

Flugfähigkeit der in Deutschland vorkommenden adephagen Wasserkäfer (Coleoptera, Hydradephaga)

Flight Ability of the Adepagan Water Beetles (Coleoptera, Hydradephaga) of Germany

SIEGFRIED KEHL & KONRAD DETTNER

Zusammenfassung: Kenntnisse über die Mobilität und Vagilität einzelner Insektenarten spielen sowohl im Naturschutz als auch in der Ökologie und Biogeographie eine wichtige Rolle. Bei aquatischen Insekten erfolgen eine Ausbreitung oder ein Wechsel zwischen den Gewässern meist aktiv über Flug der adulten Tiere. Für die in Deutschland vorkommenden adephagen Wasserkäfer wird anhand eigener Ergebnisse und Literaturdaten erstmals eine vollständige Zusammenstellung der Flugfähigkeit der einzelnen Arten aufgeführt und unter ökologischen Gesichtspunkten diskutiert. Es zeigt sich, dass in stabilen Habitaten wie z. B. Fließgewässern und Mooren weniger flugfähige sowie flugfreudige Arten vorkommen als in instabilen oder temporären Gewässern. Weiterhin wurde die relative Hinterflügelfläche als Maß zur Bewertung der Flugfähigkeit von Wasserkäfern überprüft. Die Großdytisciden können dabei nicht ohne weiteres mit den kleineren Hydroporinae verglichen werden, da sich die relativen Hinterflügelflächen der beiden Gruppen stark unterscheiden.

Schlüsselwörter: Dytiscidae, Hydradephaga, Mobilität, Flugfähigkeit, Flugunfähigkeit

Summary: The knowledge of mobility and vagility of insect species is important for ecological and biogeographical research and nature conservation. Aquatic insects disperse or change the waters normally by active flight. Based on own and literature data the flight ability of adephagan water beetles with distribution in Germany is analysed and compared with their respective habitat preferences. Stable habitats (e. g. fens and running waters) show significantly more species unable to fly than unstable habitats where mobile species dominate. The index of the relative area of the hind wings to determine flightlessness is reviewed and the existing system for the Colymbetinae, Agabinae and Dytiscinae is enlarged for the smaller-sized subfamily Hydroporinae. The relative areas of the hind wings of the Hydroporinae differ from the remaining Dytiscidae.

Keywords: Dytiscidae, Hydradephaga, mobility, flight ability, flightlessness

1. Einleitung

Die Flugfähigkeit ist bei den adephagen Wasserkäfern und insbesondere bei Dytisciden unterschiedlich ausgeprägt. Einerseits existieren Arten, die sehr gut und häufig fliegen, andererseits gibt es Arten, welche die Flugfähigkeit vollständig verloren haben. Weiterhin finden sich variable Arten, bei denen nur ein Teil der Individuen mit Flugmuskulatur aus-

gestattet ist, während andere Individuen eine reduzierte Flugmuskulatur aufweisen. Dabei kann es sich um Individuen handeln, die zuvor flugfähig waren, deren Muskulatur aber später degeneriert ist. Dies kann unmittelbar mit der Entwicklung der Reproduktionsorgane zusammenhängen und wurde von JOHNSON (1969) als „oogenesis flight syndrome“ beschrieben. In zahlreichen Arbeiten (JACKSON 1950, 1952, 1956a, b, 1972, 1973)

wurde die Flugfähigkeit der Hydradephaga der Britischen Inseln diskutiert. Die Daten wurden weitgehend von FOSTER (1979) zusammengefasst und ergänzt. Eine Zusammenfassung für die in Deutschland vorkom-

menden Arten fehlte bisher. Informationen zur Flugfähigkeit einer Art sind, insbesondere für Fragestellungen innerhalb des Naturschutzes und der Landschaftsökologie (z. B. Kolonisation und Rekolonisation von Ge-

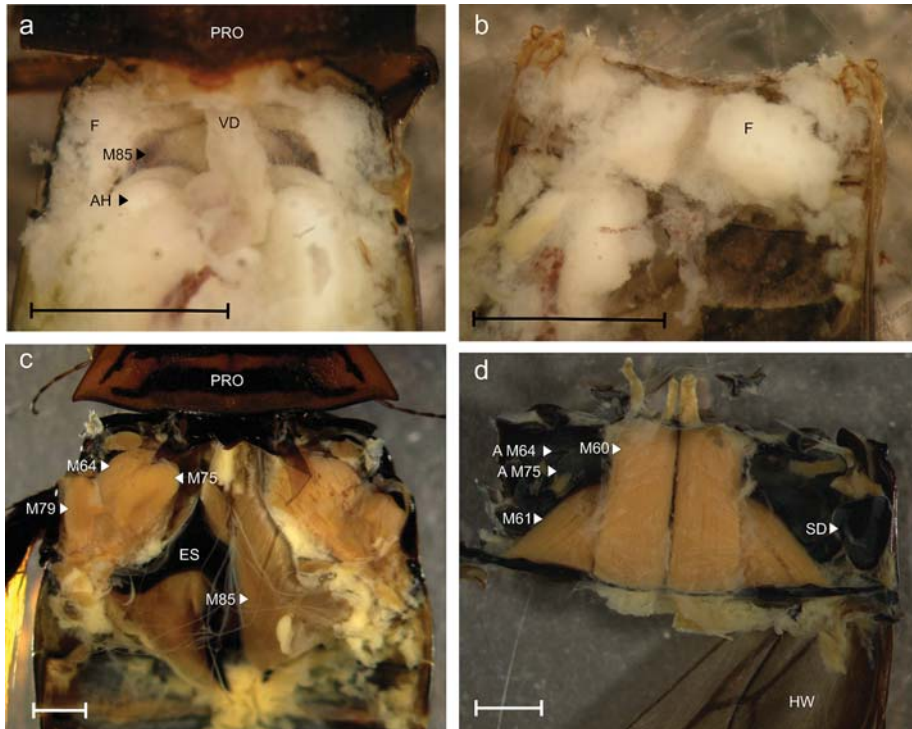


Abb. 1: Muskulatur des Metathorax bei Dytisciden: **a, b:** reduzierte Muskulatur bei *Deronectes aubei*; **c, d:** stark ausgeprägte Muskulatur bei *Acilius sulcatus*. **a:** Dorsalansicht des geöffneten Metathorax; **b:** vom Metathorax entferntes Metatergum von ventral gesehen; **c:** Dorsalansicht des geöffneten Metathorax. Der Vorderdarm und die linke Seite des M85 wurden entfernt; **d:** vom Metathorax entferntes Metatergum von ventral gesehen mit den beiden dorsalen Muskeln M60 und M61. AH: Anhangsdrüse der männlichen Geschlechtsorgane, F: Fettkörper, PRO: Pronotum, ES: Endosternite, HW: Hinterflügel, VD: Vorderdarm, SD: subalar Platte, M60: *Musculus metanoti primus*, M61: *Musculus metanoti secundus*, M64: *Musculus dorsoventralis primus*, M75: *Musculus noto coxalis anterior*, M79: *Musculus coxa-subalaris*, M85: *Musculus furca-trochanteralis*, A M64: Ansatzstelle von M64, A M75: Ansatzstelle von M75. Benennung der Muskeln nach LARSEN (1966). Maßstab: 1 mm.

Fig. 1: Metathoracic muscles of Dytiscidae: **a, b:** reduced flight muscles of *Deronectes aubei*; **c, d:** strong flight muscles of *Acilius sulcatus*; **a:** dorsal view of the opened metathorax; **b:** dissected metatergum of the metathorax (ventral view); **c:** dorsal view of the opened metathorax. Foregut and left side of M85 were removed; **d:** Dissected metatergum (ventral view) with the dorsal muscles M60 and M61. AH: male accessory gland, F: fatbody, PRO: pronotum, ES: endosternite, HW: hind wing, VD: foregut, SD: subalar plate, M60: *musculus metanoti primus*, M61: *musculus metanoti secundus*, M64: *musculus dorsoventralis primus*, M75: *musculus noto coxalis anterior*, M79: *musculus coxa-subalaris*, M85: *musculus furca-trochanteralis*, A M64: insertion of M64, A M75: insertion of M75. Nomenclature of muscles according to LARSEN (1966). Scale bars: 1 mm.

wässern), aber auch im biogeographischen Zusammenhang (z. B. phylogeographische Fragestellungen) unabdingbar.

Um die Flugfähigkeit der Arten abzuschätzen, kann das Vorhandensein der Flugmuskulatur herangezogen werden (z. B. JACKSON 1956b). Die indirekte Flugmuskulatur setzt sich nach LARSEN (1966) aus dem paarigen dorsalen Längsmuskel M60 zusammen, der als Depressor fungiert und als Antagonist zu den paarigen Muskeln M61, M64 und M75 arbeitet (Abb. 1d). Zusätzlich können auch noch weitere Muskeln wie z. B. M79, der an der Subalarplatte ansitzt, den Depressor unterstützen. Weitere Muskeln sind an der exakten Stellung der Flügel beteiligt, tragen aber nicht direkt zum Heben und Senken der Flügel bei.

Für Carabidae wurde ein Zusammenhang zwischen der Flugfähigkeit von Käfern und deren relativer Hinterflügelgröße festgestellt (THIELE 1977; DEN BOER 1977). Dabei wurde die relative Hinterflügelgröße flugfähiger und flugunfähiger Käfer verglichen, um für Käfer, deren Flugstatus unbekannt war, Aussagen treffen zu können. Diese Methodik wurde auf die Arten der Dytiscidae übertragen (SÜSELBECK 1987) und später auch für kleinere Arten aus der Gruppe der Hydroporinae angewendet (SÜSELBECK 1996).

Im Folgenden sollen die bisher bekannten Daten zur Flugfähigkeit der in Deutschland heimischen Hydradephaga zusammengefasst, durch eigene Daten ergänzt und unter ökologischen Gesichtspunkten betrachtet werden. Weiterhin soll die Aussagekraft der relativen Hinterflügelgröße bezüglich der Flugfähigkeit überprüft und diskutiert werden.

2. Material und Methoden

Aus der Literatur konnten unterschiedliche Daten und Anhaltspunkte zur Flugfähigkeit adephager Wasserkäfer entnommen werden, welche im Folgenden kurz erläutert werden. Fundorte, die nur über Flug erreichbar sind, wie z. B. neu angelegte Gewässer, Brunnen,

Schwimmbäder, Regentonnen, aber auch nicht aquatische Fundorte wie spezielle Flugfallen für Hymenopteren oder Nachtfalter, Borkenkäferfallen und Samenfallen geben prinzipiell über die Flugfähigkeit Auskunft. Fang- und Wiederfanguntersuchungen (capture/recapture) liefern dann Aussagen über Flugfähigkeit, wenn ein Wechsel der Gewässer von bereits markierten Käfern stattfindet. Die von Lepidopterologen zum Fang von Nachtfaltern verwendeten Lichtfallen locken auch fliegende Wasserkäfer an.

Weiterhin gibt die Beschaffenheit der Flugmuskulatur indirekt Auskunft über die Flugfähigkeit. Die Käfer können auch gezielt auf Flugvermögen getestet werden, indem sie bei nicht zu niedrigen Temperaturen in einem trockenen Gefäß ausgesetzt werden, welches nur über Flug verlassen werden kann. Die Dauer der Vorbereitung für den Start liefert zudem Informationen über die Flugfreudigkeit einer Art. Einige Arten überdauern Trockenheit beim Austrocknen der Gewässer unter Steinen oder graben sich in den feuchten Boden, während andere Arten per Flug neue Gewässer aufsuchen. Einige Arten überwintern an Land unter Steinen oder Rinde; diese Spezies fliegen meist zu den Überwinterungsquartieren. Anhand der aus der Literatur ausgewerteten Daten und eigenen Beobachtungen, sowie Präparationen der Flugmuskulatur und Ergebnissen von Flugtests wurden sämtliche in Deutschland vorkommenden Hydradephaga (HESS et al. 1999) in folgende Kategorien der Flugfähigkeit eingeordnet. Dabei wurde die von FOSTER (1979) festgelegte Einteilung der Flugfähigkeit (flightless, variable species known to fly, strong flying species, unknown status) übernommen und bezüglich der Flugfreudigkeit weiter ausgebaut:

Kategorie 1: „Flugunfähige Arten“. Die Flugmuskulatur ist teilweise oder vollständig reduziert und es sind keine direkten Flugbeobachtungen bekannt.

