	361	245	08.02.02	313	202	10.04.02	281	178	10.06.02	394	271
10.12.01	344	232	09.02.02	319	208	11.04.02	278	177	11.06.02	390	266
11.12.01	328	219	10.02.02	328	213	12.04.02	273	171	12.06.02	389	266
12.12.01	318	209	11.02.02	361	238	13.04.02	270	170	13.06.02	390	268
13.12.01	310	201	12.02.02	375	254	14.04.02	275	173	14.06.02	378	260
14.12.01	297	193	13.02.02	391	271	15.04.02	291	184	15.06.02	360	244
15.12.01	282	181	14.02.02	423	306	16.04.02	299	192	16.06.02	355	238
16.12.01	270	170	15.02.02	448	329	17.04.02	300	193	17.06.02	347	231
17.12.01	264	164	16.02.02	431	314	18.04.02	296	191	18.06.02	333	220
18.12.01	257	160	17.02.02	413	295	19.04.02	287	183	19.06.02	332	217
19.12.01	254	156	18.02.02	390	275	20.04.02	285	182	20.06.02	331	216
20.12.01	247	192	19.02.02	355	243	21.04.02	279	177	21.06.02	332	217
21.12.01	244	148	20.02.02	349	233	22.04.02	270	169	22.06.02	333	217
22.12.01	245	149	21.02.02	388	272	23.04.02	262	163	23.06.02	329	216
23.12.01	241	146	22.02.02	430	307	24.04.02	254	160	24.06.02	323	212
24.12.01	236	144	23.02.02	436	316	25.04.02	256	157	25.06.02	328	213
25.12.01	233	137	24.02.02	439	316	26.04.02	266	161	26.06.02	338	221
26.12.01	240	141	25.02.02	459	333	27.04.02	282	174	27.06.02	329	215
27.12.01	245	149	26.02.02	490	361	28.04.02	298	190	28.06.02	322	209
28.12.01	243	148	27.02.02	526	397	29.04.02	308	199	29.06.02	317	205
29.12.01	261	158	28.02.02	532	399	30.04.02	301	193	30.06.02	320	207
30.12.01	353	218	01.03.02	543	405	01.05.02	283	181	01.07.02	322	209
31.12.01	447	320	02.03.02	549	410	02.05.02	279	176	02.07.02	312	204

Tabelle A3: Fortsetzung

Datum	MZ	OE	Datum	MZ	OE	Datum	MZ	OE	Datum	MZ	OE
03.07.02	305	198	02.09.02	287	182	02.11.02	361	246	02.01.03	474	--
04.07.02	300	193	03.09.02	321	207	03.11.02	370	251	03.01.03	537	--
05.07.02	299	191	04.09.02	331	214	04.11.02	413	289	04.01.03	595	--
06.07.02	291	187	05.09.02	317	207	05.11.02	485	342	05.01.03	629	--
07.07.02	290	185	06.09.02	312	203	06.11.02	522	386	06.01.03	638	496
08.07.02	287	183	07.09.02	308	200	07.11.02	523	388	07.01.03	632	490
09.07.02	288	183	08.09.02	299	192	08.11.02	508	375	08.01.03	604	478
10.07.02	284	182	09.09.02	293	188	09.11.02	495	363	09.01.03	530	421
11.07.02	289	185	10.09.02	291	186	10.11.02	497	364	10.01.03	473	361
12.07.02	287	183	11.09.02	299	190	11.11.02	522	386	11.01.03	433	--
13.07.02	281	182	12.09.02	309	200	12.11.02	569	428	12.01.03	407	294
14.07.02	283	179	13.09.02	303	196	13.11.02	595	452	13.01.03	386	272
15.07.02	288	183	14.09.02	291	184	14.11.02	591	449	14.01.03	370	257
16.07.02	284	180	15.09.02	271	171	15.11.02	572	432	15.01.03	366	248
17.07.02	322	206	16.09.02	264	165	16.11.02	557	418	16.01.03	363	244
18.07.02	371	250	17.09.02	255	158	17.11.02	553	416	17.01.03	363	--
19.07.02	399	276	18.09.02	249	153	18.11.02	545	409	18.01.03	358	--
20.07.02	403	280	19.09.02	241	147	19.11.02	538	401	19.01.03	352	--
21.07.02	388	267	20.09.02	239	144	20.11.02	533	395	20.01.03	341	--
22.07.02	365	246	21.09.02	246	149	21.11.02	532	394	21.01.03	338	--
23.07.02	345	229	22.09.02	257	157	22.11.02	525	389	22.01.03	343	228
24.07.02	336	222	23.09.02	271	170	23.11.02	507	373	23.01.03	351	234
25.07.02	331	217	24.09.02	295	186	24.11.02	491	359	24.01.03	358	239
26.07.02	325	212	25.09.02	340	222	25.11.02	478	350	25.01.03	369	248
27.07.02	320	208	26.09.02	400	273	26.11.02	467	340	26.01.03	371	252
28.07.02	310	202	27.09.02	428	303	27.11.02	459	330	27.01.03	363	250
29.07.02	295	192	28.09.02	408	286	28.11.02	451	322	28.01.03	355	238
30.07.02	278	178	29.09.02	386	266	29.11.02	447	319	29.01.03	365	244
31.07.02	277	176	30.09.02	363	249	30.11.02	452	323	30.01.03	387	264
01.08.02	281	178	01.10.02	336	223	01.12.02	455	325	31.01.03	398	276
02.08.02	306	194	02.10.02	321	213	02.12.02	463	332	01.02.03	390	270
03.08.02	302	198	03.10.02	307	200	03.12.02	464	334	02.02.03	373	255
04.08.02	286	185	04.10.02	300	194	04.12.02	459	329	03.02.03	361	244
05.08.02	281	179	05.10.02	298	192	05.12.02	444	317	04.02.03	372	251
06.08.02	276	176	06.10.02	305	196	06.12.02	425	300	05.02.03	409	282
07.08.02	273	172	07.10.02	321	208	07.12.02	408	285	06.02.03	419	297
08.08.02	281	174	08.10.02	344	227	08.12.02	393	267	07.02.03	399	281
09.08.02	296	191	09.10.02	349	233	09.12.02	380	247	08.02.03	380	262
10.08.02	306	196	10.10.02	328	216	10.12.02	365	243	09.02.03	369	251
11.08.02	319	205	11.10.02	308	200	11.12.02	354	231	10.02.03	359	242
12.08.02	361	238	12.10.02	293	189	12.12.02	346	228	11.02.03	349	235
13.08.02	389	261	13.10.02	287	184	13.12.02	341	226	12.02.03	339	226
14.08.02	417	289	14.10.02	279	178	14.12.02	338	222	13.02.03	330	218
15.08.02	420	296	15.10.02	273	172	15.12.02	334	219	14.02.03	321	211
16.08.02	400	284	16.10.02	283	179	16.12.02	332	218	15.02.03	310	203
17.08.02	388	272	17.10.02	321	207	17.12.02	327	214	16.02.03	301	196
18.08.02	381	265	18.10.02	356	236	18.12.02	345	227	17.02.03	294	191
19.08.02	371	254	19.10.02	397	273	19.12.02	377	252	18.02.03	289	186
20.08.02	358	243	20.10.02	410	287	20.12.02	380	261	19.02.03	284	183
21.08.02	353	236	21.10.02	405	284	21.12.02	370	--	20.02.03	281	181
22.08.02	355	237	22.10.02	394	273	22.12.02	375	--	21.02.03	277	177
23.08.02	350	235	23.10.02	390	270	23.12.02	411	--	22.02.03	274	173
24.08.02	334	221	24.10.02	391	270	24.12.02	451	--	23.02.03	271	173
25.08.02	320	208	25.10.02	392	271	25.12.02	459	--	24.02.03	267	169
26.08.02	307	199	26.10.02	400	278	26.12.02	448	--	25.02.03	264	166
27.08.02	303	194	27.10.02	427	305	27.12.02	427	312	26.02.03	265	166
28.08.02	320	205	28.10.02	448	325	28.12.02	406	292	27.02.03	264	166
29.08.02	318	209	29.10.02	434	313	29.12.02	392	275	28.02.03	262	165
30.08.02	305	200	30.10.02	408	289	30.12.02	403	273	01.03.03	264	165
31.08.02	294	190	31.10.02	388	270	31.12.02	439	310	02.03.03	272	171
01.09.02	286	183	01.11.02	367	251	01.01.03	452	--	03.03.03	298	187

Tabelle A3: Fortsetzung

Datum	MZ	OE	Datum	MZ	OE	Datum	MZ	OE	Datum	MZ	OE
04.03.03	350	228	04.05.03	264	164	04.07.03	253	157	03.09.03	194	104
05.03.03	374	253	05.05.03	268	167	05.07.03	254	157	04.09.03	192	100
06.03.03	363	246	06.05.03	268	169	06.07.03	256	159	05.09.03	178	90
07.03.03	350	234	07.05.03	265	166	07.07.03	250	154	06.09.03	167	82
08.03.03	351	233	08.05.03	263	164	08.07.03	236	144	07.09.03	161	78
09.03.03	355	242	09.05.03	269	169	09.07.03	228	135	08.09.03	170	87
10.03.03	341	231	10.05.03	281	178	10.07.03	224	133	09.09.03	168	82
11.03.03	328	219	11.05.03	293	187	11.07.03	219	128	10.09.03	166	83
12.03.03	321	210	12.05.03	293	187	12.07.03	210	121	11.09.03	168	82
13.03.03	322	210	13.05.03	289	184	13.07.03	202	115	12.09.03	168	81
14.03.03	327	213	14.05.03	295	189	14.07.03	196	110	13.09.03	167	81
15.03.03	330	217	15.05.03	297	191	15.07.03	189	104	14.09.03	174	87
16.03.03	316	207	16.05.03	297	191	16.07.03	187	102	15.09.03	169	84
17.03.03	302	197	17.05.03	295	190	17.07.03	189	103	16.09.03	162	78
18.03.03	292	188	18.05.03	290	185	18.07.03	190	104	17.09.03	154	71
19.03.03	289	186	19.05.03	289	185	19.07.03	197	108	18.09.03	151	68
20.03.03	282	181	20.05.03	297	191	20.07.03	201	113	19.09.03	149	67
21.03.03	276	177	21.05.03	301	194	21.07.03	202	114	20.09.03	145	63
22.03.03	272	173	22.05.03	312	202	22.07.03	201	113	21.09.03	144	62
23.03.03	266	169	23.05.03	317	206	23.07.03	205	116	22.09.03	139	59
24.03.03	264	167	24.05.03	318	206	24.07.03	203	114	23.09.03	135	55
25.03.03	257	162	25.05.03	319	208	25.07.03	213	121	24.09.03	135	53
26.03.03	257	158	26.05.03	307	200	26.07.03	224	130	25.09.03	136	54
27.03.03	255	156	27.05.03	296	191	27.07.03	230	136	26.09.03	134	53
28.03.03	250	153	28.05.03	290	186	28.07.03	231	137	27.09.03	131	51
29.03.03	249	152	29.05.03	289	185	29.07.03	230	138	28.09.03	129	50
30.03.03	249	152	30.05.03	290	186	30.07.03	227	134	29.09.03	132	52
31.03.03	251	153	31.05.03	289	186	31.07.03	224	132	30.09.03	141	58
01.04.03	257	158	01.06.03	288	186	01.08.03	219	128	01.10.03	140	58
02.04.03	266	163	02.06.03	291	184	02.08.03	220	128	02.10.03	145	62
03.04.03	284	180	03.06.03	286	181	03.08.03	213	124	03.10.03	145	65
04.04.03	292	187	04.06.03	278	176	04.08.03	205	117	04.10.03	154	66
05.04.03	295	187	05.06.03	281	178	05.08.03	200	113	05.10.03	163	76
06.04.03	284	187	06.06.03	280	177	06.08.03	195	108	06.10.03	184	88
07.04.03	276	181	07.06.03	287	180	07.08.03	188	103	07.10.03	217	113
08.04.03	266	163	08.06.03	288	185	08.08.03	184	99	08.10.03	243	143
09.04.03	258	159	09.06.03	300	191	09.08.03	180	96	09.10.03	276	160
10.04.03	252	155	10.06.03	291	185	10.08.03	179	94	10.10.03	302	191
11.04.03	247	151	11.06.03	283	179	11.08.03	173	91	11.10.03	305	190
12.04.03	250	153	12.06.03	281	179	12.08.03	170	87	12.10.03	306	199
13.04.03	254	155	13.06.03	284	180	13.08.03	166	85	13.10.03	287	186
14.04.03	247	151	14.06.03	282	180	14.08.03	164	81	14.10.03	270	173
15.04.03	246	148	15.06.03	289	189	15.08.03	165	82	15.10.03	257	161
16.04.03	238	143	16.06.03	298	192	16.08.03	171	87	16.10.03	244	153
17.04.03	234	139	17.06.03	282	179	17.08.03	175	91	17.10.03	234	143
18.04.03	228	137	18.06.03	281	178	18.08.03	175	90	18.10.03	224	133
19.04.03	226	134	19.06.03	282	181	19.08.03	179	94	19.10.03	218	127
20.04.03	228	135	20.06.03	278	175	20.08.03	181	96	20.10.03	212	122
21.04.03	228	136	21.06.03	280	174	21.08.03	174	91	21.10.03	213	121
22.04.03	230	135	22.06.03	267	165	22.08.03	173	90	22.10.03	215	120
23.04.03	229	136	23.06.03	252	154	23.08.03	168	86	23.10.03	213	124
24.04.03	234	140	24.06.03	246	150	24.08.03	164	85	24.10.03	208	117
25.04.03	230	140	25.06.03	247	149	25.08.03	165	82	25.10.03	204	117
26.04.03	230	138	26.06.03	241	145	26.08.03	158	77	26.10.03	204	114
27.04.03	225	135	27.06.03	236	140	27.08.03	156	73	27.10.03	201	114
28.04.03	225	136	28.06.03	228	137	28.08.03	157	73	28.10.03	195	108
29.04.03	228	139	29.06.03	232	138	29.08.03	162	75	29.10.03	192	108
30.04.03	230	138	30.06.03	228	136	30.08.03	168	84	30.10.03	194	103
01.05.03	234	141	01.07.03	229	135	31.08.03	178	90	31.10.03	200	109
02.05.03	244	146	02.07.03	242	145	01.09.03	176	90	01.11.03	200	112
03.05.03	259	160	03.07.03	249	152	02.09.03	187	98	02.11.03	206	114

Tabelle A3: Fortsetzung

Datum	MZ	OE	Datum	MZ	OE	Datum	MZ	OE	Datum	MZ	OE
03.11.03	212	117	03.01.04	172	88	04.03.04	222	132	04.05.04	252	
04.11.03	225	133	04.01.04	171	89	05.03.04	216	128	05.05.04	250	154
05.11.03	222	130	05.01.04	168	85	06.03.04	215	125	06.05.04	263	160
06.11.03	220	128	06.01.04	165	83	07.03.04	215	126	07.05.04	292	177
07.11.03	209	121	07.01.04	172	83	08.03.04	223	131	08.05.04	355	233
08.11.03	202	113	08.01.04	174	91	09.03.04	228	136	09.05.04	376	258
09.11.03	194	107	09.01.04	184	94	10.03.04	228	136	10.05.04	372	253
10.11.03	186	100	10.01.04	202	--	11.03.04	220	132	11.05.04	380	259
11.11.03	181	97	11.01.04	262	137	12.03.04	218	128	12.05.04	371	254
12.11.03	177	92	12.01.04	304	--	13.03.04	217	128	13.05.04	345	233
13.11.03	178	91	13.01.04	370	225	14.03.04	215	126	14.05.04	327	216
14.11.03	176	92	14.01.04	446	293	15.03.04	222	128	15.05.04	319	210
15.11.03	182	92	15.01.04	534	369	16.03.04	241	145	16.05.04	306	201
16.11.03	197	106	16.01.04	576	427	17.03.04	248	152	17.05.04	291	189
17.11.03	202	110	17.01.04	561	436	18.03.04	249	152	18.05.04	276	177
18.11.03	203	112	18.01.04	522	402	19.03.04	250	152	19.05.04	268	173
19.11.03	205	112	19.01.04	492	371	20.03.04	255	158	20.05.04	263	166
20.11.03	206	117	20.01.04	471	351	21.03.04	266	166	21.05.04	263	164
21.11.03	193	107	21.01.04	452	336	22.03.04	276	175	22.05.04	267	166
22.11.03	189	103	22.01.04	435	318	23.03.04	282	179	23.05.04	281	177
23.11.03	185	100	23.01.04	415	302	24.03.04	286	186	24.05.04	291	187
24.11.03	179	95	24.01.04	389	281	25.03.04	289	186	25.05.04	287	185
25.11.03	174	91	25.01.04	367	257	26.03.04	298	190	26.05.04	281	183
26.11.03	171	89	26.01.04	351	243	27.03.04	299	195	27.05.04	276	179
27.11.03	169	84	27.01.04	334	231	28.03.04	291	198	28.05.04	271	177
28.11.03	171	86	28.01.04	319	216	29.03.04	278	198	29.05.04	271	169
29.11.03	189	96	29.01.04	308	208	30.03.04	266	171	30.05.04	272	172
30.11.03	219	118	30.01.04	303	203	31.03.04	257	160	31.05.04	272	171
01.12.03	235	144	31.01.04	293	198	01.04.04	256	159	01.06.04	269	170
02.12.03	215	129	01.02.04	290	--	02.04.04	255	158	02.06.04	266	167
03.12.03	204	116	02.02.04	311	--	03.04.04	260	161	03.06.04	281	176
04.12.03	202	113	03.02.04	346	225	04.04.04	261	163	04.06.04	321	205
05.12.03	201	113	04.02.04	352	238	05.04.04	257	162	05.06.04	372	247
06.12.03	199	112	05.02.04	349	238	06.04.04	257	159	06.06.04	406	282
07.12.03	192	105	06.02.04	338	233	07.04.04	274	166	07.06.04	398	278
08.12.03	187	102	07.02.04	323	221	08.04.04	301	189	08.06.04	382	265
09.12.03	184	99	08.02.04	315	207	09.04.04	314	204	09.06.04	371	251
10.12.03	177	93	09.02.04	324	207	10.04.04	310	204	10.06.04	365	248
11.12.03	172	89	10.02.04	335	223	11.04.04	300	196	11.06.04	364	246
12.12.03	174	89	11.02.04	327	220	12.04.04	288	186	12.06.04	365	246
13.12.03	175	89	12.02.04	317	211	13.04.04	281	181	13.06.04	362	246
14.12.03	192	96	13.02.04	312	204	14.04.04	273	175	14.06.04	355	238
15.12.03	205	111	14.02.04	304	203	15.04.04	266	170	15.06.04	351	237
16.12.03	218	120	15.02.04	294	191	16.04.04	259	164	16.06.04	347	232
17.12.03	219	131	16.02.04	289	187	17.04.04	250	156	17.06.04	342	229
18.12.03	208	124	17.02.04	284	184	18.04.04	247	155	18.06.04	334	223
19.12.03	193	108	18.02.04	278	179	19.04.04	244	150	19.06.04	326	218
20.12.03	190	105	19.02.04	270	185	20.04.04	241	145	20.06.04	317	211
21.12.03	189	100	20.02.04	261	166	21.04.04	245	150	21.06.04	310	204
22.12.03	194	103	21.02.04	253	160	22.04.04	243	150	22.06.04	311	203
23.12.03	221	116	22.02.04	250	156	23.04.04	240	147	23.06.04	310	203
24.12.03	238	141	23.02.04	244	148	24.04.04	237	143	24.06.04	304	199
25.12.03	227	139	24.02.04	248	--	25.04.04	241	146	25.06.04	294	192
26.12.03	210	124	25.02.04	256	--	26.04.04	251	155	26.06.04	285	188
27.12.03	198	113	26.02.04	253	162	27.04.04	248	159	27.06.04	277	178
28.12.03	190	104	27.02.04	248	155	28.04.04	245	150	28.06.04	274	174
29.12.03	186	102	28.02.04	243	151	29.04.04	246	152	29.06.04	268	171
30.12.03	186	100	29.02.04	243	151	30.04.04	245	151	30.06.04	265	167
31.12.03	184	96	01.03.04	233	--	01.05.04	246	--	01.07.04	264	166
01.01.04	183	--	02.03.04	229	--	02.05.04	254	--	02.07.04	267	168
02.01.04	177	93	03.03.04	223	134	03.05.04	254	--	03.07.04	273	173

