

## Arthropoden im Hochwassergenist von Flüssen

Von

MARTIN BONESS, Bergisch-Neukirchen

Arthropoden verfügen über eine Fülle von Ausbreitungsmöglichkeiten. Am eindrucksvollsten ist ihre Fähigkeit, sich auf dem Luftwege über erhebliche Entfernungen aktiv fortzubewegen oder passiv verfrachten zu lassen. Entsprechend groß ist die Zahl der Publikationen über Insektenwanderungen und „Luftplankton“. Relativ dürftig sind dagegen die Kenntnisse über die Bedeutung der laufenden Fortbewegung am Boden, gut untersucht wiederum die passive Verschleppung durch den Menschen mit Fahrzeugen, Gütern und Pflanzen sowie der epizoische und endozoische Transport — etwa durch Zugvögel.

Das Wasser als Transportmittel hat hauptsächlich im marinen Bereich Beachtung gefunden — so in der Diskussion um Fragen einer weiträumigen, selbst transozeanischen Verdriftung und durch Beobachtungen zur „anemohydrochoren“ Ausbreitung auf dem Wasser niedergegangener fliegender Insekten (Palmén 1944). Daß Arthropoden und mehr noch Pflanzen „mit den Flüssen in die Ebene herabsteigen“, wird in fast jeder faunistischen und floristischen Arbeit festgestellt. Oft erwähnt wird dabei die Ablagerung montaner Coleopteren im Flußgenist.

Angaben über die hierbei beteiligten Gliedertiere insgesamt fehlen jedoch bis heute. Nachdem erste Stichproben eine überraschende Fülle von Angehörigen verschiedener Gruppen zu Tage förderten, nahm ich von 1955 bis 1973 fast alljährlich Proben wechselnden Umfangs von Hochwassergenist. Dabei wurden zwei Orte über die gesamte Zeit verfolgt: das rechte Rheinufer zwischen Köln-Flittard und Leverkusen (22 Ablagerungstermine in 10 Jahren) und das linke Ufer der Wupper beim Austritt aus dem bergischen Hügelland in die Rheinniederung unterhalb Bergisch-Neukirchen, Ortsteil Imbach (26 Termine in 12 Jahren).

Hinzu kamen Stichproben von einigen weiteren Orten am Mittel- und Niederrhein zwischen Kaub und Rheinhausen und aus dem Bereich seiner Nebenflüsse: Mittleres Ahrtal; die Sieg mit einigen Zuflüssen; Bäche am Ostrand der Eifel im Einzugsgebiet der Erft; mehrere Zuflüsse der Wupper im Bergischen Land; die Elz kurz vor ihrer Einmündung in den Neckar. In Norddeutschland kamen einige Fließgewässer im unteren Wesergebiet hinzu, ferner von der oberen Donau im Raum Fridingen-Beuron erst im Hochsommer entnommene, aber an Hand von leeren Puparien etc. noch

weitgehend auswertbare Proben, sowie Material von sommerlichen Überflutungen.

Ausgeprägte Hochwasserwellen mit entsprechend starkem Genistransport treten in diesem Gebiet vorwiegend in den Winter- und Vorfrühlingsmonaten zwischen Dezember und März/April auf. Die insgesamt 85 Einzelproben von allen Gewässern verteilen sich nach dem Datum der Entnahme wie folgt: Oktober 5, November 3, Dezember 3, Januar 10, Februar 22, März 21, April 13, Mai 5, Juni 3. Im Mai und Juni handelte es sich ausschließlich um Ablagerungen aus den vorhergehenden Monaten. Auch sonst wurden die Proben oft erst einige Zeit nach ihrer Ablagerung entnommen oder das gleiche Material über einen längeren Zeitraum hinweg wiederholt aufgesucht.

Sommerliche Hochwasserwellen, etwa nach Gewittern oder anhaltenden Regenperioden, führten nur dann vergleichbares Genist, wenn dabei gemähte Wiesen und andere offene Flächen überflutet wurden — so am 24. 6. 1973 im Tal der Bära oberhalb ihrer Mündung in die Donau bei Fridingen. Unter den lebenden Arthropoden dominierten dabei Coleopteren der Ufer- und Wiesenfauna und deren Larven, gefolgt von Ameisen und Collembolen, während andere Gruppen wie Aphiden und Lepidopterenlarven den Transport nicht zu überleben pflegten und Ruhestadien fast fehlten.

Nach Rapoport und Sanchez (1963) treibt auf der Oberfläche von Fließgewässern außerdem ständig eine beachtliche Zahl von lebenden Insekten, Spinnen und anderen terrestrischen Arthropoden, die von der Vegetation herabgefallen oder aus der Luft niedergesunken sind. Sie treten jedoch, zum Unterschied von den bekannten Spülsäumen anemo-hydrochor angereicherter Insekten, kaum jemals augenfällig in Erscheinung. In der Folge wird nur der Winter- und Frühlingsaspekt berücksichtigt.

Ausmaß und Zusammensetzung der Ablagerungen wechseln in weiten Grenzen. Als Beispiele für eine besonders üppige Ausbildung mögen Schätzungen vom extremen Spätwinterhochwasser 1970 dienen: am 29. 2. 1970 waren am Rhein unterhalb Köln-Flittard auf dem Gipfel der Hochwasserwelle an einer mit Gebüsch durchsetzten befestigten Uferstrecke von 150 Metern Länge ca. 100 qm mit schwimmenden Genistmassen bedeckt. Nach dem Rückgang der Flut lagerten auf dem gleichen Abschnitt in Streifen und lokalen Anhäufungen etwa 140 qm Genist mit einer mittleren Schichtdicke von 5—10 cm, gleich ca. 10 Kubikmeter Lockermaterial. Dieses setzte sich zu schätzungsweise 60 % aus groben Holzteilen zusammen (Baumstämme, Äste, Bretter), zu etwa 35 % aus sonstigen größeren Pflanzenteilen (Halme, Stengel, Blätter, Zweigstücke) und zu rund 5 % aus Feinmaterial von wenigen Zentimetern Länge und 1—2 cm Durchmesser an abwärts (Sämereien, Knospen, Stengelbruchstücke, Schneckenschalen). In dieser Fraktion sammelt sich auch das Gros der mitgeführten Tiere; die Untersuchungen konzentrierten sich daher auf sie.

Nach Stichproben enthielt ein Liter dieses Materials ca. 600 Arthropoden aller Stadien (ohne Berücksichtigung von Eiern und von verborgen in Hohlräumen sitzenden Individuen). Bei ungefähr 500 Litern Feinmaterial entspricht das 300 000 Exemplaren: 2 000 auf jeden Meter Uferstrecke! Die Anzahl der Insekten- und Spinneneier, der meist in Halmen versteckten Milben

und sonstigen Benutzer von Hohlräumen liegt nochmals annähernd in der gleichen Größenordnung.

Noch weitaus eindrucksvollere Ablagerungen hinterließ das entsprechende Hochwasser der Wupper vom 27. 2. 1970 am Flußknie unterhalb Bergisch Neukirchen. Am Rande und im Innern eines von der Flut durchströmten Auwaldes wurden auf über 100 Metern Breite und 150 Metern Tiefe Genistwälle bis zu 0,5 m Höhe (lokal ausnahmsweise sogar bis 1,5 m) abgesetzt, deren Rauminhalt im frischen, lockeren Zustand 100—150 cbm betragen haben dürfte. Bei weitgehend anderer Zusammensetzung im Einzelnen war der Anteil des Feinmaterials zumindest nicht geringer als am Rhein. Mischproben aus den oberen Lagen des ersten Genistwalls ergaben pro Liter Feinmaterial ca. 500 freiliegende Arthropoden (ohne Eier); auf 5 000 Liter also größenordnungsmäßig 2,5 Millionen. In beiden Fällen wurden die Proben während der Ablagerung und an den unmittelbar folgenden Tagen entnommen, so daß bei der herrschenden kühlen Witterung keine nennenswerten Veränderungen durch Ab- und Zuwanderungen anzunehmen waren.

Die dominierenden Arten erreichen stets mehrere Prozente der Gesamtzahl, sind also mit Tausenden und Zehntausenden von Exemplaren vertreten; doch auch für relativ spärlich vorkommende Arten bestehen selbst bei Annahme hoher Ausfälle durch Beschädigungen, Raubfeinde, ungünstige Witterung und ungeeignete lokale Bedingungen gute Chancen für die Begründung einer Population aus angeschwemmten Stücken.

Bevorzugte Plätze für die Ausbildung reicher Ablagerungen sind Flußbiegungen auf der Prallseite mit flachem Ufer; überschwemmte Wiesenflächen; Stillzonen hinter vorspringenden Uferpartien, Brücken und Bäumen.