Kategorie 2a: „Variable Arten“. Die Flugmuskulatur kann sowohl vorhanden, als auch reduziert sein. Flugbeobachtungen sind nicht

bekannt oder selten und viele Individuen sind flugunfähig oder verlieren ihre Flugfähigkeit bereits frühzeitig („oogenesis flight syndrom“).

Kategorie 2b: „Vermutlich variable Arten“. Die wenigen vorhandenen Daten deuten bislang auf Kategorie 2 hin, eine endgültige Einteilung war aber aufgrund der Datenlage nicht möglich.

Kategorie 3: „Flieger“. Die Flugmuskulatur ist vorhanden und zuweilen sogar stark ausgeprägt. Flugbeobachtungen sind vereinzelt bis häufig. Ein Großteil der Käfer besitzt aber die Fähigkeit, bei Austrocknung der Gewässer im feuchten Boden oder unter Steinen zu überdauern. Selten flugunfähige Individuen.

Kategorie 4: „Gute Flieger“. Die Flugmuskulatur ist immer vorhanden, stark ausgeprägt und es existieren zahlreiche Flugbeobachtungen dieser Arten. Die Flugvorbereitungsphase ist sehr kurz und die Tiere starten innerhalb kurzer Zeit.

Kategorie ?: „Status unbekannt“. Keine Information vorhanden.

Für mehrere Arten der Hydradephaga wurde die Flugfähigkeit gesondert untersucht. Im lebenden Zustand wurden die Tiere bei Temperaturen über 20 °C mehrere Minuten lang in einer trockenen Sammelschale beobachtet. Es wurde notiert, ob sie typische Flugvorbereitung treffen oder schnell zum Flug starten. Zeigten die Käfer innerhalb von 30 min keine Anzeichen, wurden sie, sofern die Art ohne Genitalpräparat bestimmt werden konnte, in ein mit Teflon beschichtetes, trockenes Gefäß überführt. Dort wurde stündlich überprüft, ob die Käfer noch im Gefäß verweilen. Da die Käfer das Gefäß nur fliegend verlassen konnten, waren Aussagen über die Flugfähigkeit möglich. Bei schlechten Wetterbedingungen (weniger als 20 °C oder Regen) erfolgten die Flugtests im Labor. Weiterhin wurden im Labor die in Alkohol abgetöteten Käfer auf das Vorhandensein von Flugmuskulatur untersucht. Hierzu wurden die Elytren und Hinterflügel vorsichtig entfernt und der Metathorax durch

Abheben des Metatergums geöffnet. Die Muskeln M60 und M61 verbleiben dabei, sofern sie vorhanden sind, meist am Metatergum (Abb. 1d). Bei Tieren mit reduzierter Flugmuskulatur finden sich an diesen Stellen entweder nur schwache Muskelfasern oder Fettkörper (Abb. 1a, b).

Zusammenhänge zwischen Habitatpräferenzen und der Flugfähigkeit wurden anhand einer Multidimensionalen Skalierung (NMDS: nonmetric multidimensional scaling) dargestellt (siehe BORG & LINGOES 1987). Für jeden Habitattyp wurde die prozentuale Zusammensetzung der Flugfähigkeitskategorien der dort vorkommenden Käfer berechnet. Die Habitatpräferenzen der einzelnen Arten wurde HESS et al. (1999) entnommen. Für eurytope Arten sind Mehrfachnennungen möglich. Anhand des CNESS-Index (chord-normalised species shared) wurde die Ähnlichkeit der Habitate bezüglich der Verteilung der Flugfähigkeitsklassen ermittelt (TRUEBLOOD et al. 1994). Der CNESS ist eine metrische Version des NESS-Ähnlichkeits-Index (GRASSLE & SMITH 1976) und wurde mit dem Programm COMPAH („combinatorial polythetic agglomerative hierarchical clustering“), welches unter <http://alpha.es.umb.edu/faculty/edg/files/edgwebp.htm> zur Verfügung gestellt wird, berechnet.

Um zu prüfen, ob es einen Zusammenhang zwischen der relativen Hinterflügelfläche und der Flugfähigkeit der Käfer gibt und ob dieses System auf die kleineren Hydradorinae übertragbar ist, wurde die Länge und Breite der Elytren für 69 Hydradephaga mit einem Messokular am Binokular vermessen. Die Elytren wurden noch am intakten Käfer vermessen, anschließend entfernt und dann die Hinterflügel abpräpariert. Die Hinterflügel wurden auf einem Objektträger in einem Tropfen Wasser entfaltet sowie Länge und Breite mit einem Messokular ermittelt. Die Elytren- und Hinterflügelfläche sowie die relative Hinterflügelfläche wurden nach Formel 1 bis Formel 3 ermittelt.

Formel 1: $A_{HF} = L_{HF} * B_{HF}$

Formel 2: $A_{EL} = L_{EL} * B_{EL}$

Formel 3: $A_{REL} = \frac{A_{HF}}{A_{EL}}$

A_{HF} = Fläche der Hinterflügel in mm²

L_{HF} = Länge der Hinterflügel in mm

B_{HF} = Breite der Hinterflügel in mm

A_{EL} = Fläche der Elytren in mm²

L_{EL} = Länge der Elytre in mm

B_{EL} = Breite der Elytre in mm

A_{REL} = Relative Hinterflügelfläche

stark zu über- oder zu unterschätzen. Daher wurden die Hinterflügel- und Elytrenflächen nicht nur über die Längen und Breiten berechnet, sondern auch direkt vermessen. Hierzu wurden die Elytren und Flügel auf einem Objektträger mit einem herkömmlichen Scanner und einer Applikation zum Scannen von Dia-Filmen als Grafiken digitalisiert und am Computer mit dem Programm ImageJ 1.31v die Flächen vermessen. Die relative Hinterflügelfläche (A_{REL}) der über den Scanner ermittelten Flächen wurde nach Formel 3 berechnet.

Aufgrund der unterschiedlich stark abgerundeten Flügel und der unterschiedlichen Flügelformen der verschiedenen Arten, besteht die Möglichkeit, die Hinterflügelflächen durch Vermessen der Längen und Breiten

3. Ergebnisse

Die Ergebnisse der Literaturlauswertungen wurden unter Einbringung eigener Daten in Tabelle 1 zusammengefasst. Von den 181 in

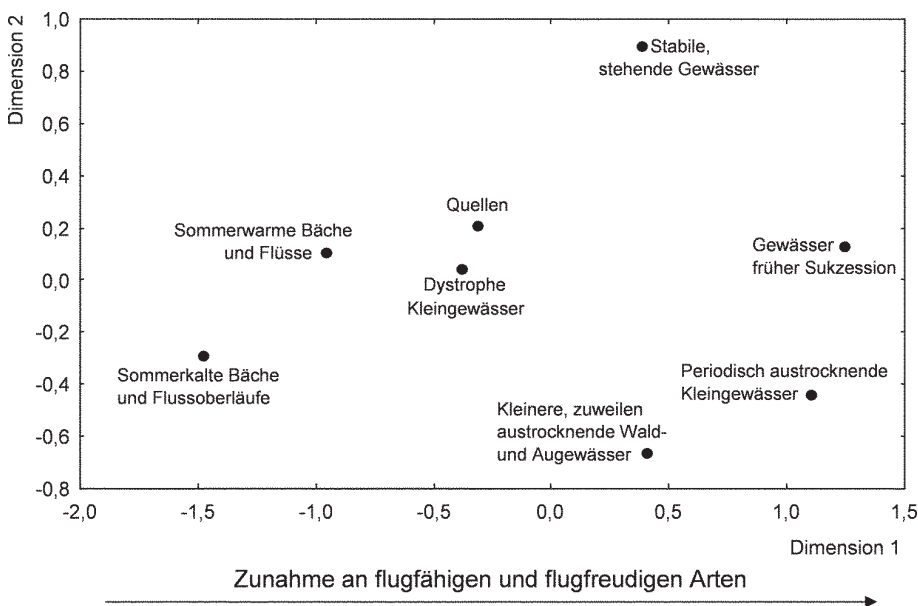


Abb. 2: Ähnlichkeit der Zusammensetzung der Flugfähigkeitskategorien der Hydradephaga in unterschiedlichen Habitaten (NMDS, stress<0,0001). Die Ähnlichkeiten wurden mit Hilfe des CNESS Index (m = 1) erstellt und basieren auf dem prozentualen Anteil der Flugfähigkeitskategorien der Käfer im jeweiligen Habitat (vgl. Tab. 2).

Fig. 2: Similarity of the composition of the flight categories of hydradephagan beetles in different habitats (NMDS, stress<0.0001). Similarities are calculated by CNESS index (m=1) and are based on the percentage composition of flight categories of the beetles in their respective habitat. From left to right the proportion of beetles with good flight abilities increases (see tab. 2).

Tab. 1: Flugfähigkeit der Hydradephaga mit Vorkommen in Deutschland. Angaben aus der Literatur wurden durch eigene Beobachtungen und Untersuchungen ergänzt (fett gedruckt). Die Spalte „Muskulatur“ bezieht sich auf die Flugmuskulatur, die entweder reduziert (-) oder vollständig (+) vorhanden war. Arten, die Individuen mit vollständiger und reduzierter Flugmuskulatur umfassen, wurden durch das Symbol „±“ gekennzeichnet. Die Spalte „Beobachtung“ beinhaltet direkte Flugbeobachtungen, die in die Kategorien keine (-), einzelne (+) und häufige (*) eingeteilt wurden. Die Flugtests können negativ (-) oder positiv (+) ausgefallen sein. Unter der Spalte „Fundorte“ sind ungewöhnliche Fundorte vermerkt, die mehr oder weniger nur über Flug erreichbar sein können, wie z. B. Regentonnen, Schwimmbäder, aber auch Borkenkäfer- oder Samenfallen. Die Spalte „Recapture“ beinhaltet Wiederfänge in anderen Gewässern aus Fang- und Wiederfanguntersuchungen. Lichtfänge von Wasserkäfern sind in der Spalte „Lichtfang“ vermerkt. Unter „Dormanz“ sind sowohl Arten verzeichnet, die bei Austrocknung der Gewässer eingegraben am Grund überdauern (D), als auch Arten, die das Gewässer vermutlich über Flug zur Überwinterung verlassen (W). Die Anzahl eigener auf die Flugmuskulatur hin untersuchter Käfer ist in der Spalte „Präpariert“ angegeben. Basierend auf FOSTER (1979) wurden den Arten folgende Flughäufigkeitskategorien zugeordnet: 1: „Flugunfähige Arten“ (Flugmuskulatur teilweise oder vollständig reduziert und keine direkten Flugbeobachtungen bekannt). 2a: „Variable Arten“ (Flugmuskulatur kann sowohl vorhanden, als auch reduziert sein. Flugbeobachtungen nicht bekannt oder selten, viele Individuen flugunfähig oder Verlust der Flugfähigkeit bereits frühzeitig). 2b: „Vermutlich variable Arten“ (wenig vorhandene Daten deuten bislang auf Kategorie 2 hin; endgültige Einteilung aufgrund der Datenlage nicht möglich). 3: „Flieger“ (Flugmuskulatur vorhanden und zuweilen sogar stark ausgeprägt, Flugbeobachtungen vereinzelt bis häufig, Fähigkeit zur Überdauerung bei Austrocknung des Gewässers, selten flugunfähige Individuen). 4: „Gute Flieger“ (Flugmuskulatur immer vorhanden, stark ausgeprägt, zahlreiche Flugbeobachtungen). ?: „Status unbekannt“ (Keine Informationen vorhanden).