Tabelle A3: Fortsetzung

Datum	MZ	OE	Datum	MZ	OE	Datum	MZ	OE	Datum	MZ	OE
04.07.04	271	173	03.09.04	282	182	03.11.04	293	191	03.01.05	261	164
05.07.04	265	167	04.09.04	273	175	04.11.04	282	182	04.01.05	282	181
06.07.04	257	162	05.09.04	263	167	05.11.04	275	176	05.01.05	286	186
07.07.04	255	159	06.09.04	252	158	06.11.04	268	171	06.01.05	280	181
08.07.04	271	168	07.09.04	238	147	07.11.04	263	167	07.01.05	280	181
09.07.04	293	189	08.09.04	230	140	08.11.04	250	158	08.01.05	290	187
10.07.04	294	189	09.09.04	221	132	09.11.04	241	148	09.01.05	289	188
11.07.04	298	192	10.09.04	213	126	10.11.04	247	153	10.01.05	276	179
12.07.04	300	194	11.09.04	208	122	11.11.04	245	153	11.01.05	266	170
13.07.04	297	192	12.09.04	210	122	12.11.04	239	147	12.01.05	260	165
14.07.04	293	189	13.09.04	211	124	13.11.04	234	143	13.01.05	253	159
15.07.04	292	188	14.09.04	212	125	14.11.04	233	141	14.01.05	249	156
16.07.04	289	187	15.09.04	207	120	15.11.04	230	141	15.01.05	244	152
17.07.04	282	182	16.09.04	209	121	16.11.04	220	133	16.01.05	239	148
18.07.04	274	175	17.09.04	210	122	17.11.04	211	126	17.01.05	227	139
19.07.04	269	171	18.09.04	207	121	18.11.04	211	124	18.01.05	219	132
20.07.04	270	172	19.09.04	199	115	19.11.04	219	130	19.01.05	227	137
21.07.04	263	168	20.09.04	193	110	20.11.04	233	140	20.01.05	235	144
22.07.04	255	160	21.09.04	190	105	21.11.04	247	152	21.01.05	260	160
23.07.04	263	164	22.09.04	188	105	22.11.04	252	157	22.01.05	337	219
24.07.04	281	179	23.09.04	198	110	23.11.04	252	158	23.01.05	385	267
25.07.04	280	180	24.09.04	220	128	24.11.04	247	153	24.01.05	376	260
26.07.04	284	181	25.09.04	238	143	25.11.04	254	158	25.01.05	350	240
27.07.04	291	188	26.09.04	257	158	26.11.04	261	165	26.01.05	324	216
28.07.04	279	180	27.09.04	263	166	27.11.04	254	160	27.01.05	303	199
29.07.04	268	171	28.09.04	262	166	28.11.04	241	150	28.01.05	287	186
30.07.04	258	163	29.09.04	256	161	29.11.04	232	142	29.01.05	274	176
31.07.04	254	159	30.09.04	249	156	30.11.04	224	135	30.01.05	261	165
01.08.04	250	155	01.10.04	240	147	01.12.04	226	135	31.01.05	248	155
02.08.04	242	150	02.10.04	241	147	02.12.04	224	134	01.02.05	241	148
03.08.04	237	145	03.10.04	234	143	03.12.04	221	132	02.02.05	247	151
04.08.04	232	142	04.10.04	224	136	04.12.04	222	132	03.02.05	246	151
05.08.04	228	137	05.10.04	216	128	05.12.04	222	132	04.02.05	247	151
06.08.04	226	135	06.10.04	211	124	06.12.04	218	129	05.02.05	252	155
07.08.04	228	136	07.10.04	208	121	07.12.04	213	127	06.02.05	251	156
08.08.04	233	142	08.10.04	207	120	08.12.04	208	121	07.02.05	237	147
09.08.04	226	139	09.10.04	212	123	09.12.04	205	119	08.02.05	224	137
10.08.04	219	136	10.10.04	213	125	10.12.04	203	118	09.02.05	220	131
11.08.04	215	127	11.10.04	228	134	11.12.04	198	114	10.02.05	214	126
12.08.04	216	127	12.10.04	242	146	12.12.04	193	110	11.02.05	224	131
13.08.04	233	139	13.10.04	250	156	13.12.04	189	106	12.02.05	280	173
14.08.04	241	148	14.10.04	235	145	14.12.04	186	103	13.02.05	363	239
15.08.04	256	–	15.10.04	232	140	15.12.04	184	101	14.02.05	465	333
16.08.04	255	160	16.10.04	232	141	16.12.04	184	102	15.02.05	503	372
17.08.04	248	154	17.10.04	244	147	17.12.04	183	101	16.02.05	477	351
18.08.04	242	150	18.10.04	256	160	18.12.04	191	106	17.02.05	445	323
19.08.04	247	152	19.10.04	257	160	19.12.04	211	122	18.02.05	403	287
20.08.04	242	151	20.10.04	260	162	20.12.04	222	134	19.02.05	368	253
21.08.04	247	151	21.10.04	269	168	21.12.04	233	140	20.02.05	348	235
22.08.04	256	159	22.10.04	273	174	22.12.04	246	153	21.02.05	336	224
23.08.04	255	160	23.10.04	274	175	23.12.04	234	145	22.02.05	323	213
24.08.04	254	158	24.10.04	264	168	24.12.04	231	141	23.02.05	316	208
25.08.04	274	172	25.10.04	248	155	25.12.04	255	156	24.02.05	302	199
26.08.04	283	180	26.10.04	241	148	26.12.04	296	190	25.02.05	290	189
27.08.04	288	186	27.10.04	254	155	27.12.04	311	204	26.02.05	279	180
28.08.04	302	194	28.10.04	318	204	28.12.04	310	205	27.02.05	268	171
29.08.04	317	207	29.10.04	350	234	29.12.04	297	196	28.02.05	260	164
30.08.04	311	204	30.10.04	344	230	30.12.04	278	181	01.03.05	251	157
31.08.04	308	201	31.10.04	342	228	31.12.04	261	167	02.03.05	246	153
01.09.04	304	198	01.11.04	328	218	01.01.05	249	157	03.03.05	242	150
02.09.04	295	192	02.11.04	311	205	02.01.05	247	154	04.03.05	241	149

Tabelle A3: Fortsetzung

Datum	MZ	OE	Datum	MZ	OE	Datum	MZ	OE	Datum	MZ	OE
05.03.05	237	146	05.05.05	345	230	05.07.05	--	170	04.09.05	347	231
06.03.05	234	142	06.05.05	353	237	06.07.05	--	168	05.09.05	329	217
07.03.05	228	139	07.05.05	365	246	07.07.05	--	174	06.09.05	310	203
08.03.05	224	135	08.05.05	378	256	08.07.05	290	185	07.09.05	298	193
09.03.05	221	132	09.05.05	392	269	09.07.05	287	183	08.09.05	290	186
10.03.05	222	132	10.05.05	400	278	10.07.05	287	183	09.09.05	284	181
11.03.05	226	134	11.05.05	389	270	11.07.05	281	178	10.09.05	282	179
12.03.05	237	141	12.05.05	371	254	12.07.05	279	176	11.09.05	288	182
13.03.05	251	153	13.05.05	354	239	13.07.05	278	175	12.09.05	303	190
14.03.05	256	159	14.05.05	343	231	14.07.05	275	173	13.09.05	317	205
15.03.05	254	156	15.05.05	339	226	15.07.05	266	167	14.09.05	317	206
16.03.05	260	160	16.05.05	335	223	16.07.05	257	160	15.09.05	304	196
17.03.05	292	180	17.05.05	329	218	17.07.05	247	151	16.09.05	294	189
18.03.05	341	213	18.05.05	336	223	18.07.05	238	145	17.09.05	286	183
19.03.05	379	211	19.05.05	340	226	19.07.05	235	141	18.09.05	286	182
20.03.05	382	211	20.05.05	330	218	20.07.05	241	144	19.09.05	289	184
21.03.05	377	256	21.05.05	323	210	21.07.05	250	152	20.09.05	276	175
22.03.05	368	252	22.05.05	325	213	22.07.05	253	156	21.09.05	259	162
23.03.05	354	241	23.05.05	323	211	23.07.05	245	150	22.09.05	243	150
24.03.05	343	230	24.05.05	336	219	24.07.05	242	147	23.09.05	234	140
25.03.05	340	226	25.05.05	360	240	25.07.05	238	144	24.09.05	224	132
26.03.05	355	237	26.05.05	359	241	26.07.05	244	148	25.09.05	220	129
27.03.05	370	252	27.05.05	341	226	27.07.05	251	153	26.09.05	215	125
28.03.05	370	252	28.05.05	333	219	28.07.05	259	161	27.09.05	211	120
29.03.05	367	250	29.05.05	324	212	29.07.05	247	152	28.09.05	207	118
30.03.05	364	247	30.05.05	315	204	30.07.05	250	150	29.09.05	205	116
31.03.05	367	248	31.05.05	317	204	31.07.05	269	167	30.09.05	203	114
01.04.05	380	260	01.06.05	323	210	01.08.05	256	160	01.10.05	209	118
02.04.05	368	253	02.06.05	319	207	02.08.05	238	146	02.10.05	230	132
03.04.05	349	235	03.06.05	315	204	03.08.05	240	144	03.10.05	247	147
04.04.05	334	221	04.06.05	314	203	04.08.05	258	156	04.10.05	275	168
05.04.05	345	210	05.06.05	310	200	05.08.05	293	184	05.10.05	295	186
06.04.05	355	201	06.06.05	313	202	06.08.05	294	190	06.10.05	308	197
07.04.05	333	198	07.06.05	311	201	07.08.05	279	177	07.10.05	306	198
08.04.05	303	198	08.06.05	310	200	08.08.05	269	169	08.10.05	286	183
09.04.05	322	209	09.06.05	310	201	09.08.05	266	166	09.10.05	273	172
10.04.05	352	235	10.06.05	305	197	10.08.05	268	168	10.10.05	257	159
11.04.05	356	240	11.06.05	297	191	11.08.05	259	161	11.10.05	244	148
12.04.05	347	234	12.06.05	291	187	12.08.05	251	154	12.10.05	235	141
13.04.05	337	225	13.06.05	282	180	13.08.05	250	155	13.10.05	223	134
14.04.05	325	215	14.06.05	274	173	14.08.05	244	149	14.10.05	216	126
15.04.05	317	209	15.06.05	271	171	15.08.05	243	148	15.10.05	210	120
16.04.05	309	203	16.06.05	276	173	16.08.05	241	146	16.10.05	205	115
17.04.05	302	198	17.06.05	281	178	17.08.05	263	160	17.10.05	200	112
18.04.05	306	198	18.06.05	276	175	18.08.05	276	175	18.10.05	191	105
19.04.05	343	225	19.06.05	266	167	19.08.05	265	166	19.10.05	188	102
20.04.05	384	261	20.06.05	259	161	20.08.05	262	163	20.10.05	185	99
21.04.05	423	297	21.06.05	252	157	21.08.05	264	164	21.10.05	187	100
22.04.05	444	318	22.06.05	251	154	22.08.05	285	176			
23.04.05	433	311	23.06.05	251	155	23.08.05	333	214			
24.04.05	410	291	24.06.05	246	151	24.08.05	399	268			
25.04.05	388	269	25.06.05	244	148	25.08.05	451	317			
26.04.05	391	270	26.06.05	260	161	26.08.05	457	328			
27.04.05	401	279	27.06.05	255	158	27.08.05	429	304			
28.04.05	396	276	28.06.05	249	153	28.08.05	408	285			
29.04.05	385	266	29.06.05	249	151	29.08.05	395	272			
30.04.05	374	256	30.06.05	269	168	30.08.05	387	265			
01.05.05	361	246	01.07.05	272	169	31.08.05	381	259			
02.05.05	347	235	02.07.05	276	173	01.09.05	371	250			
03.05.05	335	224	03.07.05	275	173	02.09.05	366	245			
04.05.05	331	219	04.07.05	274	171	03.09.05	359	240			

Tabelle A4: Einteilung der nachgewiesenen Laufkäferarten in Rote Listen und ökologische Gruppen
 (Gefährdungskategorien: siehe Tab. 6; I: Imaginalüberwinterer, (I): Imaginalüberwinterer mit Herbstbestand, L: Larvalüberwinterer, (L): Larvalüberwinterer mit Frühjahrsbestand;
 ma: makropter, br: brachyter, di: dimorph; hyg: hygrophil, mes: mesophil, xer: xerophil;
 Größenklasseneinteilung: siehe Tab. 7)

Artname	Rote Liste			Ökologie			
	Deutschland	Rheinland-Pfalz	Hessen	Überwinterungstyp	Flugtyp	Feuchtepräferenz	Größenklasse
<i>Acupalpus exiguus</i>	3	2	2	I	ma	hyg	1
<i>Agonum afrum</i>				I	di	hyg	3
<i>Agonum duftschmidi</i>	2	D	D	I	di?	hyg	3
<i>Agonum fuliginosum</i>		V		(I)	di	hyg	3
<i>Agonum lugens</i>	3	D	2	(I)	ma	hyg	3
<i>Agonum micans</i>				I	ma	hyg	3
<i>Agonum mülleri</i>				I	ma	mes	3
<i>Agonum piceum</i>	V	2	2	I	ma	hyg	3
<i>Agonum viduum</i>				I	ma	hyg	3
<i>Amara aulica</i>				L	ma	xer	4
<i>Amara bifrons</i>				L	ma	xer	3
<i>Amara communis</i>				(I)	ma	mes	3
<i>Amara convexior</i>				I	ma	xer	3
<i>Amara eurynota</i>	V	3		I	ma	xer	4
<i>Amara fulva</i>		V	3	(L)	ma	xer	3
<i>Amara ovata</i>				(I)	ma	mes	3
<i>Anchomenus dorsalis</i>				I	ma	xer	3
<i>Anisodactylus binotatus</i>				I	ma	mes	4
<i>Anthraxus consputus</i>	3	2	3	I	ma	hyg	2
<i>Asaphidion austriacum</i>	2	R	2	I	ma?	hyg	2
<i>Asaphidion curtum</i>				I	ma?	hyg	2
<i>Badister bullatus</i>				I	ma	xer	2
<i>Badister lancetosus</i>				I	ma	mes	3
<i>Badister peltatus</i>	2	3	3	I	ma	hyg	2
<i>Badister sodalis</i>				I	br?	hyg	2
<i>Badister unipustulatus</i>	2	2	2	I	ma	hyg	2
<i>Bembidion assimile</i>	V	V		I	di	hyg	2
<i>Bembidion biguttatum</i>				I	ma	hyg	2
<i>Bembidion dentellum</i>				I	ma	hyg	2
<i>Bembidion gilvipes</i>	V	V		I	di	hyg	1
<i>Bembidion guttula</i>	V	V		I	di	hyg	2
<i>Bembidion lampros</i>				I	di	xer	2
<i>Bembidion obtusum</i>				I	di	xer	2
<i>Bembidion properans</i>				(I)	di	xer	2
<i>Bembidion quadrimaculatum</i>				(L)	ma	xer	2
<i>Bembidion semipunctatum</i>		3		I	ma?	hyg	2
<i>Bembidion striatum</i>	1	1	2	I	ma	hyg	2
<i>Bembidion tetracolum</i>				I	di	mes	2
<i>Bembidion varium</i>		V		I	ma	hyg	2
<i>Branchinus crepitans</i>	V		V	I	ma	xer	3
<i>Calathus melanocephalus</i>				(L)	di	xer	3
<i>Calodromius spilotus</i>				I	ma		2
<i>Calosoma sycophanta</i>	2	3	2	I	ma		5
<i>Carabus granulatus</i>				I	di	hyg	5
<i>Carabus monilis</i>	V	3	V	L	br	hyg	5
<i>Carabus nemoralis</i>				(I)	br	mes	5
<i>Carabus purpurascens</i>				L	br	xer	5
<i>Carabus ullrichii</i>	3	1	3	I	br	mes	5
<i>Chlaenius nigricornis</i>	V	3	3	I	ma	hyg	4

Tabelle A4: Fortsetzung

Artname	Rote Liste			Ökologie			
	Deutschland	Rheinland-Pfalz	Hessen	Überwinterungstyp	Flugtyp	Feuchtepräferenz	Größenklasse
<i>Clivina collaris</i>	V			I	ma	hyg	2
<i>Clivina fossor</i>				I	di	mes	2
<i>Dyschirius aeneus</i>				I	ma	hyg	2
<i>Dyschirius agnatus</i>	D		2	I	?	hyg	2
<i>Dyschirius globosus</i>				I	di	hyg	1
<i>Elaphrus aureus</i>	2	2	1	I	ma?	hyg	3
<i>Elaphrus cupreus</i>				I	ma	hyg	3
<i>Elaphrus riparius</i>				I	ma	hyg	3
<i>Epaphius secalis</i>				L	br	hyg	2
<i>Harpalus affinis</i>				I	ma	xer	4
<i>Harpalus dimidiatus</i>	V	V	V	I	?	mes	4
<i>Harpalus luteicornis</i>	V			I	ma	xer	3
<i>Leistus ferrugineus</i>				I	br	xer	3
<i>Leistus rufomarginatus</i>			3	(L)	ma	mes	3
<i>Leistus spinibarbis</i>	V	3	3				3
<i>Loricera pilicornis</i>				(I)	ma	mes	3
<i>Nebria brevicollis</i>				(L)	ma	mes	4
<i>Nebria salina</i>				(L)	ma?	xer	4
<i>Notiophilus biguttatus</i>				(I)	di	mes	2
<i>Notiophilus palustris</i>				I	di	mes	2
<i>Notiophilus rufipes</i>		V		I	ma	xer	2
<i>Ocys harpaloides</i>	3		3	I	ma	hyg	2
<i>Oodes helopioides</i>		V		I	ma	hyg	3
<i>Ophonus nitidulus</i>		3		I	ma	hyg	4
<i>Ophonus rufibarbis</i>				(L)	ma	xer	3
<i>Oxypselaphus obscurus</i>		V		(I)	di	hyg	2
<i>Panagaeus bipustulatus</i>				I	ma	xer	3
<i>Panagaeus crux-major</i>	V	3	3	I	ma	hyg	3
<i>Paranchus albipes</i>				I	ma	hyg	3
<i>Patrobus atrorufus</i>		V		(L)	di?	hyg	3
<i>Philorhizus sigma</i>	V	3	3	I	di	mes	2
<i>Platynus assimilis</i>				I	ma	hyg	4
<i>Platynus livens</i>	3	2	3	I	ma	hyg	3
<i>Platynus longiventris</i>	2	2	2	I	ma	hyg	4
<i>Poecilus cupreus</i>				I	ma	mes	4
<i>Pseudoophonus rufipes</i>				(L)	ma	xer	4
<i>Pterostichus anthracinus</i>				I	di	hyg	4
<i>Pterostichus diligens</i>	V	V		(I)	di	hyg	2
<i>Pterostichus gracilis</i>	3	2	2	(I)	ma	hyg	3
<i>Pterostichus melanarius</i>				L	di	mes	4
<i>Pterostichus minor</i>		V		(I)	di	hyg	3
<i>Pterostichus niger</i>				L	di	mes	5
<i>Pterostichus nigrita</i>				(I)	ma	hyg	4
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>				(I)	di?	mes	4
<i>Pterostichus strenuus</i>				I	di	mes	3
<i>Pterostichus vernalis</i>				I	di?	hyg	3
<i>Stenolophus mixtus</i>				I	ma	hyg	2
<i>Stomis pumicatus</i>				I	di?	mes	3
<i>Synuchus vivalis</i>				L	di	xer	3
<i>Syntomus foveatus</i>				I	ma	hyg	2
<i>Trechoblemus micros</i>				I	ma	hyg	2
<i>Trechus obtusus</i>				(L)	di	mes	2

Tabelle A5: Beschreibung der genetisch untersuchten Individuen der Art *Agonum afrum*
(m: männlich; w: weiblich)

Proben-nummer	Bezeichnung	Herkunft	Fang-jahr	Geschlecht	Flügel-ausprägung	DNA-Gehalt [µg/ml]	DNA-Qualität (A260/A280)
1	W A 1	Winkeler Aue	2002	m	makropter	15	1,933
2	W A 2	Winkeler Aue	2003	m	makropter	15	1,787
3	W A 3	Winkeler Aue	2004	w	makropter	20	1,740
4	W A 4	Winkeler Aue	2004	m	makropter	35	1,748
5	W A 5	Winkeler Aue	2005	w	makropter	55	
6	FO A 27	Fulderau (O)	2002	w	makropter	10	1,784
7	FO A 72	Fulderau (O)	2004	w	makropter	15	1,905
8	FO A 89	Fulderau (O)	2005	w	makropter	15	0,662
9	FO A 90	Fulderau (O)	2005	w	makropter	15	1,000
10	FW A 9	Fulderau (W)	2002	w	makropter	15	1,777
11	FW A 14	Fulderau (W)	2002	w	makropter	35	1,821
12	FW A 25	Fulderau (W)	2002	m	makropter	15	1,985
13	FW A 31	Fulderau (W)	2002	m	makropter	10	1,957
14	FW A 33	Fulderau (W)	2002	w	makropter	5	1,804
15	FW A 37	Fulderau (W)	2002	m	makropter	10	1,682
16	FW A 47	Fulderau (W)	2002	m	makropter	5	1,739
17	FW A 51	Fulderau (W)	2003	w	makropter	30	2,063
18	FW A 52	Fulderau (W)	2003	m	makropter	45	1,864
19	FW A 56	Fulderau (W)	2003	w	makropter	15	1,963
20	FW A 57	Fulderau (W)	2003	m	makropter	30	1,830
21	FW A 58	Fulderau (W)	2003	m	makropter	25	1,758
22	FW A 59	Fulderau (W)	2003	m	makropter	40	1,875
23	FW A 60	Fulderau (W)	2003	m	makropter	30	1,958
24	FW A 61	Fulderau (W)	2004	w	makropter	50	1,858
25	FW A 63	Fulderau (W)	2004	m	makropter	30	1,816
26	FW A 65	Fulderau (W)	2004	w	makropter	10	1,760
27	FW A 73	Fulderau (W)	2004	w	makropter	10	2,284
28	FW A 81	Fulderau (W)	2004	w	makropter	15	1,784
29	FW A 83	Fulderau (W)	2004	w	makropter	20	1,759
30	FW A 84	Fulderau (W)	2004	w	makropter	20	1,848
31	MO A 2	Mombach	2002	w	makropter	25	1,919
32	MO A 4	Mombach	2002	m	makropter	5	1,950
33	MO A 7	Mombach	2002	w	makropter	5	1,986
34	MO A 8	Mombach	2002	w	makropter	20	1,849
35	MO A 12	Mombach	2002	w	makropter	10	1,551
36	MO A 18	Mombach	2002	m	makropter	20	1,830
37	MO A 19	Mombach	2002	w	makropter	15	1,973
38	MO A 20	Mombach	2003	w	makropter	10	1,622
39	MO A 21	Mombach	2003	w	makropter	10	1,822
40	MO A 26	Mombach	2003	m	makropter	10	1,907
41	MO A 28	Mombach	2003	m	makropter	20	1,855
42	MO A 44	Mombach	2003	w	makropter	25	1,906
43	MO A 52	Mombach	2003	m	makropter	10	2,030
44	MO A 53	Mombach	2003	m	makropter	20	1,866
45	MO A 57	Mombach	2004	w	makropter	30	1,894
46	MO A 58	Mombach	2004	m	makropter	80	2,013
47	MO A 59	Mombach	2004	m	makropter	15	1,948
48	MO A 60	Mombach	2004	m	makropter	30	1,877
49	MO A 62	Mombach	2004	w	makropter	15	1,852
50	MO A 63	Mombach	2004	m	makropter	25	1,928

