Der Bayerische Wald	28 / 1+2 NF S. 10-21	Dezember 2015	ISSN 0724-2131

Auswirkungen des Klimawandels auf die Wald-Laufkäferfauna des Bayerischen Waldes

von Stefan Müller-Kroehling, Freising & Matthias Jantsch, Freising

Zusammenfassung

Die Frage, wie sich der Klimawandel auf die heimische Lebewelt auswirkt und zukünftig auswirken wird, ist von erheblicher Bedeutung für den Erhalt der Biodiversität. Da systematisch erhobene Aufnahmen der Arten nach Lebensräumen und Höhenstufen aus der Vergangenheit als Ausgangspunkt für eine echte Zeitreihe fehlen, muss sich eine entsprechende Betrachtung, die jetzt bereits die Auswirkungen abschätzen will, einer so genannten „unechten Zeitreihe“ bedienen. Als solche ist ein „Höhengradient“ zu verstehen, der nach dem „Ort statt Zeit“-Ansatz („space for time“-Ansatz) Höhenstufen unterschiedlicher Klimatönung in Bezug auf ihre Artenzusammensetzung miteinander vergleicht. 2009 wurden im Rahmen der Untersuchung eines solchen „Höhengradienten“ im Bayerischen Wald in acht Naturwaldreservaten neben weiteren Artengruppen die Laufkäfer als Modellgruppe untersucht.

Die meisten der vierzig nachgewiesenen Arten sind an bestimmte Klimabereiche gebunden oder präferieren sie stark oder meiden für sie zu warme bzw. zu kalte Lagen. Es ist daher anzunehmen, dass sich bei einem verändernden Klima die Verbreitung dieser Arten im Bayerischen Wald verändern wird. Einige als wärmeliebend zu charakterisierende Arten werden zumindest mittelfristig zunehmen, manche davon allerdings nur, sofern ihr bevorzugter Lebensraum (Laubwälder) in ausreichendem Umfang zur Verfügung steht und sie diese neuen Lebensräume auch fußläufig erreichen können. Die meisten davon profitieren nur mittelfristig, da sie bei weiter steigenden Temperaturen vermutlich auf montane Lagen abgedrängt werden. Die Arten, die bereits jetzt an kühle Temperaturen bzw. höhere Höhenstufen gebunden sind, gehören zu den Verlierern eines wärmer werdenden Klimas. Manche von ihnen werden möglicherweise nur auf den höheren Bayerwald-Gipfeln überdauern, wo azonale Kältestandorte wie Blockhalden und Moore ihnen Rückzugsnischen in Trockenjahren bieten. Unter diesen negativ betroffenen Arten sind auch die Mehrzahl jener nachgewiesenen Arten, für die eine besondere Schutzverantwortung Deutschlands besteht.

1. Einleitung

Klimawandel einschließlich dramatischer Auswirkungen auf Fauna und Flora hat es immer gegeben (Coope 1995). Das Holozän stellt eine Phase relativ stabilen Klimas dar. Dies ändert sich jedoch aktuell, auch durch einen durch Treibhausgase verursachten Anstieg der globalen Durchschnittstemperaturen. Dieser nach allem Ermessen menschlich gemachte „anthropogene Klimawandel“ findet nicht zukünftig, sondern bereits jetzt statt.

Der Klimawandel wird erhebliche Auswirkungen auf die Zusammensetzung von Artengemeinschaften haben. Denkbar sind das regionale Aussterben von Arten und die Zuwanderung anderer Arten. Eine direkte Beobachtung der Auswirkungen dieser ablaufenden Veränderungen in Form eines Vorher-Nachher-Vergleichs ist aber nur sehr bedingt möglich, da Vergleichserhebungen aus früheren Zeiten in aller Regel fehlen und nicht „nachzuholen“ oder zu ersetzen sind. Zwar gibt es für manche Landesteile bis in das 19. Jahrhundert zurückreichende Artenlisten aus zum Teil recht aufwändig geführten Käfer-Erhebungen (z.B. Thiem 1906), doch bezogen sich diese in der Regel nicht auf bestimmte Lebensräume oder Höhenstufen, und wurden meist auch nicht mit einheitlicher, quantifizierbarer Methodik durchgeführt.

Will man den Einfluss eines verändernden Klimas abschätzen, ist man daher oftmals auf ein behelfsweises Vorgehen wie den „Ort statt Zeit“-Ansatz angewiesen. Dabei stehen kühlere Aufnahmepunkte stellvertretend für den Ausgangszustand in einem erwärmenden Klima, und die wärmeren für die (vorübergehenden) Endpunkte einer solchen Klimaentwicklung. Dieser Ansatz kann eine „echte Zeitreihe“ zwar niemals ersetzen, denn nur eine solche kann tatsächliche Ausbreitungs-Veränderungen wie beispielsweise Arealrückgänge oder Höhenveränderungen von Arten feststellen. Dennoch kann auch die „unechte Zeitreihe“ des „Ort statt Zeit“-Ansatzes die Fragen beantworten helfen, welche Arten auf bestimmte Temperaturbereiche bzw. Höhenstufen beschränkt sind. Zwar ist dies noch nicht zwangsläufig gleichzusetzen mit einer Bindung an diese Klimafaktoren, denn auch weitere Faktoren können für eine auf bestimmte Höhenstufen beschränkte Verbreitung verantwortlich sein, wie etwa das Auftreten bestimmter (Wirts-)Pflanzenarten oder Lebensraumeigenschaften. Die artenreiche Familie der Laufkäfer hat dabei jedoch den Vorteil, weitgehend unabhängig von bestimmten Nahrungspflanzen zu sein, anders als phytophage Gruppen. Bei letzteren ist die Höhenverbreitung immer potenziell auch ein Abbild der Verbreitung der Nahrungspflanze. Einige Unterfamilien der Laufkäfer sind zwar teilweise herbivor, doch betrifft dies überwiegend nicht Waldarten.

Der Bayerische Wald verfügt über eine relativ überschaubare standörtliche Vielfalt von den „normalen Waldstandorten“ (d.h. ohne Moore und mineralische Nassböden sowie Blockhalden) mit Braunerden in den Hanglagen, zu den Podsolen und Rankern in den Hochlagen (vgl. Pfaffl 2014). Da er ferner eine ausgeprägte Höhenzonierung von der collinen bis zur subalpinen und ansatzweise alpinen Stufe aufweist, ist er für die genannte Fragestellung als Modellregion besonders gut geeignet. Hier wurden daher 2008 und 2009 im Rahmen des Bayerischen Forschungsverbundes (BAYFORKAST) durch die Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft (LWF) die Auswirkungen des Klimas auf Ökosysteme und klimatische Anpassungsstrategien für verschiedene Artengruppen erforscht. 2009 wurde dabei im Rahmen dieses Projektes die Laufkäferfauna von acht entlang eines „Höhengradienten“ im Bayerischen Wald aufgereihten Naturwaldreservaten untersucht. Die Ergebnisse für diese Artengruppe sollen hier exemplarisch beleuchtet werden.

Die Laufkäfer sind speziell im Bayerischen Wald insgesamt recht gut erforscht, was auch durch den regionalen Atlas von Apfelbacher (1988, 1989, 1991) unterstrichen wird. Auch fast alle Naturwaldreservate des Bayerischen Waldes wurden bereits auf ihre Laufkäferfauna untersucht (vgl. Müller-Kroehling 2015), so dass die hier erhobenen Daten auch im Kontext dieser Kenntnis regionalen Vorkommens in Bezug auf Häufigkeit, Höhenverbreitung und besiedelte Lebensräume auf Plausibilität überprüft werden können.

Es geht darum, jene Arten zu identifizieren bzw. jene Komponente der Fauna zu quantifizieren, die in einem sich wandelnden Klima Änderungen ihrer Verbreitung erfahren werden, sei es in Form von Rückgang oder Ausbreitung, oder Verschiebung des Lebensraumes in andere Höhenlagen. Letztlich geht es dabei also v.a. auch um eine Risikoanalyse. Dabei ist es natürlich sinnvoll, aus den nachgewiesenen Arten jene Komponente besonders zu betrachten, für die wir weltweit eine erhöhte oder sogar eine besondere Schutzverantwortung haben (vgl. Müller-Motzfeld et al. 2004, Müller-Kroehling 2013).