Table 1: Flight categories of the Hydradephaga of Germany. Data from literature are supplemented with own observations and studies (bold). The column “Muskulatur“ contains the results of dissections of the flight muscles: reduced (-), complete (+). Species including specimens with reduced and complete flight muscles are marked with the symbol (±). In the column “Beobachtung“ none (-), some (+), frequent (*) flight observations are classified. Negative (-) or positive (+) flight tests are summarized in the column “Flugtests”. Captures in abnormal habitats like swimming pools or seed traps are recorded in the column “Fundorte”. Specimens recaptured in capture/recapture studies in a different water are recorded in the column “Recapture”. Captures of water beetles at light traps are listed under “Lichtfang”. In the column “Dormanz” species, which hibernate during winter on land (W) as well as species which survive during drought in the moist soil (D) are recorded. In the column “Präpariert” the numbers of beetles dissected by the authors are listed. Based on FOSTER (1979) following flight categories are used: 1: „flightless“ species (all or parts of flight muscles reduced, no flight records). 2a: „variable“ species (flight muscles in some specimens reduced, in some specimens perfectly developed, flight records unknown or just few). 2b: „supposed variable“ species (few available data indicate category 2, final categorisation not possible). 3: „Flying“ species (flight muscle normally developed, but only few flight records and/or survive during drought in moist soil). 4: „strong flying“ species (all dissected species with full developed flight muscles, numerous flight records). ?: „unknown status“ (no data available).

Tab. 1: Legende siehe linke Seite.
Table 1: Legend see left page.

	Muskulatur	Beobachtung	Flugtest	Fundorte	Recapture	Lichtfang	Dormanz	Präpariert	Bemerkungen / Literaturangaben	Kategorie
Gyrinidae										
<i>Gyrinus minutus</i>	+	*							FOSTER (1979); JACKSON (1952, 1956b, 1973)	3
<i>Gyrinus aeratus</i>										?
<i>Gyrinus caspius</i>	+	*							FOSTER (1979); JACKSON (1952, 1956b, 1973)	3
<i>Gyrinus colymbus</i>										?
<i>Gyrinus distinctus</i>										?
<i>Gyrinus marinus</i>	+	*		x	x	x		1	Schwärme gesichtet (JACKSON 1973). Nur geringer Anteil der Individuen trägt durch Flugaktivität zu einem Austausch zwischen Populationen bei und Flug nur bei günstigen Wetterbedingungen (VAN DER EIJK 1987). / FOSTER (1979), FICHTNER (1972); JACKSON (1952, 1956b); VAN DER EIJK (1983)	4
<i>Gyrinus natator</i>	+	*		x	x				FOSTER (1979); JACKSON (1952, 1956a, b, 1973)	3
<i>Gyrinus paykulli</i>										?
<i>Gyrinus substriatus</i>	+	*		x	x	x		1	Mehrere Tiere konnten im Flug beobachtet werden. Ein weiteres Tier wurde im Victoria-Becken (Ökologisch-Botanischer Garten Bayreuth) gefunden. / ANGELINI (1998); FOSTER (1979); FICHTNER (1972); JACKSON (1952, 1973); NARDI & MALTZEFF (2001)	4
<i>Gyrinus suffriani</i>									Lichtfang (ANGELINI, 1998)!	?
<i>Gyrinus urinator</i>						x			"Good dispersal abilities" (FOSTER 2000). / ANGELINI (1998)	3
<i>Aulonogyrus concinnus</i>							x		Flugunfähig aufgrund fehlender Flugmuskulatur, aber Flugfähigkeit nicht vollkommen ausgeschlossen, da Individuen der Gattung <i>Orectochilus</i> aus Ceylon ähnliche Reduktionen der Muskulatur im Metathorax besitzt und fliegen können sollen (LARSEN 1954, 1966). Weiterhin ein Lichtfang von ANGELINI (1998).	1
<i>Orectochilus villosus</i>	-	-	-					1	Flügel reduziert und aufgrund reduzierter Muskulatur flugunfähig (JACKSON 1956b; LARSEN 1954). Flugfähige Individuen der Gattung <i>Orectochilus</i> aus Ceylon (LARSEN 1966). / FOSTER (1979); JACKSON (1952, 1956b)	1
Halipidae										
<i>Brychius elevatus</i>		-	-	-	x			5	Ein Fundort in einem Sandgrubengewässer ohne Zu- und Abfluß läßt auf Flugfähigkeit einzelner Individuen schließen. Das nächst mögliche Vorkommen lag ca. 300 m talwärts. Flugtest negativ, bei allen präparierten Tieren Flugmuskulatur reduziert. Dünne Flugmuskulatur an einem präparierten Tier (JACKSON 1973).	2b
<i>Pelodytes caesus</i>				x	x				FICHTNER (1972); KONEV (1976); NARDI & MALTZEFF (2001); VAN VONDEL & DETTNER (1997)	3
<i>Haliphus confinis</i>	±	-	x					W	FICHTNER (1972); FOSTER (1979); HOLMEN (1987); JACKSON (1956b)	3
<i>Haliphus obliquus</i>	+								FOSTER (1979); JACKSON (1973)	3
<i>Haliphus varius</i>										?
<i>Haliphus lineatocollis</i>	+	*		x	x			1	Ein Weibchen landete am 26.07.2004 auf einem orangeroten Biertisch. / BAMEUL (1990); FOSTER (1979); JACKSON (1952, 1956b, 1973); NARDI & MALTZEFF (2001); PONEL (1997); VAN VONDEL & DETTNER (1997)	3
<i>Haliphus apicalis</i>								W	HOLMEN (1987)	?
<i>Haliphus fluviatilis</i>	+		x	x	x			1	FICHTNER (1972); VAN VONDEL & DETTNER (1997)	2b
<i>Haliphus fulvicollis</i>								W	HOLMEN (1987)	?
<i>Haliphus furcatus</i>								W	HOLMEN (1987)	?
<i>Haliphus heydeni</i>	+							3	Alle untersuchten Käfer mit vollständiger Flugmuskulatur.	3
<i>Haliphus immaculatus</i>	±	+	+	x	x			1	Lichtfang in Sandgrube bei Bayreuth 13.8.2003 / FICHTNER (1972); JACKSON (1956b, 1973)	2a
<i>Haliphus lineolatus</i>		+							JACKSON (1952, 1973); VAN VONDEL & DETTNER (1997)	3
<i>Haliphus ruficollis</i>	±	+	+		x				FICHTNER (1972); JACKSON (1952, 1956b, 1973); VAN VONDEL & DETTNER (1997)	2a
<i>Haliphus wehnckeii</i>				x	x				JACKSON (1956b, 1973)	2a
<i>Haliphus flavicollis</i>		+		x	x			1	Bei einem untersuchten adulten Weibchen war die Flugmuskulatur, insbesondere die Längsmuskulatur, stark reduziert. / FICHTNER (1972); JACKSON (1973); VAN VONDEL & DETTNER (1997)	3
<i>Haliphus fulvus</i>	+	±	+		x			1	JACKSON (1952, 1956b, 1973); VAN VONDEL & DETTNER (1997)	2a

Tab. 1: fortgesetzt
Table 1: continued

	Muskulatur	Beobachtung	Flugtests	Fundorte	Recapture	Lichtfang	Dormanz	Präpariert	Bemerkungen / Literaturangaben	Kategorie
<i>Haliphus laminatus</i>				×					FICHTNER (1972)	2b
<i>Haliphus mucronatus</i>										?
<i>Haliphus variegatus</i>										?
Noteridae										
<i>Noterus clavicornis</i>	±	-	×		×			3	Bei den untersuchten Käfern war die Längsmuskulatur reduziert. / FICHTNER (1972); JACKSON (1952, 1956b, 1973); NARDI & MALTZEFF (2001)	2a
<i>Noterus crassicornis</i>	-	-	-					2	Eine der wenigen brachypteren Hydradephaga. Selten finden sich Tiere mit mittlerer Flügelgröße, die aber keinerlei Flugmuskulatur besitzen und auch nicht fliegen (JACKSON 1950, 1973). / FOSTER (1979)	1
Hygrobiidae (Pelobiidae)										
<i>Hygrobia hermanni</i>	+	+	+						FOSTER (1979); JACKSON (1952, 1956a)	3
Dytiscidae										
<i>Liopterus haemorrhoidalis</i>	+	*	+			×			FOSTER (1979); JACKSON (1956a); NARDI & MALTZEFF (2001)	3
<i>Laccornis oblongus</i>			-						FOSTER (2000)	1
<i>Hydrovatus cuspidatus</i>										?
<i>Bidessus delicatulus</i>						×			ANGELINI (1998)	?
<i>Bidessus grossepunctatus</i>	-	-						2	HAGENLUND (1984)	1
<i>Bidessus minutissimus</i>	±	+						2	Bei Exemplaren aus Spanien schwache Flugmuskulatur vorhanden (FOSTER 2000). Ein Individuum an einer Malaise-Falle (NARDI 2004). Eigene untersuchte Tiere mit reduzierter Flugmuskulatur.	2a
<i>Bidessus unistriatus</i>				×					Flugbeobachtung bei einem Individuum in der Nähe von Bordeaux (FOSTER in lit. 2003). / BAMEUL (1990)	2b
<i>Hydroglyphus geminus</i>	+	*	+	×	×			87	ANGELINI (1998); BAMEUL (1990); BEHR (1990); FICHTNER (1972); LUNDKVIST et al. (2002); NARDI (2004); NARDI & MALTZEFF (2001); PONEI (1997); VANHERCKE et al. (1980)	4
<i>Hydroglyphus hamulatus</i>										?
<i>Hygrotus decoratus</i>	-	+	-	×	×			2	BEHR (1990); LUNDKVIST et al. (2002); NARDI & MALTZEFF (2001)	2a
<i>Hygrotus inaequalis</i>	±	*	+	×	×			1	Schlechte Flieger (CUPPEN 1983). Präparierter Käfer mit reduzierter Flugmuskulatur / ANGELINI (1998); BAMEUL (1990); FICHTNER (1972); JACKSON (1952, 1956a, b, 1973); LUNDKVIST et al. (2002)	2a
<i>Hygrotus quinque-lineatus</i>	-	-	-						Ein Tier von 21 mit vollständiger Flugmuskulatur (JACKSON 1973). Ansonsten keinerlei Anzeichen für Flugaktivität/ JACKSON (1956a, b)	1
<i>Hygrotus versicolor</i>					×				LUNDBERG (1978)	2b
<i>Hygrotus confluens</i>	+	*	×					180	BAMEUL (1990); FOSTER (1979); JACKSON (1952, 1956a, 1973); LUNDKVIST et al. (2002)	4
<i>Hygrotus enneagrammus</i>					×				FICHTNER (1972)	2b
<i>Hygrotus flaviventris</i>										?
<i>Hygrotus impressopunctatus</i>	+		×	×				1	BAMEUL (1990); BEHR (1990); FICHTNER (1972); VANHERCKE et al. (1980)	3
<i>Hygrotus nigrolineatus</i>			×						"Fugitive Art", die neu entstandene Gewässer schnell besiedelt (NILSSON & HOLMEN 1995).	3
<i>Hygrotus novemlineatus</i>	-	-							Reduzierte Flugmuskulatur, selten dünne Flugmuskeln erkennbar (JACKSON 1973). / ERIKSSON (1972); FOSTER (1979)	1
<i>Hygrotus parallelogrammus</i>										?
<i>Hyphydrus ovatus</i>	-	-	-	×			D	5	Von 50 Tieren nur eines mit Muskulatur, starker Läufer ("1 ft. in 4 minutes") (JACKSON 1973). / FICHTNER (1972); FOSTER (1979); JACKSON (1952)	1
<i>Hydroporus angustatus</i>	+	*	×	×				2	BEHR (1990); FOSTER (1979); JACKSON (1952, 1973); LUNDKVIST et al. (2002); NARDI & MALTZEFF (2001); VANHERCKE et al. (1980)	4