Tabelle A5: Fortsetzung

Proben-nummer	Bezeichnung	Herkunft	Fang-jahr	Geschlecht	Flügel-ausprägung	DNA-Gehalt [µg/ml]	DNA-Qualität (A260/A280)
51	MO A 64	Mombach	2004	w	makropter	5	2,000
52	GA A 7	Gaulsheim	2002	w	makropter	10	1,389
53	GA A 19	Gaulsheim	2002	m	makropter	10	1,957
54	GA A 34	Gaulsheim	2002	w	makropter	10	1,733
55	GA A 35	Gaulsheim	2002	m	makropter	10	2,147
56	GA A 36	Gaulsheim	2002	w	makropter	15	1,923
57	GA A 37	Gaulsheim	2002	w	makropter	25	1,840
58	GA A 39	Gaulsheim	2002	w	makropter	10	1,851
59	GA A 41	Gaulsheim	2002	m	makropter	15	1,798
60	GA A 42	Gaulsheim	2002	w	makropter	5	1,192
61	GA A 43	Gaulsheim	2002	w	makropter	5	1,976
62	GA A 47	Gaulsheim	2002	w	makropter	10	1,934
63	GA A 49	Gaulsheim	2002	m	makropter	5	1,780
64	GA A 51	Gaulsheim	2003	w	makropter	10	2,085
65	GA A 52	Gaulsheim	2003	w	makropter	15	1,817
66	GA A 53	Gaulsheim	2003	m	makropter	20	1,779
67	GA A 54	Gaulsheim	2003	m	makropter	5	1,629
68	GA A 55	Gaulsheim	2003	w	makropter	25	1,997
69	GA A 56	Gaulsheim	2003	m	makropter	15	2,529
70	GA A 57	Gaulsheim	2003	m	makropter	10	2,104
71	GA A 58	Gaulsheim	2004	m	makropter	30	2,045
72	GA A 59	Gaulsheim	2004	w	makropter	10	2,202
73	GH A 1	Ingelheim (GH)	2002	w	makropter	40	2,059
74	GH A 16	Ingelheim (GH)	2002	m	makropter	20	2,107
75	GH A 32	Ingelheim (GH)	2002	w	makropter	10	2,431
76	GH A 299	Ingelheim (GH)	2002	m	makropter	10	1,599
77	GH A 462	Ingelheim (GH)	2002	w	makropter	10	2,489
78	GH A 689	Ingelheim (GH)	2002	m	makropter	25	1,875
79	GH A 701	Ingelheim (GH)	2002	w	makropter	15	2,348
80	GH A 705	Ingelheim (GH)	2003	w	makropter	10	1,325
81	GH A 706	Ingelheim (GH)	2003	w	makropter	15	1,754
82	GH A 713	Ingelheim (GH)	2003	m	makropter	15	2,357
83	GH A 714	Ingelheim (GH)	2003	m	makropter	25	1,793
84	GH A 715	Ingelheim (GH)	2003	m	makropter	5	2,992
85	GH A 717	Ingelheim (GH)	2003	w	makropter	20	1,759
86	GH A 718	Ingelheim (GH)	2003	m	makropter	25	1,989
87	GH A 719	Ingelheim (GH)	2004	w	makropter	10	1,605
88	GH A 748	Ingelheim (GH)	2004	m	makropter	5	2,383
89	GH A 749	Ingelheim (GH)	2004	m	makropter	25	2,043
90	GH A 750	Ingelheim (GH)	2004	m	makropter	25	2,097
91	GH A 761	Ingelheim (GH)	2004	w	makropter	15	1,909
92	GH A 762	Ingelheim (GH)	2004	w	makropter	10	1,940
93	GH A 763	Ingelheim (GH)	2004	w	makropter	20	1,982
94	IN A 7	Ingelheim (IN)	2002	w	makropter	40	1,846
95	IN A 61	Ingelheim (IN)	2002	m	makropter	15	2,267
96	IN A 63	Ingelheim (IN)	2002	w	makropter	5	1,707
97	IN A 140	Ingelheim (IN)	2002	m	makropter	10	1,873
98	IN A 209	Ingelheim (IN)	2002	w	makropter	35	2,135
99	IN A 421	Ingelheim (IN)	2002	w	makropter	5	1,587
100	IN A 422	Ingelheim (IN)	2002	m	makropter	20	1,674
101	IN A 424	Ingelheim (IN)	2003	w	makropter	25	2,087

Tabelle A5: Fortsetzung

Probennummer	Bezeichnung	Herkunft	Fangjahr	Geschlecht	Flügel- ausprägung	DNA- Gehalt [µg/ml]	DNA-Qualität (A260/A280)
102	IN A 459	Ingelheim (IN)	2003	m	makropter	15	1,752
103	IN A 491	Ingelheim (IN)	2003	w	makropter	15	2,250
104	IN A 492	Ingelheim (IN)	2003	m	makropter	40	1,934
105	IN A 494	Ingelheim (IN)	2003	m	makropter	30	2,027
106	IN A 496	Ingelheim (IN)	2003	w	makropter	55	1,927
107	IN A 499	Ingelheim (IN)	2003	w	makropter	25	2,061
108	IN A 526	Ingelheim (IN)	2004	m	makropter	85	2,022
109	IN A 544	Ingelheim (IN)	2004	w	makropter	205	2,053
110	IN A 556	Ingelheim (IN)	2004	m	makropter	95	1,950
111	IN A 560	Ingelheim (IN)	2004	w	makropter	20	1,773
112	IN A 565	Ingelheim (IN)	2004	m	makropter	50	1,792
113	IN A 574	Ingelheim (IN)	2004	w	makropter	15	1,877
114	IN A 588	Ingelheim (IN)	2004	m	makropter	40	2,064
115	G A 1	Ginsheimer Altrhein	2002	m	makropter	30	1,667
116	G A 2	Ginsheimer Altrhein	2002	m	makropter	20	1,000
117	G A 3	Ginsheimer Altrhein	2002	m	makropter	20	1,750
118	G A 4	Ginsheimer Altrhein	2002	m	makropter	40	1,875
119	G A 5	Ginsheimer Altrhein	2002	m	makropter	20	1,667
120	G A 6	Ginsheimer Altrhein	2002	m	makropter	25	1,429
121	G A 7	Ginsheimer Altrhein	2002	m	makropter	20	1,500
122	G A 8	Ginsheimer Altrhein	2002	w	makropter	35	1,300
123	G A 9	Ginsheimer Altrhein	2002	w	makropter	20	0,876
124	G A 10	Ginsheimer Altrhein	2002	w	makropter	10	0,050
125	G A 11	Ginsheimer Altrhein	2002	w	makropter	15	0,800
126	G A 12	Ginsheimer Altrhein	2002	w	makropter	5	0,333
127	G A 13	Ginsheimer Altrhein	2002	w	makropter	10	2,000
128	G A 14	Ginsheimer Altrhein	2002	w	makropter	15	1,000
129	G A 15	Ginsheimer Altrhein	2002	w	makropter	10	1,000
130	G A 16	Ginsheimer Altrhein	2002	w	makropter	10	2,000
131	WG A 12	Winkel-Geisenheim	2002	w	makropter	10	1,500
132	WG A 13	Winkel-Geisenheim	2002	w	makropter	15	1,000
133	WG A 14	Winkel-Geisenheim	2002	w	makropter	10	1,000
134	WG A 16	Winkel-Geisenheim	2002	w	makropter	10	1,000
135	WG A 17	Winkel-Geisenheim	2002	w	makropter	10	0,500
136	WG A 18	Winkel-Geisenheim	2002	w	makropter	5	1,000
137	WG A 21	Winkel-Geisenheim	2002	w	makropter	20	1,600
138	WG A 22	Winkel-Geisenheim	2002	w	makropter	5	1,000
139	WG A 24	Winkel-Geisenheim	2002	m	makropter	10	1,000
140	WG A 25	Winkel-Geisenheim	2002	m	makropter	5	1,000
141	WG A 26	Winkel-Geisenheim	2002	m	makropter	5	1,000
142	WG A 27	Winkel-Geisenheim	2002	m	makropter	5	2,500
143	WG A 28	Winkel-Geisenheim	2002	m	makropter	10	1,000
144	WG A 30	Winkel-Geisenheim	2002	w	makropter	35	2,000
145	WG A 32	Winkel-Geisenheim	2002	w	makropter	15	1,500
146	WG A 35	Winkel-Geisenheim	2002	w	makropter	20	1,167
147	WG A 36	Winkel-Geisenheim	2002	m	makropter	10	1,500
148	WG A 37	Winkel-Geisenheim	2002	w	makropter	15	1,400
149	WG A 38	Winkel-Geisenheim	2002	m	makropter	10	1,500
150	WG A 39	Winkel-Geisenheim	2002	m	makropter	5	0,667
151	WG A 40	Winkel-Geisenheim	2002	w	makropter	10	1,333

Tabelle A6: Beschreibung der genetisch untersuchten Individuen der Art *Nebria brevicollis* (m: männlich; w: weiblich)

Proben-nummer	Bezeichnung	Herkunft	Fang-jahr	Geschlecht	Flügel-ausprägung	DNA-Gehalt [µg/ml]	DNA-Qualität (A260/A280)
1	W N 4	Winkeler Aue	2002	m	makropter	40	2,249
2	W N 5	Winkeler Aue	2002	m	makropter	15	2,215
3	W N 8	Winkeler Aue	2002	m	makropter	10	2,095
4	W N 10	Winkeler Aue	2002	m	makropter	25	2,426
5	W N 14	Winkeler Aue	2002	m	makropter	75	1,994
6	W N 15	Winkeler Aue	2002	m	makropter	15	3,129
7	W N 17	Winkeler Aue	2002	m	makropter	50	2,203
8	W N 19	Winkeler Aue	2003	m	makropter	15	2,764
9	W N 20	Winkeler Aue	2003	w	makropter	180	2,000
10	W N 21	Winkeler Aue	2003	w	makropter	70	2,254
11	W N 22	Winkeler Aue	2003	m	makropter	15	2,214
12	W N 23	Winkeler Aue	2003	w	makropter	145	2,049
13	W N 24	Winkeler Aue	2003	w	makropter	175	1,948
14	W N 25	Winkeler Aue	2003	w	makropter	380	1,950
15	W N 26	Winkeler Aue	2004	w	makropter	30	2,220
16	W N 27	Winkeler Aue	2004	w	makropter	200	2,061
17	W N 34	Winkeler Aue	2004	w	makropter	360	1,995
18	W N 37	Winkeler Aue	2004	m	makropter	135	2,087
19	W N 44	Winkeler Aue	2004	w	makropter	90	2,142
20	W N 45	Winkeler Aue	2004	w	makropter	295	1,993
21	W N 48	Winkeler Aue	2004	m	makropter	80	2,072
22	FO N 10	Fulderaue (O)	2002	m	makropter	35	2,343
23	FO N 11	Fulderaue (O)	2002	m	makropter	30	2,412
24	FO N 13	Fulderaue (O)	2003	m	makropter	90	2,071
25	FO N 14	Fulderaue (O)	2003	m	makropter	110	2,148
26	FO N 16	Fulderaue (O)	2003	w	makropter	135	2,075
27	FO N 17	Fulderaue (O)	2003	w	makropter	50	2,285
28	FO N 18	Fulderaue (O)	2003	w	makropter	10	2,213
29	FO N 26	Fulderaue (O)	2003	w	makropter	100	1,996
30	FO N 49	Fulderaue (O)	2003	w	makropter	190	2,014
31	FO N 60	Fulderaue (O)	2003	m	makropter	65	2,148
32	FO N 61	Fulderaue (O)	2003	m	makropter	40	2,181
33	FO N 70	Fulderaue (O)	2004	m	makropter	180	2,013
34	FO N 73	Fulderaue (O)	2004	w	makropter	55	2,251
35	FO N 79	Fulderaue (O)	2004	m	makropter	195	2,016
36	FO N 85	Fulderaue (O)	2004	w	makropter	40	2,361
37	FO N 88	Fulderaue (O)	2004	m	makropter	35	2,481
38	FO N 90	Fulderaue (O)	2004	w	makropter	295	2,011
39	FO N 175	Fulderaue (O)	2004	w	makropter	20	2,553
40	FO N 176	Fulderaue (O)	2004	w	makropter	410	2,015
41	FO N 239	Fulderaue (O)	2004	w	makropter	85	2,032
42	FO N 279	Fulderaue (O)	2004	m	makropter	45	2,213
43	FW N 4	Fulderaue (W)	2002	w	makropter	5	
44	FW N 5	Fulderaue (W)	2002	m	makropter	50	2,026
45	FW N 6	Fulderaue (W)	2002	w	makropter	10	2,523
46	FW N 7	Fulderaue (W)	2002	m	makropter	25	2,426
47	FW N 8	Fulderaue (W)	2002	m	makropter	15	3,592
48	FW N 9	Fulderaue (W)	2002	w	makropter	315	1,959
49	FW N 12	Fulderaue (W)	2002	m	makropter	45	1,784
50	FW N 72	Fulderaue (W)	2004	m	makropter	150	1,911

Tabelle A6: Fortsetzung

Proben-nummer	Bezeichnung	Herkunft	Fang-jahr	Geschlecht	Flügel-ausprägung	DNA-Gehalt [µg/ml]	DNA-Qualität (A260/A280)
51	FW N 170	Fulderaue (W)	2004	w	makropter	365	1,989
52	FW N 171	Fulderaue (W)	2004	w	makropter	290	1,991
53	FW N 172	Fulderaue (W)	2004	w	makropter	225	1,987
54	FW N 173	Fulderaue (W)	2004	m	makropter	55	1,851
55	FW N 174	Fulderaue (W)	2004	m	makropter	30	1,709
56	FW N 237	Fulderaue (W)	2004	w	makropter	75	1,933
57	FW N 238	Fulderaue (W)	2004	m	makropter	85	1,958
58	FW N 304	Fulderaue (W)	2004	m	makropter	10	1,436
59	FW N 324	Fulderaue (W)	2005	w	makropter	25	1,604
60	FW N 325	Fulderaue (W)	2005	m	makropter	60	1,724
61	FW N 330	Fulderaue (W)	2005	w	makropter	25	1,602
62	FW N 368	Fulderaue (W)	2005	m	makropter	135	1,836
63	FW N 385	Fulderaue (W)	2005	m	makropter	30	1,682
64	GA N 2	Gaulsheim	2002	w	makropter	65	1,734
65	GA N 3	Gaulsheim	2002	w	makropter	80	1,844
66	GA N 4	Gaulsheim	2003	w	makropter	50	1,825
67	GA N 5	Gaulsheim	2003	m	makropter	35	1,741
68	GA N 6	Gaulsheim	2003	m	makropter	40	1,656
69	GA N 7	Gaulsheim	2003	w	makropter	220	1,969
70	GA N 8	Gaulsheim	2004	m	makropter	170	1,951
71	GA N 9	Gaulsheim	2004	w	makropter	160	1,971
72	GA N 10	Gaulsheim	2004	w	makropter	125	1,933
73	GA N 11	Gaulsheim	2005	w	makropter	85	1,842
74	GA N 12	Gaulsheim	2005	m	makropter	55	1,875
75	GA N 13	Gaulsheim	2005	m	makropter	215	1,848
76	GA N 14	Gaulsheim	2005	m	makropter	85	1,826
77	GA N 15	Gaulsheim	2005	w	makropter	85	1,642
78	IN N 1	Ingelheim (IN)	2003	w	makropter	95	1,889
79	IN N 2	Ingelheim (IN)	2003	w	makropter	30	1,632
80	IN N 3	Ingelheim (IN)	2003	m	makropter	40	1,843
81	IN N 4	Ingelheim (IN)	2003	m	makropter	20	1,582
82	IN N 5	Ingelheim (IN)	2003	w	makropter	275	1,956
83	IN N 6	Ingelheim (IN)	2003	w	makropter	105	1,649
84	IN N 7	Ingelheim (IN)	2003	w	makropter	255	1,938
85	IN N 8	Ingelheim (IN)	2003	m	makropter	50	1,679
86	IN N 9	Ingelheim (IN)	2003	m	makropter	35	1,619
87	IN N 10	Ingelheim (IN)	2003	m	makropter	100	1,862
88	IN N 11	Ingelheim (IN)	2003	m	makropter	55	1,795
89	IN N 12	Ingelheim (IN)	2003	m	makropter	340	1,960
90	IN N 13	Ingelheim (IN)	2004	w	makropter	50	1,805
91	IN N 14	Ingelheim (IN)	2004	w	makropter	145	1,956
92	IN N 15	Ingelheim (IN)	2004	w	makropter	215	1,951
93	IN N 16	Ingelheim (IN)	2004	m	makropter	30	1,746
94	IN N 17	Ingelheim (IN)	2004	m	makropter	40	1,853
95	IN N 18	Ingelheim (IN)	2005	w	makropter	95	1,870
96	IN N 19	Ingelheim (IN)	2005	m	makropter	165	1,898
97	R N 1	Rüdesheimer Aue	2002	w	makropter	55	1,909
98	R N 2	Rüdesheimer Aue	2002	w	makropter	15	2,000
99	R N 3	Rüdesheimer Aue	2002	m	makropter	20	1,600
100	R N 4	Rüdesheimer Aue	2002	m	makropter	25	1,667
101	R N 5	Rüdesheimer Aue	2002	m	makropter	25	2,667

Tabelle A6: Fortsetzung

Proben-nummer	Bezeichnung	Herkunft	Fang-jahr	Geschlecht	Flügel-ausprägung	DNA-Gehalt [µg/ml]	DNA-Qualität (A260/A280)
102	R N 6	Rüdesheimer Aue	2002	w	makropter	20	2,000
103	R N 7	Rüdesheimer Aue	2002	m	makropter	60	2,000
104	R N 8	Rüdesheimer Aue	2002	w	makropter	25	2,500
105	R N 9	Rüdesheimer Aue	2002	w	makropter	25	1,500
106	R N 10	Rüdesheimer Aue	2002	m	makropter	35	1,800
107	R N 11	Rüdesheimer Aue	2002	m	makropter	50	2,375
108	R N 12	Rüdesheimer Aue	2002	m	makropter	60	2,333
109	R N 13	Rüdesheimer Aue	2002	m	makropter	35	1,714
110	R N 14	Rüdesheimer Aue	2002	m	makropter	40	2,000
111	R N 15	Rüdesheimer Aue	2002	m	makropter	40	1,875
112	R N 16	Rüdesheimer Aue	2002	m	makropter	40	1,857
113	R N 17	Rüdesheimer Aue	2002	m	makropter	70	1,800
114	R N 18	Rüdesheimer Aue	2002	w	makropter	105	2,000
115	GH N 1	Ingelheim (GH)	2002	w	makropter	10	1,565
116	GH N 2	Ingelheim (GH)	2002	w	makropter	45	1,823
117	GH N 3	Ingelheim (GH)	2004	m	makropter	30	1,825
118	GH N 4	Ingelheim (GH)	2004	m	makropter	35	1,502

Tabelle A7: Beschreibung der genetisch untersuchten Individuen der Art *Oxypselaphus obscurus* (m: männlich; w: weiblich)

Proben-nummer	Bezeichnung	Herkunft	Fang-jahr	Geschlecht	Flügel-ausprägung	DNA-Gehalt [µg/ml]	DNA-Qualität (A260/A280)
1	W O 3	Winkeler Aue	2002	w	brachypter	5	
2	W O 5	Winkeler Aue	2002	m	brachypter	10	
3	W O 6	Winkeler Aue	2002	m	brachypter	5	
4	W O 7	Winkeler Aue	2002	m	brachypter	5	
5	W O 10	Winkeler Aue	2003	w	brachypter	5	
6	W O 11	Winkeler Aue	2003	m	brachypter	25	
7	W O 12	Winkeler Aue	2004	w	brachypter	10	
8	W O 13	Winkeler Aue	2004	w	brachypter	15	
9	W O 14	Winkeler Aue	2004	m	brachypter	20	
10	W O 15	Winkeler Aue	2004	w	brachypter	5	
11	W O 16	Winkeler Aue	2004	w	brachypter	10	
12	W O 17	Winkeler Aue	2004	m	brachypter	5	
13	W O 18	Winkeler Aue	2004	w	brachypter	5	
14	W O 20	Winkeler Aue	2004	m	brachypter	10	
15	W O 23	Winkeler Aue	2004	w	brachypter	10	
16	W O 24	Winkeler Aue	2004	m	brachypter	10	
17	W O 26	Winkeler Aue	2004	w	brachypter	10	
18	W O 27	Winkeler Aue	2004	w	brachypter	5	
19	W O 28	Winkeler Aue	2004	w	brachypter	10	
20	W O 35	Winkeler Aue	2004	m	brachypter	25	
21	W O 38	Winkeler Aue	2004	m	brachypter	20	
22	MO O 17	Mombach	2002	w	brachypter	10	
23	MO O 18	Mombach	2002	w	brachypter	5	
24	MO O 22	Mombach	2002	w	brachypter	25	
25	MO O 23	Mombach	2002	w	brachypter	10	
26	MO O 24	Mombach	2002	w	brachypter	5	
27	MO O 25	Mombach	2002	w	brachypter	30	
28	MO O 27	Mombach	2003	w	brachypter	5	
29	MO O 28	Mombach	2003	w	brachypter	20	
30	MO O 29	Mombach	2003	m	brachypter	10	
31	MO O 31	Mombach	2003	m	brachypter	5	
32	MO O 32	Mombach	2004	w	brachypter	55	
33	MO O 33	Mombach	2004	w	brachypter	15	
34	MO O 36	Mombach	2004	w	brachypter	10	
35	MO O 38	Mombach	2004	m	brachypter	25	
36	MO O 39	Mombach	2004	m	brachypter	40	
37	MO O 43	Mombach	2004	w	brachypter	45	
38	MO O 47	Mombach	2004	m	brachypter	5	
39	MO O 52	Mombach	2004	m	brachypter	10	
40	MO O 57	Mombach	2004	m	brachypter	10	
41	MO O 69	Mombach	2004	m	brachypter	20	
42	MO O 74	Mombach	2004	m	brachypter	20	
43	FO O 14	Fulderaue (O)	2002	w	brachypter	10	
44	FO O 17	Fulderaue (O)	2002	w	brachypter	15	
45	FO O 18	Fulderaue (O)	2002	w	brachypter	30	
46	FO O 50	Fulderaue (O)	2002	w	brachypter	10	
47	FO O 51	Fulderaue (O)	2002	w	brachypter	10	
48	FO O 52	Fulderaue (O)	2002	m	brachypter	25	
49	FO O 53	Fulderaue (O)	2002	m	brachypter	10	
50	FO O 54	Fulderaue (O)	2002	w	brachypter	15	