2. Methodik

2.1. Erhebung

Zur Erfassung der epigäisch lebenden Laufkäfer kamen Bodenfallen zum Einsatz. Diese verfügten über ein mit einfachen Splitstäben gehaltenes, leicht konkav gewölbtes Plexiglasdach von ca. 13 cm Kantenlänge und, auf stärker als ca. 5% geneigten Flächen, über einen bergseitigen Laubfang, also einem in den Boden gesteckten, ca. 7 cm hohen Streifen aus Sechseckgeflecht, der den Eintrag von grobem Laub u.ä. in den Becher reduzieren soll. An sehr steilen Hängen (> 30% Neigung) musste die Erde beim Einbau der Fallen z.T. auch angebermt werden. Der Einbau der Becher erfolgte mit dem dafür besonders gut geeigneten „GARDENA“-Zwiebelstecher, wobei auf felsigeren Standorten der Einbau z.T. unter Verwendung einer Handschaufel erfolgen musste.

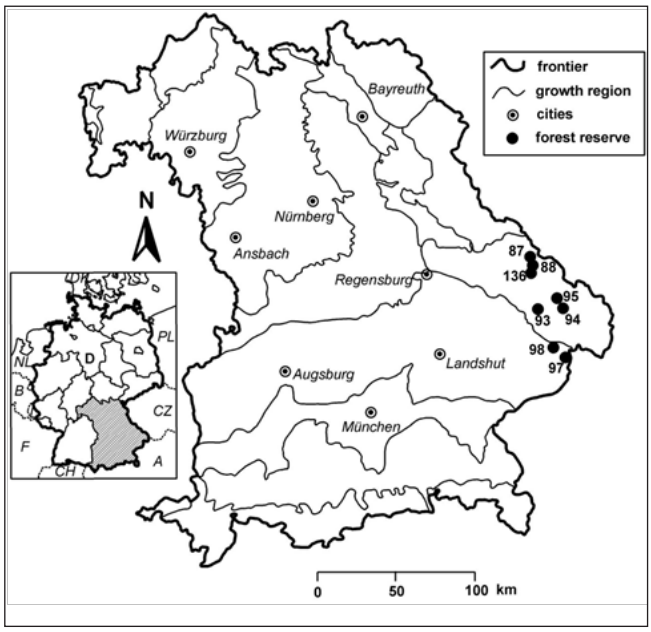

Abb. 1: Lage des Bayerischen Waldes, gekennzeichnet durch die gefüllten schwarzen Punkte, im Bundesland Bayern und in Deutschland.

Als Fangflüssigkeit kam 5%ige Essigsäure mit einem Schuss Spülmittel als Detergenz zur Verwendung. Die mit anderen Methoden (Fensterfallen, Eklektoren) als Beifänge nachgewiesenen Laufkäfer sind nicht Gegenstand des vorliegenden Beitrages.

Die Bestimmung erfolgte durch den Autor anhand Müller-Motzfeld (2006) und Hurka (1996), die Nomenklatur folgt ebenfalls diesen Werken. Alle gefangenen Exemplare wurden in Scheerpeltz-Lösung archiviert.

2.2. Untersuchte Naturwaldreservate

Der Bayerische Wald ist der deutsche Teil der Böhmischen Masse Tschechiens, Österreichs und Deutschlands und ein Teil der „Östlichen Mittelgebirge“ (Abb. 1).

Er verfügt innerhalb Deutschlands über einige arealgeographische Besonderheiten, wie u.a. einige Arten der Ostalpen, die außerhalb der Alpen in Deutschland ausschließlich in der Osthälfte des Bayerischen Waldes vorkommen. Praktisch alle für Buchen- und Fichtenwälder typischen Laufkäfer Deutschlands (Müller-Kroehling 2009, Müller-Kroehling et al. 2009a) kommen im Bayerischen Wald vor, der arealgeographisch-faunistisch also in dieser Hinsicht als besonders „komplett“ gelten kann.

Die in die Projekte einbezogenen Probeflächen erschließen einen Höhengradienten von 325 m ü.NN. im Naturwaldreservat (NWR) Hecke bei Passau bis zu 1.405 m ü.NN. im NWR Seeloch bei Bodenmais (Abb. 2).

In (collin-)submontanen Lagen (bis 550/600 m ü.NN.) dominieren Hügelland-Buchenwälder mit Eichen und kleinflächig auf basenreichen Sonderstandorten Ahorn-Eschenwälder. In einer submontan-montanen Übergangsstufe („Untere Berglagen“) prägen Buche und Tanne das Bild, in montaner

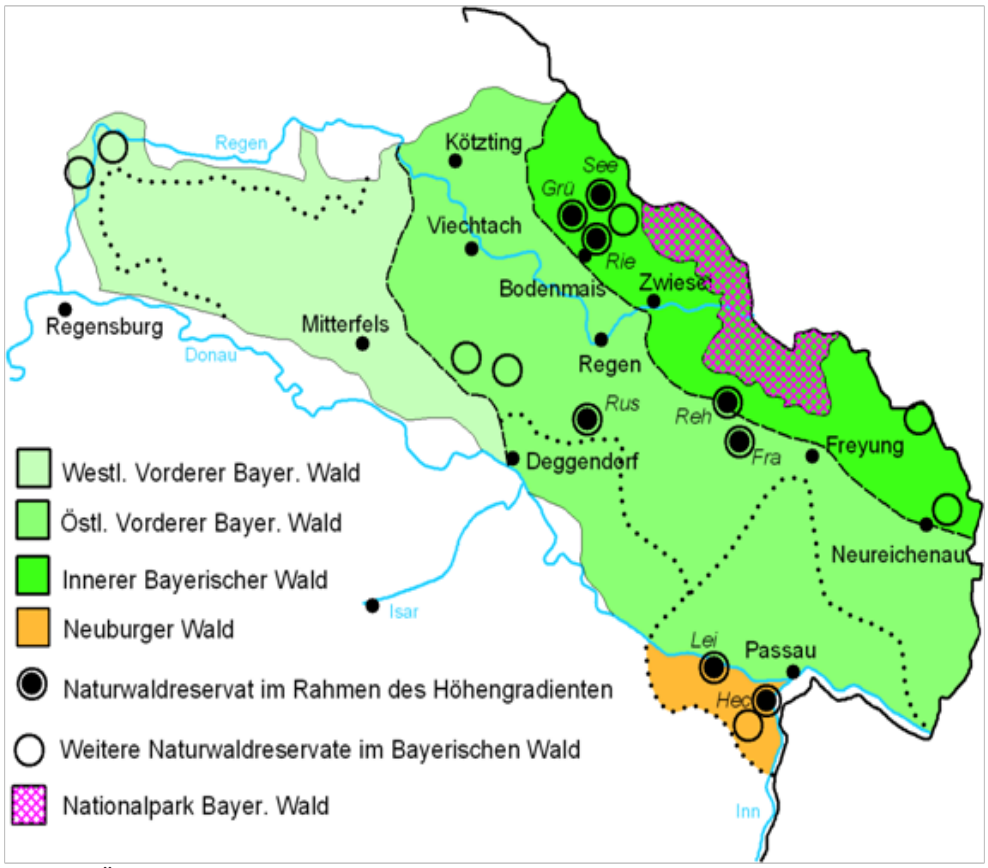

Abb. 2: Übersichtskarte der Naturwaldreservate im Wuchsgebiet Bayerischer Wald und im angrenzenden Teilwuchsbezirk Neuburger Wald.
Hec = NWR Hecke, Lei = NWR Leitenwies, Fra = NWR Frauenberg, Reh = NWR Rehberg, Rus = NWR Rusler Wald, Rie = NWR Rießloch, Grü = NWR Grübel, See = NWR Seeloch

Lage („Mittleren Berglagen“ zwischen 650 bis 900 m ü.NN.) Bergmischwälder mit den Hauptbaumarten Buche, Tanne und Fichte. In hochmontanen Lagen (bis 1.200 m ü.NN.) kommt es zunehmend zu einem Ausfall von Tanne und Buche; die Fichte dominiert, daneben treten Vogelbeere und Bergahorn verstärkt in Erscheinung. Vielfach sind auf Standorten des Bergmischwaldes die Anteile der Fichten und Buchen durch frühere Waldbau-Verfahren wie Kahl- oder Schirmschläge zulasten der Tanne erhöht. In tiefsubalpinen Hochlagen oberhalb etwa 1.350 m ist neben der hier natürlicherweise dominierenden Fichte nur noch die Vogelbeere am Bestandsaufbau des *Piceetum subalpinum* beteiligt (Abb. 3). Bis auf das NWR Rießloch, das erst 1989 ausgewiesen wurde, sind alle Reservate seit 1978 hinsichtlich Nutzungseinflüssen relativ unbeeinträchtigt, sind aber stellenweise in ihrer Baumartenzusammensetzung noch mäßig überprägt. In den Reservaten besteht mit durchschnittlich über 50 m^3/ha, in den Repräsentationsflächen