Tab. 1: fortgesetzt
Table 1: continued

	Muskulatur	Beobachtung	Flugtests	Fundorte	Recapture	Lichtfang	Dormanz	Präpariert	Bemerkungen / Literaturangaben	Kategorie
<i>Hydroporus brevis</i>										?
<i>Hydroporus discretus</i> (= <i>H. neuter</i>)	+	+	+						JACKSON (1952, 1956b, 1973); LUNDKVIST et al. (2002)	2a
<i>Hydroporus elongatus</i>										?
<i>Hydroporus erythrocephalus</i>	±	+	+	×		×	D	2	Variable Art, die meisten Tiere aber mit normaler Flugmuskulatur (JACKSON 1973). Flugmuskulatur schwach vorhanden. / ERIKSSON (1972); JACKSON (1952, 1956b); LUNDKVIST et al. (2002)	2a
<i>Hydroporus ferrugineus</i>	-	-	-					3	Kleinere Flügel als ein flugfähiger <i>Hydroporus</i> (JACKSON 1973). / JACKSON (1952, 1956b)	1
<i>Hydroporus foveolatus</i>										?
<i>Hydroporus fuscipennis</i>	+	+							Die Art soll sich über Ornithophoresie ausbreiten können (HEBAUER 1979) / ERIKSSON (1972); LUNDKVIST et al. (2002)	3
<i>Hydroporus glabriusculus</i>		-							Teilweise und vor allem in einem frühen adulten Stadium zum Flug befähigt (BILTON 1994). / LUNDKVIST et al. (2002)	2a
<i>Hydroporus gyllenhalii</i>	±	+	+	×				1	Ein untersuchtes Tier mit reduzierter Flugmuskulatur. BEHR (1990); JACKSON (1952, 1956b, 1973); LUNDKVIST et al. (2002); OWEN (1984)	2a
<i>Hydroporus incognitus</i>	+	*	+	×		×		1	BEHR (1990); FICHTNER (1972); FOSTER (1979); JACKSON (1952, 1956b, 1973); LUNDKVIST et al. (2002)	4
<i>Hydroporus kraatzii</i>	+		-					2	Beide präparierte Käfer mit vollständiger Flugmuskulatur, aber Flugtests negativ.	2b
<i>Hydroporus longicornis</i>	-		-					2	FOSTER (1979, 2000)	1
<i>Hydroporus longulus</i>	±	-		×					FOSTER (1979, 2000); JACKSON (1952, 1956b, 1973); OWEN (1993)	2a
<i>Hydroporus marginatus</i>	+							1	"Capable for weak flight" (FOSTER 2000).	3
<i>Hydroporus melanarius</i>	-	-	-				D		ERIKSSON (1972); FOSTER (1979); JACKSON (1956b, 1973)	1
<i>Hydroporus memnonius</i>	±	*	+	×		×		1	Bei einem voll ausgereiftem Männchen, war die Flugmuskulatur durch Fettkörper ersetzt. / BEHR (1990); GRENSTED (1939); JACKSON (1952, 1956b, 1973); LUNDKVIST et al. (2002); NARDI & MALTZEFF (2001)	2a
<i>Hydroporus morio</i>	-	-	-				D	2	Bei zwei untersuchten Männchen war die Flugmuskulatur durch Fettkörper ersetzt. / ERIKSSON (1972); FOSTER (1979); JACKSON (1952, 1956b, c, 1973)	1
<i>Hydroporus neglectus</i>	+	+		×				1	BEHR (1990); LUNDKVIST et al. (2002)	3
<i>Hydroporus nigellus</i>										?
<i>Hydroporus nigrata</i>	+	*		×				1	BEHR (1990); FOSTER (1979); JACKSON (1952, 1956b, 1973); LUNDKVIST et al. (2002)	3
<i>Hydroporus nivalis</i>										?
<i>Hydroporus notatus</i>		+							LUNDKVIST et al. (2002)	2b
<i>Hydroporus obscurus</i>	±	-	-			×		6	Bei allen untersuchten Individuen war die Flugmuskulatur komplett reduziert. Zum Teil handelte es sich um immature Tiere. / FICHTNER (1972); JACKSON (1952, 1956b); LUNDKVIST et al. (2002)	1
<i>Hydroporus obsoletus</i>	+	+						2	Flugbeobachtung (NILSSON & HOLMEN 1995). / FOSTER (2000); GERECKE & BRANCUCCI (1989)	3
<i>Hydroporus palustris</i>	±	*	+	×		×		10	Vermutlich fliegen nur weiche Individuen (JACKSON 1973). / BAMEUL (1990); ERIKSSON (1972); FERNANDO (1958); JACKSON (1952, 1956b); LUNDKVIST et al. (2002)	2a
<i>Hydroporus planus</i>	+	*	+	×				2	BEHR (1990); FERNANDO (1958); FOSTER (1979); GRENSTED (1939); JACKSON (1952, 1956b, 1973); LUNDKVIST et al. (2002)	4
<i>Hydroporus pubescens</i>	+	*	+	×				1	BEHR (1990); FERNANDO (1958); FOSTER (1979); GRENSTED (1939); JACKSON (1952, 1956b, 1973); LUNDKVIST et al. (2002)	4
<i>Hydroporus rufifrons</i>			-						FOSTER (2000)	1
<i>Hydroporus scalesianus</i>		+	-						LUNDKVIST et al. (2002); FOSTER (2000)	2b
<i>Hydroporus striola</i>	±	*	+	×					JACKSON (1952, 1956b, 1973); LUNDKVIST et al. (2002)	2a

Tab. 1: fortgesetzt
Table 1: continued

	Muskulatur	Beobachtung	Flugtests	Fundorte	Recapture	Lichtfang	Dormanz	Präpariert	Bemerkungen / Literaturangaben	Kategorie
<i>Hydroporus tristis</i>	±	+	-	×	×		D	2	Tiere mit normaler Flugmuskulatur sind selten (JACKSON 1973). M60 reduziert, M64 schwach vorhanden. / BAMEUL (1990); BEHR (1990); JACKSON (1952, 1956b, c); LUNDKVIST et al. (2002); VANHERCKE et al. (1980)	2a
<i>Hydroporus umbrosus</i>	±	+	+	×	×			2	Möglicherweise fliegen nur die frisch geschlüpften Käfer. Bei Flugtests flogen nur einzelne Tiere über kürzere Entfernungen (JACKSON 1973). Beide untersuchten Käfer mit reduzierter Flugmuskulatur / BEHR (1990); JACKSON (1952, 1956b); LUNDBERG (1978); LUNDKVIST et al. (2002)	2a
<i>Porhydrus lineatus</i>		-			×				Einzelner Lichtfang (JACKSON 1973). / LUNDKVIST et al. (2002)	2b
<i>Graptodytes bilineatus</i>				×					Flugvermögen wird aufgrund von Vorkommen in neu entstandenen Gewässern ("sites of modern origins") angenommen (FOSTER 2000).	?
<i>Graptodytes flavipes</i>					×				NARDI & MALTZEFF (2001); FOSTER (2000)	2b
<i>Graptodytes granularis</i>		-							LUNDKVIST et al. (2002)	?
<i>Graptodytes pictus</i>	±	-						2	Fehlende Flugmuskulatur aber große Flügel (JACKSON 1973). "Variable musculature, no flight record" (FOSTER 1979). Bei zwei untersuchten Tieren war die Muskulatur sehr schwach vorhanden.	2a
<i>Oreodytes davisii</i>	±			×				2	Ein untersuchtes Männchen mit gut ausgebildeter Flugmuskulatur, ein Weibchen mit reduzierter Flugmuskulatur. / OWEN (1984)	2a
<i>Oreodytes sanmarkii</i>	-	-	-					60	Fang eines Individuums in "suction trap" nach Austrocknung des nahe gelegenen Baches (JACKSON 1973). / ERIKSSON (1972); JACKSON (1952, 1956b)	1
<i>Oreodytes septentrionalis</i>	±	-	-					6	Sechs untersuchte Käfer aus dem Schwarzwald mit reduzierter Flugmuskulatur. Keinerlei Anzeichen für Flugaktivität. Nach JACKSON (1973) aber mit ausgeprägter Flugmuskulatur. / FOSTER (1979); JACKSON (1952, 1956b)	1
<i>Suphrodytes dorsalis</i>	-	-							ERIKSSON (1972); LUNDKVIST et al. (2002)	1
<i>Deronectes aubei</i>	-	-	-					150	Alle untersuchten Käfer mit reduzierter Flugmuskulatur. Zahlreiche Flugtests negativ. Nach FERY & BRANCUCCI (1997) gilt die gesamte Gattung <i>Deronectes</i> als flugunfähig.	1
<i>Deronectes latus</i>	-	-	-					3	Flugunfähig, konnte jedoch die Britischen Inseln Isle of Wight, Isle of Man, Arran und Kintyre peninsula besiedeln (FOSTER 2000).	1
<i>Deronectes platynotus</i>	-	-	-					3	Flugmuskulatur reduziert, Flugtests negativ.	1
<i>Stictotarsus duodecimpustulatus</i>	±	+	-					2	Die meisten Tiere ohne Flugmuskulatur, eines jedoch im Flug mit vollständiger Flugmuskulatur gefangen (JACKSON 1973). Beide untersuchte Käfer mit reduzierter Flugmuskulatur. / JACKSON (1952, 1956b)	2a
<i>Stictotarsus griseostriatus</i>	+	-							FOSTER (1979); JACKSON (1952, 1956b, 1973)	3
<i>Scarodytes halensis</i>	+	*	+	×	×			124	Bei Flugtests starteten die Käfer züigig. Ca. 50 Individuen die neben einer Lichtfalle in einer trockenen Samenschale ausgebracht wurden, flogen nicht an die Lichtquelle. / FICHTNER (1972); LÖDERBUSCH (1984); LUNDKVIST et al. (2002); PONEI (1997)	4
<i>Nebrioporus assimilis</i>	-	-	-						FOSTER (1979); JACKSON (1952, 1956b, 1973)	1
<i>Nebrioporus depressus</i>		-	-						Flugfähigkeit wird aufgrund der Besiedlung von sekundären Habitaten für wenigstens einige Individuen angenommen (NILSSON & HOLMEN 1995). / FOSTER (1979); JACKSON (1973)	1
<i>Nebrioporus elegans</i>	-	-	-					2	Flugunfähig (JACKSON 1952, 1956b, 1973), aber unklar ob die Art richtig bestimmt wurde oder ob es sich um eine intermediäre Form zwischen <i>N. depressus</i> und <i>N. elegans</i> handelte. Flugfähigkeit wird aber aufgrund der Besiedlung von sekundären Habitaten angenommen (FOSTER 2000). / FOSTER (1979); JACKSON (1952, 1956b, 1973)	1
<i>Nebrioporus canaliculatus</i>	+	*	+					260	Die Käfer benötigen nur kurze Zeit um sich auf den Start vorzubereiten. / NILSSON & HOLMEN (1995)	4
<i>Stictonectes lepidus</i>	+	*		×					BAMEUL (1990); FOSTER (1979); JACKSON (1952, 1956b, 1973)	3