Auch in Jahren mit nur schwachem Hochwasser kommen noch beachtliche Mengen zusammen, so auf den gleichen Uferstrecken von Rhein und Wupper Ende Januar 1971 grob geschätzt jeweils 1 cbm Genist mit etwas höherem Feinanteil, in denen 30 000 bzw. 25 000 Exemplare geschätzt wurden. Im Gegensatz zu schweren Hochwassern erfolgt dabei eine starke Konzentration auf begrenzte Partien, die über Jahre hinweg gleich bleiben. Kleine Ablagerungen — etwa in Strudelöchern — finden sich auch an den freien Strecken aller Flußufer regelmäßig. Gelegentlich kommt es auch zur Ausbildung besonders feiner Genistfraktionen, in denen noch eine weitaus stärkere Anreicherung von Arthropoden stattfindet — so am landseitigen Rande schwimmender Genistdecken und um lokale Hindernisse.

Übrigens können sich auch am Meeresstrand unter bestimmten Bedingungen Ablagerungen ausbilden, die fast ausschließlich aus terrestrischem Material bestehen und weitgehend die gleichen Tiergruppen in ähnlichen Mengenverhältnissen enthalten, bei allerdings teilweise abweichendem Artenbestand. Nach Aufsammlungen aus Nordjütland vom März 1967 kann dies geschehen an geschützten Flachküsten durch Überflutung ausgedehnter Strandwiesen (so am Damm zur Insel Kaloe nördlich Aarhus). Ferner ist eine Einschwemmung durch Fließgewässer möglich (als Beispiel: Ablagerungen nahe der Mündung der Moelle-Aa bei Femmoeller an der Bucht von Ebeltoft). Auch eine Verfrachtung längs der Strandlinie kommt vor (beobachtet an Material vom Ausfluß des Bogens-Sees südlich Femmoeller, das in Menge mehrere hundert Meter entfernt am Beginn einer Steilküste wieder abgesetzt wurde.)

Eine quantitative Auslese von Stichproben der bereits erwähnten Genistmassen an Rhein und Wupper im Spätwinter 1970 ergab ca. 1 000 Exemplare (ohne Berücksichtigung der im Innern von Pflanzenteilen etc. verborgenen Formen). Davon entfielen auf Dipteren: 57,0 %; Hymenopteren: 20,0 %; Colepteren: 13,3 %; sonstige Insekten: 3,5 %; Milben 5,6 %; übrige Arthropoden 0,6 %.

Läßt man aus solchem Genist die darin enthaltenen Arthropoden ohne vorherige Auslese auswandern und schlüpfen, verschiebt sich diese Zusammensetzung erheblich.

Die folgende Übersicht bringt die entsprechenden Werte für Rhein und Wupper 1970 und in der zweiten Spalte das Mittel aus 10 anderen Proben von verschiedenen Orten und Jahren („Mischprobe“).

	Rhein + Wupper (1970)	Mischprobe
Individuenzahl	1360	1740
Diptera	11,0 %	15,7 %
Hymenoptera	50,5 %	52,0 %
Coleoptera	10,5 %	9,8 %
sonstige Insekten	14,0 %	9,2 %
Milben	11,5 %	10,5 %
sonstige Arthropoden	2,5 %	2,8 %

Für diese Verschiebungen in den Zahlenverhältnissen sind methodische Ursachen vermutlich nur in ganz bescheidenem Umfang verantwortlich (bei so verschiedenartigen Gruppen ist es unvermeidlich, daß einerseits die Auslese nicht alle von ihnen gleich vollständig erfaßt, andererseits der Aufzuchterfolg unterschiedlich ausfällt). Weitaus bedeutender sind zwei andere Phaenomene: bei der direkten Auslese werden Eier im Pflanzengewebe und im Inneren von Stengeln nicht erfaßt; aus ihnen schlüpfen hauptsächlich Zikaden, Wanzen und Spinnen; in geringerem Ausmaß kommt die Auswanderung dort verborgener aktiver Stadien hinzu (Milben, Thysanopteren). Zweitens entlassen die Puparien und Kokons der Dipteren und anderer Gruppen zu einem hohen Prozentsatz parasitische Hymenopteren.

### Systematischer Überblick

Vor weiteren Betrachtungen ist es nötig, sich einen Überblick über die wichtigeren Glieder der „Genistfauna“ zu verschaffen. Eine erschöpfende Bestimmung aller auftretenden Arten erwies sich bald als aussichtslos, zumal sie größtenteils schwierigen und wenig bearbeiteten Gruppen angehören.

Die Bearbeitung von Spezialfragen, insbesondere der Wirtsverhältnisse von Parasiten und von lokalen und regionalen Besonderheiten, ist noch nicht abgeschlossen und wird fortgeführt. Ohne die bereitwillige Unterstützung durch Spezialisten wäre auch die Herausarbeitung der Grundzüge nicht möglich gewesen. Für die Bestimmung oder Überprüfung von Teilen der Ausbeute habe ich den folgenden Kollegen zu danken:

R. R. Askew, Manchester (Chalcidoidea); H. Casemir, Hüls (Arachnida); R. Dahl, Helsingborg (Ephyridae); W. Emeis, Flensburg (Sepsidae); M. Fischer, Wien (Braconidae); B. Herting, Ludwigsburg (Tachinidae, Drosophilidae); G. Höller, Leverkusen (Acari); K. Horstmann, Würzburg (Ichneumonidae); S. Jaekel, Heikendorf (Mollusca); K. Koch, Düsseldorf (Coleoptera); M. Mackauer, Burnaby (Aphidiidae p. p.); P. Ohm, Kiel (Neuroptera); U. Roessler, Bonn (Lepidoptera); F. Sick, Kiel (Anthomyidae); P. Stary, Prag (Aphidiidae p. p.); E. Titschack, Hamburg (Thysanoptera); M. v. Tschirnhaus, Kiel (Agromyzidae); I. Wall, Stockach (Diapriidae); Hella Wendt, Berlin (Chloropidae); H. Weiffenbach, Gießen (Tenthredinoidea); E. Gersdorf, Hannover, stellte zahlreiche determinierte Dipterenpuparien zur Verfügung; H. Ulrich, Bonn, verdanke ich Einblick in die Dipterenansammlungen des Museums Koenig für Vergleichszwecke.

*Araneina* (Spinnentiere): Unter Bedingungen, die eine nachträgliche Zuwanderung ausschließen, waren Spinnen als aktive Jugendstadien und besonders als Adulte nur schwach vertreten und fehlten oft ganz. Die relativ vielen Arten blieben durchweg vereinzelt, dabei überwogen Theridiidae, Linyphiidae und Micryphantidae, wie an Ufern und auf feuchten Wiesen üblich. Auch Eigelege waren spärlich.

*Opiliones* (Weberknechte): Aktive Stadien fehlten völlig; recht häufig jedoch schlüpfte Jungtiere aus Eigelegen im Inneren hohler Stengel (s. auch: Tischler 1967).

*Acari* (Milben): Wenn auch die verwendeten Sammelmethode für die Erfassung von Milben nicht optimal waren, kann es doch keinen Zweifel geben, daß sie nicht zu den durch Transport durch Hochwasser besonders geeigneten Formen gehören, zumindest als ungeschützt schwimmende aktive Stadien. Zwar sind lokal umgelagerte Materialien oft reich an ihnen, im typischen frischen Genist jedoch treten sie zurück. Größere Oribatei, daneben noch Parasitidae und andere Gamasides halten sich noch am besten, weit schlechter die zarteren Trombidiformes und Acarididae. Die letztgenannten Gruppen entwickeln sich allerdings manchmal in Anzahl aus im Material verborgenen Ruhestadien.

*Isopoda* (Asseln), *Diplopoda* (Tausendfüßler) und *Chilopoda* (Hundertfüßler) sind durchweg so selten vertreten, daß sich weitere Angaben erübrigen. Möglicherweise gehören sie zu den Gruppen, die vorwiegend auf die Benutzung von „Flößen“ angewiesen sind.

*Collembola* (Springschwänze): Obwohl Collembolen während der Vegetationszeit einen hohen Anteil an dem auf der Wasseroberfläche treibenden „Epineuston“ haben (Rapoport und Sanchez 1963), traten sie im frischen Genist völlig zurück — um so mehr, je weiter und intensiver es transportiert wurde. Das gelegentliche Erscheinen von Jugendstadien aus gelagertem Material weist auf die Mitführung von Eiern hin.

**Orthopteroidea:** Außer vereinzelt Eiern von Laubheuschrecken (*Conocephalus* spec.), die in Pflanzenteile versenkt werden und aus diesen schlüpfen, und noch seltener Eiern unbestimmter Acrididae fehlten Geradflügler völlig.

**Thysanoptera:** Bei den Blasenfüßen überwogen gramineenbewohnende Imaginalüberwinterer, die sich gerne unter Blattscheiden und in anderen Spalten und Ritzen verkriechen: *Limothrips cerealium*, *Chirothrips* spec., *Aptinothrips rufus* und *A. stylifer*. Nur vereinzelt fanden sich zoophage *Aeolothrips*-Arten und rindenbewohnende Phloeothripiden. Alle hielten sich fast immer in Pflanzenteilen auf. Niemals fielen sie zahlenmäßig ins Gewicht.