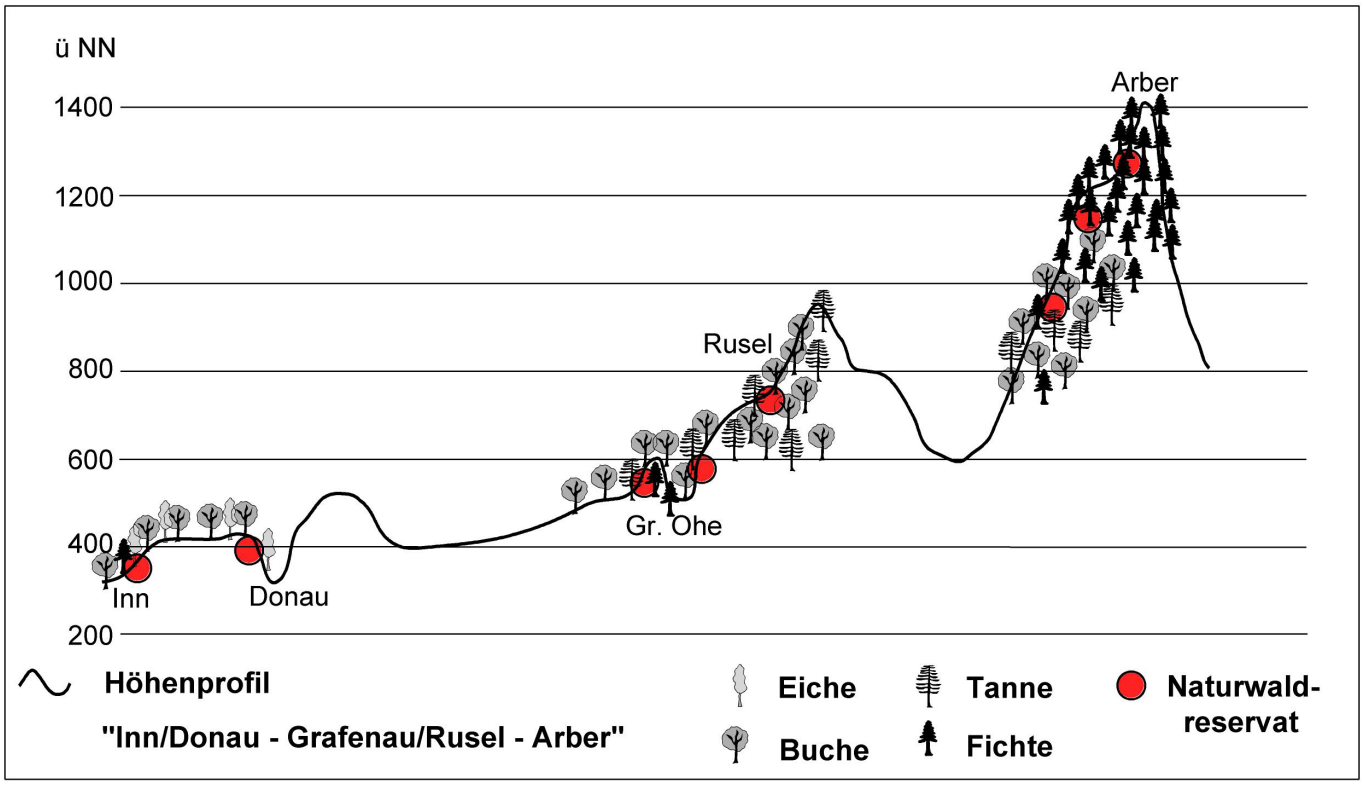

Abb. 3: Höhenprofil der untersuchten Naturwaldreservate mit Hauptbaumarten

Tab. 1: Kenndaten der untersuchten Naturwaldreservate

Naturwald-reservat	Ort	TK 25	Größe (ha)	Höhe m. ü.NN.	Höhenstufe	Waldökologische Stufenfolge	Hauptbaumarten	vorherrschende Waldgesellschaft(en)
Hecke	Passau	7446	15,2	325-383	kollin-submontan	Mittlere Hügellagen	Bu-(Ta mit Fi + Ei)	Hügelland-Waldmeister-Buchenwald (*Galio-Fagetum, submontane Höhenform*), Ahorn-Eschenwald (*Adoxo-Aceretum*)
Leitenwies	Passau	7345	12,6	385-408	submontan	Obere Hügellagen	Bu-(Ta mit Fi + Ei)	Hügelland-Waldmeister-Buchenwald (*Galio-Fagetum,* submontane Höhenform)
Frauenberg	Grafenau	7146	19,5	500-630	submontan-montan	Untere Berglagen	Bu-Ta	Bergland-Waldmeister-Buchen-Tannenwald (*Galio-Fagetum,* montane Höhenform)
Rehberg	Spiegelau	7146	25	570-620	submontan-montan	Untere Berglagen	Bu-Ta	Bergland-Waldmeister-Buchen-Tannenwald (Galio-*Fagetum,* montane Höhenform)
Rusler Wald	Deggendorf	7144	23,4	730-805	montan	Mittlere Berglagen	Bu-Ta-Fi	Bergland-Waldmeister-Buchen-Tannen-Fichtenwald (*Galio-Fagetum, montane Höhenform*)
Rießloch	Bodenmais	6844	47,7	845-1005	hochmontan	Obere Berglagen	Fi-Ta-Bu-BAh	Bergland-Hainsimsen-Buchen-Tannen-Fichtenwald (*Luzulo-Fagetum*, montane Höhenform)
Grübel	Bodenmais	6844	56,3	1098-1230	hochmontan bis tiefsubalpin	Obere Berglagen bis Hochlagen	Fi-Ta-Bu-BAh und Fi (mit Vobe)	hochmontaner Fichten-Buchenwald (*Calamagrostio villosae-Fagetum*), tiefsubalpiner Fichtenwald (*Calamagrostio villosae-Piceetum*)
Seeloch	Bodenmais	6844	130,1	960-1405	hochmontan bis tiefsubalpin	Obere Berglagen bis Hochlagen	Fi-Ta-Bu-BAh und Fi (mit Vobe)	hochmontaner Fichten-Buchenwald (*Calamagrostio villosae-Fagetum*), tiefsubalpiner Fichtenwald (*Calamagrostio villosae-Piceetum*)

sogar mit durchschnittlich über 100 m^3/ha ein wesentlich höheres Totholzangebot im Vergleich zu Wirtschaftswäldern.

Der Neuburger Wald mit den beiden ausgewählten Naturwaldreservaten „Hecke“ und „Leitenwies“ stellt das untere Höhenspektrum dar. Obwohl auf Urgestein gelegen, unterscheidet beide Reservate doch die deutlichere Lößlehmbeteiligung und ihre Lage rechts der Donau von den übrigen Reservaten des eigentlichen Bayerischen Waldes. Mangels Reservat mit Laubwaldbestockung in tiefsten Lagen des Bayerischen Waldes war ihre Auswahl jedoch alternativlos. Einen Überblick über die Naturwaldreservate gibt Tabelle 1.

2.3 Auswertung

Die Verteilung der Präsenz- und Absenzdaten der einzelnen Laufkäferarten in den 48 Aufnahmeflächen entlang des Temperaturgradienten wurde in zwei unterschiedlichen Generalized Linear Models (GLMs) für alle Arten analysiert: ein sigmoides Modell und ein unimodales Modell. Da die Temperatur abhängig von der Höhe ist, haben wir uns für die Jahresdurchschnittstemperatur anstelle der Meereshöhe als untersuchenden Parameter entschieden. Bei einem sigmoiden Modell liegt nur ein Wendepunkt im untersuchten Gradienten vor (Ober-, bzw. Untergrenze) bei einem unimodalen Modell können beide Wendepunkt und das Optimum einer Art innerhalb des untersuchten Gradienten bestimmt werden. Liegt nur ein linker Wendepunkt vor, kann die Art als an wärmere Temperaturen angepasst angesehen werden, bei dem Vorliegen eines rechten Wendepunkts entsprechend an kühlere Temperaturen angepasst angesehen werden. Liegen sowohl ein linker, als auch ein rechter Wendepunkt sowie ein Optimum vor, befindet sich der bevorzugte Temperaturbereich innerhalb des untersuchten Gradienten. Als erstes wurde in einem T-Test für die sigmoiden Modelle getestet, ob es signifikante Unterschiede zwischen Präsenz- und Absenzdaten der einzelnen Arten gab.