Tabelle A7: Fortsetzung

Proben-nummer	Bezeichnung	Herkunft	Fang-jahr	Geschlecht	Flügel-ausprägung	DNA-Gehalt [µg/ml]	DNA-Qualität (A260/A280)
51	FO O 55	Fulderaue (O)	2002	w	brachypter	15	
52	FO O 57	Fulderaue (O)	2002	w	brachypter	5	
53	FO O 58	Fulderaue (O)	2002	m	brachypter	15	
54	FO O 60	Fulderaue (O)	2002	m	brachypter	20	
55	FO O 61	Fulderaue (O)	2002	m	brachypter	25	
56	FO O 62	Fulderaue (O)	2002	m	brachypter	20	
57	FO O 72	Fulderaue (O)	2002	w	brachypter	5	
58	FO O 73	Fulderaue (O)	2002	w	brachypter	10	
59	FO O 80	Fulderaue (O)	2002	w	brachypter	15	
60	FO O 131	Fulderaue (O)	2002	m	brachypter	35	
61	FO O 155	Fulderaue (O)	2002	m	brachypter	20	
62	FO O 173	Fulderaue (O)	2002	w	brachypter	5	
63	FO O 206	Fulderaue (O)	2004	m	brachypter	20	
64	FW O 5	Fulderaue (W)	2002	m	brachypter	15	
65	FW O 12	Fulderaue (W)	2002	w	brachypter	5	
66	FW O 31	Fulderaue (W)	2002	w	brachypter	5	
67	FW O 63	Fulderaue (W)	2002	w	brachypter	5	
68	FW O 100	Fulderaue (W)	2002	m	brachypter	5	
69	FW O 115	Fulderaue (W)	2002	w	brachypter	5	
70	FW O 166	Fulderaue (W)	2002	m	brachypter	10	
71	FW O 185	Fulderaue (W)	2003	w	brachypter	10	
72	FW O 186	Fulderaue (W)	2003	m	brachypter	5	
73	FW O 187	Fulderaue (W)	2003	w	brachypter	15	
74	FW O 189	Fulderaue (W)	2003	m	brachypter	25	
75	FW O 190	Fulderaue (W)	2003	m	brachypter	35	
76	FW O 192	Fulderaue (W)	2003	w	brachypter	10	
77	FW O 193	Fulderaue (W)	2003	w	brachypter	10	
78	FW O 203	Fulderaue (W)	2004	m	brachypter	20	
79	FW O 204	Fulderaue (W)	2004	w	brachypter	20	
80	FW O 212	Fulderaue (W)	2004	m	brachypter	10	
81	FW O 214	Fulderaue (W)	2004	w	brachypter	25	
82	FW O 235	Fulderaue (W)	2004	m	brachypter	25	
83	FW O 281	Fulderaue (W)	2004	w	brachypter	15	
84	FW O 368	Fulderaue (W)	2004	w	brachypter	30	
85	GA O 1	Gaulsheim	2002	w	brachypter	10	
86	GA O 2	Gaulsheim	2002	w	brachypter	30	
87	GA O 3	Gaulsheim	2002	w	brachypter	20	
88	GA O 4	Gaulsheim	2002	w	brachypter	25	
89	GA O 5	Gaulsheim	2002	m	brachypter	35	
90	GA O 6	Gaulsheim	2002	m	brachypter	20	
91	GA O 7	Gaulsheim	2002	m	brachypter	20	
92	GA O 8	Gaulsheim	2002	m	brachypter	15	
93	GA O 9	Gaulsheim	2002	m	brachypter	25	
94	GA O 10	Gaulsheim	2002	m	brachypter	25	
95	GA O 11	Gaulsheim	2002	w	brachypter	20	
96	GA O 12	Gaulsheim	2002	w	brachypter	10	
97	GA O 13	Gaulsheim	2002	m	brachypter	10	
98	GA O 14	Gaulsheim	2002	w	brachypter	25	
99	GA O 15	Gaulsheim	2002	w	brachypter	15	
100	GA O 16	Gaulsheim	2002	w	brachypter	10	
101	GA O 17	Gaulsheim	2003	w	brachypter	25	

Tabelle A7: Fortsetzung

Proben-nummer	Bezeichnung	Herkunft	Fang-jahr	Geschlecht	Flügel-ausprägung	DNA-Gehalt [µg/ml]	DNA-Qualität (A260/A280)
102	GA O 18	Gaulsheim	2003	m	brachypter	15	
103	GA O 19	Gaulsheim	2003	m	brachypter	40	
104	GA O 20	Gaulsheim	2004	w	makropter	35	
105	GA O 21	Gaulsheim	2004	w	brachypter	5	
106	GH O 1	Ingelheim (GH)	2002	w	brachypter	10	
107	GH O 2	Ingelheim (GH)	2002	w	brachypter	10	
108	GH O 3	Ingelheim (GH)	2002	w	brachypter	15	
109	GH O 4	Ingelheim (GH)	2002	m	brachypter	10	
110	GH O 5	Ingelheim (GH)	2002	w	brachypter	10	
111	GH O 6	Ingelheim (GH)	2002	w	brachypter	15	
112	GH O 7	Ingelheim (GH)	2002	w	brachypter	5	
113	GH O 28	Ingelheim (GH)	2003	w	brachypter	15	
114	GH O 29	Ingelheim (GH)	2003	w	brachypter	25	
115	GH O 30	Ingelheim (GH)	2003	m	brachypter	15	
116	GH O 31	Ingelheim (GH)	2003	m	brachypter	15	
117	GH O 32	Ingelheim (GH)	2003	m	brachypter	15	
118	GH O 48	Ingelheim (GH)	2003	w	brachypter	20	
119	GH O 49	Ingelheim (GH)	2003	w	brachypter	15	
120	GH O 54	Ingelheim (GH)	2004	m	brachypter	10	
121	GH O 57	Ingelheim (GH)	2004	w	brachypter	15	
122	GH O 92	Ingelheim (GH)	2004	m	brachypter	20	
123	GH O 104	Ingelheim (GH)	2004	w	brachypter	10	
124	GH O 134	Ingelheim (GH)	2004	w	brachypter	10	
125	GH O 136	Ingelheim (GH)	2004	w	brachypter	15	
126	GH O 142	Ingelheim (GH)	2004	m	brachypter	25	
127	IN O 2	Ingelheim (IN)	2002	w	brachypter	40	
128	IN O 24	Ingelheim (IN)	2002	m	brachypter	55	
129	IN O 27	Ingelheim (IN)	2002	w	brachypter	40	
130	IN O 114	Ingelheim (IN)	2002	m	brachypter	55	
131	IN O 160	Ingelheim (IN)	2002	w	brachypter	20	
132	IN O 209	Ingelheim (IN)	2002	m	brachypter	40	
133	IN O 228	Ingelheim (IN)	2002	w	brachypter	15	
134	IN O 266	Ingelheim (IN)	2003	w	brachypter	25	
135	IN O 267	Ingelheim (IN)	2003	m	brachypter	55	
136	IN O 285	Ingelheim (IN)	2003	w	brachypter	20	
137	IN O 307	Ingelheim (IN)	2003	m	brachypter	25	
138	IN O 311	Ingelheim (IN)	2003	w	brachypter	25	
139	IN O 314	Ingelheim (IN)	2003	m	brachypter	30	
140	IN O 318	Ingelheim (IN)	2003	w	brachypter	15	
141	IN O 328	Ingelheim (IN)	2004	m	brachypter	35	
142	IN O 330	Ingelheim (IN)	2004	w	brachypter	30	
143	IN O 411	Ingelheim (IN)	2004	m	brachypter	45	
144	IN O 418	Ingelheim (IN)	2004	w	brachypter	55	
145	IN O 496	Ingelheim (IN)	2004	m	brachypter	30	
146	IN O 502	Ingelheim (IN)	2004	w	brachypter	55	
147	IN O 513	Ingelheim (IN)	2004	m	brachypter	30	
148	WG O 2	Winkel-Geisenheim	2002	w	brachypter	40	1,231
149	WG O 4	Winkel-Geisenheim	2002	w	brachypter	45	1,455
150	WG O 5	Winkel-Geisenheim	2002	w	brachypter	30	1,600
151	WG O 6	Winkel-Geisenheim	2002	w	brachypter	30	1,667
152	WG O 7	Winkel-Geisenheim	2002	m	brachypter	40	1,300

Tabelle A7: Fortsetzung

Proben-nummer	Bezeichnung	Herkunft	Fang-jahr	Geschlecht	Flügel-ausprägung	DNA-Gehalt [µg/ml]	DNA-Qualität (A260/A280)
153	WG O 8	Winkel-Geisenheim	2002	m	brachypter	25	1,750
154	WG O 9	Winkel-Geisenheim	2002	m	brachypter	25	1,286
155	WG O 11	Winkel-Geisenheim	2002	m	brachypter	30	2,000
156	WG O 13	Winkel-Geisenheim	2002	m	brachypter	15	0,628
157	WG O 15	Winkel-Geisenheim	2002	m	brachypter	20	1,167
158	WG O 16	Winkel-Geisenheim	2002	m	brachypter	15	1,400
159	WG O 18	Winkel-Geisenheim	2002	w	brachypter	40	1,000
160	WG O 21	Winkel-Geisenheim	2002	m	brachypter	40	1,056
161	WG O 22	Winkel-Geisenheim	2002	m	brachypter	30	1,100
162	WG O 23	Winkel-Geisenheim	2002	m	brachypter	20	0,875
163	WG O 24	Winkel-Geisenheim	2002	w	brachypter	15	0,800
164	WG O 25	Winkel-Geisenheim	2002	m	brachypter	25	1,111
165	WG O 27	Winkel-Geisenheim	2002	w	brachypter	30	1,000
166	WG O 28	Winkel-Geisenheim	2002	w	brachypter	20	1,400
167	WG O 30	Winkel-Geisenheim	2002	w	brachypter	15	0,875
168	WG O 31	Winkel-Geisenheim	2002	m	brachypter	30	0,917
169	I O 1	Ilmenaue	2002	m	makropter	20	1,400
170	I O 2	Ilmenaue	2002	w	brachypter	65	1,533
171	I O 3	Ilmenaue	2002	w	brachypter	40	2,333
172	I O 4	Ilmenaue	2002	w	brachypter	55	1,615
173	I O 5	Ilmenaue	2002	w	brachypter	30	1,714
174	I O 6	Ilmenaue	2002	w	brachypter	30	2,400
175	I O 7	Ilmenaue	2002	w	brachypter	45	1,308
176	I O 8	Ilmenaue	2002	w	brachypter	40	1,333
177	I O 9	Ilmenaue	2002	w	brachypter	45	1,700
178	I O 10	Ilmenaue	2002	m	brachypter	65	1,533
179	I O 11	Ilmenaue	2002	w	brachypter	30	1,224
180	I O 12	Ilmenaue	2002	m	brachypter	50	1,267
181	I O 13	Ilmenaue	2002	w	brachypter	25	1,429
182	I O 14	Ilmenaue	2002	w	brachypter	35	1,750
183	I O 15	Ilmenaue	2002	m	brachypter	35	1,400
184	I O 16	Ilmenaue	2002	m	brachypter	25	1,000
185	I O 17	Ilmenaue	2002	m	brachypter	30	1,500
186	I O 18	Ilmenaue	2002	m	brachypter	40	1,600

Tabelle A8: Beschreibung der genetisch untersuchten Individuen der Art *Platynus assimilis* (m: männlich; w: weiblich)

Proben-nummer	Bezeichnung	Herkunft	Fang-jahr	Geschlecht	Flügel-ausprägung	DNA-Gehalt [µg/ml]	DNA-Qualität (A260/A280)
1	W PL 46	Winkeler Aue	2002	w	makropter	85	1,815
2	W PL 110	Winkeler Aue	2002	m	makropter	120	1,971
3	W PL 141	Winkeler Aue	2002	w	makropter	290	2,058
4	W PL 148	Winkeler Aue	2002	m	makropter	25	1,985
5	W PL 159	Winkeler Aue	2002	w	makropter	10	1,548
6	W PL 180	Winkeler Aue	2002	m	makropter	40	1,922
7	W PL 184	Winkeler Aue	2002	w	makropter	25	2,117
8	W PL 186	Winkeler Aue	2003	w	makropter	20	1,834
9	W PL 264	Winkeler Aue	2003	m	makropter	150	2,035
10	W PL 466	Winkeler Aue	2003	m	makropter	245	1,978
11	W PL 653	Winkeler Aue	2003	w	makropter	20	1,915
12	W PL 850	Winkeler Aue	2003	m	makropter	55	1,989
13	W PL 950	Winkeler Aue	2003	w	makropter	20	1,907
14	W PL 991	Winkeler Aue	2003	m	makropter	25	1,860
15	W PL 1066	Winkeler Aue	2004	w	makropter	275	1,958
16	W PL 1145	Winkeler Aue	2004	m	makropter	40	1,984
17	W PL 1164	Winkeler Aue	2004	w	makropter	225	2,040
18	W PL 1193	Winkeler Aue	2004	m	makropter	70	2,099
19	W PL 1239	Winkeler Aue	2004	w	makropter	25	2,372
20	W PL 1335	Winkeler Aue	2004	m	makropter	35	2,015
21	W PL 1376	Winkeler Aue	2004	w	makropter	30	2,260
22	FO PL 41	Fulderaue (O)	2002	w	makropter	145	2,006
23	FO PL 152	Fulderaue (O)	2002	m	makropter	145	2,010
24	FO PL 281	Fulderaue (O)	2002	w	makropter	185	1,995
25	FO PL 350	Fulderaue (O)	2002	m	makropter	170	1,996
26	FO PL 388	Fulderaue (O)	2002	w	makropter	30	2,040
27	FO PL 506	Fulderaue (O)	2002	w	makropter	15	1,614
28	FO PL 509	Fulderaue (O)	2002	m	makropter	70	2,041
29	FO PL 577	Fulderaue (O)	2003	w	makropter	35	2,272
30	FO PL 621	Fulderaue (O)	2003	m	makropter	150	1,981
31	FO PL 754	Fulderaue (O)	2003	m	makropter	95	2,023
32	FO PL 827	Fulderaue (O)	2003	w	makropter	135	1,994
33	FO PL1105	Fulderaue (O)	2003	m	makropter	70	1,992
34	FO PL1158	Fulderaue (O)	2003	w	makropter	25	1,686
35	FO PL1171	Fulderaue (O)	2003	m	makropter	95	2,042
36	FO PL1187	Fulderaue (O)	2004	w	makropter	100	2,019
37	FO PL1267	Fulderaue (O)	2004	m	makropter	170	1,974
38	FO PL1282	Fulderaue (O)	2004	w	makropter	205	1,999
39	FO PL1310	Fulderaue (O)	2004	m	makropter	175	2,030
40	FO PL1340	Fulderaue (O)	2004	w	makropter	40	1,911
41	FO PL1452	Fulderaue (O)	2004	m	makropter	80	1,835
42	FO PL1510	Fulderaue (O)	2004	w	makropter	30	2,102
43	FW PL 40	Fulderaue (W)	2002	m	makropter	45	2,150
44	FW PL 170	Fulderaue (W)	2002	w	makropter	340	1,972
45	FW PL 323	Fulderaue (W)	2002	w	makropter	55	2,097
46	FW PL 380	Fulderaue (W)	2002	m	makropter	40	2,039
47	FW PL 398	Fulderaue (W)	2002	w	makropter	55	2,217
48	FW PL 525	Fulderaue (W)	2002	m	makropter	60	2,019
49	FW PL 548	Fulderaue (W)	2002	w	makropter	35	1,791
50	FW PL 550	Fulderaue (W)	2003	w	makropter	30	2,037

Tabelle A8: Fortsetzung

Proben-nummer	Bezeichnung	Herkunft	Fang-jahr	Geschlecht	Flügel-ausprägung	DNA-Gehalt [µg/ml]	DNA-Qualität (A260/A280)
51	FW PL 561	Fulderau (W)	2003	m	makropter	145	1,936
52	FW PL 700	Fulderau (W)	2003	m	makropter	120	2,097
53	FW PL 994	Fulderau (W)	2003	w	makropter	20	2,354
54	FW PL1039	Fulderau (W)	2003	m	makropter	55	2,591
55	FW PL1151	Fulderau (W)	2003	w	makropter	90	2,084
56	FW PL1154	Fulderau (W)	2003	m	makropter	50	2,489
57	FW PL1213	Fulderau (W)	2004	w	makropter	250	1,946
58	FW PL1280	Fulderau (W)	2004	m	makropter	190	1,940
59	FW PL1287	Fulderau (W)	2004	w	makropter	160	1,959
60	FW PL1313	Fulderau (W)	2004	m	makropter	120	1,997
61	FW PL1354	Fulderau (W)	2004	w	makropter	85	1,963
62	FW PL1483	Fulderau (W)	2004	m	makropter	85	2,010
63	FW PL1518	Fulderau (W)	2004	w	makropter	25	1,810
64	MO PL 26	Mombach	2002	w	makropter	295	1,926
65	MO PL 30	Mombach	2002	m	makropter	115	1,961
66	MO PL 39	Mombach	2002	w	makropter	240	1,963
67	MO PL 52	Mombach	2002	w	makropter	155	2,040
68	MO PL 53	Mombach	2002	m	makropter	130	1,953
69	MO PL 63	Mombach	2002	w	makropter	80	2,010
70	MO PL 64	Mombach	2002	m	makropter	90	1,976
71	MO PL 65	Mombach	2003	w	makropter	15	2,976
72	MO PL 73	Mombach	2003	m	makropter	75	1,850
73	MO PL 89	Mombach	2003	w	makropter	25	2,058
74	MO PL 90	Mombach	2003	m	makropter	125	2,045
75	MO PL 119	Mombach	2003	m	makropter	60	2,097
76	MO PL 125	Mombach	2003	m	makropter	35	1,886
77	MO PL 127	Mombach	2003	m	makropter	30	2,137
78	MO PL 128	Mombach	2004	w	makropter	110	2,048
79	MO PL 136	Mombach	2004	w	makropter	125	2,085
80	MO PL 137	Mombach	2004	m	makropter	130	2,021
81	MO PL 139	Mombach	2004	m	makropter	320	1,960
82	MO PL 140	Mombach	2004	m	makropter	135	1,999
83	MO PL 141	Mombach	2004	w	makropter	45	2,160
84	MO PL 142	Mombach	2004	w	makropter	50	2,013
85	GA PL 7	Gaulsheim	2002	w	makropter	95	2,038
86	GA PL 62	Gaulsheim	2002	m	makropter	15	1,649
87	GA PL 134	Gaulsheim	2002	w	makropter	75	2,075
88	GA PL 232	Gaulsheim	2002	m	makropter	195	1,918
89	GA PL 272	Gaulsheim	2002	w	makropter	45	2,000
90	GA PL 274	Gaulsheim	2002	m	makropter	90	1,883
91	GA PL 278	Gaulsheim	2002	w	makropter	50	1,663
92	GA PL 280	Gaulsheim	2003	w	makropter	45	1,887
93	GA PL 284	Gaulsheim	2003	m	makropter	25	1,667
94	GA PL 295	Gaulsheim	2003	m	makropter	70	2,157
95	GA PL 303	Gaulsheim	2003	w	makropter	45	1,852
96	GA PL 315	Gaulsheim	2003	m	makropter	130	1,960
97	GA PL 319	Gaulsheim	2003	w	makropter	20	2,105
98	GA PL 322	Gaulsheim	2003	m	makropter	85	1,955
99	GA PL 326	Gaulsheim	2004	w	makropter	315	1,988
100	GA PL 327	Gaulsheim	2004	m	makropter	190	1,931
101	GA PL 325	Gaulsheim	2003	m	makropter	25	1,997

Tabelle A8: Fortsetzung

Proben-nummer	Bezeichnung	Herkunft	Fang-jahr	Geschlecht	Flügel-ausprägung	DNA-Gehalt [µg/ml]	DNA-Qualität (A260/A280)
102	GA PL 329	Gaulsheim	2004	m	makropter	50	1,903
103	GA PL 330	Gaulsheim	2004	m	makropter	105	2,024
104	GA PL 331	Gaulsheim	2004	m	makropter	90	1,922
105	GA PL 332	Gaulsheim	2004	m	makropter	40	1,827
106	IN PL 1	Ingelheim (IN)	2002	w	makropter	155	1,976
107	IN PL 2	Ingelheim (IN)	2002	w	makropter	190	1,928
108	IN PL 3	Ingelheim (IN)	2002	w	makropter	210	1,886
109	IN PL 12	Ingelheim (IN)	2002	m	makropter	265	1,956
110	IN PL 13	Ingelheim (IN)	2002	m	makropter	230	1,935
111	IN PL 14	Ingelheim (IN)	2002	m	makropter	105	1,958
112	IN PL 15	Ingelheim (IN)	2002	m	makropter	35	1,567
113	IN PL 16	Ingelheim (IN)	2002	m	makropter	205	1,981
114	IN PL 17	Ingelheim (IN)	2002	m	makropter	255	1,970
115	IN PL 18	Ingelheim (IN)	2002	m	makropter	215	1,878
116	IN PL 19	Ingelheim (IN)	2002	w	makropter	185	1,977
117	IN PL 21	Ingelheim (IN)	2002	m	makropter	130	2,032
118	IN PL 22	Ingelheim (IN)	2002	w	makropter	120	2,004
119	IN PL 24	Ingelheim (IN)	2003	w	makropter	30	1,750
120	IN PL 25	Ingelheim (IN)	2003	w	makropter	15	2,300
121	IN PL 26	Ingelheim (IN)	2003	m	makropter	80	2,086
122	IN PL 27	Ingelheim (IN)	2003	m	makropter	225	2,029
123	IN PL 28	Ingelheim (IN)	2003	m	makropter	40	1,903
124	IN PL 29	Ingelheim (IN)	2003	w	makropter	35	2,230
125	IN PL 30	Ingelheim (IN)	2003	w	makropter	55	2,033
126	IN PL 31	Ingelheim (IN)	2004	m	makropter	175	1,927
127	MA PL 7	Mariannenaue	2001	m	makropter	55	1,943
128	MA PL 8	Mariannenaue	2001	m	makropter	85	1,824
129	MA PL 9	Mariannenaue	2001	m	makropter	60	1,873
130	MA PL 10	Mariannenaue	2001	m	makropter	145	1,943
131	MA PL 11	Mariannenaue	2001	m	makropter	100	2,002
132	MA PL 12	Mariannenaue	2001	m	makropter	60	1,980
133	MA PL 13	Mariannenaue	2001	m	makropter	45	1,851
134	MA PL 14	Mariannenaue	2001	m	makropter	40	2,109
135	MA PL 15	Mariannenaue	2001	m	makropter	215	1,976
136	MA PL 16	Mariannenaue	2001	m	makropter	55	1,895
137	MA PL 17	Mariannenaue	2001	m	makropter	55	2,093
138	MA PL 19	Mariannenaue	2001	m	makropter	60	1,841
139	MA PL 20	Mariannenaue	2001	m	makropter	65	1,973
140	MA PL 21	Mariannenaue	2001	m	makropter	90	1,987
141	MA PL 22	Mariannenaue	2001	m	makropter	70	2,017
142	MA PL 23	Mariannenaue	2001	w	makropter	70	2,043
143	MA PL 24	Mariannenaue	2001	w	makropter	175	1,909
144	MA PL 25	Mariannenaue	2001	w	makropter	60	1,835
145	MA PL 26	Mariannenaue	2001	w	makropter	40	1,949
146	MA PL 27	Mariannenaue	2001	w	makropter	25	2,201
147	MA PL 28	Mariannenaue	2001	w	makropter	115	1,955
148	R PL 4	Rüdesheimer Aue	2002	m	makropter	80	2,064
149	R PL 5	Rüdesheimer Aue	2002	m	makropter	35	2,288
150	R PL 6	Rüdesheimer Aue	2002	m	makropter	55	2,038
151	R PL 34	Rüdesheimer Aue	2002	w	makropter	105	1,826
152	R PL 35	Rüdesheimer Aue	2002	w	makropter	225	1,977