**Rhynchota, Heteroptera:** Imagines und aktive Jugendstadien von Wanzen kamen nur sehr spärlich vor (*Eurydema oleracea*, einige Miridae und Nabidae). Weit häufiger wurden Eilarven aus ins Pflanzengewebe eingestochenen Eiern erhalten, darunter Tingidae, Nabidae, Miridae und Anthocoridae.

**Homoptera, Cicadina:** Die Zikaden bieten ein ähnliches Bild wie die Wanzen: nur wenige Exemplare aktiver Stadien, jedoch in fast jeder Probe Schlupf aus Eiern in Stengeln und Blattstücken. Wie bei den Wanzen fanden sich Eier nach dem Zerfall von Pflanzengeweben häufig auch frei im Feinmaterial, entwickelten sich dann aber gewöhnlich nicht.

**Aphidoidea, Psylloidea, Coccoidea:** Blattläuse wurden nur in bescheidener Zahl aus frei flottierenden Wintereiern erhalten, die zumindest kurze Transporte ungeschädigt überstehen und normal schlüpfen. (Sehr häufig waren dagegen ihre von parasitischen Hymenopteren besetzten Mumien. Von Blattflöhen wurden überhaupt nur solche Mumien angetroffen). Da normalerweise nur tote Pflanzenteile im Genist auftreten, pflegten Schildläuse zu fehlen — abgesehen von ganz wenigen abgelösten Schilden mit Eiern.

**Neuroptera:** Die festen, kugelförmigen Kokons der Chrysopiden sind regelmäßige Erscheinungen im Genist. Unter 6 gezogenen Arten überwog *Chrysopa perla*. Daneben wurden nur noch wenige Exemplare von Hemerobiidae und Coniopterygidae erhalten.

**Lepidoptera:** Ungeschützte Schmetterlingspuppen und Raupen (Noctuidae, Geometridae, Nymphalidae) pflegen den Transport durch Hochwasser nicht zu überleben. Dagegen erhält man aus dem Inneren von Pflanzenteilen in erheblicher Artenzahl, aber stets nur geringer Individuenzahl Vertreter verschiedener Familien, die dort als Eier, junge Larven (Tortricidae, Geometridae, Noctuidae) oder Vorpuppen und Puppen verborgen waren. Gut transportfähig sind außerdem die stabilen Kokons oder Blattfutterale von *Adela*-, *Talaeporia*- und *Coleophora*-Arten und der Cochlidiide *Heterogenea asella*. Bei nur lokalen Umlagerungen kommen noch Gracilariidae und andere Blattminierer hinzu, die verpuppt im Fallaub überwintern.

**Coleoptera:** Im Gegensatz zu allen anderen Gruppen überwiegen bei den Käfern weitaus die Imagines — und so fanden sie seit jeher Beachtung. Ihr robuster, schlecht benetzbarer Chitinpanzer läßt sie unbeschadet auch weite Transporte überstehen, so daß immer wieder Berichte über Funde montaner Arten im Flachland oder das Auffinden anderer „Raritäten“ im Genist erscheinen. Dabei bleiben die „gewöhnlichen“ Arten meist unerwähnt. Koch (1968) führt in der „Käferfauna der Rheinprovinz“ für fast 100 Arten das Vorkommen im Genist oder die Verschleppung durch Hochwasser an, und bei entsprechender Ausdauer dürfte es kein Problem sein, diese Zahl auf ein Vielfaches zu erhöhen. Das ist nicht Ziel dieser Arbeit; jedoch ermöglicht die gute Kenntnis ihrer Systematik, Faunistik und Biologie einige Überlegungen am Beispiel der Käfer, die bei weniger gut erforschten Gruppen kaum möglich sind. Ein kleiner Teil der Ausbeute (6 Proben von 4 verschiedenen Gewässern) wurde quantitativ analysiert. Unter nur 283 Exemplaren waren bereits 95 Arten vertreten, wobei die Gattung *Atheta* nicht weiter aufgeschlüsselt wurde. Sie verteilten sich auf die wichtigsten Familien wie folgt:

	% der Individuen	% der Arten
Staphylinidae	56	32
Hydrophilidae	11	6
Curculionidae	10	19
Carabidae	5	14
Sonstige	19	29

Ähnliche Relationen wurden in zahlreichen weiteren Proben angetroffen. Ca. 15 % der Individuen waren Pflanzenfresser, etwa 30 % räuberische Carnivore, und gut 55 % Schizophage, die sich von zerfallenden Pflanzenteilen, Schimmelpilzen und deren Mikrofauna ernähren. Nur unter diesen gibt es typische Genistbewohner, die mit großer Regelmäßigkeit auftreten und das abgelagerte Material dauernd besiedeln, so Staphylinidae (*Oxytelus rugosus*, *Trogophloeus corticinus*, *Tachyporus hypnorum* und einige *Atheta*-Arten) und Hydrophilidae (*Cercyon flavipes*, *Megasternum boletophagum*). Zahlreiche, stark wechselnde Arten stellen die aus meist uferfernen Winterlagern eingeschwemmten Curculionidae, Chrysomelidae und Coccinellidae, die besonders nach der Schneeschmelze und bei extrem starkem Hochwasser am Winterende hervortreten.

**Diptera:** Bei der Durchsicht von Hochwassergenist stellen Puparien und Kokons von Dipteren mehr als die Hälfte aller frei auffindbaren Arthropoden. Bei örtlichen Umlagerungen erhält man noch dazu weitere Dipteren aus halbzersetztem Pflanzenmaterial.

Unter den **Nematocera** ist die Gattung *Mayetiola* (Cecidomyiidae) am besten an den Transport durch Wasser angepaßt. Ihre samenähnlichen Kokons stellen im Mittel über 10 % des gesamten ausgelesenen Materials. Einige weitere Gallmückenarten mit festen Kokons gehören ebenfalls zum Grundbestand der Genistfauna. Die saprophagen Formen dieser Familie (Campylomyzinae, Porricondyliinae) überstehen fast nur kleinräumige Verlagerungen in morschen Pflanzenteilen. Aus diesen pflegen dann auch in großer Zahl Sciaridae zu schlüpfen, sowie einzelne Vertreter anderer Mückenfamilien (Heleidae, Limnobiidae), die nur bei der Überflutung von Niederungswiesen etwas mehr hervortreten.

**Brachycera**, „Fliegen“, dominieren in fast allen Proben zumindest nach der Individuenzahl der Puparien. Andere Stadien fehlen meist. Stratiomyidae sind verbreitet, aber immer nur einzeln zu finden. Dagegen treten Dolichopodidae und Empididae, im Gegensatz zur bedeutenden Rolle, die sie auf Wiesen und an Ufern während der Vegetationszeit spielen, nur sehr selten auf. Die flachen, sehr leichten Puparien der Lonchopteridae fehlen selbst bei ganz schwachen Hochwasserwellen fast nie. Neben der gezogenen *Lonchoptera lutea* dürften noch weitere Arten vertreten sein. Die charakteristischen kantigen Puparien kleiner Phoridae sind ebenfalls regelmäßig in bescheidener Zahl zu finden; andere Arten schlüpfen hin und wieder aus toten Gehäuseschnecken. Ähnlich verbreitet, aber noch spärlicher erscheinen die bei Zikaden parasitierenden Pipunculidae.

Unter den Syrphidae überwiegen die zoophagen Syrphinae. Nach „Blattlausjahren“ können ihre Puparien recht häufig sein. Es dominieren *Syrphus vitripennis*, *Epistrophe balteata*, *Lasipticus pyrastris* und *Platychirus*-Arten. Auf überschwemmten Uferwiesen wurden auch einige Male überwinterte Larven zusammengeschwemmt. Aus Pflanzenteilen schlüpfte mehrmals *Neoascia podagrica* (Spheginiinae). Unparasitierte Puparien der schlammbewohnenden Eristalinae fehlten praktisch ganz.

Unter den **Schizophora** oder „höheren Fliegen“ überwiegen kleine Acalyptrata. Von diesen überragen die Agromyzidae alle anderen Familien bei weitem

sowohl an Formenfülle wie an Individuenzahl. Ihre ausgeprägte Wirtsspezifität ermöglicht Rückschlüsse auf die Herkunft des Genistmaterials. An der Spitze stehen Arten, die in Gräsern minieren (*Phytomyza milii*, *Ph. nigra*, *Agromyza albipennis*, *A. nigripes*, *Cerodonta* (*Poemyza*) spec., und viele andere). Häufig sind ferner Tiere von *Populus* (*Paraphytomyza tridentata* und Verwandte), Ranunculaceen (*Phytomyza ranunculi*), Umbelliferen (*Ph. obscurella*), *Urtica* (*Ph. flavicornis*) und *Cuscuta* (*Melanagromyza cuscutae*; *Cuscuta europaea* wächst verbreitet an Rheinböschungen und Altwässern). Andere Arten stammen von verschiedenen Compositengattungen, *Lamiaceen*, *Fabaceen*, *Chenopodiaceen* und *Equisetaceen*.