Tab. 1: fortgesetzt
Table 1: continued

	Muskulatur	Beobachtung	Flugtests	Fundorte	Recapture	Lichtfang	Dormanz	Präpariert	Bemerkungen / Literaturangaben	Kategorie
<i>Platambus maculatus</i>	-	-	-					2	Guter Läufer (ERIKSSON 1972). / ERIKSSON (1972); FOSTER (1979); JACKSON (1952, 1956b, 1973)	1
<i>Agabus affinis</i>	±	-						3	FOSTER (1979); JACKSON (1952, 1956b, 1973)	2a
<i>Agabus bipustulatus</i>	+	*	+	x	x	x	D	5	Nur wenige Tiere flugunfähig (ca. 6%) (ERIKSSON 1972). / BEHR (1990); DAVY-BOWKER (2002); FERNANDO (1958); FOSTER (1979); GRENSTED (1939); JACKSON (1952, 1956b, c, 1973); LÖDERBUSCH (1984); OWEN (1984)	3
<i>Agabus biguttatus</i>	+	*	+						FOSTER (1979); JACKSON (1952, 1956b, 1973)	3
<i>Agabus brunneus</i>			-						UK Biodiversity Actionplan (http://www.ukbap.org.uk , 20.09.2005)	1
<i>Agabus conspersus</i>	+	+	+	x					Während der wärmsten Tageszeit fliegend beobachtet (GODFREY 2004) / BAMEUL (1990); FOSTER (1979); FOSTER (2000); JACKSON (1952, 1956a)	3
<i>Agabus didymus</i>	+								JACKSON (1956a)	3
<i>Agabus guttatus</i>	-	+	-					1	Gelegentlich fliegende Individuen, ansonsten flugunfähig (NILSSON & HOLMEN 1995). / FOSTER (1979); JACKSON (1952, 1956b, 1973)	2a
<i>Agabus melanarius</i>	+	*	+	x				3	Mehrere Exemplare konnten in Borkenkäferfallen gefunden werden. / FOSTER (1979); JACKSON (1956a); LUNDKVIST et al. (2002)	4
<i>Agabus nebulosus</i>	+	*	+	x				95	Am 22.07.2000 starteten drei weiche Käfer direkt von der Wasseroberfläche einer Sammelschale. In Flugtests schnell gestartet. / BAMEUL (1990); BEHR (1990); FICHTNER (1972); FOSTER (1979); JACKSON (1952, 1956b, 1973); LÖDERBUSCH (1984); LUNDKVIST et al. (2002)	4
<i>Agabus nitidus</i>										?
<i>Agabus paludosus</i>	±	-	-						Flugmuskulatur nur bei einem von 22 Tieren (JACKSON 1973). FOSTER (1979); JACKSON (1952, 1956b); LUNDKVIST et al. (2002)	2a
<i>Agabus striolatus</i>	-	-	-						LUNDKVIST et al. (2002); FOSTER (1982)	1
<i>Agabus unguicularis</i>	-	-	-						Flugunfähig, fehlt auf verschiedenen Britischen Inseln, aber Besiedlung von sekundären Gewässern findet statt (FOSTER 2000). / FOSTER (1979); JACKSON (1973); LUNDKVIST et al. (2002)	1
<i>Agabus clypealis</i>										?
<i>Agabus congener</i>	-	+	x					1	Drei von 16 Käfern mit reduzierter Flugmuskulatur (ERIKSSON 1972). / BEHR (1990); FOSTER (1979); JACKSON (1956b); LUNDKVIST et al. (2002)	2a
<i>Agabus fuscipennis</i>	-								LUNDKVIST et al. (2002)	1
<i>Agabus sturmii</i>	±	*	+	x				2	Selten Tiere mit abnormaler Flugmuskulatur (ca. 5%) (JACKSON 1973). / BEHR (1990); FERNANDO (1958); JACKSON (1952, 1956b); LUNDKVIST et al. (2002)	3
<i>Agabus labiatus</i>	-	+	-						Flugunfähig nach JACKSON (1952, 1956a, 1973), Flugbeobachtungen von HOLMEN (1987). Die lokale Verbreitung der Art lässt aber darauf schließen, dass nur sehr wenige Tiere flugfähig sind. / FOSTER (1979); HOLMEN (1987)	2a
<i>Agabus uliginosus</i>	-	+	-					2	Ein flugfähiges Individuum neben zahlreichen flugunfähigen (KIRBY & FOSTER 1991). Flugunfähig nach JACKSON (1952, 1956a), aber Fund von drei Individuen in einer Flugfalle (LUNDKVIST et al. 2002). Weitere Flugbeobachtungen von FOSTER (2000). / FOSTER (1979)	2a
<i>Agabus undulatus</i>	-	-	-					1	FOSTER (1979); JACKSON (1956a); KIRBY & FOSTER (1991)	1
<i>Hybius chalconatus</i>	+	*	x					1	FOSTER (1979); JACKSON (1952, 1956a, b); LUNDKVIST et al. (2002)	4
<i>Ilybius erichsoni</i>										?
<i>Ilybius montanus</i>	+	*							FOSTER (1979)	3
<i>Ilybius neglectus</i>										?
<i>Ilybius subtilis</i>	+	-			x			1	FICHTNER (1972); LUNDKVIST et al. (2002)	3
<i>Ilybius wasastjernae</i>		+	x						DVOŘÁK & ŠTASTNÝ (1998)	3
<i>Ilybius aenescens</i>	+	*	x	x	W			1	BEHR (1990); FOSTER (1979); JACKSON (1956a, b, 1973); NILSSON & HOLMEN (1995)	4
<i>Ilybius angustior</i>	±	+							Nach LARSON (1987) fliegt die Art in Nordamerika vor allem Ende Juni bis Mitte Juli. / ERIKSSON (1972)	2a

Tab. 1: fortgesetzt
Table 1: continued

	Muskulatur	Beobachtung	Flugtests	Fundorte	Recapture	Lichtfang	Dormanz	Präpariert	Bemerkungen / Literaturangaben	Kategorie
<i>Ilybius ater</i>	+	*		×	×	W		1	"Highly flight mobile", aber in Capture-Recapture Studie konnten keine Wiederfänge in anderen Gewässern gemacht werden (DAVY-BOKER 2002). / BEHR (1990); FERNANDO (1958); FICHTNER (1972); FOSTER (1979); JACKSON (1952, 1956a, 1973); LUNDKVIST et al. (2002); NILSSON & HOLMEN (1995)	4
<i>Ilybius crassus</i>	-			×	×				ERIKSSON (1972); LUNDBERG (1978); NILSSON & HOLMEN (1995)	2a
<i>Ilybius fenestratus</i>	-	-	-	×		×		1	Flugfähigkeit oder Transport durch Wasservogel vermutet, keine Flugbeobachtungen bei gefangenen Tieren (DENTON 1997). / BEMBENEK & KRAUSE (1969) in FOSTER (2000); FICHTNER (1972); FOSTER (1979); JACKSON (1956a); LUNDKVIST et al. (2002)	1
<i>Ilybius fuliginosus</i>	+	*		×	×	W		2	"Highly flight mobile", aber in Capture-Recapture Studie konnten keine Wiederfänge in anderen Gewässern gemacht werden (DAVY-BOKER 2002). Ein Individuum an einer Malaise-Falle (NARDI 2004). / ANGELINI (1998); BEHR (1990); FERNANDO (1958); FOSTER (1979); JACKSON (1952, 1956b, 1973); LUNDBERG (1978); LUNDKVIST et al. (2002); VANHERCKE et al. (1980)	4
<i>Ilybius guttiger</i>		+			×	W			BEMBENEK & KRAUSE (1969) in FOSTER (2000); FICHTNER (1972); LUNDKVIST et al. (2002); NILSSON & HOLMEN (1995)	3
<i>Ilybius quadriguttatus</i>				×		W			BEHR (1990); NILSSON & HOLMEN (1995)	3
<i>Ilybius similis</i>		+				W			NILSSON & HOLMEN (1995); TELNOV & KALNINS (2003)	2b
<i>Ilybius subaeneus</i>	+	*	+		×	W			FICHTNER (1972); FOSTER (1979, 2000); JACKSON (1956a); LUNDBERG (1978); LUNDKVIST et al. (2002); NILSSON & HOLMEN (1995)	3
<i>Rhantus grapii</i>				×		W			BEHR (1990); LUNDKVIST et al. (2002); NILSSON & HOLMEN (1995)	3
<i>Rhantus bistriatus</i>	+	*	+	×	×	W			Beobachtung von zahlreichen Individuen die im Februar von ihrem Überwinterungsquartier zu einem See flogen (ALLEN 1953). / FICHTNER (1972); FOSTER (1979); JACKSON (1952, 1956a, 1956b, 1973); NILSSON & HOLMEN (1995)	3
<i>Rhantus consputus</i>										?
<i>Rhantus exsoletus</i>	+	*	+			W		2	FOSTER (1979); JACKSON (1952, 1956b, 1973); LUNDKVIST et al. (2002); NILSSON & HOLMEN (1995)	4
<i>Rhantus frontalis</i>		*	+	×	×	W			FICHTNER (1972); JACKSON (1952, 1956a, 1973); LUNDKVIST et al. (2002); NILSSON & HOLMEN (1995); VANHERCKE et al. (1980)	3
<i>Rhantus latitans</i>					×	W			FICHTNER (1972); NILSSON & HOLMEN (1995)	3
<i>Rhantus notaticollis</i>						W			NILSSON & HOLMEN (1995)	?
<i>Rhantus suturalis</i>	+	*		×	×			2	ANGELINI (1998); BAMEUL (1990); FOSTER (1979); JACKSON (1956a); LUNDKVIST et al. (2002); NARDI & MALTZEFF (2001); PONEI (1997); VANHERCKE et al. (1980)	4
<i>Rhantus suturellus</i>	+	-		×		W			BEHR (1990); ERIKSSON (1972); LUNDKVIST et al. (2002); NILSSON & HOLMEN (1995)	3
<i>Colymbetes fuscus</i>	+	*	+	×	×	D			ANGELINI (1998); DAVY-BOWKER (2002); FICHTNER (1972); FOSTER (1979); JACKSON (1952, 1956b, 1973); LUNDKVIST et al. (2002); NARDI & MALTZEFF (2001)	4
<i>Colymbetes paykulli</i>	+	*		×					BEHR (1990); ERIKSSON (1972); LUNDKVIST et al. (2002); NILSSON & HOLMEN (1995)	3
<i>Colymbetes striatus</i>	+				×				LUNDBERG (1978); LUNDKVIST et al. (2002)	2b
<i>Laccophilus hyalinus</i>	-	-	-	×	×				ANGELINI (1998); FICHTNER (1972); FOSTER (1979); JACKSON (1952, 1956a); NARDI & MALTZEFF (2001); PONEI (1997)	2a
<i>Laccophilus minutus</i>	+	*	+	×	×			10	Startet in Flugtests züggig. / ANGELINI (1998); FICHTNER (1972); FOSTER (1979); JACKSON (1952, 1973); LUNDKVIST et al. (2002); NARDI & MALTZEFF (2001); VANHERCKE et al. (1980)	4
<i>Laccophilus poecilus</i>				×	×				BAMEUL (1990); FICHTNER (1972); NARDI (2004)	3
<i>Hydaticus grammicus</i>										?
<i>Hydaticus continentalis</i>						W			NILSSON & HOLMEN (1995)	?
<i>Hydaticus aruspex</i>		-				W			North America seasonal migration on the wing ROUGHLEY & PENGELLY (1981) in NILSSON & HOLMEN (1995). / LUNDKVIST et al. (2002)	2b

Tab. 1: fortgesetzt
Table 1: continued

	Muskulatur	Beobachtung	Flugtests	Fundorte	Recapture	Lichtfang	Dormanz	Präpariert	Bemerkungen / Literaturangaben	Kategorie
<i>Hydaticus seminiger</i>	+	+			x		W	1	BRANCUCCI (1980); JACKSON (1956a); NILSSON & HOLMEN (1995); NARDI (2004)	3
<i>Hydaticus transversalis</i>		-					W		LUNDKVIST et al. (2002); NILSSON & HOLMEN (1995)	1
<i>Graphoderus austriacus</i>		-		x					Fund in einer Bodenfalle umgeben von landwirtschaftlich genutzten Flächen (DIETZE 2004).	?
<i>Graphoderus bilineatus</i>						x			BRANCUCCI (1980) konnte bei Fang und Wiederfang nur einen sehr geringen Anteil wiedergefangen, was auf eine erhöhte Dispersionsrate schließen lässt; Ähnliches gilt auch für <i>G. cinereus</i> . / HENDRICH & BALKE (2000); NILSSON & HOLMEN (1995)	3
<i>Graphoderus cinereus</i>	+	-	+	x		x		1	"Strong flier" (JACKSON 1956a). Flugmuskulatur war bei einem untersuchtem Männchen sehr schwach ausgeprägt und Flugtests negativ. / BAMEUL (1990); FICHTNER (1972); LUNDKVIST et al. (2002)	3
<i>Graphoderus zonatus</i>	-	-	-					1	Nach ERIKSSON (1972) sind fast alle adulten Tiere flugunfähig. / LUNDKVIST et al. (2002)	1
<i>Acilius canaliculatus</i>	+	+	+	x				12	Vor dem Start war ein deutliches Summen und Vibrieren des Käfers zu vernehmen. / BEHR (1990); JACKSON (1973); LUNDKVIST et al. (2002)	3
<i>Acilius sulcatus</i>	+	*	+	x	x			20	Startet in Flugtests zügig. / DAVY-BOWKER (2002); FICHTNER (1972); FOSTER (1979); JACKSON (1952, 1956b, 1973)	4
<i>Dytiscus circumcinctus</i>		+							Flugbeobachtungen am häufigsten in Frühjahr und Herbst (NILSSON & HOLMEN 1995).	3
<i>Dytiscus circumflexus</i>	+	*	+	x		x		1	Konnte im Winter am Licht gefangen werden (JACKSON 1956a). / FOSTER (1979); NARDI & MALTZEFF (2001)	3
<i>Dytiscus dimidiatus</i>					x				BRANCUCCI (1980)	3
<i>Dytiscus lapponicus</i>		-	-						OWEN (1988) konnte ein Exemplar an Land finden, das sich der Sonne exponierte. FOSTER (2000) nahm daher eine Flugfähigkeit weniger Tiere an. / ERIKSSON (1972); FOSTER (1979); JACKSON (1956b); LUNDKVIST et al. (2002)	1
<i>Dytiscus latissimus</i>		+				x			HENDRICH & BALKE (2000); NILSSON & HOLMEN (1995)	3
<i>Dytiscus marginalis</i>	+	*	+	x	x	x		50	BEHR (1990); DAVY-BOWKER (2002); FOSTER (1979); JACKSON (1952, 1956b, 1973); LUNDKVIST et al. (2002); NARDI & MALTZEFF (2001)	4
<i>Dytiscus semisulcatus</i>	+	*				x			FOSTER (1979); JACKSON (1956b, 1973)	3
<i>Cybister lateralmarginalis</i>		+			x				ANGELINI (1998); BRANCUCCI (1980); NARDI (2004)	3

Tab. 2: Prozentuale Zusammensetzung der Flugfähigkeitskategorien der Hydradephaga-Arten in den jeweiligen Habitaten. In Klammern sind die Habitatangaben nach HESS et al. (1999) angegeben.