Anschließend entschieden wir uns jeweils für das Modell, welches einen signifikanten Regressionsparameter im Polygon der zweiten Ordnung hatte und als zweites Kriterium für das Modell, welches die besser erklärbare Varianz hatte. Wir nahmen an, dass beim Vorliegen eines signifikanten Regressionsparameters eine Abhängigkeit der Art in der Verbreitung von der Temperatur gegeben ist. Alle Analysen wurde mit dem Programm R durchgeführt (R Development Core Team 2012).

Für eine detaillierte Darstellung der angewandten statistischen Modelle und Methoden kann auf Müller-Kroehling et al. (2014) und Jantsch et al. (2014) verwiesen werden. Vergleichend können Ergebnisse aus einem bayernweiten Höhengradienten in Buchenwäldern (Müller-Kroehling et al. 2014) dazu dienen, die Übertragbarkeit der Ergebnisse aus dem regionalen Höhengradienten auf bayerische Verhältnisse zu überprüfen. Ferner dient ein Vergleich mit einer großen Zahl weiterer Wald-Untersuchungsflächen aus ganz Bayern sowie auch eine Analyse der Verbreitung der Art in Bayern der Plausibilitätsprüfung der Ergebnisse (vgl. Müller-Kroehling et al. 2014). Die Testergebnisse auf Basis dieser verschiedenen Datensätze sind in der Anlage zu

Tab. 2: Nach Meereshöhe der NWRe sortierte Artentabelle (Bodenfallen, Summen pro NWR); Vorkommen der Arten sortiert nach Höhenverbreitung im untersuchten Gradienten.

	RL Bayern	RL OG	Hecke	Leiten-wies	Frau-enberg	Reh-berg	Rusler Wald	See-loch	Grübel	Rieß-loch	Summe
Auf untere Höhenlagen beschränkt											
Limodromus assimilis				1							1
Harpalus rufipes				1							1
Aptinus bombarda	2	2		1							1
Carabus scheidleri				2							2
Trechus quadristriatus				2							2
Molops piceus				1							1
Carabus coriaceus			1	22	23						46
Molops elatus			19	22	2						43
Pterostichus niger				8	10		1				19
Abax parallelus			63	55	1	4					123
Carabus violaceus purpurascens	V		80	86		1					167
Carabus intricatus	3	3	4	4	1	3	4				16
Carabus nemoralis			23	87	178	5					293
Abax ovalis			41	62	133	114	1				351
In allen Höhenlagen											
Leistus piceus	V	2	3	7	1			2			13
Trichotichnus laevicollis			8	12	3				2		25
Abax parallelepipedus			299	423	441	263	53	1	42	26	1548
Pterostichus burmeisteri			146	120	79	249	615		41	32	1282
Cychrus attenuatus	V	V	129	83	204	126	176	2	3	125	848
Pterostichus oblongopunctatus			15	148	87	24	17	4	33	1	329
Notiophilus biguttatus			3	18	7	8	3	5	14	4	62
Carabus auronitens	V		18	30	29	41	20	18	31	23	210
Auf mittlere Höhenlagen beschränkt											
Carabus hortensis					50	2					52
Carabus irregularis	3	2			6						6
Harpalus laevipes	V	V			1						1
Auf höhere Höhenlagen beschränkt											
Carabus glabratus	V				4	32	9			2	47
Carabus linnei	V	V				49	6			5	60
Pterostichus pumilio					7	8	4	204	113	8	344
Pterostichus aethiops						3	1	5	1		10
Nebria brevicollis								27			27
Carabus arvensis	3	2						1			1
Trechus rubens	3	3						1			1
Dromius fenestratus								1			1
Nebria castanea sumavica	1	1						18			18
Patrobus atrorufus									1		1
Calathus micropterus	V	V						14	14		28
Carabus sylvestris	V							175	220	63	458
Trechus alpicola	2	2						47	13	3	63
Carabus violaceus s.str.	V							7	16	5	28
Trechus splendens	V	V						1	4		5

Müller-Kroehling et al. (2014) enthalten; das Kürzel „RG“ dort steht für die hier ausgewerteten Daten aus dem „regionaler Gradienten“ des Bayerischen Waldes). Jene Arten, die nur im hier auftraten, sind in der Anlage vorliegender Arbeit aufgeführt.

3. Ergebnisse

In den Bodenfallen des Höhengradienten wurden 6.534 adulte Laufkäfer aus 40 Arten, davon eine in zwei Unterarten, nachgewiesen. Die Nachweiszahlen von Laufkäfer-Individuen schwanken zwischen den Reservaten von 267 bis 1.267, und damit um den Faktor 4. Es wurden acht gefährdete Arten laut aktueller bayerischer Roten Liste (Lorenz et al. 2003) bzw. mit Gefährdungseinstufung für die „Östlichen Mittelgebirge“ (OG) nachgewiesen (Tab. 2). Hinzu kommen zehn Arten der Vorwarnstufe in Bayern oder in OG.

Fünf Arten traten in allen Naturwaldreservaten bzw. Höhenstufen auf. Die zwei am häufigsten nachgewiesenen Arten, *Abax parallelepipedus* und *Pterostichus burmeisteri*, machen zusammen 43% der nachgewiesenen Individuen aus. Beide sind im Gebiet in fast allen Waldtypen verbreitete Waldarten. Weitere über alle untersuchten NWRe vorkommende Arten sind als verbreitete Arten der Buchenwälder und Buchenmischwälder (Müller-Kroehling 2009) *Pterostichus oblongopunctatus* und *Notiophilus biguttatus* sowie *Carabus auronitens* und *Cychrus attenatus*. Bei letzteren beiden handelt es sich um im bayerischen Tiefland fehlende Arten, was als Indiz dafür gewertet werden kann, dass die untersuchten NWRe im Neuburger Wald bereits eine gewisse (sub)montane Tönung aufweisen.

Abhängigkeit der Laufkäferfauna von Meereshöhe und Temperaturverhältnissen

Tabelle 2 zeigt die nach Höhenstufen der NWRe sortierte Artentabelle.

Deutlich wird ersichtlich, dass viele der Arten nicht alle Höhenstufen besiedeln, ja manche in diesem Höhengradienten auf ganz bestimmte NWRe beschränkt sind. Grob ergibt sich eine Vierteilung in Arten, die nur in den tieferen bis maximal mittleren Lagen, solchen, die nur in den mittleren, oder aber in allen Lagen, und schließlich solchen, die nur in den höheren Lagen auftreten. Die exklusiven Arten der tieferen oder höheren Lagen können noch weiter unterteilt werden, indem jeweils die Arten der tiefsten bzw. höchsten Lagen separat betrachtet werden. Die sich dann ergebenden sechs Gruppen von Arten sind in Tabelle 2 hervorgehoben. Natürlich handelt es sich dabei nur um das Auftreten im Datenbestand und nicht zwangsläufig um eine tatsächliche Beschränkung auf diese Höhenstufe, die durch statistische Tests, einen Vergleich mit Verbreitungsangaben, der Literatur und weiteren Daten abgesichert werden muss.

Auf nicht zu hohe Lagen beschränkte Arten

Etliche Arten kommen in tieferen bis mittleren Lagen nur bis zu einer bestimmten Obergrenze vor, und meiden die montanen Lagen und die NWRe des Arbers vollständig, einschließlich den zu den Buchenwäldern gehörenden Bergmischwälder der montanen Stufe. Man könnte diese Gruppe als wärmeliebend bzw. als kältemeidend charakterisieren.