Die in der Mehrzahl ebenfalls phytophagen Chloropidae waren, gemessen an ihrer Häufigkeit auf Grasland aller Art, im Genist nur auffallend spärlich zu finden — wohl deshalb, weil sie überwiegend im Inneren lebender Pflanzen überwintern (Wendt 1968). Die Puparien — darunter etwas häufiger *Oscinella frit* — enthielten meist Parasiten. Von den nicht wenigen Arten, die im Imaginalstadium überwintern, wurden ebenfalls nur einzelne Exemplare gefunden.

Ephydridae stellten mit *Hydrellia griseola* — einem Blattminierer auf Gräsern — und den Bewohnern schlammiger Ufer *Discocerina obscurella*, *D. glaucella* und *Scatella stagnalis* die am zahlreichsten auftretenden Puparien überhaupt. Recht verbreitet waren ferner die Uferbewohner *Discocerina xanthocera*, *D. nigrithorax* und *Hydrina flavipes*.

Drosophilidae sind fast stets durch *Scaptomyza disticha* vertreten. Die Art entwickelt sich in alternden oder toten Blättern auf Wiesen und Äckern.

Auch Sepsidae sind meist vorhanden mit *Themira* (*Enicita*) *annulipes* vor *Th. putris* und *Th. minor*. Besonders die erste Art besiedelt zahlreich die Streuschicht von Ufern, Wiesen und Äckern.

Eine ähnliche Lebensweise haben die Borboridae. Von mehreren Arten sind einige kleine bis winzige Angehörige der Gattung *Limosina* generell verbreitet und gelegentlich recht häufig.

Andere Familien erscheinen nur vereinzelt mit wechselnden Vertretern — so Trypetidae, Lauxaniidae, Lonchaeidae (mehrfach *Spermatolonchaea viridana*), Pallopteridae, Anthomyzidae, Milichiidae, Heleomyzidae, Diastatidae, Sciomyzidae (gelegentlich in leeren Gehäusen größerer Schneckenarten).

Scatophagidae sind verbreitet, aber nur lokal zahlreich. Am regelmäßigsten treten *Scatophaga*-Arten auf (*Sc. stercoraria* und andere), seltener *Cordylura* spec. *Trichopalpus puncticeps* kann im Einzugsbereich kleiner, ruhiger Gewässer reichlich vorkommen. Weitere, zum Teil auch phytophage Arten spielen nur eine geringe Rolle.

Unter den vielerlei Muscidae und Anthomyidae erscheint *Delia platura*, ein polyphager und fast ubiquistischer Wurzelfresser, am regelmäßigsten und oft in Menge. Wiederholt und gelegentlich in Anzahl fanden sich ferner Puparien von *Hydrophoria ruralis*, *Hylemyia strigosa* und *Paregle radicum*; mehr zerstreut weitere Arten aus den Gattungen *Pegomyia*, *Phorbia*, *Phaonia*, *Anthomyia*, *Nupedia*, *Helina*, *Acroptena* und *Fannia*.

Tachinidae traten fast nur in Einzelexemplaren auf, etwas häufiger nur *Bessa selecta* (aus Blattwespenkokons) und *Sarcophaga* spec..

Hymenoptera: Beim Auslesen von Proben scheinen die Hautflügler hinter den Dipteren weit zurückzutreten; läßt man Proben schlüpfen, so nehmen sie mit großem Abstand die erste Stelle ein, weil besonders unter den Dipteren hohe Parasitierungsgrade verbreitet sind.

Symphyla wurden durch viele Tenthredinidenarten repräsentiert, die in ihren robusten Kokons den Transport ausgezeichnet überstehen. Dabei überwogen Arten aus der Ufervegetation, so von *Salix*: *Nematus bipartita*, *N. viridis*, *Pontania proxima* und *Heterarthrus microcephala*; von *Alnus*: *Nematinus bilineatus* und

*Croesus septentrionalis*; von Rosaceen (*Rubus*, *Spiraea*): *Pristiphora pallidiventris* und *Allantus tener*; von *Carex*: *Nematus clitellatus*; von Polygonaceen: *Nematus albipennis*.

**Aculeata:** Die zahlreichen Familien der Stechimmen fehlten entweder gänzlich oder waren äußerst selten; eine Ausnahme machten nur die bei Zikaden parasitierenden Dryinidae, deren fast kugelige und sehr zähe Kokons in fast allen Proben mit einigen Stücken wechselnder Arten auftraten.

**Terebrantia:** Mehr als die Hälfte aller durch Aufzucht erhaltenen Arthropoden stellten die Schlupf- und Gallwespen, darunter Braconidae: 39%, Chalcidoidea: 26%, Cynipoidea: 15%, Aphidiidae: 9%, Proctotrupeoidea: 6%; Ichneumonidae: 5%.

Die Ichneumonidae wiesen bei nur bescheidener Individuenzahl sehr viele Arten auf. Sie schlüpften etwa im gleichen Umfang aus Wirtspuppen wie aus ihren oft sehr festen eigenen Kokons (insbesondere Cryptinae aus den Gattungen *Hemiteles*, *Stibeutes*, *Tersilochus* und verschiedene Ophioninae). Insgesamt überwogen Cryptinae (ca. 70%) vor Ophioninae und Tryphoninae; Ichneumoninae und Pimplinae fehlten. Unter den aus ihren Wirten gezogenen Tieren nahmen Parasiten und Hyperparasiten von Dipteren den ersten Platz ein — so aus Syrphiden (*Diplazon laetatorius* und *D. tetragonus*, *Bathytrix ruficaudatus*, *Ethelurgus sodalis* und weitere Arten und Gattungen), *Phygadeuon*-, *Gelis*- und *Hemiteles*-Arten wurden aus den verschiedensten Fliegen gezogen sowie aus Kokons der Braconidengattung *Apanteles*. Als Primärwirte spielten daneben nur noch Tenthredinidae und Lepidoptera eine bescheidene Rolle.

Braconidae, die weitaus individuenreichste aller gezogenen Insektenfamilien, erschienen bis auf die Kokons einiger *Apanteles*-Arten nur aus ihren Wirten — fast durchweg Dipteren. Die ausschließlich auf diese spezialisierten Dacnusiinae, Alysiinae und Opiinae stellten zusammen fast 90% aller Exemplare. Die Fülle der Agromyzidenparasiten wurde noch nicht im Detail analysiert (unter vielen anderen *Dacnusa maculipes*, *D. faeroensis* etc., *Dapsilarthra balteata*, *Aspilota*, *Alysia* und *Chorebus spec.*). Aus der ebenfalls minierenden Ephydride *Hydrellia griseola* wurden unter anderen erhalten: *Opius irregularis* und *Gyrocampa affinis*; aus *Scaptomyza disticha*: *Tanycarpa bicolor*, *Aphaereta scaptomyzae*; aus *Themira annulipes*: *Pentapleura fuliginosa*; aus *Lonchoptera*: *Alloea*-Arten (siehe auch Fischer 1966). Noch überwiegend unbestimmt sind vielerlei Parasiten von Anthomyidae, Borboridae, Phoridae, Scatophagidae etc. Nur für wenige der gefundenen Brackwespen sind Käfer als Wirte bekannt (*Euphorus spec.*) oder Lepidopteren (*Apanteles*- und *Rogas*-Arten).

Aphidiidae: Blattlausmumien, die sich durch Befall mit Blattlausschlupfwespen bilden, gehörten zu den häufigsten Objekten im Anwurf. Sie stellten mindestens 12% aller ausgelesenen Arthropoden. Ursache für dieses weit überproportionale Auftreten dürfte neben ihrer besonders guten Schwimffähigkeit die eigentümliche Angewohnheit parasitierter Blattläuse sein, zur Bodenoberfläche hin abzuwandern (Behrendt 1968). Die auffallend vielen Arten sind als Parasiten der verschiedensten Blattläuse aus recht unterschiedlichen Biotopen bekannt. Häufigste Arten: *Ephedrus plagiator* (lebt bei koloniebildenden und blattrollenden Aphididae), *Lysephedrus validus* (bei Blattläusen von Pflanzen des Unterwuchses), *Aphidius ervi* (bei *Acyrthosiphon pisi* und Verwandten), *Trioxys angelicae*. (S. auch Stary 1966).