Table 2: Percentage composition of the flight categories of the hydradephagan species in their respective habitat. The detailed habitats are given in brackets according HESS et al. (1999).

Kategorie	Quellen (K)	Bäche (FR)	Flüsse (F, F-SP)	Stabile stehende Gewässer (SD, SW, SE, S)	Kleingewässer temporär (S kl, F kl, FP)	Gewässer früher Sukzession (SP)	Dystrophe Gewässer (SD kl)	Wald- und Augewässer (SW kl)
1	25,0	58,3	35,3	14,1	4,8	8,3	23,8	17,4
2	37,5	33,3	41,2	22,5	19,0	8,3	40,5	30,4
3	25,0	8,3	17,6	47,9	28,6	37,5	21,4	13,0
4	12,5	0,0	5,9	15,5	47,6	45,8	14,3	39,1
Artenzahl	16	12	17	71	21	24	42	23

Deutschland vorkommenden Arten konnte für 32 Arten keine Aussagen getroffen werden; ihnen wurde die Kategorie „Status unbekannt“ zugeteilt. Für 33 Arten wurde eine Flugunfähigkeit festgestellt, während 44 „variable Arten“, 50 „Flieger“ und 22 „gute Flieger“ ermittelt werden konnten. Zu einigen Arten werden ausführlichere Bemerkungen angegeben.

Die Tabelle diene als Grundlage für die Analyse des Zusammenhangs zwischen der Besiedlung eines bestimmten Habitates und der Flugfähigkeit (Tab. 2). Unterschiede in der Zusammensetzung der Flugfähigkeitskategorien in den jeweiligen typischen Habitaten wurden mit Hilfe des CNESS Index ($m = 1$) und einer anschließenden NMDS in Abbildung 2 dargestellt. Die Gewässer früher Sukzession (Artenzahl = 24), sowie die periodisch austrocknenden Gewässer (Artenzahl = 21) und die kleineren und zuweilen austrocknenden Wald- und Augewässer (Artenzahl = 23) stehen aufgrund des hohen Anteils an flugfähigen und flugfreudigen Arten nah beieinander. Demgegenüber stehen die sommerwarmen Bäche und Flüsse (Artenzahl = 17), die dystrophen Kleingewässer (Artenzahl =

42) und die Quellen (Artenzahl = 16), die durch weniger flugfähige und flugfreudige Arten gekennzeichnet sind. Die sommerkalten Bäche und Flussoberläufe (Artenzahl = 12) besitzen einen sehr hohen Prozentsatz nicht flugfähiger Arten (58 %).

Innerhalb der stabilen, stehenden Gewässer (Artenzahl = 71) finden sich hauptsächlich Arten der Flugfähigkeitskategorie 3 (47 %) aber auch nicht flugfähige Arten, variable Arten und sehr gute Flieger.

Betrachtet man die Rote Liste-Arten in Bezug auf deren Flugfähigkeit, so zeigt sich, dass diese, im Vergleich zu nicht bedrohten Arten, einen höheren Anteil an flugunfähigen Arten besitzen (Tab. 3). Es findet sich innerhalb der Roten Liste (RL0 bis RL3) nur eine sehr mobile Art mit der Flugfähigkeitskategorie 4; dies entspricht einem Anteil von 1,5 %. Der Anteil an Arten, über die keine Daten zur Flugfähigkeit vorliegen, ist bei den Arten in der Roten Liste (RL0 bis RL3) mit 27 % erwartungsgemäß hoch. Hervorzuheben sind die beiden Arten *Aulonogyrus concinnus* und *Agabus brunneus*, die als Transgredierer eingestuft sind, aber als nicht flugfähig (Kategorie 1) eingeteilt wurden.

Tab. 3: Anteil der Flugfähigkeitskategorien innerhalb der Rote Liste-Arten (Hydradephaga). Angegeben sind jeweils der absolute Wert (A) und der relative Anteil (%) innerhalb des jeweiligen Rote Liste Status (Rote Liste Deutschland nach Hess et al. 1999). RL0: Ausgestorben oder verschollen. RL1: Vom Aussterben bedroht. RL2: Stark gefährdet. RL3: Gefährdet. R: Extrem seltene Arten und Arten mit geographischer Restriktion. V: Arten der Vorwarnliste. D: Daten defizitär. T: Transgredierer. Σ : Artenzahl.

Table 3: Composition of flight categories (Hydradephaga) according to red data status. For each Red data status absolute value (A) and percentage (%) are given (Red data status Germany, according to Hess et al. 1999). RL0: extinct. RL1: critically endangered. RL2: endangered. RL3: vulnerable. R: extreme rare species and species with geographical restriction. V: advanced warning. D: deficit data. T: temporary species with fast and natural areal dynamics. Σ : number of species.

Kategorie	RL0		RL1		RL2		RL3		R		V		D		T		Nicht RL		Σ
	A	%	A	%	A	%	A	%	A	%	A	%	A	%	A	%	A	%	
1	0	0,0	3	20,0	8	32,0	5	20,0	1	33,3	0	0,0	0	0,0	2	28,6	14	16,1	33
2	0	0,0	4	26,7	4	16,0	3	12,0	2	66,7	3	25,0	1	16,7	1	14,3	26	29,9	44
3	0	0,0	3	20,0	5	20,0	12	48,0	0	0,0	4	33,3	2	33,3	1	14,3	23	26,4	50
4	0	0,0	0	0,0	0	0,0	1	4,0	0	0,0	1	8,3	0	0,0	0	0,0	20	23,0	22
?	1	100,0	5	33,3	8	32,0	4	16,0	0	0,0	4	33,3	3	50,3	3	42,9	4	4,6	32
Σ	1		15		25		25		3		12		6		7		87		181

Inwieweit die Flügelfläche und Körpergröße eine Aussage über die Flugfähigkeit geben kann, wurde anhand der relativen Hinterflügelfläche überprüft. Diese wurden zu einen über Vermessen der Längen und Breiten der Hinterflügel und Elytren am Binokular, als auch über die Digitalisierung der Flächen von Hinterflügeln und Elytren berechnet. Jeder Art wurde Flug- (1) oder Flugunfähigkeit (0) anhand der in Tabelle 1 zusammengefassten Daten zugewiesen; dabei wurden Arten der Kategorien 2, 3 und 4 als flugfähig und nur die Arten der Kategorie 1 als flugunfähig gewertet. Es wurden alle Hydradephaga gemeinsam betrachtet und aufgrund der unterschiedlichen Größe der Käfer die kleineren Hydroporinae von den restlichen Dytiscidae gesondert (Abb. 3). Die Mediane der relativen Hinterflügel der flugfähigen und flugunfähigen Hydroporinae sowie der Dytiscidae und der gesamten Hydradephaga unterscheiden sich signifikant (Kruskal-Wallis ANOVA: $p < 0,001$; $p = 0,02$; $p < 0,001$).

Über logistische Regression wurde ein Schwellenwert der relativen Hinterflügelfläche, ab welchem die Flugfähigkeit zu 50 % Wahrscheinlichkeit vorhanden ist, ermittelt. Da zwischen berechneter und digitalisierter Hinterflügelfläche keine signifikanten Unterschiede bestehen, wurden für die logistische Regression nur die erstgenannten Werte herangezogen.

Für die relative Hinterflügelfläche wurde für die größeren Dytiscidae (exklusiv der Hydroporinae) eine relative Hinterflügelfläche von 1,9 ermittelt, ab welchem das Individuum zu 50 % flugfähig ist. Betrachtet man nur die Hydroporinae so liegt der Wert bei 2,6 gegenüber 2,1 für die gesamten Hydradephaga (Dytiscidae: $y = \exp(-9,83 + (5,11) * x) / (1 + \exp(-9,83 + (5,11) * x))$, $\text{Chi}^2_{(1,21)} = 6,17$; $p = 0,013$; Hydradephaga: $y = \exp(-4,32 + (2,02) * x) / (1 + \exp(-4,32 + (2,02) * x))$, $\text{Chi}^2_{(1,69)} = 18,21$; $p < 0,001$; Hydroporinae: $y = \exp(-7,87 + (2,98) * x) / (1 + \exp(-7,87 + (2,98) * x))$, $\text{Chi}^2_{(1,37)} = 15,19$; $p < 0,001$).

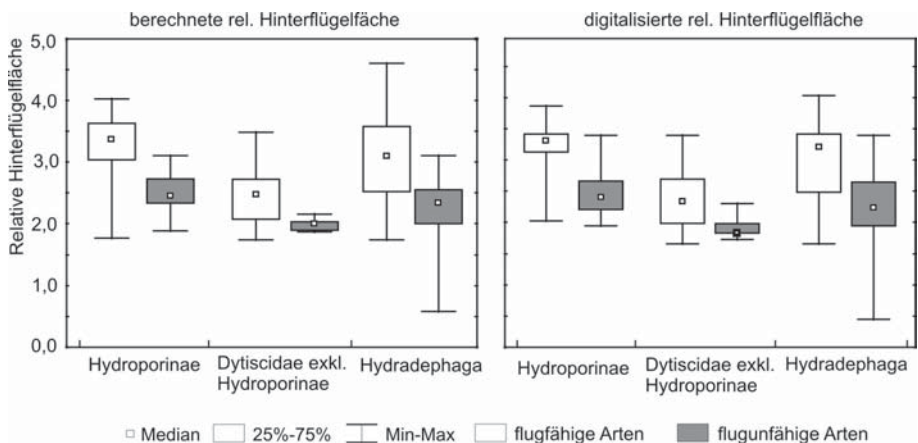


Abb. 3: Relative Hinterflügelfläche flugfähiger und flugunfähiger Hydradephaga. Die relative Hinterflügelfläche wurde sowohl über die vermessenen Längen und Breiten der Hinterflügel und Elytren berechnet (linkes Diagramm), als auch über die digitalisierte Flächen der Hinterflügel und Elytren (rechtes Diagramm). Hydroporinae: flugfähige (n = 25), flugunfähige (n = 12); Dytiscidae: flugfähige (n = 16), flugunfähige (n = 5); Hydradephaga: flugfähige (n = 51), flugunfähige (n = 18).
Fig. 3: Relative hind wing area of able to fly and flightless Hydradephaga. The relative hind wing area was calculated by measured length and wide of hind wing and elytra as well as from digitalized areas of the hind wing and elytra. Hydroporinae: able to fly (n = 25), flightless (n = 12); Dytiscidae: able to fly (n = 16), flightless (n = 5); Hydradephaga: able to fly (n = 51), flightless (n = 18).