Tabelle A8: Fortsetzung

Proben-nummer	Bezeichnung	Herkunft	Fang-jahr	Geschlecht	Flügel-ausprägung	DNA-Gehalt [µg/ml]	DNA-Qualität (A260/A280)
153	R PL 36	Rüdesheimer Aue	2002	w	makropter	95	1,846
154	R PL 57	Rüdesheimer Aue	2002	m	makropter	30	1,724
155	R PL 58	Rüdesheimer Aue	2002	m	makropter	50	1,688
156	R PL 59	Rüdesheimer Aue	2002	w	makropter	195	1,922
157	R PL 60	Rüdesheimer Aue	2002	w	makropter	50	1,829
158	R PL 61	Rüdesheimer Aue	2002	w	makropter	55	1,843
159	R PL 62	Rüdesheimer Aue	2002	w	makropter	65	1,905
160	R PL 65	Rüdesheimer Aue	2002	w	makropter	100	1,745
161	R PL 66	Rüdesheimer Aue	2002	w	makropter	75	1,779
162	R PL 67	Rüdesheimer Aue	2002	w	makropter	60	2,019
163	R PL 68	Rüdesheimer Aue	2002	w	makropter	235	1,922
164	R PL 69	Rüdesheimer Aue	2002	m	makropter	145	1,784
165	R PL 70	Rüdesheimer Aue	2002	w	makropter	175	2,019
166	R PL 71	Rüdesheimer Aue	2002	w	makropter	20	1,605
167	R PL 72	Rüdesheimer Aue	2002	w	makropter	75	1,683
168	R PL 79	Rüdesheimer Aue	2002	m	makropter	70	1,748
169	I PL 1	Ilmenaue	2002	w	makropter	45	1,896
170	I PL 3	Ilmenaue	2002	m	makropter	15	2,252
171	I PL 4	Ilmenaue	2002	w	makropter	35	1,736
172	I PL 5	Ilmenaue	2002	w	makropter	20	2,057
173	I PL 6	Ilmenaue	2002	m	makropter	80	1,970
174	I PL 7	Ilmenaue	2002	w	makropter	35	2,145
175	I PL 8	Ilmenaue	2002	w	makropter	30	1,553
176	I PL 12	Ilmenaue	2002	w	makropter	60	1,806
177	I PL 16	Ilmenaue	2002	m	makropter	60	1,729
178	I PL 17	Ilmenaue	2002	m	makropter	145	1,868
179	I PL 20	Ilmenaue	2002	w	makropter	25	1,778
180	I PL 25	Ilmenaue	2002	m	makropter	30	1,621
181	I PL 26	Ilmenaue	2002	m	makropter	115	1,900
182	I PL 28	Ilmenaue	2002	w	makropter	170	1,900
183	I PL 29	Ilmenaue	2002	m	makropter	100	1,869
184	I PL 30	Ilmenaue	2002	m	makropter	185	1,937
185	I PL 31	Ilmenaue	2002	w	makropter	30	1,753
186	I PL 32	Ilmenaue	2002	m	makropter	120	1,898
187	I PL 33	Ilmenaue	2002	m	makropter	45	1,872
188	I PL 34	Ilmenaue	2002	w	makropter	30	1,840
189	I PL 36	Ilmenaue	2002	m	makropter	60	1,786
190	S PL 3	Sändcheninsel	2002	m	makropter	30	1,936
191	S PL 4	Sändcheninsel	2002	m	makropter	40	1,808
192	S PL 5	Sändcheninsel	2002	m	makropter	45	1,822
193	S PL 6	Sändcheninsel	2002	m	makropter	34	1,998
194	S PL 7	Sändcheninsel	2002	m	makropter	55	1,899
195	S PL 8	Sändcheninsel	2002	m	makropter	55	2,042
196	S PL 9	Sändcheninsel	2002	m	makropter	30	1,926
197	S PL 10	Sändcheninsel	2002	m	makropter	50	1,740
198	S PL 11	Sändcheninsel	2002	w	makropter	100	1,952
199	S PL 12	Sändcheninsel	2002	w	makropter	130	1,935
200	S PL 13	Sändcheninsel	2002	w	makropter	205	1,989
201	S PL 14	Sändcheninsel	2002	w	makropter	40	1,952
202	S PL 15	Sändcheninsel	2002	w	makropter	145	1,921
203	S PL 16	Sändcheninsel	2002	w	makropter	100	1,899

Tabelle A8: Fortsetzung

Proben-nummer	Bezeichnung	Herkunft	Fang-jahr	Geschlecht	Flügel-ausprägung	DNA-Gehalt [µg/ml]	DNA-Qualität (A260/A280)
204	S PL 17	Sändcheninsel	2002	w	makropter	90	1,917
205	S PL 18	Sändcheninsel	2002	w	makropter	35	1,663
206	S PL 19	Sändcheninsel	2002	w	makropter	120	1,830
207	S PL 20	Sändcheninsel	2002	w	makropter	95	1,958
208	E PL 1	Erbach	2002	w	makropter	200	1,884
209	E PL 2	Erbach	2002	w	makropter	35	1,744
210	E PL 3	Erbach	2002	w	makropter	45	1,817
211	E PL 4	Erbach	2002	w	makropter	175	1,960
212	E PL 5	Erbach	2002	w	makropter	55	1,905
213	E PL 6	Erbach	2002	w	makropter	75	1,804
214	E PL 7	Erbach	2002	m	makropter	30	1,801
215	E PL 8	Erbach	2002	w	makropter	230	1,935
216	E PL 9	Erbach	2002	w	makropter	115	1,836
217	E PL 10	Erbach	2002	w	makropter	30	2,075
218	E PL 11	Erbach	2002	w	makropter	30	1,779
219	E PL 12	Erbach	2002	m	makropter	45	1,863
220	E PL 13	Erbach	2002	m	makropter	40	1,913
221	E PL 14	Erbach	2002	m	makropter	35	1,843
222	E PL 15	Erbach	2002	m	makropter	75	1,848
223	E PL 16	Erbach	2002	m	makropter	120	1,825
224	E PL 17	Erbach	2002	m	makropter	50	1,851
225	WG PL 50	Winkel-Geisenheim	2002	m	makropter	45	1,741
226	WG PL 63	Winkel-Geisenheim	2002	w	makropter	35	1,831
227	WG PL 64	Winkel-Geisenheim	2002	w	makropter	45	1,803
228	WG PL 65	Winkel-Geisenheim	2002	w	makropter	40	1,809
229	WG PL 66	Winkel-Geisenheim	2002	w	makropter	75	1,899
230	WG PL 68	Winkel-Geisenheim	2002	w	makropter	15	2,110
231	WG PL 69	Winkel-Geisenheim	2002	w	makropter	125	1,805
232	WG PL 71	Winkel-Geisenheim	2002	w	makropter	20	2,086
233	WG PL 72	Winkel-Geisenheim	2002	w	makropter	65	1,913
234	WG PL 76	Winkel-Geisenheim	2002	w	makropter	80	1,819
235	WG PL 79	Winkel-Geisenheim	2002	w	makropter	170	1,883
236	WG PL 80	Winkel-Geisenheim	2002	w	makropter	90	1,855
237	WG PL 81	Winkel-Geisenheim	2002	m	makropter	145	1,902
238	WG PL 82	Winkel-Geisenheim	2002	m	makropter	95	1,837
239	WG PL 83	Winkel-Geisenheim	2002	m	makropter	65	1,686
240	WG PL 84	Winkel-Geisenheim	2002	w	makropter	190	1,835
241	WG PL 85	Winkel-Geisenheim	2002	m	makropter	80	1,850
242	WG PL 86	Winkel-Geisenheim	2002	m	makropter	35	1,752
243	WG PL 87	Winkel-Geisenheim	2002	m	makropter	25	1,822
244	WG PL 89	Winkel-Geisenheim	2002	m	makropter	50	1,656
245	WG PL 90	Winkel-Geisenheim	2002	m	makropter	75	1,927
246	G PL 4	Ginsheimer Altrhein	2002	m	makropter	55	1,772
247	G PL 5	Ginsheimer Altrhein	2002	m	makropter	75	1,822
248	G PL 6	Ginsheimer Altrhein	2002	m	makropter	55	1,844
249	G PL 7	Ginsheimer Altrhein	2002	m	makropter	45	2,031
250	G PL 9	Ginsheimer Altrhein	2002	m	makropter	50	1,958
251	G PL 11	Ginsheimer Altrhein	2002	m	makropter	40	2,148
252	G PL 14	Ginsheimer Altrhein	2002	m	makropter	65	2,049
253	G PL 15	Ginsheimer Altrhein	2002	m	makropter	30	1,837
254	G PL 16	Ginsheimer Altrhein	2002	m	makropter	55	1,912

Tabelle A8: Fortsetzung

Proben-nummer	Bezeichnung	Herkunft	Fang-jahr	Geschlecht	Flügel-ausprägung	DNA-Gehalt [µg/ml]	DNA-Qualität (A260/A280)
255	G PL 19	Ginsheimer Altrhein	2002	m	makropter	55	1,991
256	G PL 22	Ginsheimer Altrhein	2002	w	makropter	110	1,951
257	G PL 23	Ginsheimer Altrhein	2002	w	makropter	115	1,940
258	G PL 24	Ginsheimer Altrhein	2002	w	makropter	160	2,007
259	G PL 25	Ginsheimer Altrhein	2002	w	makropter	80	1,819
260	G PL 26	Ginsheimer Altrhein	2002	w	makropter	220	1,938
261	G PL 27	Ginsheimer Altrhein	2002	w	makropter	70	1,878
262	G PL 28	Ginsheimer Altrhein	2002	w	makropter	125	1,935
263	G PL 29	Ginsheimer Altrhein	2002	w	makropter	60	1,807
264	G PL 30	Ginsheimer Altrhein	2002	w	makropter	235	1,929
265	G PL 31	Ginsheimer Altrhein	2002	w	makropter	100	1,930
266	G PL 33	Ginsheimer Altrhein	2002	w	makropter	120	1,959
267	J PL 9	Jockgrim	2002	m	makropter	45	1,797
268	J PL 10	Jockgrim	2002	m	makropter	30	1,914
269	J PL 11	Jockgrim	2002	m	makropter	20	1,767
270	J PL 12	Jockgrim	2002	m	makropter	55	1,887
271	J PL 13	Jockgrim	2002	m	makropter	75	1,712
272	J PL 14	Jockgrim	2002	m	makropter	40	1,784
273	J PL 15	Jockgrim	2002	m	makropter	80	1,790
274	J PL 16	Jockgrim	2002	m	makropter	55	1,901
275	J PL 17	Jockgrim	2002	m	makropter	40	1,746
276	J PL 18	Jockgrim	2002	m	makropter	55	1,907
277	J PL 67	Jockgrim	2002	w	makropter	95	1,847
278	J PL 68	Jockgrim	2002	w	makropter	95	1,843
279	J PL 69	Jockgrim	2002	w	makropter	70	1,919
280	J PL 70	Jockgrim	2002	w	makropter	110	1,803
281	J PL 71	Jockgrim	2002	w	makropter	80	1,958
282	J PL 72	Jockgrim	2002	w	makropter	75	1,821
283	J PL 73	Jockgrim	2002	w	makropter	65	1,911
284	J PL 74	Jockgrim	2002	w	makropter	145	1,905
285	J PL 75	Jockgrim	2002	w	makropter	165	1,858
286	J PL 76	Jockgrim	2002	w	makropter	110	1,869
287	J PL 77	Jockgrim	2002	w	makropter	60	1,802

Tabelle A9: Beschreibung der genetisch untersuchten Individuen der Art *Pterostichus anthracinus* (m: männlich; w: weiblich)

Proben-nummer	Bezeichnung	Herkunft	Fang-jahr	Geschlecht	Flügel-ausprägung	DNA-Gehalt [µg/ml]	DNA-Qualität (A260/A280)
1	W PA 2	Winkeler Aue	2002	w	brachypter	10	2,080
2	W PA 3	Winkeler Aue	2002	w	makropter	10	2,217
3	W PA 4	Winkeler Aue	2002	m	brachypter	10	1,889
4	W PA 5	Winkeler Aue	2003	w	brachypter	15	3,302
5	W PA 6	Winkeler Aue	2003	m	makropter	15	2,214
6	W PA 7	Winkeler Aue	2003	m	brachypter	5	1,853
7	W PA 8	Winkeler Aue	2003	m	makropter	10	1,929
8	W PA 9	Winkeler Aue	2003	m	makropter	10	2,579
9	W PA 10	Winkeler Aue	2004	w	makropter	25	2,249
10	W PA 11	Winkeler Aue	2004	w	brachypter	5	1,777
11	W PA 12	Winkeler Aue	2004	w	makropter	25	2,161
12	W PA 13	Winkeler Aue	2004	m	brachypter	20	2,109
13	W PA 14	Winkeler Aue	2004	m	brachypter	15	2,271
14	W PA 15	Winkeler Aue	2005	m	makropter	65	1,733
15	W PA 16	Winkeler Aue	2005	w	brachypter	50	1,267
16	W PA 19	Winkeler Aue	2005	m	makropter	145	1,931
17	W PA 22	Winkeler Aue	2005	m	makropter	80	1,824
18	W PA 23	Winkeler Aue	2005	m	makropter	80	1,933
19	W PA 24	Winkeler Aue	2005	w	brachypter	65	2,000
20	W PA 26	Winkeler Aue	2005	m	makropter	100	1,762
21	W PA 27	Winkeler Aue	2005	m	makropter	60	2,100
22	FW PA 4	Fulderaue (W)	2002	w	brachypter	15	2,329
23	FW PA 12	Fulderaue (W)	2002	m	brachypter	10	1,952
24	FW PA 36	Fulderaue (W)	2002	w	brachypter	55	1,943
25	FW PA 39	Fulderaue (W)	2002	m	brachypter	15	2,086
26	FW PA 44	Fulderaue (W)	2002	w	brachypter	15	2,024
27	FW PA 45	Fulderaue (W)	2002	w	brachypter	20	2,126
28	FW PA 47	Fulderaue (W)	2002	m	brachypter	20	2,290
29	FW PA 49	Fulderaue (W)	2003	w	brachypter	15	1,992
30	FW PA 51	Fulderaue (W)	2003	m	brachypter	20	1,779
31	FW PA 54	Fulderaue (W)	2003	w	brachypter	20	2,130
32	FW PA 58	Fulderaue (W)	2003	m	brachypter	15	2,226
33	FW PA 59	Fulderaue (W)	2003	m	brachypter	15	1,908
34	FW PA 61	Fulderaue (W)	2003	w	brachypter	10	2,094
35	FW PA 65	Fulderaue (W)	2003	m	brachypter	20	2,095
36	FW PA 66	Fulderaue (W)	2004	m	brachypter	30	1,738
37	FW PA 67	Fulderaue (W)	2004	m	brachypter	35	2,119
38	FW PA 68	Fulderaue (W)	2004	m	brachypter	30	2,034
39	FW PA 71	Fulderaue (W)	2004	w	brachypter	25	2,197
40	FW PA 72	Fulderaue (W)	2004	w	brachypter	35	1,990
41	FW PA 73	Fulderaue (W)	2004	w	brachypter	10	1,952
42	FW PA 76	Fulderaue (W)	2004	w	brachypter	15	2,263
43	MO PA 3	Mombach	2002	w	brachypter	15	2,062
44	MO PA 4	Mombach	2002	w	brachypter	30	1,897
45	MO PA 5	Mombach	2002	m	makropter	25	2,028
46	MO PA 6	Mombach	2002	m	brachypter	25	2,076
47	MO PA 7	Mombach	2002	m	brachypter	20	2,118
48	MO PA 8	Mombach	2002	m	brachypter	15	1,866
49	MO PA 9	Mombach	2002	m	makropter	20	2,270
50	MO PA 10	Mombach	2002	w	brachypter	25	1,991

Tabelle A9: Fortsetzung

Proben-nummer	Bezeichnung	Herkunft	Fang-jahr	Geschlecht	Flügel-ausprägung	DNA-Gehalt [µg/ml]	DNA-Qualität (A260/A280)
51	MO PA 11	Mombach	2002	w	makropter	25	1,837
52	MO PA 12	Mombach	2002	w	brachypter	30	1,773
53	MO PA 13	Mombach	2002	m	brachypter	10	2,087
54	MO PA 14	Mombach	2002	m	brachypter	55	2,000
55	MO PA 15	Mombach	2003	w	brachypter	15	1,717
56	MO PA 16	Mombach	2004	w	brachypter	45	1,912
57	MO PA 17	Mombach	2004	w	brachypter	45	1,970
58	MO PA 18	Mombach	2004	w	brachypter	55	1,872
59	MO PA 19	Mombach	2004	w	brachypter	45	2,006
60	MO PA 20	Mombach	2005	w	brachypter	40	0,889
61	MO PA 26	Mombach	2005	m	brachypter	120	1,920
62	MO PA 27	Mombach	2005	m	brachypter	110	1,720
63	MO PA 33	Mombach	2005	w	brachypter	110	1,630
64	GA PA 4	Gaulsheim	2002	w	makropter	50	1,842
65	GA PA 67	Gaulsheim	2002	m	brachypter	45	1,881
66	GA PA 76	Gaulsheim	2002	w	brachypter	25	1,843
67	GA PA 77	Gaulsheim	2002	m	brachypter	25	1,696
68	GA PA 78	Gaulsheim	2002	w	brachypter	25	2,103
69	GA PA 149	Gaulsheim	2002	m	brachypter	15	2,089
70	GA PA 166	Gaulsheim	2002	w	brachypter	10	2,337
71	GA PA 231	Gaulsheim	2003	w	makropter	15	2,128
72	GA PA 233	Gaulsheim	2003	m	brachypter	30	1,828
73	GA PA 240	Gaulsheim	2003	m	brachypter	25	2,130
74	GA PA 242	Gaulsheim	2003	w	brachypter	25	2,157
75	GA PA 246	Gaulsheim	2003	m	brachypter	105	1,985
76	GA PA 250	Gaulsheim	2003	w	brachypter	20	2,089
77	GA PA 264	Gaulsheim	2003	m	brachypter	50	2,096
78	GA PA 270	Gaulsheim	2004	w	brachypter	35	1,832
79	GA PA 271	Gaulsheim	2004	m	brachypter	40	1,911
80	GA PA 272	Gaulsheim	2004	w	brachypter	20	1,922
81	GA PA 274	Gaulsheim	2004	m	brachypter	40	1,865
82	GA PA 276	Gaulsheim	2004	w	brachypter	15	2,147
83	GA PA 279	Gaulsheim	2004	w	brachypter	15	2,036
84	GA PA 280	Gaulsheim	2004	m	brachypter	40	1,830
85	GH PA 1	Ingelheim (GH)	2002	w	brachypter	25	1,919
86	GH PA 2	Ingelheim (GH)	2002	w	makropter	15	2,145
87	GH PA 3	Ingelheim (GH)	2002	m	makropter	40	1,834
88	GH PA 4	Ingelheim (GH)	2002	m	makropter	35	1,976
89	GH PA 5	Ingelheim (GH)	2004	w	brachypter	85	1,960
90	GH PA 6	Ingelheim (GH)	2004	m	makropter	30	1,843
91	GH PA 7	Ingelheim (GH)	2004	w	makropter	55	1,849
92	GH PA 8	Ingelheim (GH)	2005	w	makropter	80	1,882
93	GH PA 9	Ingelheim (GH)	2005	w	makropter	85	2,063
94	GH PA 10	Ingelheim (GH)	2005	w	brachypter	60	2,091
95	GH PA 11	Ingelheim (GH)	2005	m	brachypter	30	1,400
96	GH PA 12	Ingelheim (GH)	2005	m	brachypter	55	1,615
97	GH PA 13	Ingelheim (GH)	2005	w	makropter	10	0,750
98	IN PA 8	Ingelheim (IN)	2002	w	brachypter	65	1,954
99	IN PA 16	Ingelheim (IN)	2002	m	brachypter	55	2,045
100	IN PA 18	Ingelheim (IN)	2002	w	brachypter	15	1,982
101	IN PA 23	Ingelheim (IN)	2002	m	brachypter	15	1,919

Tabelle A9: Fortsetzung

Proben-nummer	Bezeichnung	Herkunft	Fang-jahr	Geschlecht	Flügel-ausprägung	DNA-Gehalt [µg/ml]	DNA-Qualität (A260/A280)
102	IN PA 28	Ingelheim (IN)	2002	w	brachypter	10	2,170
103	IN PA 54	Ingelheim (IN)	2002	m	brachypter	10	2,224
104	IN PA 59	Ingelheim (IN)	2002	w	brachypter	5	1,880
105	IN PA 60	Ingelheim (IN)	2003	w	brachypter	20	2,080
106	IN PA 134	Ingelheim (IN)	2003	m	brachypter	20	2,110
107	IN PA 223	Ingelheim (IN)	2003	m	brachypter	30	2,064
108	IN PA 237	Ingelheim (IN)	2003	w	brachypter	20	1,859
109	IN PA 260	Ingelheim (IN)	2003	m	makropter	10	1,961
110	IN PA 290	Ingelheim (IN)	2003	w	makropter	15	1,924
111	IN PA 420	Ingelheim (IN)	2003	m	makropter	35	2,011
112	IN PA 452	Ingelheim (IN)	2004	w	brachypter	80	2,032
113	IN PA 498	Ingelheim (IN)	2004	w	brachypter	95	2,002
114	IN PA 540	Ingelheim (IN)	2004	m	brachypter	40	1,936
115	IN PA 618	Ingelheim (IN)	2004	m	brachypter	20	1,494
116	IN PA 643	Ingelheim (IN)	2004	w	brachypter	10	1,549
117	IN PA 661	Ingelheim (IN)	2004	m	brachypter	25	1,549
118	IN PA 663	Ingelheim (IN)	2004	w	brachypter	20	1,941
119	WG PA 5	Winkel-Geisenheim	2002	w	brachypter	20	1,000
120	WG PA 6	Winkel-Geisenheim	2002	w	brachypter	5	1,000
121	WG PA 7	Winkel-Geisenheim	2002	w	makropter	15	1,250
122	WG PA 8	Winkel-Geisenheim	2002	m	makropter	20	1,000
123	WG PA 9	Winkel-Geisenheim	2002	m	brachypter	5	1,333
124	WG PA 10	Winkel-Geisenheim	2002	w	brachypter	15	1,667
125	WG PA 11	Winkel-Geisenheim	2002	w	brachypter	5	
126	WG PA 12	Winkel-Geisenheim	2002	m	brachypter	10	0,800

Tabelle A10: Ergebnisse des MANN-WHITNEY-U-Tests zwischen verschiedenen abiotischen Faktoren und den ökologischen Gruppierungen der Laufkäfer
 (Angabe ist die Irrtumswahrscheinlichkeit p; dickgedruckt sind signifikante Ergebnisse (p<0,05) Die Tabelle erlaubt keine Aussage in welchem Maße (positiv/negativ) die Laufkäfergemeinschaften von dem jeweiligen Faktor beeinflusst werden.)