Arten, die in der Aufnahme auf die colline Stufe beschränkt sind oder dies im untersuchten Gradienten zu sein scheinen, wurden nur in Einzeltieren nachgewiesen, und sind keine reinen Wald-, sondern Wald-Offenland- oder wie *Harpalus rufipes* bevorzugt Offenland-Arten. Eine Ausnahme als Waldart ist der Bombardierkäfer *Aptinus bombarda*. Diese Art der Ostalpen tritt nur in der Osthälfte des (Vorderen?) Bayerischen Waldes auf, erreicht hier also ihren Arealrand und wird offenbar selten nachgewiesen (Apfelbacher 1988). In vorliegender Untersuchung wurde nur ein Einzeltier im Waldmeister-Buchenwald des NWR „Leitenwies“ festgestellt. Im österreichischen Teil der Böhmischen Masse (z.B. NP Thayatal, Prunner 2009) ist sie indes nicht auf Buchenwälder beschränkt. Auch in den österreichischen Ostalpen ist sie keine seltene oder besonders stenöke oder auf tiefere Lagen beschränkte Art, sondern tritt zum Teil sogar in hohen Abundanzen und in verschiedenen Waldtypen auf (z.B. Waitzbauer et al. 2003). Ähnlich ist wohl der ebenfalls östlich verbreitete *Carabus scheidleri* in dieser Hinsicht einzuordnen, der allerdings zudem keine reine Waldart ist.

Die Zusammenhänge mit der Temperatur sind auch für eindeutig eher thermophile Arten nicht immer eindimensional. Beispielsweise wird der Blaue Laufkäfer (*Carabus intricatus*) als thermophile Waldart zunächst von steigenden Temperaturen durchaus begünstigt, doch benötigt er Winterfröste zu seiner vollständigen Entwicklung (Malausa 1977), weswegen er im südlichen Mitteleuropa und Südeuropa zunehmend zum Bewohner des Berglandes wird, je weiter man nach Süden kommt.

Auch *Abax parallelus* kann als Beispiel einer Art dienen, deren Vorkommen in der (sub)montanen Stufe des Bayerischen Waldes ihre Obergrenze findet. Dieser Laubwaldbewohner, für den wir eine besondere Schutzverantwortung haben (Müller-Motzfeld et al. 2004), zeigt im Modell für den Bayerischen Wald (Abb. 4) eine deutliche Zunahme der Vorkommenswahrscheinlichkeit bei höheren Jahres-Durchschnittstemperaturen. Daraus kann abgeleitet werden, dass er von steigenden Temperaturen in Wäldern des Bayerischen Waldes tendenziell profitieren wird. Allerdings kennt auch diese Art bereits in Mitteleuropa eine Temperatur-Obergrenze. Auch bei Betrachtung Gesamtbayerns ist die Temperatur-Vorkommens-Beziehung bereits eine andere und weist eine Unter- wie eine Obergrenze auf (Müller-Kroehling et al. 2014).

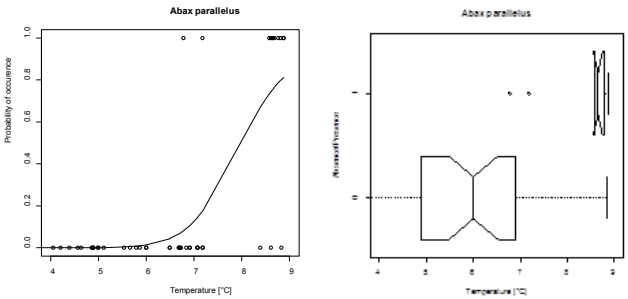

Abb. 4: Höhenverbreitung von *Abax parallelus* (links Modell, rechts Boxplot)

Die Beispiele können zeigen, dass selbst tendenziell thermophile Waldarten nicht uneingeschränkt von steigenden Temperaturen profitieren werden. Auch muss selbstverständlich gewährleistet sein, dass sie neben den geeigneten Temperaturbereichen auch ebenso geeignete Waldtypen vorfinden, also Laub- und Laubmischwälder, die nicht zu feucht sind, und sie müssen diese „neu geeigneten“ Lebensräume auch „per pedes“ erreichen können.

Arten eines mittleren Klimabereichs

Nur ein kleiner Teil der Arten kommt im untersuchten Gradienten nur in der submontanen bis in die montane Stufe vor und fehlt mithin sowohl in den tiefsten, als auch in den am höchsten gelegenen NWRen völlig oder doch weitgehend. *Carabus hortensis* wurde nur in der submontanen und an der unteren Grenze der montanen Stufe nachgewiesen. Er gilt in Norddeutschland als bevorzugter Bewohner von Laub- und speziell Buchenwäldern (vgl. zusammenfassend Müller-Kroehling 2015). Die Art kommt in Bayern und auch speziell im Bayerischen Wald sehr gut mit Nadelbaumbestockungen, ja reinen Nadelforsten zurecht und wird daher ihren Lebensraum in unzerschnittenen Teilen der Landschaft wohl problemlos sukzessive in höhere Höhenlagen verlagern können, wenn das Klima sich erwärmt.

Ebenfalls eine Art der Buchenstufe, die im Gradienten eine Verbreitungs-Obergrenze zeigt, ist *Carabus linnei*. Diese Art wurde am Arber nur im Buchenwald des NWRs „Riesloch“ gefunden und strahlt nicht in den Hochlagen-Nadelwald ein. Anders als in anderen deutschen Mittelgebirgen, wo die Art tendenziell als bevorzugter Bewohner der natürlichen Fichtenstufe beschrieben wird (z.B. Hartmann 1998 für Thüringen), scheint sie im Bayerischen Wald vor allem für die Bergmischwaldstufe charakteristisch zu sein (vgl. auch Höhenangabe in Thiem 1906 für den Rachel).

Eine weitere Art, die nur in der submontanen bis montanen Stufe auftritt, ist *Carabus irregularis*. Für diese anspruchsvolle Art sind jedoch neben der klimatischen Eignung weitere Faktoren entscheidend, worauf weiter unten eingegangen wird.

Ebenfalls in diese Gruppe gehört *Abax ovalis* (Abb. 5), obwohl er im Gradienten auch in den tiefer gelegenen NWRen auftritt. Es ist eine typische montane Art der Buchenwaldstufe, der über einen gewissen Toleranz- und Präferenzbereich

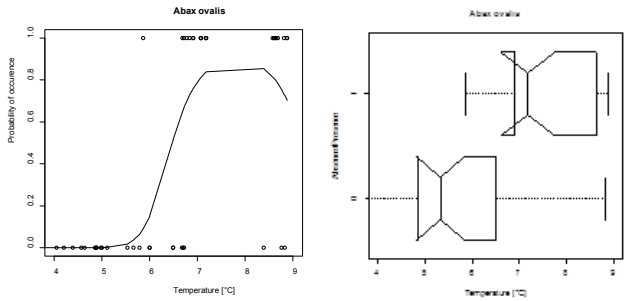

Abb. 5: Höhenverbreitung von *Abax ovalis* (Optimumsmodell, rechts Boxplot)

verfügt, der an seinen beiden Rändern jedoch steil begrenzt ist. In zu kalten, wie zu warmen Wäldern findet er demnach keine Lebensbedingungen vor. Im untersuchten Gradienten wird die Untergrenze jedoch nicht erreicht, wenn auch die Abundanzen in montanen Lagen bei weitem am höchsten sind und sowohl in der collinen bis submontanen, als auch der hochmontanen Stufe deutlich abfallen. Im wenig montan getönten NWR „Rusler Wald“ des Vorwaldes tritt *A. ovalis* lediglich in der zentralen, sehr stark blocküberlagerten Fläche als möglicherweise besonders günstig ausgeprägtem Lebensraum auf.

Es handelt sich insofern um eine montane Art, als sie eine obligat zweijährige Entwicklung aufweist (Lampe 1975). Andererseits tritt sie auch noch in Nordwestdeutschland auf und ist hier eine Zeigerart historisch alter Wälder (Assmann 1995). An der Mittelgebirgsschwelle Nordrhein-Westfalens ist die Art auf die höheren Lagen beschränkt (Löser 1971).