4. Diskussion

Die Einteilung in Flugfähigkeitskategorien sollte als ein erster Versuch angesehen werden und Veränderungen der Kategorien sind mit zunehmender Datenmenge möglich. Allerdings wurde die Einteilung so vorgenommen, dass die Flugfähigkeit eher unterschätzt als zu hoch angesetzt wurde. Dadurch wurde erreicht, dass in zukünftigen Arbeiten die Flugfähigkeitskategorie einer einzelnen Art aufsteigen kann, aber nicht mehr sinkt. Weiterhin sollte die Interpretation mancher Literaturangaben zur Flugfähigkeit von Wasserkäfern kritisch erfolgen, so z. B. wenn es sich um die Lichtfänge von Wasserkäfern handelt. Zum einen kann der Fund an einer Lichtfalle ohne direkte Flugbeobachtung, insbesondere in Gewässernähe, auch auf „laufende“ Käfer zurückzuführen sein, so sind z. B. Spinnen ebenfalls recht häufig an Lichtfallen zu finden. Zum anderen sind fehlende Lichtfänge kein Beleg für eine geringe Flugaktivität. In einer Sandgrube bei Bayreuth wurden ca. 50 Individuen von *Scarodytes halensis* während eines Lichtfangs, etwa 15 m neben der Leuchtfalle in einer trockenen Sammelschale ausgebracht. Alle Käfer flogen innerhalb von 30 min; es konnte aber kein Exemplar an der Lichtfalle wieder gefunden werden. Auch die Bewertung der Flugfähigkeit von Wasserkäfern anhand von Fundorten, die nur über Flug erreichbar sind (z. B. Brunnen, Viehtränken, neu angelegte Gewässer, Schwimmbäder, Regentonnen, aber auch nicht aquatische Fundorte wie spezielle Flugfallen für Hymenopteren oder Nachtfalter, Borkenkäferfallen und Samenfallen), ist bei einer Einzelbeobachtung immer kritisch zu beurteilen. Würde der unmittelbare Anflug nicht beobachtet, können diese Tiere auch über zufällige Prozesse in diese Sekundärbiotope gelangt sein. Bei der Beurteilung der Flugfähigkeit anhand der Flugmuskulatur muss beachtet werden, dass sich die Flugmuskulatur bei manchen Arten nach einer Flugphase zurückbilden kann. Daher ist eine Unterscheidung von flug-

unfähigen Arten, deren Muskulatur zeitlebens degeneriert ist, nur bedingt möglich. Eine Degeneration der Flugmuskulatur nach einer Flugphase ist bei Insekten weit verbreitet und geht normalerweise mit der Entwicklung der Reproduktionsorgane einher (SMITH 1964; BILTON 1994). Die Ovarien und Hoden sowie die Anhangsdrüsen vergrößern sich zum Teil bis in den Metathorax. So erwiesen sich in den letzten Jahren mehrere Arten, die von JACKSON (1956a, b, 1973) aufgrund fehlender Flugmuskulatur als flugunfähig eingestuft wurden, zumindest als bedingt flugfähig, z. B. *Agabus uliginosus*, welcher nur als frisch geschlüpfter Käfer (weicher Käfer) fliegen kann; anschließend degeneriert die Flugmuskulatur (KIRBY & FOSTER 1991). Ähnliches ist auch für die Dryopidae und Elmidae (Hakenkäfer) bekannt. Diese Arten fliegen einmal unmittelbar nach der an Land stattfindenden Verpuppung. Im Anschluss daran wird die Flugmuskulatur zurückgebildet (BROWN 1987).

Setzt man die Flugfähigkeitskategorien der hydradephagen Käferarten in Beziehung zum Habitat, so zeigt sich, dass innerhalb der Arten stabiler Gewässer (Moore, Bäche und Flüsse und Quellen) weitaus mehr flugunfähige Arten vorhanden sind als in weniger stabilen Gewässern (temporäre Kleingewässer, Gewässer früher Sukzession). Bereits SOUTHWOOD (1962) nutzte die Flugfähigkeitsdaten von JACKSON (1952, 1956a, b), um an 93 aquatischen Käferarten Aussagen über den Zusammenhang zwischen Habitat und Flugfähigkeit zu machen und kam bereits mit dem weniger umfangreichen Datensatz zum gleichen Ergebnis wie die vorliegende Studie. Insbesondere die sommerkalten Bäche und Flussoberläufe sind durch einen sehr hohen Prozentsatz (58,3 %) an flugunfähigen Arten gekennzeichnet. Bei den Oberläufen von Fließgewässern handelt es sich zumindest in Mitteleuropa um sehr stabile Habitate, die, abgesehen von den Gewässerufeln, keiner Sukzession unterliegen und nur selten austrocknen. In Südeuropa findet man im Som-

mer zahlreiche Arten, die normalerweise in stehenden Gewässern vorkommen, auch in Fließgewässern, da viele stehende Gewässer austrocknen. Auch für die auf der Wasseroberfläche lebenden Wasserläufer (*Gerris*) zeigt VESPÄLÄINEN (1978), dass in den stabilen Habitaten vor allem kurzflügelige Morphen vorhanden sind, während in den temporären Habitaten die vollständig geflügelten Formen vorkommen. Innerhalb der Hydradephaga finden sich nur wenige brachyptere Arten, z. B. *Noterus crassicornis* (JACKSON 1973) oder *Agabus bifarius*, wobei bei letzteren sowohl Exemplare mit vollständig erhaltenen Hinterflügeln als auch mit stark verschmälerten und verkürzten Hinterflügeln vorkommen (LEECH 1942). Eine vollständige Reduktion der Hinterflügel ist für Dytiscidae aber nicht bekannt und es wird angenommen, dass die Flügel oder bestimmte Bereiche der Hinterflügel mit dazu beitragen, den hydrophoben Charakter des Subelytralraumes zu erhalten (BILTON 1994).

Die von SÜSELBECK (1987) bei Dytisciden verwendete Methode zur Einteilung der Flugfähigkeit anhand der relativen Hinterflügelgröße wurde ausschließlich an Großdytisciden innerhalb der Agabinae und Colymbetinae entwickelt und ist nicht ohne weiteres auch bei den kleineren Hydroporinae anwendbar. Große Unterschiede zeigen sich in der relativen Hinterflügelgröße zwischen flugfähigen und flugunfähigen Hydroporinae und den restlichen Dytiscidae (Agabinae, Dytiscinae, Laccophilinae). Der von SÜSELBECK (1987) ermittelte und vorgeschlagene durchschnittliche Wert ($1,94 \pm 0,22$) für flugunfähige Arten entspricht dem in der vorliegenden Arbeit durch logistische Regression ermittelte Wert der relativen Hinterflügelgröße von 1,9 für die Dytiscidae ohne die Hydroporinae (50 %-Wahrscheinlichkeit). Hingegen liegt der ermittelte Schwellenwert (50 %-Wahrscheinlichkeit) eines flugfähigen Vertreters der Hydroporinae bei einer relativen Hinterflügelgröße von 2,5.

Eine Vergleichbarkeit der relativen Hinterflügelgröße zwischen den größeren Agabinae,

Colymbetinae und Dytiscidae einerseits und den Hydroporinae andererseits ist also nicht gegeben.

Da die Flügelformen zwischen den Unterfamilien und auch zwischen Gattungen stark variieren, wurde die Flügelgröße nicht nur anhand der Längen und Breiten berechnet, sondern auch digitalisiert und die tatsächlichen Flächen direkt vermessen. Es konnten aber keine signifikanten Unterschiede zwischen den beiden Methoden festgestellt werden.

Grundsätzlich ist die Bewertung der Hinterflügelgröße als alleiniges Maß für die Flugfähigkeit aber als kritisch zu betrachten. So zeigen mehrere Arten, die anhand von Beobachtungen und Untersuchungen der Muskulatur als flugunfähig eingestuft wurden, hohe Werte für die relativen Hinterflügelgröße (z. B. *Hydroporus morio*: 3,09; *Hydroporus longicornis*: 2,78).

Bei einem Vergleich zwischen der Flugfähigkeit der Arten und dem Gefährdungsgrad nach der Roten Liste Deutschland (Tab. 3) zeigt sich, dass innerhalb der Rote Liste-Arten sehr viele flugunfähige Arten zu finden sind, dagegen kaum sehr gute Flieger (Kategorie 4). Dies wurde bereits von HEBAUER (1988) erkannt. Der Autor weist darauf hin, dass die Roten Listen auf die Flugfähigkeit der Arten hin zu revidieren sind. Allerdings fehlte bisher eine ausführliche und vollständige Dokumentation der Flugfähigkeit der einheimischen Wasserkäferarten.

Erwähnenswert sind die beiden Arten *Aulonogyrus concinnus* und *Agabus brunneus*, die in der Roten Liste (HESS et al. 1999) als Transgredierer eingestuft sind, aber hier als nicht flugfähig (Kategorie 1) eingeteilt wurden. Die Arealökologie von Transgredierern beinhaltet jedoch schnelle natürliche Ausbreitungs- und auch Regressionsphasen. Eine schnelle Ausbreitung über Flug erscheint hier nicht gegeben. Eine Ausbreitung über Wasservögel (Ornithophoresie), wie sie für zahlreiche, nicht selbständig mobile Süßwasserorganismen beschrieben wurde (BILTON et al. 2001), soll nach HEBAUER (1979) auch für eine Dyti-

sciden-Art, *Hydroporus fuscipennis*, zutreffen. Möglicherweise trifft dies auch für weitere Dytisciden zu wie z. B. für die weit verbreitete Art *Hyphydrus ovatus*, die hier als flugunfähig eingestuft wurde, aber in zahlreichen, neu entstandenen Gewässern vorkommt. Auch für die ebenfalls flugunfähige Art *Ilybius fenestratus* wird eine Ausbreitung über Wasservögel angenommen (DENTON 1997).

Die Auflistung der Flugfähigkeitsdaten der Hydradephaga soll ferner auch als Anregung dienen, die Arten mit einem unbekanntem Status (Kategorie „?“) gezielt auf ihre Flugfähigkeit hin zu untersuchen. Viele Arten sind den Autoren aufgrund der Regionalität oder Seltenheit nicht ohne Weiteres zugänglich.

Danksagung

Herzlicher Dank gilt GARTH FOSTER (Ayr, Schottland) für Informationen zur Flugfähigkeit einiger Arten sowie INKA LUSEBRINK (Bayreuth) für die Korrektur der englischen Übersetzungen, STEFAN DÖTTLER (Bayreuth) für Diskussion der statistischen Methoden und ALEXANDRA KEHL (Bayreuth) für Anregungen und Korrekturen.