	Auentyp (Weichholz - Hartholz)	Lage (Insel - Ufer)	Bodenart (Löß - Sand)	Lage zum Damm (vor- hinter)
Gesamtartenanzahl	0,005	0,834	0,815	0,466
Gesamtindividuenanzahl	0,010	0,239	0,969	0,544
Anzahl Individuen / 100 Fangtagen und 3 Fallen	0,007	0,111	0,846	0,467
Diversität	0,086	0,106	0,785	0,146
Eveness	0,719	0,027	0,520	0,466
Sexual-Index	0,558	0,382	0,036	0,182
Anteil imaginal- überwinternder Arten	0,571	0,010	0,668	0,671
Anteil imaginal- überwinternder Individuen	0,720	0,239	0,002	0,275
Anzahl imaginalüberw. Individuen / 100 Fangtagen und 3 Fallen	0,015	0,254	0,436	0,716
Anteil makropterer Arten	0,199	0,239	0,049	0,052
Anteil makropterer Individuen	0,234	<0,001	0,907	0,069
# makroptere Individuen / 100 Fangtagen und 3 Fallen	0,093	0,001	>0,999	0,090
Anteil hygrophiler Arten	0,017	0,021	0,654	0,394
Anteil hygrophiler Individuen	0,692	0,323	0,094	>0,999
Anzahl hygrophile Individuen / 100 Fangtagen und 3 Fallen	0,020	0,382	0,669	0,628
Anteil Arten der Größenklasse 1-3	0,248	0,675	0,769	0,903
Anteil Individuen der Größenklasse 1-3	0,234	0,063	0,073	0,021
Anzahl Individuen der Größenklasse 1-3 / 100 Fangtagen und 3 Fallen	0,001	0,761	0,436	0,467
Anteil makropterer Individuen von <i>Oxypselaphus obscurus</i>	0,857	0,019	0,615	0,736
Anteil makropterer Individuen von <i>Pterostichus anthracinus</i>	0,425	0,121	0,260	0,009
Anteil makropterer Individuen von <i>Pterostichus strenuus</i>	0,714	0,903	0,010	0,111

Tabelle A11: Ergebnisse der Produkt-Moment-Korrelation zwischen verschiedenen abiotischen Faktoren und den ökologischen Gruppen der Laufkäfer
 (angegeben ist der Pearsonsche Korrelationskoeffizient; in Klammern die Irrtumswahrscheinlichkeit p; signifikante Ergebnisse ($p < 0,05$) sind fettgedruckt.)

	Auwaldgröße	Auwaldbreite	Abstand zum nächsten Ufer
Gesamtartenanzahl	-0,0697 (0,705)	0,0218 (0,906)	0,2213 (0,224)
Gesamtindividuenanzahl	-0,1567 (0,392)	0,0125 (0,946)	0,0719 (0,696)
Diversität	0,0288 (0,876)	-0,0838 (0,648)	0,2476 (0,172)
Eveness	0,0407 (0,825)	-0,1742 (0,340)	0,1700 (0,352)
Sexual-Index	0,3129 (0,081)	0,4344 (0,013)	-0,2756 (0,127)
Anteil imaginal- überwinternder Arten	0,2635 (0,145)	-0,1468 (0,423)	0,1791 (0,327)
Anteil imaginal- überwinternder Individuen	-0,2816 (0,118)	-0,3880 (0,028)	0,3950 (0,025)
Anteil makropterer Arten	-0,1340 (0,465)	0,1545 (0,398)	-0,2801 (0,120)
Anteil makropterer Individuen	-0,2169 (0,233)	0,2684 (0,137)	-0,6165 (<0,001)
Anteil hygrophiler Arten	0,1237 (0,500)	-0,0277 (0,880)	0,3815 (0,031)
Anteil hygrophiler Individuen	-0,2454 (0,176)	-0,3024 (0,093)	0,3159 (0,078)
Anteil Arten der Größenklasse 1-3	0,1791 (0,327)	0,0017 (0,993)	0,0237 (0,898)
Anteil Individuen der Größenklasse 1-3	-0,0955 (0,603)	-0,4648 (0,007)	0,7450 (<0,001)
Anteil makropterer Individuen von <i>Oxypselaphus obscurus</i>	-0,1409 (0,492)	-0,1294 (0,529)	-0,0848 (0,680)
Anteil makropterer Individuen von <i>Pterostichus anthracinus</i>	-0,2777 (0,189)	-0,2346 (0,270)	0,1982 (0,353)
Anteil makropterer Individuen von <i>Pterostichus strenuus</i>	-0,2039 (0,298)	-0,2025 (0,301)	0,4117 (0,029)

Tabelle A12: Ergebnisse der Produkt-Moment-Korrelation zwischen den Kenndaten der Pegelstände im Sommer und den ökologischen Gruppen der Laufkäfer (angegeben ist der Pearson'sche Korrelationskoeffizient; in Klammern die Irrtumswahrscheinlichkeit p ; signifikante Werte ($p < 0,05$) sind fettgedruckt)

	Pegel-Mittelwert (MW)	Minimal Pegel	Maximal Pegel	Maximale Anzahl zusammenhängender Tage über Pegel-MW	Maximale Anzahl zusammenhängender Tage unter Pegel-MW	Anzahl Tage über Normalstand	Anzahl Tage über Hochwasserstand	Variationskoeffizient	Anzahl Tage über MW / Gesamttag
Gesamtartenzahl	0,2734 (0,130)	0,2427 (0,181)	0,2655 (0,142)	0,2115 (0,245)	-0,2419 (0,182)	0,2944 (0,102)	0,2057 (0,259)	-0,3701 (0,037)	0,4637 (0,008)
Gesamtindividuenanzahl	0,196 (0,550)	0,0593 (0,747)	0,1225 (0,504)	0,0185 (0,920)	-0,0827 (0,653)	0,2214 (0,223)	0,1933 (0,289)	-0,1730 (0,344)	0,2451 (0,176)
Diversität	0,1509 (0,410)	0,1295 (0,480)	0,1623 (0,375)	0,3783 (0,033)	-0,4422 (0,011)	0,0252 (0,891)	-0,1224 (0,505)	-0,1772 (0,332)	0,2794 (0,121)
Eveness	0,0459 (0,803)	0,0399 (0,828)	0,0587 (0,750)	0,2914 (0,106)	-0,3733 (0,035)	-0,0794 (0,666)	-0,1880 (0,303)	-0,0393 (0,831)	0,0892 (0,627)
Sexual-Index	-0,4025 (0,022)	-0,3640 (0,041)	-0,3960 (0,025)	-0,1454 (0,427)	0,1341 (0,464)	-0,5798 (0,001)	-0,4961 (0,004)	0,5262 (0,002)	-0,6300 (<0,001)
Anteil imaginal-überwinternder Arten	0,5750 (0,001)	0,5831 (<0,001)	0,5535 (0,001)	-0,1700 (0,352)	0,1142 (0,534)	0,5292 (0,002)	0,4779 (0,006)	-0,5662 (0,001)	0,3238 (0,071)
Anteil imaginal-überwinternder Individuen	0,0974 (0,596)	0,0836 (0,649)	0,1034 (0,573)	-0,2416 (0,183)	-0,2015 (0,269)	0,4105 (0,020)	0,4422 (0,011)	-0,1311 (0,474)	0,0288 (0,876)
Anteil makropterer Arten	0,1597 (0,382)	0,1595 (0,383)	0,1470 (0,422)	-0,1695 (0,354)	-0,0079 (0,966)	0,3658 (0,039)	0,3802 (0,032)	-0,1831 (0,316)	0,1626 (0,374)
Anteil makropterer Individuen	-0,1393 (0,447)	-0,1159 (0,527)	-0,1467 (0,423)	-0,2905 (0,107)	0,0568 (0,757)	0,1606 (0,380)	0,2687 (0,137)	0,0929 (0,613)	-0,1700 (0,352)
Anteil hygrophiler Arten	0,0152 (0,934)	0,0480 (0,794)	-0,0160 (0,931)	-0,2741 (0,129)	0,1209 (0,510)	0,0379 (0,837)	0,1174 (0,522)	0,0364 (0,843)	-0,1528 (0,404)
Anteil hygrophiler Individuen	0,0765 (0,677)	0,0507 (0,783)	0,0896 (0,626)	-0,3772 (0,033)	-0,1766 (0,334)	0,4070 (0,021)	0,4406 (0,012)	-0,0514 (0,780)	-0,0581 (0,752)
Anteil Arten der Größenklasse 1-3	0,4949 (0,004)	0,4882 (0,005)	0,4682 (0,007)	0,2171 (0,233)	-0,2508 (0,166)	0,3884 (0,028)	0,2671 (0,139)	-0,5770 (0,001)	0,5515 (0,001)
Anteil Individuen der Größenklasse 1-3	0,2369 (0,192)	0,2090 (0,251)	0,2434 (0,180)	0,1745 (0,340)	-0,2266 (0,212)	0,2461 (0,175)	0,1608 (0,379)	-0,3033 (0,091)	0,3270 (0,068)
Anteil makropterer Individuen von <i>Oxytelaphus obscurus</i>	-0,0939 (0,648)	-0,0729 (0,723)	-0,1206 (0,557)	0,2694 (0,183)	-0,0878 (0,670)	-0,1591 (0,438)	-0,1551 (0,449)	-0,0060 (0,977)	0,1433 (0,485)
Anteil makropterer Individuen von <i>Pterostichus anthracinus</i>	0,0142 (0,947)	-0,0104 (0,961)	0,0189 (0,930)	-0,0623 (0,773)	-0,1192 (0,579)	0,2832 (0,180)	0,2964 (0,160)	-0,0975 (0,650)	0,1524 (0,477)
Anteil makropterer Individuen von <i>Pterostichus strenuus</i>	0,0154 (0,938)	-0,0208 (0,916)	0,0283 (0,886)	0,3664 (0,055)	-0,2440 (0,211)	0,0174 (0,930)	-0,0669 (0,735)	-0,1519 (0,440)	0,3078 (0,111)

Tabelle A13: Ergebnisse der Produkt-Moment-Korrelation zwischen den Kenndaten der Pegelstände im Winter und den ökologischen Gruppen der Laufkäfer (angegeben ist der Pearson'sche Korrelationskoeffizient; in Klammern die Irrtumswahrscheinlichkeit p ; signifikante Werte ($p < 0,05$) sind fettgedruckt)

	Pegel-Mittelwert (MW)	Minimal Pegel	Maximal Pegel	Maximale Anzahl zusammenhängender Tage über Pegel-MW	Maximale Anzahl zusammenhängender Tage unter Pegel-MW	Anzahl Tage über Normalstand	Anzahl Tage über Hochwasserstand	Variationskoeffizient	Anzahl Tage über MW / Gesamttag
Gesamtartenzahl	-0,1662 (0,363)	-0,0481 (0,794)	-0,2138 (0,240)	-0,2887 (0,109)	-0,4157 (0,018)	-0,2924 (0,104)	-0,3325 (0,063)	-0,0746 (0,685)	0,1178 (0,330)
Gesamtindividuenanzahl	-0,1442 (0,431)	-0,0879 (0,632)	-0,2590 (0,152)	-0,1657 (0,365)	-0,2872 (0,111)	-0,1194 (0,515)	-0,1478 (0,419)	-0,1216 (0,507)	0,0546 (0,767)
Diversität	-0,1110 (0,545)	-0,0271 (0,883)	-0,1481 (0,418)	0,0308 (0,867)	-0,1649 (0,367)	-0,2766 (0,125)	-0,3472 (0,052)	-0,0703 (0,702)	0,3190 (0,075)
Eveness	-0,0325 (0,860)	0,0012 (0,995)	-0,0492 (0,789)	0,1341 (0,464)	-0,0019 (0,992)	-0,1409 (0,442)	-0,2038 (0,263)	-0,0262 (0,887)	0,2325 (0,200)
Sexual-Index	0,2515 (0,165)	0,0805 (0,661)	0,3018 (0,093)	0,6046 (<0,001)	0,6760 (<0,001)	0,3482 (0,051)	0,3586 (0,044)	0,0319 (0,863)	-0,0038 (0,983)
Anteil imaginal-überwinternder Arten	0,3473 (0,051)	0,4534 (0,009)	0,2365 (0,193)	-0,3960 (0,025)	-0,4831 (0,005)	0,0638 (0,729)	-0,1627 (0,374)	-0,3448 (0,053)	0,0915 (0,618)
Anteil imaginal-überwinternder Individuen	0,0608 (0,741)	0,0549 (0,765)	-0,0544 (0,767)	-0,3444 (0,054)	-0,2652 (0,142)	0,2507 (0,166)	0,1532 (0,403)	0,0113 (0,951)	-0,2777 (0,124)
Anteil makropterer Arten	-0,0013 (0,994)	0,0370 (0,841)	-0,0219 (0,905)	-0,3993 (0,024)	-0,2847 (0,114)	0,0583 (0,751)	0,0464 (0,801)	0,0300 (0,871)	-0,1972 (0,279)
Anteil makropterer Individuen	-0,0028 (0,988)	-0,0666 (0,717)	0,0323 (0,861)	-0,2323 (0,201)	0,105 (0,955)	0,2742 (0,129)	0,3105 (0,084)	0,2155 (0,236)	-0,3640 (0,041)
Anteil hygrophiler Arten	0,2325 (0,200)	0,1776 (0,331)	0,2583 (0,153)	-0,0730 (0,691)	0,0925 (0,615)	0,2586 (0,153)	0,2423 (0,181)	0,0109 (0,953)	-0,1794 (0,326)
Anteil hygrophiler Individuen	0,1466 (0,423)	0,1174 (0,522)	-0,0321 (0,862)	-0,2943 (0,102)	-0,2230 (0,220)	0,3652 (0,040)	0,2358 (0,194)	-0,1008 (0,583)	-0,2761 (0,126)
Anteil Arten der Größenklasse 1-3	0,0355 (0,847)	0,1855 (0,310)	-0,0097 (0,958)	-0,3442 (0,054)	-0,5015 (0,003)	-0,2718 (0,132)	-0,4138 (0,019)	-0,1909 (0,295)	0,2991 (0,096)
Anteil Individuen der Größenklasse 1-3	-0,0805 (0,661)	0,0104 (0,955)	-0,1568 (0,392)	-0,1800 (0,324)	-0,3323 (0,063)	-0,1872 (0,305)	-0,2708 (0,134)	-0,1092 (0,552)	0,1609 (0,379)
Anteil makropterer Individuen von <i>Oxytelaphus obscurus</i>	-0,2384 (0,241)	-0,2191 (0,282)	-0,0846 (0,681)	-0,0295 (0,886)	0,0478 (0,817)	-0,2595 (0,201)	-0,1217 (0,554)	0,2619 (0,196)	0,0360 (0,861)
Anteil makropterer Individuen von <i>Pterostichus anthracinus</i>	-0,1554 (0,469)	-0,1337 (0,533)	-0,1997 (0,350)	-0,2914 (0,167)	-0,2503 (0,238)	-0,0100 (0,963)	0,0070 (0,974)	0,0719 (0,738)	-0,1473 (0,492)
Anteil makropterer Individuen von <i>Pterostichus strenuus</i>	-0,3346 (0,082)	-0,2605 (0,181)	-0,3350 (0,081)	-0,0363 (0,854)	-0,1998 (0,308)	-0,3611 (0,059)	-0,3171 (0,100)	0,0551 (0,780)	0,2157 (0,270)

Tabelle A14: SÖRENSEN-Quotient und Ähnlichkeitsindex nach WAINSTEIN der Jahre 2002 bis 2005
 (Höchstwert fettgedruckt, Minimalwert unterstrichen; WAINSTEIN-Index oberhalb,
 SÖRENSEN-Quotient unterhalb der Diagonalen; schwarz: Hartholzauen, rot:
 Weichholzauen; gestrichelte Linie trennt Insel- und Festlandflächen)

(a) Jahr 2002

	FW	FO	W	GA	IN	GH	MO
FW	*	25	21	36	20	11	41
FO	61	*	18	21	5	<u>1</u>	19
W	53	57	*	20	5	<u>1</u>	20
GA	66	52	55	*	12	4	39
IN	68	45	50	62	*	41	21
GH	67	43	<u>41</u>	56	73	*	14
MO	68	57	53	74	63	69	*

(b) Jahr 2003

	FW	FO	W	GA	IN	GH	MO
FW	*	11	21	25	8	9	39
FO	40	*	19	10	2	<u>1</u>	9
W	59	41	*	6	3	<u>2</u>	18
GA	57	48	64	*	19	8	27
IN	45	43	45	58	*	9	11
GH	53	<u>36</u>	<u>36</u>	42	46	*	8
MO	71	44	60	59	55	44	*

(c) Jahr 2004

	FW	FO	W	GA	IN	GH	MO
FW	*	12	21	14	21	20	13
FO	51	*	13	8	<u>4</u>	<u>4</u>	<u>4</u>
W	58	50	*	16	7	7	12
GA	51	52	58	*	12	9	14
IN	60	<u>43</u>	51	<u>43</u>	*	22	11
GH	55	50	52	46	54	*	8
MO	58	44	51	58	54	51	*

(d) Jahr 2005

	FW	FO	W	GA	IN	GH	MO
FW	*	11	16	19	15	12	24
FO	49	*	18	6	3	<u>1</u>	5
W	54	48	*	5	2	<u>2</u>	13
GA	60	54	48	*	7	4	9
IN	55	40	43	46	*	25	19
GH	47	<u>39</u>	46	47	60	*	14
MO	62	57	57	57	58	49	*

Tabelle A15: Ergebnisse der Produkt-Moment-Korrelation zwischen den Kenndaten der Pegelstände im Sommer und der Heterogenität der Laufkäfer (angegeben ist der Pearsonsche Korrelationskoeffizient; in Klammern die Irrtumswahrscheinlichkeit p; signifikante Werte ($p < 0,05$) sind fettgedruckt)

	Pegel-Mittelwert (MW)	Minimal Pegel	Maximal Pegel	Maximale Anzahl zusammenhängender Tage über Pegel-MW	Maximale Anzahl zusammenhängender Tage unter Pegel-MW	Anzahl Tage über Normalstand	Anzahl Tage über Hochwasserstand	Variationskoeffizient	Anzahl Tage über MW / Gesamttag
<i>Agonum afrum:</i>									
Heterozygotie	-0,3750 (0,138)	-0,3381 (0,184)	-0,3857 (0,126)	0,2360 (0,362)	0,3575 (0,159)	-0,7273 (0,001)	-0,7461 (0,001)	0,3882 (0,124)	-0,3715 (0,142)
Polymorphismenrate	0,1252 (0,632)	0,1364 (0,602)	0,1278 (0,625)	-0,1961 (0,451)	0,1230 (0,638)	0,0467 (0,859)	0,0581 (0,825)	-0,0864 (0,742)	-0,0995 (0,704)
<i>Nebria brevicollis:</i>									
Heterozygotie	-0,0055 (0,982)	-0,0782 (0,750)	0,0470 (0,849)	0,4372 (0,061)	-0,4967 (0,031)	-0,1893 (0,438)	-0,3421 (0,152)	-0,0315 (0,898)	0,2240 (0,357)
Polymorphismenrate	-0,1158 (0,637)	-0,1207 (0,623)	-0,0822 (0,738)	-0,0144 (0,953)	0,0251 (0,919)	-0,0989 (0,687)	-0,1212 (0,621)	0,1590 (0,515)	-0,1658 (0,498)
<i>Platynus assimilis:</i>									
Heterozygotie	-0,2958 (0,161)	-0,2669 (0,207)	-0,3280 (0,118)	0,5467 (0,006)	0,1387 (0,518)	-0,5997 (0,002)	-0,1700 (0,427)	0,3675 (0,077)	-0,1583 (0,460)
Polymorphismenrate	0,3372 (0,107)	0,3262 (0,120)	0,3557 (0,088)	-0,1595 (0,457)	0,0026 (0,990)	0,4425 (0,030)	0,2783 (0,188)	-0,3745 (0,071)	0,2142 (0,315)
<i>Pterostichus anthracinus:</i>									
Heterozygotie	-0,2074 (0,380)	-0,2654 (0,258)	-0,1489 (0,531)	0,5707 (0,009)	-0,1118 (0,639)	-0,5853 (0,007)	-0,7384 (<0,001)	0,2652 (0,258)	-0,0253 (0,916)
Polymorphismenrate	-0,0793 (0,740)	-0,1022 (0,668)	-0,0400 (0,867)	0,0366 (0,878)	-0,2994 (0,200)	-0,1914 (0,419)	-0,3291 (0,156)	0,2682 (0,253)	-0,2171 (0,358)

Tabelle A16: Ergebnisse der Produkt-Moment-Korrelation zwischen den Kenndaten der Pegelstände im Winter und der Heterogenität der Laufkäfer (angegeben ist der Pearsonsche Korrelationskoeffizient; in Klammern die Irrtumswahrscheinlichkeit p; signifikante Werte ($p < 0,05$) sind fettgedruckt)