Insofern ist weniger das Auftreten auch am unteren Höhenspektrum des untersuchten Gradienten, als vielmehr ihre deutliche Höhenobergrenze bemerkenswert. Die Fähigkeit zu einer Ausnutzung auch rauerer Klimate, die sich in der obligat zweijährigen Larvalentwicklung widerspiegelt, scheint im Bayerischen Wald anders als in den bayerischen Alpen nicht zu greifen. Während die Art dort auch in den höher gelegenen Buchenwäldern verbreitet auftritt (Müller-Kroehling et al. 2014), nutzt sie im Bayerischen Wald selbst optimal ausgestattete Lebensräume wie block- und totholzreiche Buchenwälder ab Höhenlagen von ca. 1.000 m NN nicht als Lebensraum, obwohl diese zweifellos auch über Wald-und Habitattradition verfügen. Dies war auch auf Vergleichsflächen solcher hoch gelegenen Buchenwälder am Einödriegel und an der Waldklimastation (WKS) „Mitterfels“ am Horschenstein festzustellen. Hierbei handelt es sich um stärker blocküberlagerte, hängige Standorte (Einödriegel) ebenso wie um schwach geneigte, wenig blocküberlagerte (WKS). Kristalline Gesteine und blockreiche Standorte werden von der Art gern besiedelt (entgegen Franz 1970 in Marggi 1992, wonach die Art in Österreich in auffallender Weise auf kristallinen Gesteinen fehle). Anders als viele andere montan getönte Waldarten wie *Pterostichus burmeisteri*, scheint *Abax ovalis* im Hochgebirge im Offenland nicht oberhalb der Waldgrenze aufzutreten, sondern ist vielmehr auch in den Alpen eine reine Waldart (Marggi 1992). Möglicherweise ist *A. ovalis* speziell in stärker ozeanisch getönten Mittelgebirgen und Gebirgen weniger stark in der Höhenverbreitung nach oben limitiert (vgl. Müller-Kroehling et al. 2015).

Montane Arten

Recht stattlich ist die Gruppe der Arten, die nur ab einer bestimmten Höhenstufe auftreten, und sich dann bis in die höchsten Lagen finden. Sie kann weiter untergliedert werden nach der Höhenstufe, ab der die Höhenverbreitung der Arten beginnt, sei es die submontane, montane, hochmontane oder sogar erst die subalpine Stufe. Die Vertreter in diesem Teil der Artenliste können als montane Arten bezeichnet werden,

sofern es sich tatsächlich um eine Bindung an höhere Lagen bzw. Meidung der tieferen Lagen handelt. *Nebria brevicollis* und *Patrobus atrorufus* gehören nicht in diese Gruppe, ihr Auftreten ausschließlich in diesem Teil des Gradienten ist vielmehr als Artefakt zu werten. Diese deutlich hygrophilen Arten der Au-, Sumpf- und Bruchwälder, die sie auch in tieferen Lagen besiedeln (wie z.B. verbreitet im Donautal), haben im Bayerischen Wald einen zweiten Verbreitungsschwerpunkt in den Hochlagen. In dieser kühl-feuchten Zone wird ihr Feuchtigkeitsbedürfnis auch im Offenland und sogar in eher trockenen Lebensräumen gedeckt. So fand Apfelbacher (1998) *Patrobus atrorufus* häufig in den Borstgrasrasen und Heideflächen am Arbergipfel. Dennoch ist es keine montane Art, da sie eben auch in tiefsten Lagen, und hier in den nassen Wäldern wie etwa Bruchwälder auftritt.

Carabus glabratus wurde ab der montanen Stufe aufwärts gefunden. Die Art gilt in Norddeutschland als Charakterart historisch alter, totholzreicher, physiologisch alter Buchenwälder (Winter 2006). Im Bayerischen Wald ist sie auch in Nadelbestockungen verbreitet, sowohl in Forsten als auch in natürlichen Nadelwäldern (Müller-Kroehling 2015).

Alle anderen Arten dieser Gruppe sind Hochlagen-Arten und Nadelwald-Spezialisten und typische Arten natürlicher Fichtenwälder (Müller-Kroehling et al. 2009a). Eine von ihnen ist beispielsweise *Carabus sylvestris* (Abb. 6), auf dessen montanes Verbreitungsbild bereits Gauckler (1963) hingewiesen hat.

Auch wenn diese Art nicht auf natürliche Fichtenwälder beschränkt ist, so ist sie doch ein besonders charakteristischer Vertreter montan getönter Nadelwälder und auch der Hochlagen-Fichtenwälder (Müller-Kroehling et al. 2009a).

Besondere Erwähnung verdient *Oreonebria castanea* sumavia als Endemit der Böhmischen Masse. Es ist hier eine stark auf kältegeprägte Wald- und Hochlagenlebensräume beschränkte Art. Es sind Vorkommen dieser Charakterart in natürlichen Fichten-Hochlagenwäldern (Müller-Kroehling et al. 2009) sowohl aus Blockhalden als auch aus blockreichen Fichten-Hochlagenwäldern bekannt. Im vorliegenden Gradienten wurde diese Art ausschließlich in zwei Probeflächen des NWR „Seeloch“ am Arber – beides natürliche Fichten-Hochlagenwälder – nachgewiesen.

Nichtklimatische Einflussfaktoren

Die Ergebnisse zeigen, dass alle Arten einen bestimmten Klima-Toleranzbereich mit einer Ober- und einer Untergrenze besitzen. Ob günstige oder akzeptable Bedingungen für das Vorkommen einer Art gegeben sind, hängt natürlich nicht nur von der Jahres-Durchschnittstemperatur oder analog der Höhenstufe ab, sondern auch von den weiteren örtlichen Standortsfaktoren und der Art und Qualität des realisierten Lebensraumes ab (z.B. dem Vorhandensein feuchter Versteckplätze wie liegendem Totholz in Trockenperioden).

Einige Arten haben eine Bindung an bestimmte Habitattypen und Standortsfaktoren, was ihre eingeschränkte Verbreitung im untersuchten Gradienten erklären kann und für den eigentlichen Untersuchungszweck, die Bestimmung des Einflusses der Meereshöhe, eher als „Störgröße“ aufzufassen ist. So trat der Schluchtwaldlaufkäfer (*Carabus irregularis*) wie dargestellt nur in Probeflächen des *Tilio-Acerion* im NWR Frauenberg auf, wo sein Vorkommen schon aus früheren Untersuchungen (Apfelbacher unveröff., Müller-Kroehling & Weiss unveröff.) bekannt war. Das basenreichere Palitgestein und die zum Teil sehr blockreichen Standorte dieses Gebietes mit ihrer Edellaubbaum-Bestockung des *Tilio-Acerion* sind verantwortlich für sein Vorkommen. In Landschaften mit sauren Ausgangsgesteinen, wie dem Bayerischen Wald, ist die Bindung des Schluchtwaldlaufkäfers an Schluchtwälder besonders ausgeprägt (Müller-Kroehling 2009). Etwas eingeschränkt kann das Gesagte auch für den ebenfalls basenliebenden *Molops elatus* gelten, der im eigentlichen Bayerischen Wald ebenfalls nur am Frauenberg sowie in den beiden NWRen des Neuburger Waldes mit ihren besseren Böden auftrat.

Ein weiteres Beispiel eines nicht primär klimabedingten Verbreitungsbildes ist *Calathus micropterus*. Obwohl er im Datensatz eine starke Bindung an die höheren Lagen zeigt und sich daraus auch eine entsprechende, deutlich negative Beziehung zur Temperatur ableitet, ist dieses Bild zu hinterfragen (vgl. Müller-Kroehling et al. 2014). Die Art kommt in den Kiefernwald- und -forstgebieten tieferer Lagen Bayerns verbreitet vor; und ihre Präferenz für die höheren Lagen im untersuchten Gradienten ist durch ihre deutliche Bevorzugung von Nadelwäldern zu erklären, die sich in diesem Gradienten mit seinen überwiegend sehr naturnahen Waldbeständen vor allem in den Hochlagen finden. Allerdings wurde die Art in den bedeutendsten Kiefernwald-Gebietes des Bayerischen Waldes, dem Pfahl (Distler et al. 1993) und den Außernzeller Kiefernwäldern (Miotk 1993) nicht nachgewiesen, und ist daher zumindest im Bayerischen Wald möglicherweise tatsächlich eher eine Art höher gelegener Nadelwälder.

Ähnlich verhält es sich wohl mit dem nur als Einzeltier nachgewiesenen *Carabus arvensis*, der beispielsweise im Fränkischen Keupergebiet auch in Eichen-Hainbuchenwäldern, und im Bayerischen Wald auch in verheideten Mooren tieferer Lagen auftritt. Seine Präferenz für die Hochlagen dürfte weniger klimatisch bedingt sein, als stärker mit der offenen, „mageren“ (heideartigen) Habitatstruktur zusammenhängen.