**Cynipoidea:** Cynipidae s. str., die eigentlichen „Gallwespen“, traten nur in geringer Zahl auf. Unter ihnen überwogen *Neuroterus quercusbaccarum* und andere Bewohner kleiner Eichengallen. Weit zahlreicher waren Alloxystinae, die als Hyperparasiten aus Aphidiidae in Blattlausmumien schlüpften (viele Arten von *Alloxysta* und *Phaenoglyphis*), oder aus Psylliden-Mumien (*Dilyta spec.*). Das Gros jedoch stellen Dipterenparasiten: einzelne Figitinae und Aspicerinae, sowie zahlreiche Eucoilinae). Überall gemein waren davon die kleinen *Kleidotoma*-Arten: *Kl. psiloides* aus *Limosina spec.* und verschiedenen Ephydridae, *Kl. tetratoma* aus *Scaptomyza disticha* und *Themira annulipes*; aus *Themira* schlüpften ferner *Kl. ruficornis*, aus *Scaptomyza Rhoptromeris heptoma*. Die vielen größeren Arten erreichten nur

geringe Zahlen; *Trybliographa*-Arten (*diaphana* und andere) aus Anthomyidae waren unter ihnen am verbreitetsten.

**Chalcidoidea:** Da neben gezogenen Erzwespen aus vielen Wirten noch Hunderte von Exemplaren aus unsortierten Proben bestimmt wurden, läßt sich von ihnen ein recht umfassendes Bild zeichnen. Auf Eulophidae und Pteromalidae entfielen fast 90% aller Individuen, etwa 10% auf Encyrtidae. Die übrigen Familien traten bis auf wenige Torymidae nicht oder nur in Einzelstücken auf. Parasiten (einschließlich Hyperparasiten) von Dipteren stellten auch bei ihnen 85–90% der Gesamtzahl. Dabei stammte der größte Teil aus Blattminierern. Unter den vielen Agromyzidenparasiten erschienen manche aus verschiedenen Wirten, so *Miscogaster maculata*, *Pediobius acantha* und *Chrysocharis melaenus* aus *Phytomyza*, *Cerodonta*- und *Paraphytomyza*-Spezies. Andere befielen daneben auch die minierende Ephyridie *Hydrellia griseola* (so *Scleroderma tarsale*). Mehrmals wurde aus dieser auch *Polycystus clavicornis* erhalten, weitere Parasiten hatte sie mit *Scaptomyza* spec. gemeinsam (*Chrysocharis chilo*). Dagegen besaßen die Gallmücken der Gattung *Mayetiola* einen getrennten Parasitenkomplex (*Eupteromalus hemipterus*, *Meraporus graminicola*, *Pediobius epigonus*, *Tetrastichus*-Arten). Wirte aus dem bodennahen Bereich lieferten nur wenige Erzwespen abweichender systematischer Stellung (z. B. *Spalangia erythroma* aus *Themira annulipes* (Sepsidae)). Recht zahlreich fanden sich daneben noch Blattlausparasiten (*Asaphes suspensus*, *A. vulgaris*, *Aphelinus varipes*) und Feinde von Psylliden (*Cercobelus jugatus*, *Psyllaephagus* spec.). Aus Lepidopteren, Coleopteren und Tenthrediniden stammten nur sehr wenige Exemplare. Die in Insekteiern lebenden Mymaridae waren selten.

**Proctotrupoidea:** häufig fanden sich nur *Lygocerus*-Arten (Blattlaus-Hyperparasiten), daneben noch öfter diverse in Dipteren parasitierende Ceraphronidae und einzelne Diapriidae (wiederholt *Loxotropa tritoma*), Platygasterinae (aus Gallmücken) und Scelioninae.

### Analyse und Diskussion

Die Herkunft der Genistfauna läßt sich nur in großen Zügen angeben: zu viele Arten sind noch unbestimmt, viele andere weitgehend ubiquitistisch oder in ihren Ansprüchen ungenügend bekannt. Insbesondere nach der Individuenzahl überwiegen jedoch deutlich Tiere feuchter, offener Lebensräume (Wiesen, Ufervegetation, feuchte Äcker), während aquatische Formen fast ganz fehlen und auch semiaquatische nur spärlich auftreten. Bewohner von Laub- und Nadelwald, von Felsgelände und Trockenhängen sind je nach dem Einzugsgebiet in geringerer Zahl ebenfalls vertreten. Gute Indikatoren stellen die reichlich auftretenden Molluskenschalen: auch bei ihnen dominieren Arten, die für offenes Gelände typisch sind (Ufer, Wiesen, Raine, Felder), während Wald- und Felsbewohner zurücktreten. Samen und Früchte fehlen nie und können die Hauptmasse feiner Ablagerungsfractionen bilden. Unter ihnen stehen an der Spitze Ufer- und Auwaldpflanzen (*Carex!*, *Alnus!*) und Gruppen, die ihre Hauptverbreitung auf Ruderalflächen und offenem Boden haben (*Polygonum!*, *Rumex*, *Chenopodium!*, *Stellaria media*, *Capsella bursa pastoris*, *Euphorbia peplus*). Recht häufig ist stets *Crataegus*, im Gebiet bezeichnend für offene Gebüsche und Wegränder. Die vielerlei Gramineen und Compositen weisen meist auf Wiesen und Ruderalflächen hin. An der Wupper machten sich die bewaldeten Steilhänge durch reichliches Vorkommen von Buchen-, Hainbuchen- und Vogelkirschensamen bemerkbar.

Betrachtet man die Genisttiere im Hinblick auf ihre Bindung an die Schichten ihres Heimatbiotops, so überwiegen Arten, die in der niederen Gras- und Krautschicht oder auf der Bodenoberfläche leben. Auch Strauch- und Baumbewohner sind nicht selten, soweit sie mit dem Laub herabfallen oder die Bodenstreu zur Verpuppung und als Winterlager aufsuchen. Echte Bodentiere hingegen treten zurück. Offensichtlich nimmt das abfließende Wasser hauptsächlich Material aus den lockeren obersten Bodenschichten mit, bevorzugt von offenen oder halboffenen Standorten. Ideale Bedingungen hierfür ergeben sich, wenn eine schnell verlaufende Schneeschmelze in Regenfälle übergeht.

In modellhafter Klarheit ließ sich dieser Vorgang 1953 an abflußlosen Senken eines Stoppelfeldes mit Rotkleeuntersaat auf Lehm bei Kiel beobachten. Die dort zusammengeschwemmten Säme enthielten viele typische Flußgenistobjekte: Puparien von *Themira annulipes*, *Lonchoptera lutea*, Agromyziden, Syrphiden, Musciden, *Scatophaga stercoraria* und *Limosina*; *Mayetiola*-Kokons, Blattlausmumien, und Käfer aus den Gattungen *Oxytelus*, *Tachyporus*, *Philonthus*, *Cercyon* und *Bembidion*: ein relativ kleiner, aber sehr charakteristischer Ausschnitt der dortigen Fauna (Boneß 1958).

Ordnet man die ausgelesenen Objekte ohne Rücksicht darauf, was aus ihnen schlüpft (und unter Vernachlässigung derer, die noch in Pflanzenteilen verborgen sind), so ergibt sich folgende quantitative Gliederung nach der Ernährungsweise: Phytophage im engeren Sinne 47 %, Schizophage 27 %, Parasiten 21 %, Episiten 5 %. Pflanzenfresser stellen also auf dieser Basis das größte Kontingent — und unter ihnen überwiegen wieder bei weitem Formen mit endophytischer Entwicklung (Blatt- und Stengelminierer, Halmfliegen, Gallmücken). Freilebende Pflanzenfresser mit beißenden Mundwerkzeugen sind nur mäßig vertreten, Pflanzensauger fast nur im Eistadium.

Die zahlenmäßige Gliederung der durch Aufzucht erhaltenen Tiere jedoch ist völlig anders und entspricht in keiner Weise der üblichen Zusammensetzung von Lebensgemeinschaften: auf die Zoophagen entfallen fast 70 % aller Individuen, auf die Phytophagen nur gut 30 % — je zur Hälfte Macrophytenfresser und Schizophage. Ursache hierfür ist der extrem hohe Anteil der Parasiten in Gestalt von Schlupfwespen, die allein etwa 55 % der Gesamtzahl ausmachen. Quantitative Angaben über den Grad der Parasitierung sind auf einer methodisch so unsicheren Grundlage recht willkürlich; bei manchen Gruppen — so Syrphidae, Agromyzidae, Lonchopteridae, *Scaptomyza* — ist ihr Übergewicht über die erhaltenen Wirte jedoch fast stets so groß, daß es kaum anders erklärt werden kann als durch eine Bevorzugung bei der Verfrachtung — sei es durch oberflächennähere Verpuppung im Boden, bessere Schwimmfähigkeit etwa durch geringeres Gewicht, oder geringere Empfindlichkeit. Selbst manche häufigen Puparien konnten bisher nicht genau eingeordnet werden, weil aus ihnen nur Parasiten erhalten wurden!

Entsprechende Aufschlüsselungen nach Artenzahlen erübrigen sich: einerseits sind die Gruppen sehr ungleich gründlich durchgearbeitet, andererseits ließe sich die Liste durch neue Proben und Fundorte fast uferlos weiter verlängern. Ein starkes Überwiegen der parasitischen Hymenopteren ist jedoch auch hierbei sehr wahrscheinlich.