Literatur

- ALLEN, S.E. (1953): *Rhantus bistriatus* in flight. The entomologist's monthly magazine 89: 168.
- ANGELINI, F. (1998): Coleotterofauna repertia mediante trappola luminosa in due stazioni umide della Basilicata (Italia meridionale) (Coleoptera). Quaderni della Stazione di Ecologia del Civico Museo di Storia Naturale di Ferrara 11: 7-37.
- BAMEUL, F. (1990): Observations sur des coléoptères aquatiques récoltés dans une piscine publique de la ville de Bordeaux (Coleoptera Halipilidae, Dytiscidae, Hydrophilidae, Dryopidae). Bulletin de la société linnéenne de Bordeaux 18: 41-52.
- BEHR, H. (1990): Untersuchung zum Flug- und Immigrationsverhalten von Wasserkäfern der Gattung *Hydroporus* CLAIRV. (Col.: Dytiscidae). Drosera 90: 77-94.
- BILTON, D. (1994): The flight apparatus and flying ability of *Hydroporus glabrusculus* (Coleoptera, Dytiscidae), with a brief review of structural modifications in flightless beetles. Entomologisk Tidskrift 115: 23-32.
- BILTON, D.T., FREELAND, J.R., & OKAMURA, B. (2001): Dispersal in freshwater invertebrates. Annual Review of Ecology and Systematics 32: 159-181.
- BORG, I., & LINGOES, J. (1987): Multidimensional similarity structure analysis. Springer; Berlin.
- BRANCUCCI, M. (1980): Observations sur l'écologie des Dytiscides dans les points d'eau de la rive sud du lac de Neuchâtel (Coleoptera: Dytiscidae). Mitteilung der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 53: 365-378.
- BRANCUCCI, M. (1984): Notes complémentaires sur la répartition de quelques Dytiscides en Suisse (Coleoptera, Dytiscidae). Mitteilung der entomologischen Gesellschaft Basel 34: 30-32.
- BROWN, H.P. (1987): Biology of riffle beetles. Annual Review of Entomology 32: 253-273.
- CUPPEN, J.G.M. (1983): On the habitats of 3 species of the genus *Hygrotus* Stephens (Coleoptera, Dytiscidae). Freshwater Biology 13: 579-588.
- DAVY-BOKER, J. (2002): A mark and recapture study of water beetles (Coleoptera: Dytiscidae) in a group of semi-permanent and temporary ponds. Aquatic Ecology 36: 435-446.
- DEN BOER, P.J. (1977): Dispersal power and survival. Carabids in a cultivated countryside. Miscellaneous Papers 14: 1-190.
- DENTON, J. (1997): How does *Ilybius fenestratus* (Fab.) colonise new ponds? Latissimus 8: 20-21.
- DIETZE, R. (2004): Beiträge zur Käferfauna Sachsen-Anhalts (2): Aktuelle Funde halobionter und halophiler aquatiler Käfer im Becken des ehemaligen Salzigen Sees und der umgebenden Habitatstrukturen (Coleoptera: Dytiscidae, Gyrinidae, Hydrophilidae et Hydraenidae). Halophila – Mitteilungsblatt der Fachgruppe Faunistik und Ökologie Straßfurt 47: 10.
- DVORÁK, L., & ŠTASTNÝ, J. (1998): Nové nálezy potápníka *Agabus wasastjernae* (C. R. Sahlberg) (Coleoptera, Dytiscidae) v České republice [New records of the diving beetles *Agabus wasastjernae* (C. R. Sahlberg) (Coleoptera,

- Dytiscidae) in the Czech Republic]. *Silva Gabreta* 2: 407.
- ERIKSSON, U. (1972): The invertebrate fauna of the Kilpisjärvi area, Finnish Lapland. *Acta Societatis pro Fauna Flora Fennica* 80: 121-160.
- FERNANDO, C.H. (1958): The colonization of small freshwater habitats by aquatic insects. *Ceylon Journal of Science (Biological Sciences)* 1: 117-154.
- FERY, H., & BRANCUCCI, M. (1997): A taxonomic revision of *Deronectes* Sharp, 1882 (Insecta: Coleoptera: Dytiscidae) (part I). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 99B: 217-302.
- FICHTNER, E. (1972): Flugvermögen und Lichtfang von Wasserkäfern (Nachtrag). *Entomologische Nachrichten* 16: 47-50.
- FOSTER, G.N. (1979): Flight & flightlessness. *Balfour-Browne Club Newsletter* 12: 4-7.
- FOSTER, G.N. (2000): A review of the scarce and threatened Coleoptera of Great Britain. Part 3: Aquatic Coleoptera. Joint Nature Conservation Committee; Peterborough.
- GERECKE, R., & BRANCUCCI, M. (1989): Über einige Hydradephaga (Coleoptera, Haliplidae, Hygrobiidae, Noteridae, Dytiscidae, Gyrinidae) aus den Monti Nebrodi (Sizilien). *Entomologia Basiliensis* 13: 41-57.
- GODFREY, A. (2004): Invertebrate survey of Borrow Dyke and associated Habitats, Wallasea Island, Essex. Report to ABP marine environmental research LTD.
- GRASSLE, J.F., & SMITH, W. (1976): A similarity measure sensitive to the contribution of rare species and its use in investigation of variation in marine benthic communities. *Oecologia* 25: 13-25.
- GRENSTED, L.W. (1939): Colonisation of new areas by water beetles. *The entomologist's monthly magazin* 75: 174-175.
- HAGENLUND, G. (1984): *Bidessus grossepunctatus*, Vorbringer (Coleoptera: Dytiscidae) new record to Norway. *Fauna Norvegica, Series B* 31: 103-104.
- HEBAUER, F. (1979): Zur Kenntnis von *Hydroporus fuscipennis* Schaum (Coleoptera, Dytiscidae). *Entomologische Blätter für Biologie und Systematik der Käfer* 75: 115-122.
- HEBAUER, F. (1988): Gesichtspunkte der ökologischen Zuordnung aquatischer Insekten zu den Sukzessionsstufen der Gewässer. *Berichte der Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege* 12: 229-239.
- HENDRICH, L., & BALKE, M. (2000): Verbreitung, Habitatbindung, Gefährdung und mögliche Schutzmaßnahmen der FFH-Arten *Dytiscus latissimus* Linnaeus, 1758 (Der Breitrand) und *Graphoderus bilineatus* (de Geer, 1774) in Deutschland (Coleoptera: Dytiscidae). *Insecta* 6: 98-114.
- HESS, M., SPITZENBERG, D., BELLSTEDT, R., HECKES, L., HENDRICH, L., & SONDERMANN, W. (1999): Artenbestand und Gefährdungssituation der Wasserkäfer Deutschlands. *Naturschutz und Landschaftsplanung* 31: 197-211.
- HOLMEN, M. (1987): The aquatic Adephaga (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. I. Gyrinidae, Haliplidae, Hygrobiidae and Noteridae. *Scandinavian Science Press Ltd.; Leiden*.
- JACKSON, D.J. (1950): *Noterus calvicornis* Degeer and *N. capricornis* HERBST (Col., Dytiscidae) in Fife. *The Entomologist's monthly magazin* 86: 39-43.
- JACKSON, D.J. (1952): Observations on the capacity for flight of water beetles. *Proceedings of the Royal Entomological Society London. Series A* 27: 57-70.
- JACKSON, D.J. (1956a): Observations on flying and flightless water beetles. *Journal of the Linnean Society of London* 43: 18-42.
- JACKSON, D.J. (1956b): The capacity for flight of certain water beetles and its bearing on their origin in the western Scottish Isles. *Proceedings of the Linnean Society of London* 167: 76-96.
- JACKSON, D.J. (1956c): Observations on water-beetles during drought. *The entomologist's monthly magazin* 92: 154-155.
- JACKSON, D.J. (1972): Dispersal of *Hyphydrus ovatus* L. (Col., Dytiscidae). *Entomologist's monthly magazine* 108: 102-104.
- JACKSON, D.J. (1973): The influence of flight capacity on the distribution of aquatic Coleoptera in Fife and Kinross-shire. *The entomologists's Gazette*. 24: 247-293.
- JOHNSON, C.G. (1969): Migration and dispersal of insects by flight. *Methuen; London*.
- KIRBY, P., & FOSTER, G. N. (1991): *Agabus uliginosus* takes off. *Balfour-Browne Club Newsletter* 49: 8-9.
- KONEV, A.A. (1976): Water Beetles of suborder Adephaga Coleoptera of the Central Kaz-

- akh-Ssr Ussr. Entomological Review 55: 56-58.
- LARSEN, O. (1954): Die Flugorgane der Gyriniden. *Opuscula Entomologica* 19: 5-17.
- LARSEN, O. (1966): On the morphology and function of the locomotor organs of the Gyrinidae and other Coleoptera. *Opuscula Entomologica*. (Supplementum) 30: 1-242.
- LARSON, D.J. (1987): Revision of North-American species of *Ilybius* Erichson (Coleoptera, Dytiscidae), with systematic notes on palearctic species. *Journal of the New York Entomological Society* 95: 341-413.
- LEECH, H.B. (1942): Dimorphism in the flying wings of a species of water beetle, *Agabus bifarius* (Kirby) (Coleoptera: Dytiscidae). *Annals of the Entomological Society of America* 35: 76-80.
- LÖDERBUSCH, W. (1984): Wasserkäfer und Wasserwanzen als Besiedler neuangelegter Kleingewässer im Raum Sigmaringen. Veröffentlichungen für Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg 59/60: 421-456.
- LUNDBERG, S. (1978): Beetles (Ins.: Coleoptera) from the mouth-part of the river Ängern. *Fauna Norlandica* 4: 1-8.
- LUNDKVIST, E., LANDIN, J., & KARLSSON, F. (2002): Dispersing diving beetles (Dytiscidae) in agricultural and urban landscapes in south-eastern Sweden. *Annales Zoologici Fennici* 39: 109-123.
- NARDI, G., & MALTZEFF, P. (2001): Gli Idrodefagi della Tenuta Presidenziale di Castelporziano (Coleoptera, Gyrinidae, Haliplidae, Noteridae, Hygrobiidae, Dytiscidae). *Bollettino dell'Associazione Romana di Entomologia* 56: 175-232.
- NILSSON, A.N., & HOLMEN, M. (1995): The aquatic Adephaga (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. II. Dytiscidae. E.J. Brill; Leiden.
- OWEN, J.A. (1984): Another species gains its wings. *Balfour-Browne Club Newsletter* 29: 3.
- OWEN, J.A. (1988): *Dytiscus lapponicus* Gyll. (Coleoptera: Dytiscidae) sunbathing. *The Entomologists Record of Variation* 100: 45.
- OWEN, J.A. (1993): Use of a flight-interception trap in studying the beetle fauna of a Surrey wood over a three year period. *The Entomologist* 112: 141-160.
- PONEL, P. (1997): Coléoptères aquatiques récoltés à la lumière UV sur les berges du canal du midi (Haute-Garonne, France). *Latissimus* 8: 16-18.
- SMITH, D.S. (1964): The structure and development of flightless Coleoptera: A light and electron microscope study of the wings, thoracic exoskeleton and rudimentary flight musculature. *Journal of Morphology* 114: 107-184.
- SOUTHWOOD, T.R.E. (1962): Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. *Biological reviews* 37: 171-214.
- SÜSELBECK, G. (1987): Schwimmkäfer (Dytiscidae, Coleoptera) und ihre Gewässer. Untersuchungen zur Biologie mitteleuropäischer *Agabus*-, *Ilybius*- und *Rhantus*-Arten. Dissertation; Freiburg.
- SÜSELBECK, G. (1996): Ein neuer Nachweis von *Deronectes aubei* (Mulsant) (Coleoptera, Dytiscidae). *Entomologische Blätter* 92: 105-109.
- TELNOV, D., & KALNINS, M. (2003): To the knowledge of Latvian Coleoptera. 3. *Latvijas Entomologs* 40: 21-33.
- THIELE, H.U. (1977): Carabid beetles in their environments. Springer; Berlin.
- TRUEBLOOD, D.D., GALLAGHER, E.D., & GOULD, D.M. (1994): The three stages of seasonal succession on the Savin Hill Cove mudflat, Boston Harbor. *Limnology and Oceanography*. 39: 1440-1454.
- VAN DER EIJK, R.H. (1983): Population dynamics of gyrenid beetles. I. Flight activity of *Gyrinus marinus* Gyll. (Col., Gyrinidae). *Oecologia* 57: 55-64.
- VAN DER EIJK, R.H. (1987): Population dynamics of the gyrenid beetle *Gyrinus marinus* Gyll. (Coleoptera, Gyrinidae) with special reference to its dispersal activities. Dissertation, University of Wageningen.
- VAN VONDEL, B., & DETTNER, K. (1997): Coleoptera: Haliplidae, Noteridae, Hygrobiidae. Gustav Fischer; Stuttgart.
- VANHERCKE, L., MAELFAIT, J.-P., & DESENDER, K. (1980): Beetles captured by means of a light trap. *Biologisch Jaarboek Dodonaea* 48: 153-162.
- VESPÄLÄINEN, K. (1978): Wing dimorphism and diapause in *Gerris*: Determination and adaptive significance. S. 218-253 in: DINGLE, H. (Hrsg.): Evolution of insect migration and diapause. Springer; Berlin.
- YUFEREV, G.I. (1983): On wintering of diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae) in the forests of Kirov District. *Zoologicheskij Zhurnal* 62: 1429-1430.

Dr. Siegfried Kehl
Prof. Dr. Konrad Dettner
Lehrstuhl Tierökologie II
Universität Bayreuth
Universitätsstr. 30
D-95440 Bayreuth
E-Mail: siegfried.kehl@uni-bayreuth.de