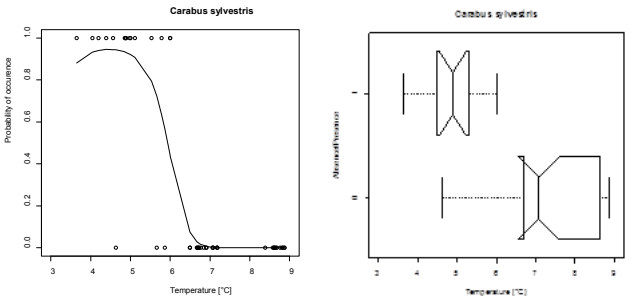

Abb. 6: Höhenverbreitung von *Carabus sylvestris* (links Modell, rechts Boxplot)

Apfelbacher (1998) fand ihn am Arbergipfelplateau „nicht selten."

Auf Ebene der einzelnen Art kommt es zu einer Höhenverschiebung des Lebensraumes nach oben oder unten. Manche Art wird möglicherweise auch „wählerischer" in Bezug auf die Requisiten ihres Lebensraumes. So ist denkbar, dass *Pterostichus burmeisteri* im Zentrum seiner Verbreitung Buchen- und Schluchtwälder sowie auch Fichtenforste als Lebensräume nutzt, aber am Rande seiner Verbreitung zunehmend auf Vorzugshabitate wie die genannten Laubwälder oder sogar ausschließlich auf deren kühl-feuchten Flügel in Form der Schluchtwälder beschränkt ist.

Viele der boreomontan und -alpin verbreiteten Arten sind petrophil (Holdhaus & Lindroth 1939) und insofern an das Vorhandensein einer gewissen Blockbedeckung gebunden, die sie wahrscheinlich auch als Versteck- und Überdauerungsplätze nutzen.

Klimasensitive Arten

Als klimasensitive Arten (vgl. Müller-Kroehling et al. 2009b) können in einem wärmer werdenden Klima an erster Stelle jene Arten verstanden werden, die eine nach unten beschränkte Vertikalverteilung aufweisen, also erst ab einer bestimmten Meereshöhe vorkommen. Da der untersuchte Gradient erst ab einer Höhe von 325 m beginnt, ist die untere Toleranzgrenze mancher eher schwach montan getönter Arten wie *Pterostichus burmeisteri*, aber auch von deutlich montan getönten Arten wie *Abax ovalis*, hierin nicht ausgeprägt abgebildet. Diese Arten sind in der Tabelle, die sich nur auf den Bayerischen Wald bezieht, nicht enthalten.

In anderen Landesteilen mit ihrer anderen Kombination der Klimafaktoren muss die Situation separat bewertet werden. *Abax ovalis* weist beispielsweise in Mittelgebirgen an der „montanen Schwelle", die also über keine wirkliche montane Stufe verfügen, wie dem Nordsteigerwald und der Isarleite sowie auf der Münchner Schotterebene mit ihrem erst nach Süden zunehmenden Einfluss des Alpenstaus und schwach montaner Tönung, eine relativ starke Bevorzugung kühl-feuchter Lebensräume auf, wie sie im ersteren ältere, totholzreiche Buchenwälder (Müller-Kroehling et al., submitted), im zweiten gar Quellmoore (Handfang im Rahmen des FFH-Monitorings) oder im letzten Falle kühlere, dichtere Ausprägungen der Eichen-Hainbuchenwälder (Edinger 2012) darstellen können, und wäre hier jeweils eine klimasensitive Art.

Bei den Arten ab der montanen Stufe handelt es sich weitgehend um Arten, die auch als charakteristische Arten natürlicher Fichtenwälder Mitteleuropas gelten können (Müller-Kroehling et al. 2009a), und soweit auch um ausgeprägt klimasensitive Arten.

Klimasensitiv sind aber wie dargestellt zumindest mittelfristig auch jene Arten, die eine Beziehung zur Temperatur in Form einer Optimumkurve aufweisen, wie *Abax ovalis* und *Carabus linnei*, und für die es mithin zumindest auf lange Sicht auch in vielen Lagen zu warm oder trocken wird.

Mehrere der klimasensitiven Arten sind solche mit weltweit kleinem Verbreitungsgebiet, an dem wir erheblichen Flächenanteil haben. Für sie besteht eine weltweite Schutzverantwortung auf Seiten Deutschlands und speziell Bayerns (vgl. Müller-Kroehling 2013). Ein „Austausch" der kältepräferenten durch nachrückende, ausbreitungsstärkere, wärmeliebendere ist insofern auch naturschutzfachlich kein „Nullsummenspiel" (Müller-Kroehling et al. 2014).

4. Diskussion und Schlussfolgerungen

Der „Ort statt Zeit"-Ansatz ist als Notbehelf zu verstehen. Er hat den wesentlichen Nachteil, örtliche Faktoren der Probestellen, wie eine unterschiedliche Waldgeschichte und Umgebung, nicht oder nur sehr eingeschränkt berücksichtigen zu können. Dort, wo echte Zeitreihen vorliegen, und sei es nur mit qualitativen Daten, bilden sie eine echte Entwicklung an einer konkreten Lokalität ab, mit wesentlich größerer Aussagekraft bereits auf Ebene derselben. So konnte für Oberbayern festgestellt werden, dass der sehr häufige, montan getönte *Pterostichus burmeisteri* im Vergleich von 1988 zu 2012 im NWR „Fasanerie" der Münchner Schotterebene trotz gleich gebliebenem Waldhabitat nicht mehr vorkommt, während er im ebenfalls stabilen Waldhabitat des NWR „Wettersteinwald" im selben Zeitraum seine Höhenverbreitung um über 100 Höhenmeter nach oben ausdehnen konnte. Echte Zeitreihen sind nur möglich auf Basis sauber dokumentierter Grundaufnahmen und auf Basis eines entsprechend „langen Atems" bei den beteiligten Forschungs- bzw. Monitoringprogrammen und den sie durchführenden sowie finanzierenden Institutionen. Als Form des Umweltmonitorings sind sie eine sinnvolle staatliche Aufnahme.

Die Auswertungen machen an Jahresdurchschnittstemperaturen fest bzw. analog an den Höhenstufen. In dieser Auswertung bleiben Extremereignisse unberücksichtigt, die jedoch auf das örtliche oder regionale Vorkommen einer Art durchaus Einfluss haben können. Eine Zunahme solcher „Extreme Events" wie von Trockensommern („Jahrhundertsommern") könnte gerade für an montanes Klima angepasste Arten an deren örtlichem Arealrand zu einer Beschleunigung von Aussterbeprozessen führen.

Die Übertragbarkeit der Ergebnisse auf andere Regionen, oder andere Lebensräume ist begrenzt. Wie die Ausführungen zu *Abax ovalis* beispielhaft zeigen können, lassen sich Ergebnisse, die in einem regionalen Gradienten gewonnen haben, nur sehr bedingt auf andere Regionen übertragen (vgl. auch ausführlich Müller-Kroehling et al. 2014). Ähnliches gilt für nicht untersuchte Lebensräume, wie das Beispiel von *Calathus micropterus* aufzeigen konnte.

Feuchte und trockene Sonderstandorte wie Moore und Sümpfe wurden im Rahmen des Projektes nicht bearbeitet. Sie nehmen heute einen relativ kleinen Teil unserer intensiv genutzten Landschaft ein, tragen aber deutlich überproportional zur Artenvielfalt bei (Müller-Kroehling 2001). Auch sie sind vom Klimawandel betroffen, zum Teil sogar besonders. Für eine besonders emblematische Art der Hochmoore

des Bayerischen Waldes, den nach der FFH-Richtlinie der EU als prioritäre Art geschützten Hochmoorlaufkäfer (*Carabus menetriesi pacholei*), liegt eine Klimahülle vor, in die auch umfangreiche Daten aus dem Bayerischen Wald und Böhmerwald eingeflossen sind (Müller-Kroehling et al 2013). Anhand dieser kann aufgezeigt werden, dass auch diese Art an ein relativ enges Fenster der Kombinationen aus Temperatur und Feuchtigkeit in ihrem Moor-Lebensraum gebunden ist (Hoch- und Übergangsmoore und v.a. in höheren Lagen auch saure Quell- und Niedermoore, oft in Form von Moorwald, stets mit einer eiszeitlichen Habitattradition; Müller-Kroehling 2006). Nicht wenige der Fundorte in Bayern geraten im Lichte selbst vorsichtiger Klimaszenarien unter einen erheblichen zusätzlichen Druck und bedürfen daher verstärkter Bemühungen um ihren Schutz und insbesondere eine Wiederherstellung des moortypischen Wasserhaushalts dort, wo dieser gestört ist. Leider ist dies bei einigen der bedeutsamsten Vorkommen der Fall. So blutet das schöne Spirkenfilz der Todtenau der Ruselmoore (vgl. Kaule 1975) aus, um sinnlos und wie aus Sturheit eine wenige Ar große schneegebrochene Streuwiesenaufforstung mit zu entwässern, und sowohl den Naturschutz- als auch den Forstbehörden sind hier trotz NSG- und FFH-Status offenbar die Hände gebunden.