	Pegel-Mittelwert (MW)	Minimal Pegel	Maximal Pegel	Maximale Anzahl zusammenhängender Tage über Pegel-MW	Maximale Anzahl zusammenhängender Tage unter Pegel-MW	Anzahl Tage über Normalstand	Anzahl Tage über Hochwasserstand	Variationskoeffizient	Anzahl Tage über MW / Gesamttag
<i>Agonum afrum:</i>									
Heterozygotie	-0,0727 (0,781)	-0,1538 (0,556)	0,1124 (0,667)	0,7479 (0,001)	0,6297 (0,007)	-0,1031 (0,694)	0,0676 (0,797)	0,1815 (0,486)	0,1996 (0,442)
Polymorphismenrate	0,2654 (0,303)	0,2414 (0,351)	0,2628 (0,308)	0,0745 (0,776)	0,0165 (0,950)	0,2001 (0,441)	0,0678 (0,796)	-0,2417 (0,350)	0,1004 (0,701)
<i>Nebria brevicollis:</i>									
Heterozygotie	-0,3845 (0,095)	-0,3106 (0,196)	-0,5176 (0,023)	0,3306 (0,167)	-0,0563 (0,819)	-0,3989 (0,091)	-0,4266 (0,069)	-0,1828 (0,454)	0,5186 (0,023)
Polymorphismenrate	0,0490 (0,842)	0,0137 (0,956)	0,0227 (0,926)	0,1647 (0,500)	0,1303 (0,595)	0,0702 (0,775)	0,0588 (0,818)	-0,0282 (0,909)	0,0072 (0,977)
<i>Platynus assimilis:</i>									
Heterozygotie	-0,2593 (0,221)	-0,2427 (0,253)	-0,1530 (0,475)	0,5468 (0,006)	0,5132 (0,010)	-0,4178 (0,042)	-0,1032 (0,631)	0,3062 (0,146)	0,1640 (0,444)
Polymorphismenrate	0,2126 (0,319)	0,2545 (0,231)	0,1379 (0,520)	-0,4132 (0,045)	-0,4102 (0,046)	-0,0017 (0,994)	-0,1451 (0,499)	-0,2767 (0,190)	-0,0764 (0,723)
<i>Pterostichus anthracinus:</i>									
Heterozygotie	-0,2968 (0,204)	-0,2503 (0,287)	-0,3899 (0,089)	0,7570 (<0,001)	0,2934 (0,209)	-0,4716 (0,036)	-0,3938 (0,086)	-0,1197 (0,615)	0,5102 (0,022)
Polymorphismenrate	0,1400 (0,556)	0,1025 (0,667)	0,0180 (0,940)	0,3714 (0,107)	0,2165 (0,359)	0,1171 (0,623)	0,0066 (0,978)	-0,2057 (0,384)	0,2397 (0,309)

Tabelle A17: Artenliste und Fanghäufigkeiten der Untersuchungsfäche Fulderaue (W) (FW)

Art	2000	2001	2002	2003	2004	2005
<i>Agonum afrum</i>	132	685	85	10	24	30
<i>Agonum duftschmidi</i>	10				2	
<i>Agonum fuliginosum</i>	28	96	12		2	2
<i>Agonum lugens</i>		1	1		1	
<i>Agonum micans</i>		5			1	2
<i>Agonum mülleri</i>						1
<i>Agonum piceum</i>			1			
<i>Agonum viduum</i>			4		9	2
<i>Amara aulica</i>		1				
<i>Amara communis</i>			1		1	
<i>Amara convexior</i>			1			
<i>Amara ovata</i>	5		1		26	29
<i>Anchomenus dorsalis</i>	1	10	6		2	1
<i>Anisodactylus binotatus</i>			1	2		1
<i>Asaphidion austriacum</i>	43	34			9	2
<i>Badister bullatus</i>						1
<i>Badister lancertosus</i>					2	9
<i>Badister sodalis</i>	2	4	3			
<i>Bembidion biguttatum</i>	4	32	20	1	1	
<i>Bembidion dentellum</i>	17	31	2			
<i>Bembidion gilvipes</i>	17	76				1
<i>Bembidion lampros</i>		3			7	2
<i>Bembidion obtusum</i>	1				2	
<i>Bembidion properans</i>			4		1	
<i>Bembidion semipunctatum</i>	91	27				
<i>Bembidion tetracolum</i>	235	156	5	5	75	8
<i>Bembidion varium</i>		3				
<i>Carabus granulatus</i>			4	2	2	8
<i>Carabus monilis</i>			5		12	69
<i>Chlaenius nigricornis</i>	1	5	1			
<i>Clivina collaris</i>	8	6				
<i>Clivina fossor</i>	11	9	13	2	3	6
<i>Dyschirius agnatus</i>	1					
<i>Dyschirius globosus</i>	28	22				
<i>Elaphrus aureus</i>	1		1			
<i>Elaphrus riparius</i>		1				
<i>Harpalus luteicornis</i>						1
<i>Leistus spinibarbis</i>					1	
<i>Loricera pilicornis</i>	19	7	1			
<i>Nebria brevicollis</i>	64	14	22		9	15
<i>Nebria salina</i>	1	1			1	
<i>Ocys harpaloides</i>	1				1	
<i>Oodes helopioides</i>	2	1	1			
<i>Ophonus nitidulus</i>						1
<i>Oxypselaphus obscurus</i>	177	978	263	17	201	135
<i>Panagaeus crux-major</i>			1			
<i>Paranchus albipes</i>	7	6	1		1	1
<i>Patrobus atrorufus</i>	61	190	54	9	18	14
<i>Philorhizus sigma</i>	1					
<i>Platynus assimilis</i>	687	2059	580	120	219	136
<i>Platynus livens</i>	1	8			1	

Tabelle A17: Fortsetzung

Art	2000	2001	2002	2003	2004	2005
<i>Platynus longiventris</i>		4	1			
<i>Poecilus cupreus</i>	2	6	4		5	2
<i>Pseudoophonus rufipes</i>		2	2	1	1	
<i>Pterostichus anthracinus</i>	80	275	68	18	16	11
<i>Pterostichus diligens</i>	1		2	1		
<i>Pterostichus gracilis</i>		2				
<i>Pterostichus melanarius</i>	8	92	222	102	114	105
<i>Pterostichus niger</i>		14	8		2	8
<i>Pterostichus nigrita</i>		1	1			
<i>Pterostichus strenuus</i>	138	382	54	25	125	77
<i>Pterostichus vernalis</i>	8	14	3	1	2	
<i>Stenolophus mixtus</i>		1				
<i>Stomis pumicatus</i>	1	3	22	1	1	11
<i>Syntomus foveatus</i>					1	2
<i>Trechoblemus micros</i>		1			2	

Tabelle A18: Artenliste und Fanghäufigkeiten der Untersuchungsfläche Fulderaue (O) (FO)

Art	2000	2001	2002	2003	2004	2005
<i>Agonum afrum</i>		3	2		1	2
<i>Agonum fuliginosum</i>	3	2		1		
<i>Agonum lugens</i>	1	1		1		
<i>Amara convexior</i>			1			
<i>Amara ovata</i>	1					3
<i>Anchomenus dorsalis</i>		1	3			
<i>Anisodactylus binotatus</i>		1				
<i>Asaphidion austriacum</i>	71	143	25		3	4
<i>Asaphidion curtum</i>	1					
<i>Badister lancertus</i>			1			
<i>Badister sodalis</i>	1					1
<i>Bembidion dentellum</i>	2					
<i>Bembidion gilvipes</i>		3				
<i>Bembidion lampros</i>		2			1	
<i>Bembidion obtusum</i>			1		1	
<i>Bembidion properans</i>			4			
<i>Bembidion quadrimaculatum</i>	1					
<i>Bembidion tetracolum</i>	18	14	7		1	
<i>Branchinus crepitans</i>		1				
<i>Calosoma sycophanta</i>						1
<i>Carabus granulatus</i>				1		1
<i>Carabus monilis</i>	2		1			7
<i>Clivina collaris</i>			1			
<i>Dyschirius globosus</i>		2				
<i>Elaphrus aureus</i>		1				
<i>Epaphius secalis</i>					1	
<i>Leistus rufomarginatus</i>	4			1	8	23
<i>Leistus spinibarbis</i>					1	
<i>Loricera pilicornis</i>		2	2	1		
<i>Nebria brevicollis</i>	277	207	71	50	229	124
<i>Notiophilus biguttatus</i>	3	2	1		3	5
<i>Notiophilus rufipes</i>	7	1			1	6
<i>Ocys harpaloides</i>	11	3	1			2
<i>Ophonus rufibarbis</i>						1
<i>Oxypselaphus obscurus</i>	22	34	34		1	4
<i>Panagaeus bipustulatus</i>	1					
<i>Paranchus albipes</i>	3	2	1			
<i>Patrobus atrorufus</i>	16	27	43	8	2	2
<i>Platynus assimilis</i>	572	2071	1005	517	137	651
<i>Platynus livens</i>		1				
<i>Platynus longiventris</i>			4	1		
<i>Poecilus cupreus</i>		1			1	
<i>Pseudoophonus rufipes</i>			2			1
<i>Pterostichus anthracinus</i>	10	3	3			
<i>Pterostichus diligens</i>			2			
<i>Pterostichus melanarius</i>	5	335	62	16	43	73
<i>Pterostichus niger</i>	1	29	67	54	62	165
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	1	10	5		2	1
<i>Pterostichus strenuus</i>	33	22	34	2	4	7
<i>Pterostichus vernalis</i>	2	2	1			
<i>Stomis pumicatus</i>	6	16	70	12	35	2
<i>Synuchus vivalis</i>		1	1	2		
<i>Trechoblemus micros</i>			1			
<i>Trechus obtusus</i>					1	

Tabelle A19: Artenliste und Fanghäufigkeiten der Untersuchungsfläche Winkeler Aue (W)

Art	2000	2001	2002	2003	2004	2005
<i>Agonum afrum</i>	1	3		1	2	1
<i>Agonum fuliginosum</i>	33	15	1	1		
<i>Agonum lugens</i>		1				
<i>Agonum micans</i>					2	
<i>Agonum mülleri</i>		1	1			
<i>Amara aulica</i>	1	6	1	1		2
<i>Amara bifrons</i>					2	6
<i>Amara communis</i>		1				1
<i>Amara eurynota</i>	1					
<i>Amara fulva</i>	2	27	1		6	1
<i>Anchomenus dorsalis</i>	118	115	115	7	108	146
<i>Anisodactylus binotatus</i>			2	1	1	
<i>Asaphidion austriacum</i>	39	104	28	6	12	20
<i>Badister bullatus</i>	1				3	1
<i>Badister lancertus</i>						1
<i>Badister sodalis</i>	1	2			1	1
<i>Bembidion biguttatum</i>	3	3			1	
<i>Bembidion dentellum</i>	18	1				
<i>Bembidion gilvipes</i>	3	8				
<i>Bembidion lampros</i>	18	2			2	5
<i>Bembidion obtusum</i>	20	11				4
<i>Bembidion properans</i>			2			
<i>Bembidion semipunctatum</i>	11					
<i>Bembidion tetracolum</i>	115	131	91	59	37	26
<i>Calathus melanocephalus</i>		1		1		
<i>Calodromius spilotus</i>					1	
<i>Clivina collaris</i>	2	7	10	1	2	
<i>Clivina fossor</i>	3	9	3		1	
<i>Dyschirius globosus</i>	8	5	1			1
<i>Elaphrus aureus</i>		1			4	2
<i>Epaphius secalis</i>		7				
<i>Harpalus affinis</i>						1
<i>Harpalus dimidiatus</i>		1				
<i>Harpalus luteicornis</i>			1			
<i>Leistus ferrugineus</i>		1				
<i>Leistus spinibarbis</i>				1		
<i>Loricera pilicornis</i>	9	8	2	1		
<i>Nebria brevicollis</i>	97	27	58	7	22	57
<i>Nebria salina</i>		1				
<i>Notiophilus biguttatus</i>	2					
<i>Ocys harpaloides</i>	2		2			
<i>Oodes helopioides</i>	1		1		1	4
<i>Ophonus nitidulus</i>		4		1	1	
<i>Ophonus rufibarbis</i>			44	7	26	11
<i>Oxypselaphus obscurus</i>	61	281	14	2	27	2
<i>Panagaeus crux-major</i>			1			
<i>Paranchus albipes</i>	24	12	1			
<i>Patrobus atrorufus</i>	432	1836	278	158	81	120
<i>Philorhizus sigma</i>	1					
<i>Platynus assimilis</i>	1510	1896	386	880	339	1168
<i>Platynus livens</i>				1		

Tabelle A19: Fortsetzung

Art	2000	2001	2002	2003	2004	2005
<i>Platynus longiventris</i>			1			
<i>Poecilus cupreus</i>		1	1	9	8	1
<i>Pseudoophonus rufipes</i>	10	90	38	29	77	264
<i>Pterostichus anthracinus</i>	24	63	5	5	5	13
<i>Pterostichus diligens</i>	1					
<i>Pterostichus melanarius</i>	80	574	267	83	198	648
<i>Pterostichus niger</i>		8	2		1	2
<i>Pterostichus nigrata</i>			1			1
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	1	1				
<i>Pterostichus strenuus</i>	35	69	10	1	30	10
<i>Pterostichus vernalis</i>	4	4		1	2	1
<i>Stomis pumicatus</i>	4	19	19	9	21	7
<i>Synuchus vivalis</i>						1
<i>Trechoblemus micros</i>		3	1			
<i>Trechus obtusus</i>	1					

Tabelle A20: Artenliste und Fanghäufigkeiten der Untersuchungsfläche Gaulsheim (GA)

Art	2002	2003	2004	2005
<i>Agonum afrum</i>	61	7	2	2
<i>Agonum fuliginosum</i>	22			
<i>Agonum lugens</i>		1		
<i>Agonum micans</i>	2			
<i>Agonum piceum</i>	5			
<i>Amara aulica</i>	1	3		
<i>Amara communis</i>	2			1
<i>Amara ovata</i>			1	4
<i>Anchomenus dorsalis</i>	41		3	1
<i>Anisodactylus binotatus</i>				1
<i>Anthracus consputus</i>	1			
<i>Asaphidion austriacum</i>	2			
<i>Badister bullatus</i>	2			
<i>Badister lancertus</i>	2		2	2
<i>Badister sodalis</i>	6		1	1
<i>Badister unipustulatus</i>	2			
<i>Bembidion biguttatum</i>	3			1
<i>Bembidion dentellum</i>	4			
<i>Bembidion gilvipes</i>	4			
<i>Bembidion guttula</i>	1			
<i>Bembidion lampros</i>				1
<i>Bembidion properans</i>	17			
<i>Bembidion tetracolum</i>	2			
<i>Carabus granulatus</i>	4	1		7
<i>Carabus monilis</i>	6		22	56
<i>Carabus purpurascens</i>			1	
<i>Chlaenius nigricornis</i>	4	1		
<i>Clivina collaris</i>	1			
<i>Clivina fossor</i>	8			
<i>Elaphrus cupreus</i>	1			
<i>Elaphrus riparius</i>	1			
<i>Harpalus luteicornis</i>	2			4
<i>Leistus rufomarginatus</i>		1		
<i>Loricera pilicornis</i>	9			
<i>Nebria brevicollis</i>	12	4	3	5
<i>Notiophilus biguttatus</i>			1	1
<i>Notiophilus rufipes</i>			1	
<i>Oodes helopioides</i>	8	1		
<i>Ophonus nitidulus</i>	2	2	7	2
<i>Ophonus rufibarbis</i>		1	1	
<i>Oxypselaphus obscurus</i>	40	3	2	
<i>Patrobus atrorufus</i>		1	1	
<i>Platynus assimilis</i>	617	46	7	11
<i>Platynus livens</i>	54			
<i>Poecilus cupreus</i>	16	14	3	
<i>Pseudoophonus rufipes</i>	5	11		1
<i>Pterostichus anthracinus</i>	316	38	14	6
<i>Pterostichus melanarius</i>	349	45	25	2
<i>Pterostichus nigrita</i>	5			
<i>Pterostichus strenuus</i>	39	3	14	18
<i>Pterostichus vernalis</i>	9	2	1	1
<i>Stenolophus mixtus</i>	1			
<i>Stomis pumicatus</i>	15		3	7
<i>Trechoblemus micros</i>	3			

Tabelle A21: Artenliste und Fanghäufigkeiten der Untersuchungsfläche Ingelheim / IN (IN)

ART	2000	2001	2002	2003	2004	2005
<i>Acupalpus exiguus</i>			1	1		
<i>Agonum afrom</i>	464	728	657	76	92	250
<i>Agonum duftschmidi</i>	60	9			3	11
<i>Agonum fuliginosum</i>	50	47	44	3	26	60
<i>Agonum lugens</i>	2	9	34	3		
<i>Agonum micans</i>		9	3		10	14
<i>Agonum piceum</i>			5		7	
<i>Agonum viduum</i>				8	28	60
<i>Anchomenus dorsalis</i>	1	1	2			
<i>Anisodactylus binotatus</i>	1		2		1	
<i>Anthracus consputus</i>	1	2	1	1	1	
<i>Badister bullatus</i>	2					
<i>Badister sodalis</i>	3	5	2			
<i>Badister unipustulatus</i>	3	1	3			
<i>Bembidion assimilie</i>	23	2			7	20
<i>Bembidion biguttatum</i>	36	105	37	1	11	40
<i>Bembidion dentellum</i>	251	339	84	91	20	7
<i>Bembidion gilvipes</i>	80	119	22	6	31	125
<i>Bembidion guttula</i>						1
<i>Bembidion properans</i>			17	1	12	119
<i>Bembidion semipunctatum</i>	1	2				
<i>Bembidion tetracolum</i>	1			1	1	
<i>Branchinus crepitans</i>						1
<i>Carabus granulatus</i>	70	54	44	22	25	68
<i>Carabus monilis</i>					1	17
<i>Carabus purpurascens</i>	3	1	2	2	28	6
<i>Chlaenius nigricornis</i>		1	1	3		1
<i>Clivina fossor</i>	1	4	2			2
<i>Dyschirius globosus</i>		2	1			1
<i>Elaphrus cupreus</i>	3	12	3	1		7
<i>Elaphrus riparius</i>		1				
<i>Epaphius secalis</i>	1	2			1	
<i>Harpalus luteicornis</i>						1
<i>Leistus ferrugineus</i>	8			6	2	4
<i>Leistus rufomarginatus</i>	2			1		
<i>Loricera pilicornis</i>	1	7			1	4
<i>Nebria brevicollis</i>	104	2	5	12	5	2
<i>Notiophilus biguttatus</i>	2			1		
<i>Notiophilus palustris</i>					1	
<i>Oodes helopioides</i>	21	32	57	75	24	23
<i>Oxypselaphus obscurus</i>	232	367	391	88	197	254
<i>Paranchus albipes</i>	1	6	5	1	1	
<i>Patrobus atrorufus</i>	50	15	2	27	10	4
<i>Philorhizus sigma</i>	1					1
<i>Platynus assimilis</i>	26	96	102	7	1	56
<i>Platynus livens</i>	1		2	2		10
<i>Platynus longiventris</i>		3	5		1	
<i>Poecilus cupreus</i>	1	1	6	105	50	4
<i>Pseudoophonus rufipes</i>	1	1	4		2	5
<i>Pterostichus anthracinus</i>	288	177	102	391	221	115
<i>Pterostichus diligens</i>					1	

Tabelle A21: Fortsetzung

ART	2000	2001	2002	2003	2004	2005
<i>Pterostichus gracilis</i>	5	2				
<i>Pterostichus melanarius</i>	3	17	48	83	133	28
<i>Pterostichus minor</i>	3					
<i>Pterostichus niger</i>	1	7	14	12	45	69
<i>Pterostichus nigrita</i>	17	1	4	13	5	
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>				1	1	
<i>Pterostichus strenuus</i>	194	21	8	7	115	74
<i>Pterostichus vernalis</i>	2	3		2	11	8
<i>Stenolophus mixtus</i>	5					
<i>Stomis pumicatus</i>		6	1		1	5
<i>Synuchus vivalis</i>		1				
<i>Trechus obtusus</i>						1

Tabelle A22: Artenliste und Fanghäufigkeiten der Untersuchungsfläche Ingelheim / GH (GH)

Art	2001	2002	2003	2004	2005
<i>Agonum afrum</i>	178	776	14	45	152
<i>Agonum duftschmidi</i>					1
<i>Agonum fuliginosum</i>	84	28		1	
<i>Agonum lugens</i>	67	1			
<i>Agonum micans</i>	4	3		5	
<i>Agonum piceum</i>		1			
<i>Agonum viduum</i>	4	58		7	17
<i>Amara communis</i>					1
<i>Anthracus consputus</i>	6				
<i>Asaphidion austriacum</i>				1	
<i>Badister bullatus</i>				1	1
<i>Badister sodalis</i>	2		1	1	1
<i>Bembidion assimilie</i>					10
<i>Bembidion biguttatum</i>	21	3	3	4	20
<i>Bembidion dentellum</i>	186	33	3		
<i>Bembidion gilvipes</i>	5	16		8	27
<i>Bembidion guttula</i>			1		
<i>Bembidion lampros</i>				1	2
<i>Bembidion obtusum</i>				1	2
<i>Bembidion properans</i>		5		1	17
<i>Bembidion quadrimaculatum</i>	1				
<i>Bembidion semipunctatum</i>	2				
<i>Bembidion tetracolum</i>	1				
<i>Carabus granulatus</i>	10	9	1	4	2
<i>Carabus nemoralis</i>		1		2	8
<i>Carabus purpurascens</i>			50	23	22
<i>Clivina fossor</i>	9			6	4
<i>Dyschirius aeneus</i>				1	
<i>Dyschirius globosus</i>	8			1	1
<i>Elaphrus cupreus</i>	11	6			
<i>Elaphrus riparius</i>	1				
<i>Leistus ferrugineus</i>				1	1
<i>Loricera pilicornis</i>	2				
<i>Nebria brevicollis</i>	1	4		2	1
<i>Notiophilus biguttatus</i>				2	1
<i>Notiophilus palustris</i>		1		1	2
<i>Notiophilus rufipes</i>				1	
<i>Oodes helopioides</i>		1			
<i>Oxypselaphus obscurus</i>	188	81	42	96	222
<i>Platynus assimilis</i>		1			
<i>Poecilus cupreus</i>	1	1	7	4	
<i>Pseudophonus rufipes</i>			13		
<i>Pterostichus anthracinus</i>	2	5		3	6
<i>Pterostichus melanarius</i>		15	16	28	24
<i>Pterostichus niger</i>	1	1	1	1	1
<i>Pterostichus nigrita</i>	3	25			1
<i>Pterostichus strenuus</i>	57	4	6	69	38
<i>Stenolophus mixtus</i>				1	
<i>Stomis pumicatus</i>		1	1	6	8
<i>Trechus obtusus</i>					1