Daß die zurückgelegten Strecken recht groß sein können, bezeugen schon die bekannten Funde montaner Coleopteren im Flachland. Gelegentlich traten Nadelholzbewohner kilometerweit vom nächsten möglichen Entwicklungsort auf. Die Hauptmasse der Ufer- und Genisttiere bleibt sich jedoch den ganzen Flußlauf außerhalb des Gebirges gleich und läßt daher keine Rückschlüsse zu.

Eine entscheidende Rolle für die Zusammensetzung des Genistes spielt die Eignung zum Transport durch Wasser. Für das freie Schwimmen sind Puparien und feste Kokons eindeutig am besten gerüstet, gefolgt von robusten, unbenetzbaren Imagines (Oribatiden, Coleopteren, einige Wanzen). Dagegen sind Larven, soweit sie keine festen Gehäuse anfertigen, dieser Beanspruchung kaum gewachsen, und Eier reisen überwiegend im Pflanzengewebe oder in Hohlräumen. Als Beispiel, das sich ohne wesentliche Verschiebungen fast überall bestätigen ließ, die Zusammensetzung der zu Anfang erwähnten quantitativen Ausleseproben von Rhein und Wupper vom Winterende 1970: Adulte 18,9 %; Puppen, Puparien, Kokons 75,7 %; aktive Jugendstadien 2,8 %; Eier 2,6 %. Das Schlüpfresultat unsortierten Materials enthält auch verborgene und endophytische Formen und läßt dadurch Rückschlüsse auf die tatsächliche Bedeutung der verschiedenen Stadien als Transportmittel zu. Dabei wird die Rolle der Eier deutlicher: die errechneten Werte betragen für Adulte 11 %, Puparien etc. 73 %, aktive Jugendstadien 6 % und Eier 10 %. Besonders für die Imagines dürften sich die niedrigen Wassertemperaturen günstig auswirken.

Sehr bezeichnende Unterschiede ergeben sich zwischen Umlagerungen von vorwiegend örtlichem Charakter — etwa bei seichten Überflutungen von breiten Wiesenniederungen und Auwäldern — oder hinter Altwässern mit nur noch geringer Strömung einerseits und dem Transport über größere Strecken durch frei fließende Gewässer auf der anderen Seite.

Im ersten Falle finden sich noch recht zahlreiche Insektenlarven (Syrphiden, diverse Diptera Nematocera, Carabidae, Staphylinidae), dazu streubewohnende Collembolen in verschiedenen Stadien, sowie Adulte und Jugendstadien von Spinnen. Nach längeren Transporten treten diese Formen alle nur noch vereinzelt im Schutze hohler Pflanzenteile auf. Auch das Pflanzenmaterial wird in entsprechender Weise „ausgelesen“: morsche, halb zersetzte Holz- und Blattstücke verschwinden, und mit ihnen ihre typischen Besiedler: Sciaridae, Mycetophilidae, saprophage Cecidomyidae. Größere treibende Gegenstände, die als Floß genutzt werden könnten, spie-

len zumindest keine wesentliche Rolle. Auch spezielle Transportmittel haben nur eine geringe Bedeutung. So schlüpfte aus den sehr zahlreichen leeren Schneckengehäusen nur selten etwas, und dann handelte es sich meist um spezielle Schneckenfresser in den Schalen der nur vereinzelt vertretenen größeren Arten. Nach Schiefferdecker (1965) kann deren Bedeutung als Winterquartier an stehenden Gewässern jedoch erheblich sein!

Noch bewohnte Gallen sind zwar in vielen Proben vertreten, jedoch nur selten in größerer Zahl. Häufig findet man sie in kleinsten, zum Teil temporären Rinnsalen in nächster Nähe des Herkunftsgebietes.

Bei langsamen Abschmelzen einer leichten Schneedecke oder nach anhaltenden, aber sanften Regenfällen erfolgt nur eine geringe Einschwemmung. Es überwiegt besonders leichtes Material: Grashalme, leere Puparien, Blattlausmumien mit Aphidiiden und Hyperparasiten.

Schwach ausgeprägte Hochwasserwellen hinterlassen oft ein derart stark veröltes Material, daß die meisten Puparien nicht mehr ihre Entwicklung beenden. Es schlüpfen fast nur noch bereits fertig entwickelte Bewohner dickwandiger Gallen, Knospen und Fruchtstände.

Bei zu starkem Gefälle kommt es kaum zur Entmischung des mitgeführten Materials und zu lokalisierten Ablagerungen — so fast überall an der oberen Ahr.

Genistsäume aus den Vorjahren oder von früheren Hochwasserperioden des gleichen Winters werden teils lokal umgelagert, teils erneut verfrachtet.

Als Versteck und Deckung sind die Ablagerungen zunächst ohne Bedeutung — ganz im Gegensatz zum Strandanwurf (Dürkop 1933). Eine dauernde Besiedlung erfolgt erst im Laufe des folgenden Frühjahrs und Sommers. Sie geht offensichtlich zum großen Teil von Individuen aus, die bereits bei der Ablagerung im Genist enthalten waren, bleibt aber bescheiden und unspezifisch.

Das Genist wird, besonders zu Anfang, gern von Vögeln durchsucht (Stare, Sperlinge, Amseln etc.).

Der Schlupferfolg, unter Einbeziehung der Parasiten, variiert sehr — auch zwischen einander nahestehenden Objekten. Als Ursache hierfür kommen neben Schädigungen beim Transport auch Einflüsse vor der Verfrachtung und nach dem Eintragen in Frage. Eine besonders hohe Schlupfrate findet sich bei einigen typischen Ufertieren. An der Spitze steht die Ephyride *Discocerina obscurella* mit über 90 %; um 60 % liegen *Themira annulipes* (Sepsidae) und die Syrphidae (Syrphinae), um 55 % die Agromyzidae. *Hydrellia griseola* erreicht ca. 40 %. Auf etwa 30 % kommen: *Mayetiola* spec., Aphidiidae, Lonchopteridae; *Themira putris* — Puparien entlassen nur zu knapp 10 % Fliegen oder Parasiten.

Aus Material vom Beginn des Winters schlüpfen bei sofortigem Warmstellen deutlich weniger Insekten. Vermutlich ist bei einigen Arten die Mindestdauer der

zur Brechung der Diapause benötigten Abkühlungsperiode dann noch nicht erreicht. Der Schlupf zieht sich über mehrere Wochen hin und beginnt mit Gruppen, die unter den Vorfrühlungstieren vorherrschen (gallicole Cynipiden; Phoridae, Borboridae, Scatophagidae) und endet mit gewissen erst spät auftretenden Phytophagen (so einigen Agromyzidae) und deren Parasiten. In sehr spät eingetragenen Proben sind nur diese noch anzutreffen.

Ob die Aufgliederung der Genistfauna nach ihrer Größe mit derjenigen übereinstimmt, die in den Herkunftsräumen herrscht, läßt sich aus Mangel an Vergleichsdaten nur grob abschätzen. Das Maximum sowohl der Arten- wie der Individuenzahlen liegt im Bereich von 2—4 mm Körperlänge (wie auch auf Leguminosensfeldern, Boneß 1958). Wesentlich kleinere Formen dürften jedoch unterrepräsentiert sein — wegen zu großer Empfindlichkeit? Objekte von 4—8 mm sind meist noch gut vertreten, solche von 8—16 mm nur noch bei schwer faßbaren günstigen Bedingungen. Noch größere Arten fehlen meist völlig. Als Gründe hierfür kommen in Frage: unzureichende Schwimmfähigkeit oder Überwinterung an Plätzen, die von der Abschwemmung nicht erfaßt werden (zu tief im Boden; unter Rinde und im Mulm toter Bäume; im Moos . . .).

Welche Bedeutung hat der Hochwassertransport für die betroffenen Populationen einerseits und für die Lebensgemeinschaften ihrer Biotope andererseits? Seine ursprünglich wohl entscheidende Rolle bei der Wiederbesiedlung entvölkerter und der Neubesiedlung neugeschaffener Lebensräume im engeren Überschwemmungsbereich hat durch wasserbauliche Maßnahmen (Eindeichung, Kanalisierung, Begradigung, Staustufen) bei den meisten größeren Fließgewässern Mitteleuropas an Gewicht verloren. Auf die gesamte Biocoenose wird die Flut sich schwerlich so negativ auswirken, wie es Lehmann (1965) nach seinen Befunden an Carabiden folgert. Auf beständig von ausdauernder Vegetation bedeckten Flächen (etwa Wiesen, Boneß 1953) dürfte sie nie sehr groß gewesen sein. Für die nach Art offener Uferzonen weitgehend pflanzenfreien und dadurch der Abschwemmung stark ausgesetzten Äcker und Ruderalflächen mit ihren ebenfalls instabilen, „erranten“ Tiergesellschaften ist mit stärkeren Auswirkungen zu rechnen — sowohl im negativen wie im positiven Sinne. Daß hier große Ähnlichkeiten (und wohl auch ursächliche Zusammenhänge) vorliegen, zeigt außer bereits erwähnten Beobachtungen auch das Klärteichgenist der Zuckerfabriken, in dem die auf Rübenäckern überwinternden Insekten angereichert werden. Sowohl bei Gersdorf (1960) wie in umfangreichen eigenen Aufsammlungen fanden sich viele gemeinsame Elemente, auch unter den Dominanten.

Ohne Zweifel wird die Fauna der Ufer und der ufernahen Zonen durch das Hochwasser vereinheitlicht. Die Populationen werden immer wieder durchmischt und können keine isolierten Teilbestände entwickeln. Die überproportionale Nachführung von Parasiten und Hyperparasiten kann nicht ohne Einfluß auf ihre Wirte bleiben.

Beim Vergleich mit anderen Ausbreitungsformen (Franz und Beier 1970) zeigt die „Hochwasserfauna“ kaum Beziehungen zu jenen Arthropoden, die sich durch Mensch und Tier passiv verschleppen lassen (siehe auch Weidner 1970). Von den zu Distanzflügen größeren Stils befähigten aktiven Wandernern finden sich hier allenfalls einige Syrphiden wieder; bei einer weiteren Auslegung des Begriffs „aktives Wandern“ — etwa wie bei Heydemann (1967) — werden die Kontakte schon enger. Mit den im Wasserkörper flußabwärts treibenden Driftinsekten haben die Genisttiere nichts zu tun — hier handelt es sich durchweg um Wassertiere. Etwas mehr an Übereinstimmungen bietet die anemo-hydrochore Ausbreitung. Die dort stark vertretenen flugaktiven Coleopteren sind auch im Hochwassergenist zu finden — doch bleiben gerade die Coccinelliden und Chrysomeliden hier zahlenmäßig unbedeutend, und die oft auch in Massen an Küsten angetriebenen Wanzen aus der Familie Pentatomidae fehlen fast ganz. Enger sind die Beziehungen zu den laufenden Formen der Bodenoberfläche, von den Carabiden, Staphyliniden und Hydrophiliden bis zu flugunfähigen parasitischen Hymenopteren. Die meisten Gemeinsamkeiten aber gibt es mit dem sogenannten „Luftplankton“ (siehe Johnson 1969); jenen meist kleinen Insekten, die zwar in Bodennähe und auf kurze Entfernungen gerichtet fliegen, mit dem Aufwind aber große Höhen erreichen und dabei weite Strecken zurücklegen können. Sehr viele Dipteren, Hymenopteren, Coleopteren, Zikaden und Wanzen tauchen hier wie dort beherrschend auf, mit Ausnahme der Coleopteren jedoch meist in anderen Stadien. Ephydriidae, Cynipidae, Staphylinidae und Braconidae gehören jeweils zu den beherrschenden Gruppen. Allerdings treten die im „Luftplankton“ an erster Stelle stehenden Chloropidae im Genist stark zurück, weil sie fast durchweg in der lebenden Wirtspflanze überwintern (Wendt 1968), und auch die Blattläuse bleiben spärlich.

Mit großer Wahrscheinlichkeit kommt es dabei vielfach zu einer Kombination von Ausbreitungsweisen, die man „hydroanemochor“ nennen könnte — exakt nachweisen läßt sich diese Annahme aber nur schwer. So könnten etwa die von Äckern und Ruderalgelände abgeschwemmten Sepsidae, Lonchopteridae und Agromyzidae, ihre Parasiten und viele Coleopteren nach einer mehr oder weniger langen Ruheperiode am Ufer durchaus mit Hilfe des Windes wieder auf andere Kulturflächen zurückfinden. Flugunfähige Arten dürften sich entsprechend wieder über angrenzende Wiesen und Uferhänge verteilen.

Die Genistmassen am Ufersaum stehender Binnengewässer entstammen weitgehend dem aquatischen und semiaquatischen Bereich, unter Zugabe von abgefallenem Laub, und enthalten besonders im Winterhalbjahr nur wenige allochthone Arthropoden. Sommerliche Spülsäume geflügelter Insekten sind allerdings auch dort nicht selten. Soweit der marine Strandanwurf, wie meist, aus Material mariner Herkunft besteht, hat auch seine reiche und eigenartige Fauna wenig mit der des Flußgenistes gemein (Remmert

1960, Backlund 1945). An Flachküsten und in der Nähe von Flußmündungen können jedoch, wie eingangs schon erwähnt, durchaus diesem vergleichbare Ablagerungen auftreten, die auch völlig entsprechende Ansammlungen von Arthropoden enthalten.

Global gesehen dürfte sich der passive Transport durch Hochwasser an Umfang und Bedeutung nicht entfernt mit der Ausbreitung auf dem Luftwege messen können. Auch im Vergleich zur laufenden Ortsveränderung erreicht er im Nahbereich schwerlich den gleichen Rang, selbst bei Einbeziehung der lokalen Verlagerungen. Für die Fernausbreitung allerdings ist er vermutlich in vielen Fällen weit überlegen, insbesondere bei flugunfähigen oder wenig flugfreudigen Tieren der Bodenoberfläche wie Carabiden, Opilioniden, Milben oder apteren parasitischen Hymenopteren. Für die hier nicht erfaßten Verhältnisse während der Vegetationsperiode sind Anklänge an die „anemo-hydrochore“ Ausbreitung anzunehmen, allerdings mit viel stärkerer Beteiligung kleiner, zarter und flugunfähiger Formen, auch von der Ufervegetation (Rapoport u. Sanchez 1963, Bailey 1964). Leider fehlt es an entsprechenden Mitteilungen über die Wirkungen unregelmäßiger Regengüsse in nur schütter bewachsenen, ariden Räumen; Stichproben aus den mächtigen Genistmassen des *Andarax* bei Almeria in Südspanien, die am 20. 10. 1973 durch ein schweres Hochwasser im Gefolge der ersten Herbstregen abgesetzt worden waren, erwiesen sich jedoch als überraschend arm an Tieren. Während Samen und Früchte, die zum Teil aus den Gebirgen des Einzugsgebietes stammten, wie üblich in großer Artenfülle und Stückzahl vertreten waren, betrug der Besatz mit Arthropoden nur ca. 2% der Mengen, die in mitteleuropäischem Frühjahrgenist zu erwarten sind.

Zu augenfälligen zoogeographischen Konsequenzen kann das hier behandelte Phänomen in faunistisch recht homogenen Gebieten kaum führen. Daß dies bei großen Strömen durchaus möglich ist, belegen Franz und Beier (1970) am Beispiel des Nils.

Eigenartigerweise sind die Parallelerscheinungen beim Hochwassertransport pflanzlicher Organe von botanischer Seite ebenfalls nur wenig beachtet worden (siehe van der Pijl 1969), obwohl sie noch mehr ins Auge fallen. Allem Anschein nach ist eine gewisse Blindheit gegenüber manchen Phaenomenen und Vorgängen in der winterlichen Ruheperiode weit verbreitet; außerdem gehört der Grenzbe- reich zwischen Krautschicht und Boden, aus dem die „Genistfauna“ vorzugsweise stammt, ebensowenig zu den bevorzugten Studienobjekten der Oekologen, Faunisten und Floristen wie die Durchmischungs- und Übergangszone terrestrischer und aquatischer Lebensräume, von den Meeresküsten abgesehen. Auch die hier dominierenden Tiergruppen finden nur vereinzelte Interessenten.

Viele Fragen hat dieser kurze Bericht nur angedeutet oder noch völlig unbeachtet gelassen. Kein Zweifel kann jedoch darüber bestehen, daß der Transport von Arthropoden durch das Hochwasser von Flüssen eine verbreitete Erscheinung ist, die auch quantitativ durchaus eindrucksvoll sein kann und für bestimmte systematische Gruppen und Biotope von wesentlicher Bedeutung sein dürfte.

### Zusammenfassung

Von 1955 bis 1973 wurden an westdeutschen Fließgewässern, insbesondere an Niederrhein und Wupper, Genistablagerungen nach Hochwasserwellen im Winter und Frühjahr auf ihren Gehalt an Arthropoden untersucht. Dabei dominierten frei flottierende, widerstandsfähige Formen mit bis zu 600 Exemplaren pro Liter Feinmaterial. Sie bestanden zu 18,9% aus Adulten, zu 75,7% aus Puppen, Puparien und Kokons, zu 2,8% aus aktiven Jugendstadien und zu 2,6% aus Eiern. Das Innere von Pflanzenteilen enthielt bei etwas geringeren Gesamtzahlen vorwiegend Eier. 2 Serien von Genistproben ergaben durch Auswanderung und Schlüpfen: Diptera 11,0% und 9,8%; Hymenoptera 50,5 und 52,0%; Coleoptera 10,5 und 9,8%; sonstige Insekten 14,0 und 9,2%; Milben 11,5 und 10,5%; sonstige Arthropoden 2,5 und 2,8%. Darunter waren regelmäßig und reichlich vertreten: nach Transport als Adulte: Staphylinidae, Carabidae, Hydrophilidae, Chrysomelidae, Curculionidae; aus Kokons und Puparien: *Mayetiola* (Cecidomyiidae), Agromyzidae, Ephydriidae, Sepsidae, Drosophilidae, Borboridae, Lonchopteridae, Syrphidae, Muscoidea, sowie in weit größerer Anzahl — meist aus diesen Wirten und aus Aphidenmummien schlüpfend — Braconidae, Aphidiidae, Chalcidoidea und Cynipoidea; aus Eiern: Heteroptera, Cicadina und Opiliones. Zoophage stellten 70% aller erhaltenen Exemplare, Phytophage und Schizophage je ca. 15%. Der Herkunft nach überwogen Bewohner von Ufern, Wiesen, Äckern und offenen Ruderalgesellschaften. Die Überlebensraten variierten auch innerhalb systematisch und morphologisch einheitlicher Gruppen sehr stark; besonders hoch (— zum Teil über 90% —) lagen sie bei einigen Ephydriidae.