Tabelle A23: Artenliste und Fanghäufigkeiten der Untersuchungsfläche Mombach (MO)

Art	2002	2003	2004	2005
<i>Agonum afrum</i>	50	34	11	32
<i>Agonum duftschmidi</i>			1	
<i>Agonum fuliginosum</i>	42	10	3	2
<i>Agonum micans</i>	12			6
<i>Agonum piceum</i>	15			
<i>Agonum viduum</i>	1		2	6
<i>Amara ovata</i>				1
<i>Anchomenus dorsalis</i>	4		1	
<i>Anisodactylus binotatus</i>	1	6	10	
<i>Asaphidion austriacum</i>	7			1
<i>Badister bullatus</i>			2	
<i>Badister lancertus</i>	1	2	12	6
<i>Badister sodalis</i>	1			
<i>Bembidion assimilie</i>			1	
<i>Bembidion biguttatum</i>	7			
<i>Bembidion dentellum</i>	1			
<i>Bembidion gilvipes</i>	2			
<i>Bembidion obtusum</i>	1		3	7
<i>Bembidion properans</i>	14	1		
<i>Bembidion tetracolum</i>		3		
<i>Carabus granulatus</i>	63	1	26	79
<i>Carabus ullrichii</i>			4	35
<i>Dyschirius globosus</i>			1	1
<i>Epaphius secalis</i>		1		
<i>Harpalus luteicornis</i>	1		1	
<i>Leistus ferrugineus</i>				2
<i>Loricera pilicornis</i>	4			
<i>Nebria brevicollis</i>	3		1	1
<i>Notiophilus biguttatus</i>	1			4
<i>Ocys harpaloides</i>	1			
<i>Oodes helopioides</i>	1	1		
<i>Oxypselaphus obscurus</i>	78	5	47	110
<i>Patrobus atrorufus</i>	70	7	48	8
<i>Platynus assimilis</i>	212	63	15	13
<i>Poecilus cupreus</i>	2	12	2	1
<i>Pseudoophonus rufipes</i>	1			2
<i>Pterostichus anthracinus</i>	36	1	4	18
<i>Pterostichus diligens</i>	3			
<i>Pterostichus melanarius</i>	78	77	478	127
<i>Pterostichus strenuus</i>	20	2	20	25
<i>Pterostichus vernalis</i>	1	1	6	2
<i>Stomis pumicatus</i>	8	3	6	3

Tabelle A24: Artenliste und Fanghäufigkeiten der Untersuchungsflächen Rüdesheimer Aue (R), Ilmenaue (I), Winkel-Geisenheim (WG) und Erbach (E) im Jahr 2002

Art	Rüdesheimer Aue	Ilmenaue	Winkel-Geisenheim	Erbach
<i>Agonum afrum</i>		2	69	
<i>Agonum fuliginosum</i>		1	27	
<i>Agonum lugens</i>			1	
<i>Agonum micans</i>			3	
<i>Agonum piceum</i>			2	
<i>Agonum viduum</i>			2	
<i>Amara aulica</i>			2	
<i>Amara communis</i>	2			
<i>Anchomenus dorsalis</i>	6	9	2	
<i>Asaphidion austriacum</i>	6	4		
<i>Badister bullatus</i>			1	
<i>Badister lancertosus</i>			1	
<i>Badister sodalis</i>			2	
<i>Bembidion biguttatum</i>			20	
<i>Bembidion dentellum</i>		1		
<i>Bembidion gilvipes</i>	1		26	
<i>Bembidion obtusum</i>			2	
<i>Bembidion properans</i>	3		16	2
<i>Bembidion tetracolum</i>	4	1	4	
<i>Carabus granulatus</i>			2	
<i>Chlaenius nigricornis</i>			1	
<i>Clivina fossor</i>			6	
<i>Epaphius secalis</i>			1	
<i>Harpalus affinis</i>	3	2		
<i>Harpalus dimidiatus</i>		1		
<i>Loricera pilicornis</i>		1	3	
<i>Nebria brevicollis</i>	30	2	1	
<i>Notiophilus biguttatus</i>	2			
<i>Notiophilus palustris</i>	1			1
<i>Notiophilus rufipes</i>	2			
<i>Ocys harpaloides</i>		2	1	
<i>Oodes helopioides</i>			5	
<i>Ophonus nitidulus</i>			4	
<i>Oxypselaphus obscurus</i>		22	31	
<i>Panagaeus crux-major</i>	1			
<i>Paranchus albipes</i>		3		
<i>Patrobus atrorufus</i>		2	6	
<i>Platynus assimilis</i>	97	59	334	34
<i>Platynus livens</i>		2		
<i>Platynus longiventris</i>			2	
<i>Poecilus cupreus</i>	2	2	2	
<i>Pseudophonus rufipes</i>		1		
<i>Pterostichus anthracinus</i>	1	1	29	
<i>Pterostichus diligens</i>			2	
<i>Pterostichus melanarius</i>	1	2	78	
<i>Pterostichus nigrita</i>	1		4	
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>		2		
<i>Pterostichus strenuus</i>	8	9	37	3
<i>Pterostichus vernalis</i>		1		
<i>Stomis pumicatus</i>	18	10	3	6
<i>Synuchus vivalis</i>	28	3		
<i>Trechoblemus micros</i>			1	

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Verlauf des Rheins und Lage des gesamten Untersuchungsgebietes	- 11 -
Abbildung 2: Das Hauptuntersuchungsgebiet und die Lage der dortigen Untersuchungsflächen	- 13 -
Abbildung 3: Bilder der sieben Daueruntersuchungsflächen	- 17 -
Abbildung 4: Beispiele aufgestellter Barberfallen	- 21 -
Abbildung 5: Bilder der fünf genetisch untersuchten Laufkäferarten	- 28 -
Abbildung 6: Beispiel eines mittels BioDocAnalyse bearbeiteten Gels	- 35 -
Abbildung 7: Kumulierte Artenzahlen der sieben Dauer-Untersuchungsflächen aller Probenentnahmen der Jahre 2002 bis 2005	- 46 -
Abbildung 8: Normierte Individuenzahlen der sieben Dauer-Untersuchungsflächen aller Probenentnahmen der Jahre 2002 bis 2005	- 47 -
Abbildung 9: Vergleich der Gesamtartenzahl zwischen Weichholz- und Hartholzaunen	- 47 -
Abbildung 10: Vergleich der Gesamtartenzahl zwischen den einzelnen Untersuchungsjahren	- 48 -
Abbildung 11: Vergleich der normierten Gesamtindividuenzahlen zwischen den einzelnen Untersuchungsflächen	- 49 -
Abbildung 12: Mittels CHAO2 geschätzte Gesamtartenzahl der sieben Daueruntersuchungsflächen mit Standardabweichung	- 49 -
Abbildung 13: Graphische Darstellung der geschätzten Gesamtartenzahl (CHAO2) gegen die Zeit	- 50 -
Abbildung 14: Vergleich des prozentualen Anteils von Rote Liste-Arten und –Individuen	- 51 -
Abbildung 15: SHANNON-Index und Evenness der sieben Daueruntersuchungsflächen	- 51 -
Abbildung 16: Diversitäts-Ordering nach Rényi-Entropie der sieben Daueruntersuchungsflächen	- 52 -
Abbildung 17: Vergleich des SHANNON-Index zwischen den Jahren 2002 und 2005	- 53 -
Abbildung 18: Vergleich der Diversitäten der Untersuchungsfläche W zwischen 2002 und 2005	- 54 -
Abbildung 19: Vergleich der Diversitäten der Untersuchungsfläche GA zwischen 2002 und 2005	- 54 -
Abbildung 20: Vergleich der Diversitäten der Untersuchungsfläche MO zwischen 2002 und 2005	- 55 -
Abbildung 21: Produkt-Moment-Korrelation zwischen der maximalen Anzahl zusammenhängender Tage über dem Pegelmittelwert im Sommer und der Diversität	- 56 -
Abbildung 22: SÖRENSEN-Quotient (Mittelwert) in Abhängigkeit des Auentyps	- 60 -
Abbildung 23: Clusterdiagramm aufgrund der Inzidenzhäufigkeiten aller Arten auf allen mit Barberfallen beprobten Flächen	- 60 -
Abbildung 24: Clusterdiagramm basierend auf den Inzidenzhäufigkeiten aller Arten der sieben Daueruntersuchungsflächen zwischen 2002 und 2005	- 61 -
Abbildung 25: Clusterdiagramm auf der Basis der relativen Häufigkeiten der einzelnen Arten der sieben Daueruntersuchungsflächen zwischen 2002 und 2005	- 62 -
Abbildung 26: Hauptkomponentenanalyse (PCA) aller Arten auf den sieben Daueruntersuchungsflächen zwischen 2002 bis 2005	- 63 -

Abbildung 27: Vergleich des prozentualen Anteils von imaginalüberwinternden Arten und Individuen	- 64 -
Abbildung 28: Vergleich des Anteils der imaginalüberwinternden Arten zwischen den Jahren 2002 und 2005	- 65 -
Abbildung 29: Vergleich des Anteils der imaginalüberwinternden Individuen zwischen den Jahren 2002 und 2005	- 65 -
Abbildung 30: Vergleich des prozentualen Anteils von makropteren Arten und Individuen	- 66 -
Abbildung 31: Vergleich des Anteils makropterer Individuen zwischen Insel- und Festlandgebieten	- 67 -
Abbildung 32: Vergleich des Anteils der makropteren Arten zwischen den Jahren 2002 und 2005	- 68 -
Abbildung 33: Vergleich des Anteils der makropteren Individuen zwischen den Jahren 2002 und 2005	- 68 -
Abbildung 34: Vergleich des prozentualen Anteils hygrophiler Arten und Individuen	- 69 -
Abbildung 35: Vergleich des Anteils hygrophiler Arten zwischen den Jahren 2002-2005	- 70 -
Abbildung 36: Vergleich des Anteils hygrophiler Individuen zwischen den Jahren 2002-2005	- 70 -
Abbildung 37: Vergleich des prozentualen Arten- und Individuenanteils der Größenklasse 1-3	- 71 -
Abbildung 38: Vergleich des Artenanteils der Größenklassen 1-3 zwischen den Jahren 2002 und 2005	- 72 -
Abbildung 39: Vergleich des Individuenanteils der Größenklassen 1-3 zwischen den Jahren 2002 und 2005	- 73 -
Abbildung 40: Produkt-Moment-Korrelation zwischen dem Pegelmittelwert im Sommer und dem Artenanteil der Größenklassen 1-3	- 74 -
Abbildung 41: Vergleich der Geschlechterverhältnisse	- 74 -
Abbildung 42: UPGMA- Clusterdiagramm für <i>Agonum afrum</i> basierend auf den genetischen Distanzen nach NEI (1978)	- 80 -
Abbildung 43: Jahresvergleich der Heterozygotie von <i>Agonum afrum</i>	- 81 -
Abbildung 44: Jahresvergleich der Polymorphismenrate von <i>Agonum afrum</i>	- 82 -
Abbildung 45: UPGMA-Clusterdiagramm für <i>Nebria brevicollis</i> basierend auf den genetischen Distanzen nach NEI (1978)	- 85 -
Abbildung 46: Jahresvergleich der Heterozygotie von <i>Nebria brevicollis</i>	- 86 -
Abbildung 47: Jahresvergleich der Polymorphismenrate von <i>Nebria brevicollis</i>	- 87 -
Abbildung 48: UPGMA-Clusterdiagramm für <i>Oxypselaphus obscurus</i> basierend auf den genetischen Distanzen nach NEI (1978)	- 89 -
Abbildung 49: UPGMA-Clusterdiagramm für <i>Platynus assimilis</i> basierend auf den genetischen Distanzen nach NEI (1978)	- 93 -
Abbildung 50: UPGMA-Clusterdiagramme der Jahre 2002 bis 2004 für <i>Platynus assimilis</i> basierend auf den genetischen Distanzen nach NEI (1978)	- 94 -
Abbildung 51: Produkt-Moment-Korrelation zwischen der Anzahl der gefangenen Individuenzahl pro 100 Fangtagen und der Polymorphismenrate von <i>Platynus assimilis</i>	- 96 -
Abbildung 52: Produkt-Moment-Korrelation zwischen der Fanghäufigkeit [%] und der Heterozygotie von <i>Platynus assimilis</i>	- 96 -
Abbildung 53: Jahresvergleich der Heterozygotie von <i>Platynus assimilis</i>	- 97 -
Abbildung 54: Jahresvergleich der Polymorphismenrate von <i>Platynus assimilis</i>	- 98 -

Abbildung 55: UPGMA-Clusterdiagramm für <i>Pterostichus anthracinus</i> basierend auf den genetischen Distanzen nach NEI (1978)	- 101 -
Abbildung 56: Produkt-Moment-Korrelation zwischen dem minimalen Uferabstand der Flächen und der 95%-Polymorphismenrate von <i>Pterostichus anthracinus</i>	- 102 -
Abbildung 57: Produkt-Moment-Korrelation zwischen der Fanghäufigkeit [%] von <i>Pterostichus anthracinus</i> und der 95%-Polymorphismenrate	- 103 -
Abbildung 58: Jahresvergleich der Heterozygotie von <i>Pterostichus anthracinus</i>	- 104 -
Abbildung 59: Jahresvergleich der Polymorphismenrate von <i>Pterostichus anthracinus</i>	- 105 -
Abbildung 60: Vergleich der Heterozygotie zwischen dimorphen und makropteren Laufkäferarten	- 107 -
Abbildung A1: Lage der südlichen Untersuchungsflächen	- 161 -
Abbildung A2: Luftaufnahme des nördlichen Oberrheins und Lage der dortigen Untersuchungsflächen	- 162 -
Abbildung A3: Bilder einiger Untersuchungsflächen	- 163 -

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Geographische Daten der einzelnen Probestellen	- 12 -
Tabelle 2: Charakterisierung der einzelnen Probeflächen anhand bestimmter Faktoren	- 16 -
Tabelle 3: Zeiträume der einzelnen Probenentnahmen	- 18 -
Tabelle 4: Kenndaten der Pegelstände Maxau und Mainz	- 19 -
Tabelle 5: Kenndaten der Pegelstände Oestrich und Bingen	- 20 -
Tabelle 6: Verwendete Gefährdungskategorien	- 22 -
Tabelle 7: Einteilung der Größenklassen nach HEYDEMANN (1964)	- 24 -
Tabelle 8: Anzahl und Herkunft der mittels RAPD-Methode untersuchten Laufkäferindividuen	- 30 -
Tabelle 9: Primersequenzen und Annealingtemperaturen der verwendeten RAPD-Primer	- 33 -
Tabelle 10: Abkürzungen der Artnamen	- 40 -
Tabelle 11: Vergleich der Diversitäten der Untersuchungsflächen FO und FW zwischen 2002 und 2005	- 53 -
Tabelle 12: Vergleich der Diversitäten der Untersuchungsflächen IN und GH zwischen 2002 und 2005	- 55 -
Tabelle 13: Häufigste Arten und Dominanzindex der sieben Daueruntersuchungsflächen	- 57 -
Tabelle 14: Vergleich der Rekonenschen Zahl zwischen den sieben Daueruntersuchungsflächen	- 58 -
Tabelle 15: SÖRENSEN-Quotient und Ähnlichkeitsindex nach WAINSTEIN	- 59 -
Tabelle 16: Ergebnisse des Chi ² -Tests auf Gleichverteilung der männlichen und weiblichen Individuen einer Fläche	- 75 -
Tabelle 17: Vergleich der Artenzusammensetzung durch Ähnlichkeitsindices	- 77 -
Tabelle 18: Paarweiser Vergleich der Allelfrequenzen der neun Populationen von <i>Agonum afrum</i> nach RAYMOND&ROUSSET (1995) mit Gesamtdaten und 95%-Kriterium (I)	- 78 -
Tabelle 19: Paarweiser Vergleich der Allelfrequenzen der neun Populationen von <i>Agonum afrum</i> nach RAYMOND&ROUSSET (1995) unter 95%-Kriterium (II)	- 78 -
Tabelle 20: Genetische Distanzen und Identitäten nach NEI (1978) der Art <i>Agonum afrum</i>	- 79 -
Tabelle 21: Heterogenität der <i>Agonum afrum</i> -Populationen	- 81 -
Tabelle 22: Paarweiser Vergleich der Allelfrequenzen der sieben Populationen von <i>Nebria brevicollis</i> nach RAYMOND&ROUSSET (1995) mit Gesamtdaten und 95%-Kriterium (I)	- 83 -
Tabelle 23: Paarweiser Vergleich der Allelfrequenzen der sieben Populationen von <i>Nebria brevicollis</i> nach RAYMOND&ROUSSET (1995) unter 95%-Kriterium (II)	- 83 -
Tabelle 24: Genetische Distanzen und Identitäten nach NEI (1978) der Art <i>Nebria brevicollis</i>	- 84 -
Tabelle 25: Heterogenität der <i>Nebria brevicollis</i> -Populationen	- 85 -
Tabelle 26: Paarweiser Vergleich der Allelfrequenzen der 14 Populationen von <i>Platynus assimilis</i> nach RAYMOND&ROUSSET (1995) mit Gesamtdaten und 95%-Kriterium (I)	- 90 -
Tabelle 27: Paarweiser Vergleich der Allelfrequenzen der 14 Populationen von <i>Platynus assimilis</i> nach RAYMOND&ROUSSET (1995) unter 95%-Kriterium (II)	- 91 -

Tabelle 28: Genetische Distanzen und Identitäten nach NEI (1978) der Art <i>Platynus assimilis</i>	- 92 -
Tabelle 29: Heterogenität der <i>Platynus assimilis</i> -Populationen	- 95 -
Tabelle 30: Paarweiser Vergleich der Allelfrequenzen der 7 Populationen von <i>Pterostichus anthracinus</i> nach RAYMOND&ROUSSET (1995) mit Gesamtdaten und 95%-Kriterium (I)	- 99 -
Tabelle 31: Paarweiser Vergleich der Allelfrequenzen der 7 Populationen von <i>Pterostichus anthracinus</i> nach RAYMOND&ROUSSET (1995) unter 95%-Kriterium (II)	- 99 -
Tabelle 32: Genetische Distanzen und Identitäten nach NEI (1978) der Art <i>Pterostichus anthracinus</i>	- 100 -
Tabelle 33: Heterogenität der <i>Pterostichus anthracinus</i> -Populationen	- 102 -
Tabelle 34: Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) aller untersuchten Laufkäferarten	- 106 -
Tabelle 35: Ergebnisse des MANN-WHITNEY-U-Tests zwischen der Heterogenität und den verschiedenen ökologischen Gruppierungen der Laufkäfer	- 107 -
Tabelle A1: Geographische Distanzen (Luftlinie) zwischen den einzelnen Untersuchungsflächen [km]	- 164 -
Tabelle A2: Tägliche Pegelstände der Pegel Bingen und Maxau [cm]	- 165 -
Tabelle A3: Tägliche Pegelstände der Pegel Mainz und Oestrich [cm]	- 167 -
Tabelle A4: Einteilung der nachgewiesenen Laufkäferarten in Rote Listen und ökologische Gruppen	- 173 -
Tabelle A5: Beschreibung der genetisch untersuchten Individuen der Art <i>Agonum afrum</i>	- 175 -
Tabelle A6: Beschreibung der genetisch untersuchten Individuen der Art <i>Nebria brevicollis</i>	- 178 -
Tabelle A7: Beschreibung der genetisch untersuchten Individuen der Art <i>Oxypselaphus obscurus</i>	- 181 -
Tabelle A8: Beschreibung der genetisch untersuchten Individuen der Art <i>Platynus assimilis</i>	- 185 -
Tabelle A9: Beschreibung der genetisch untersuchten Individuen der Art <i>Pterostichus anthracinus</i>	- 191 -
Tabelle A10: Ergebnisse des MANN-WHITNEY-U-Tests zwischen verschiedenen abiotischen Faktoren und den ökologischen Gruppierungen der Laufkäfer	- 194 -
Tabelle A11: Ergebnisse der Produkt-Moment-Korrelation zwischen verschiedenen abiotischen Faktoren und den ökologischen Gruppen der Laufkäfer	- 195 -
Tabelle A12: Ergebnisse der Produkt-Moment-Korrelation zwischen den Kenndaten der Pegelstände im Sommer und den ökologischen Gruppen der Laufkäfer	- 196 -
Tabelle A13: Ergebnisse der Produkt-Moment-Korrelation zwischen den Kenndaten der Pegelstände im Winter und den ökologischen Gruppen der Laufkäfer	- 197 -
Tabelle A14: SÖRENSEN-Quotient und Ähnlichkeitsindex nach WAINSTEIN der Jahre 2002 bis 2005	- 198 -
Tabelle A15: Ergebnisse der Produkt-Moment-Korrelation zwischen den Kenndaten der Pegelstände im Sommer und der Heterogenität der Laufkäfer	- 199 -

Tabelle A16: Ergebnisse der Produkt-Moment-Korrelation zwischen den Kenndaten der Pegelstände im Winter und der Heterogenität der Laufkäfer	- 200 -
Tabelle A17: Artenliste und Fanghäufigkeiten der Untersuchungsfläche Fulderaue (W) (FW)	- 201 -
Tabelle A18: Artenliste und Fanghäufigkeiten der Untersuchungsfläche Fulderaue (O) (FO)	- 203 -
Tabelle A19: Artenliste und Fanghäufigkeiten der Untersuchungsfläche Winkeler Aue (W)	- 204 -
Tabelle A20: Artenliste und Fanghäufigkeiten der Untersuchungsfläche Gaulsheim (GA)	- 206 -
Tabelle A21: Artenliste und Fanghäufigkeiten der Untersuchungsfläche Ingelheim / IN (IN)	- 207 -
Tabelle A22: Artenliste und Fanghäufigkeiten der Untersuchungsfläche Ingelheim / GH (GH)	- 209 -
Tabelle A23: Artenliste und Fanghäufigkeiten der Untersuchungsfläche Mombach (MO)	- 210 -
Tabelle A24: Artenliste und Fanghäufigkeiten der Untersuchungsflächen Rüdesheimer Aue (R), Ilmenaue (I), Winkel-Geisenheim (WG) und Erbach (E) im Jahr 2002	- 211 -