### Summary

Arthropods from high water debris.

From 1955 until 1973 samples were taken from debris deposited in winter and spring by high waters of rivers in Western Germany, especially from the lower Rhine and the Wupper. In one litre of small particles about 600 specimens of floating arthropods were found; 18,9% of these were adults, 75,7% were pupae, pupariae and cocoons, 2,8% active immature stages and 2,6% eggs. Inside plant particles somewhat smaller numbers were transported, predominantly in the egg stage. Extraction and hatch from two series of samples resulted in: Diptera 11,0 and 9,8%, Hymenoptera 50,5 and 52,0%, Coleoptera 11,5 and 10,5%, other insect orders 14,0 and 9,2%, mites 11,5 and 10,5%, other arthropods 2,5 and 2,8%. With great regularity and in remarkable numbers were transported in the adult stage: Staphylinidae, Carabidae, Hydrophilidae, Chrysomelidae, Curculionidae, Oribatei; in the pupal stage (including prepupae inside pupariae and cocoons): *Mayetiola* (Cecidomyiidae), Agromyzidae, Ephydriidae, Sepsidae, Drosophilidae, Borboridae, Lonchopteridae, Syrphidae, Muscoidea and — in far greater numbers — parasites inside these hosts and from aphid mummies including Braconidae, Aphidiidae, Chalcidoidea, Cynipoidea and Ichneumonidea; mainly in the egg stage: Heteroptera, Cicadina and Opiliones. 70% of the specimens belonged to zoophagous species, 15% each to phytophagous and schizophagous ones. The majority of them originated from river banks, meadows, crop fields and waste land. Survival rates were highly variable, even within systematic and morphological groups of uniform appearance. The highest rates were found in some Ephydriidae, in some species surpassing 90%.

### Literatur

- A n d e r s e n , J. (1968): The effect of inundation and choice of hibernation sites of Coleoptera living on river banks. Norsk ent. Tidskr. 15: 115—133.
- B a c k l u n d , H. O. (1945): Wrack fauna of Sweden and Finland. Opusc. Entomol., Suppl. 5: 1—236.
- B a l o g h , J. (1958): Lebensgemeinschaften der Landtiere. Berlin.

- Bailey, R. G. (1966) Observations on the nature and importance of organic drift in a Devon river. *Hydrobiologia* (Den Haag) 27: 353—367.
- Behrendt, K. (1968): Das Abwandern parasitierter Aphiden von ihren Wirtspflanzen und eine Methode zu ihrer Erfassung. *Beitr. Entomol.* 18: 293—298.
- Boneß, M. (1953): Die Fauna der Wiesen unter besonderer Berücksichtigung der Mahd. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 42: 225—277.
- (1958): Biocoenotische Untersuchungen über die Tierwelt von Klee- und Luzernefeldern. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 47: 309—373.
- Brouwer, W. und A. Stählin, (1955): *Handbuch der Samenkunde*. Frankfurt/M.
- de Lattin, G. (1966): *Grundriß der Zoogeographie*, Jena.
- Dürkop, H. (1933): Die Tierwelt der Anwurfzone der Kieler Förde. *Schr. Naturw. Ver. Schlesw.-Holstein* 20: 480—540.
- Fischer, M. (1966): Über gezüchtete Braconiden aus Europa. *Z. angew. Entomol.* 58: 323—339.
- Franz, H. und M. Beier (1970): Die geographische Verbreitung der Insekten. *Handb. d. Zool.* 4(2), 1/6, Lief. 11: 1—139.
- Frey, R. (1937): Einige Massenvorkommnisse von Insekten an der Südwestküste Finnlands während des Sommers 1935. *Acta Soc. Fauna Flora Fenn.* 60: 406—453.
- Gersdorf, E. (1960): Neue Beobachtungen über die Rübenfliege (*Pegomya hyoscyami* Pz.), ihre Parasiten und ihre Begleitfauna in Niedersachsen. *Z. ang. Entomol.* 47: 377—415.
- Heydemann, B. (1967): Der Überflug von Insekten über Nord- und Ostsee nach Untersuchungen an Feuerschiffen. *Deutsche Ent. Zschr., N. F.* 14: 185—215.
- Hoch, K. (1968): Die aquatilen Koleopteren westdeutscher Augewässer, insbesondere des Mündungsgebietes der Sieg. *Decheniana* 120: 81—134.
- Ihssen, Th. (1940): Die Frühjahrsdrift und ähnliche Erscheinungen. *Entomol. Blätter* 36: 3—8.
- Johnson, C. G. (1969): *Migration and dispersal of insects by flight*. London.
- Koch, K. (1968): Käferfauna der Rheinprovinz. *Decheniana*, Beih. 13.
- Krogerus, H. (1948): Ökologische Untersuchungen an Uferinsekten. *Acta Zool. Fenn.* 53: 1—157.
- Lehmann, H. (1965): Ökologische Untersuchungen über die Carabidenfauna des Rheinuferes in der Umgebung von Köln. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 55: 597—630.
- Palmén, E. (1944): Die anemohydrochore Ausbreitung der Insekten als zoogeographischer Faktor. *Ann. Zool. Soc. Zool. Bot. Vanamo* 10: 1—262.
- , (1945): Über Quartierwechsel und submerse Überwinterung einiger terrestrischer Uferkäfer. *Ann. Entomol. Fenn.* 11: 22—34.
- , (1948): Felduntersuchungen und Experimente zur Kenntnis der Überwinterung einiger Uferarthropoden. *Ann. Entomol. Fenn.* 14 (Suppl.): 169—178.
- Rapoport, E. H. und L. Sanchez (1963): On the Epineuston or the super-aquatic fauna. *Oikos* (Kbh.) 14: 96—109.
- Remmert, (1960): Der Strandanwurf als Lebensraum. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 48: 461—516.
- Renken, W. (1956): Untersuchungen über Winterlager von Insekten. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 45: 34—106.
- Schiefferdecker, H. (1965): Beitrag zur Überwinterung von Spinnen und Wasserkäfern in leeren Wasserschneckenschalen. *Zool. Anz.* 174: 178—182.

- Sick, F. (1967): Synökologische Untersuchungen über Fliegen (Anthomyiini) auf Kulturfeldern. Z. Wiss. Zool. 176: 287—331.
- Southwood, T. R. E. (1962): Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. Biol. Rev. 37: 171—214.
- Stary, P. (1966): Aphid parasites of Czechoslovakia. Den Haag.
- Tietze, F. (1969): Zur Laufkäferfauna der Rabeninsel bei Halle (Saale) (Coleoptera, Carabidae). Hercynia (N. F.) 3: 387—399.
- Tischler, W. (1955): Synökologie der Landtiere. Stuttgart.
- , (1965): Agrarökologie. Jena.
- , (1967): Zur Biologie und Ökologie des Opilioniden *Mitopus morio*. Biol. Zbl. 68: 473—484.
- , (1968 a): Getreidestoppeln als Winterlager für Kleintiere. Zool. Jb. Syst. 95: 523—541.
- , (1968 b): Pflanzenstengel als Überwinterungsstellen für Tiere der Agrarlandschaft. Faun.-Okol. Mitt. III: 73—77.
- Udvardy, M. D. F. (1969): Dynamic zoogeography with special reference to land animals. New York, Cincinnati, Toronto, London, Melbourne.
- van der Pijl, L. (1969): Principles of dispersal in higher plants. Berlin, Heidelberg, New York.
- Vater, G. (1971): Ausbreitung und Wanderverhalten parasitischer Hymenopteren. Biol. Rundschau 9: 281—303.
- Weidner, H. (1970): Zur Bedeutung der Verschleppung für die Verbreitung der Insekten. Z. ang. Ent. 65: 334—338.
- Wendt, H. (1968): Faunistisch-ökologische Untersuchungen an Halmfliegen der Berliner Umgebung. Deutsche ent. Zschr. N. F. 15: 49—105.
- Anschrift des Verfassers: Dr. Martin Boneß, 5674 Bergisch Neukirchen, Birkenweg 18