Die Flächen der natürlichen Hochlagen-Fichtenwälder außerhalb Bayerns belaufen sich nur auf etwa 3.000-5.000 Hektar, je nachdem, in welchem Umfang halbnatürliche Fichtenbestände im hochmontanten Grenzbereich zur subalpinen Stufe in diese Kalkulation mit einbezogen werden, und erstrecken sich praktisch ausschließlich an Arber, Rachel-Falkenstein (Nationalparkgebiet) und Dreisessel (Müller-Kroehling et al. 2009a). Durch Borkenkäfer-Kalamitäten haben auch die natürlichen Hochlagen-Fichtenwälder substanzielle Verluste an Altbeständen hinnehmen müssen, wobei nicht auszuschließen ist, dass es sich dabei zumindest teilweise auch um Auswirkungen starker Vermehrungen in den Fichten-überprägten Bergmischwäldern tieferer Lagen handelt. Dies ist dann definitionsgemäß kein „natürlicher Prozess“.

Einzelne, auch für die Hochlagen typischen Arten wie etwa *Amara nigricornis* profitieren auch von einem Zusammenbruch der Hochlagen-Fichtenwälder. Insgesamt ist die Bilanz jedoch deutlich negativ, v.a. wenn die Arten hoher und höchster Schutzverantwortung betrachtet werden, wie etwa den Lokalendemiten *Oreonebria castanea sumavica*. Vermutlich haben die am stärksten an (sub)alpine Bedingungen angepassten Arten, wie jene Art, zumindest teilweise bereits in der historischen Vergangenheit, also während ausgeprägter Warmzeiten des Holozän, azonale Kältestandorte wie Blockhalden und Moore als Refugien nutzen können und müssen. Der Erhalt solcher Standorte vor jedweder Beeinträchtigung muss daher allerhöchste Priorität haben.

Ob die Arten trockener und warmer Standorte des Waldes wie des Offenlandes vom Klimawandel profitieren werden, wird erheblich von ihrer Ausbreitungsfähigkeit in der heutigen Landschaft abhängen. Tendenziell sind viele Offenland- und xerothermen Arten ausbreitungsfähiger als Waldarten, doch gibt es natürlich auch Ausnahmen. Jene Arten, die an trockene oder warme und zugleich nährstoffarme Bedingungen gebunden sind, werden nur dort profitieren können, wo zugleich auch solche kargen Bedingungen erhalten wurden.

Klimawandel bedeutete schon immer, dass Arten ihren Wohnsitz den sich wandelnden Bedingungen so gut es ging anpassen mussten und oftmals auch konnten (Coope 1995). Kalt- und Warmzeitfaunen wechselten einander im Laufe der Jahrhunderttausende ab. Nie zuvor sah sich die Fauna und Flora jedoch einer derart durch Nutzungseinflüsse fragmentierten und durch Verkehrswege zerschnittenen Landschaft gegenüber. Erhalt und Wiederherstellung von Wanderkorridoren und eines Biotopverbundes gewinnen daher gerade im Lichte des Klimawandels noch zusätzlich stark an Bedeutung, ja werden essenziell sein, wenn es darum geht, den Rückgang der Artenvielfalt zu stoppen. Kein Instrument ist hierfür geeigneter, als die speziell hierauf ausgerichtete FFH-Richtlinie der EU, mit ihrem Ziel, ein „Europäisches Netzwerk Natura 2000“ zu schaffen. Auch wenn sie in jüngster Zeit von verschiedener Seite als nicht effizient dargestellt und kritisiert wurde, ist sie doch vom Grundansatz her, d.h. konzeptionell, als repräsentatives Netzwerk und in Bezug auf den flächenhaften Ansatz, gerade auch in Bezug auf den Klimawandel ein visionärer und unverzichtbarer Baustein für den Erhalt der Biodiversität in Europa.

Quellen

Apfelbacher, F. (1988): Die Laufkäfer des Bayerischen Waldes – Teil 1. – Der Bayerische Wald **21**(2): 16-22.

Apfelbacher, F. (1989): Die Laufkäfer des Bayerischen Waldes – Teil 2. – Der Bayerische Wald **22**(2): 21-33.

Apfelbacher, F. (1991): Neufunde von Laufkäfern im Bayerischen Wald. – Der Bayerische Wald **25**(1): 4-5.

Apfelbacher, F. (1996): Käfer und andere Tiere im Bereich des Großen Arbersees im Bayerischen Wald. – Der Bayerische Wald **10**(2) NF: 20-24.

Apfelbacher, F. (1998): Koleopteren der Gipfelregion des Großen Arbers im Bayerischen Wald. – Der Bayerische Wald **12/1** NF: 24-31.

Apfelbacher, F. & Geiss, G. (2006): Liste der Käfer des östlichen Bayerischen Waldes. – Der Bayerische Wald **20**(1-2) NF: 3-44.

Assmann, T. (1995): Laufkäfer als Reliktarten alter Wälder in Nordwestdeutschland. – Mitt. Dtsch. Ges. allg. angew. Ent. **10:** 305-308.

Coope, G. R. (1995): Insect faunas in ice age environments: why so little extinction? – In: Lawton, J. H. & May, R. M. (Eds.): Extinction rates. – Oxford: 55-74.

Digweed, S. C., Currie, C. R., Carcamo, H. A. & Spence, J. R. (1995): Digging out the „digging-in effect“ of pitfall traps: influences of depletion and disturbance on catches of ground beetles. – Pedobiologia **39**: 561-576.

Distler, C., Distler, H. & Hofmann, A. (1993): Ökologisches Gesamtkonzept Bayerischer Pfahl. – Schriftenr. Bayer. LfU **125**: 146 S.

Edinger, D. (2012): Vorkommen und Ansprüche der vier heimischen *Abax*-Arten in den Wäldern der Schotterebene. – Unveröff. Bsc-Arbeit TUM Lehrst. Tierökologie, 86 S. + Anh.

Gauckler, K. (1963): Beiträge zur Zoogeographie Frankens. – Die Verbreitung montaner, kontinentaler, mediterraner und lusitanischer Tiere in nordbayerischen Landschaften. – Mitt. Fränk. Geogr. Ges. **10**: 168-175.

Hartmann, M. (1998): Die Verbreitung von *Carabus irregularis, C. linnei* und *C. sylvestris* in Thüringen. – Thür. Faun. Abh. **V**: 147-152.

Hennevogel, F. v. (1905): Beiträge zur Insektenfauna Böhmens – I. Zur Käferfauna des Böhmerwaldes. – Hrsg. Verlag der Ges. für Physiokratie in Böhmen, 17 S.

Holdhaus, K. & Lindroth, C. H. (1939): Die europäischen Koleopteren mit boreoalpiner Verbreitung. - Ann. Naturhist. Mus. Wien **50**: 123-293 + Anl.

Hurka, K. (1996): *Carabidae* of the Czech and Slovak Republics. - Zlin, 565 S.

Jantsch, M. C., Fischer, H. S., Winter, S. & Fischer, A. (2014): How are plant species in central European beech (*Fagus sylvatica* L.) forests affected by temperature changes? – Shift of potential suitable habitats under global warming. – Annali di Botanica **4**: 97-113.

Kaule, G. (1975): Die Vegetation der Moore im Deggendorfer Vorwald. – Hoppea **34**: 5-16.

Lampe, K. H. (1975): Die Fortpflanzungsbiologie und Ökologie des Carabiden *Abax ovalis* Dft. und der Einfluß der Umweltfaktoren Bodentemperatur, Bodenfeuchtigkeit und Photoperiode auf die Entwicklung in Anpassung an die Jahreszeit. – Zool. Jb. Syst. **102**: 128-170.

Lorenz, W. (2003): Rote Liste gefährdeter Lauf- und Sandlaufkäfer Bayerns. – Schriftenr. Bayer. LfU **166**: 102-111.

Löser, S. (1971): Art und Ursachen der Verbreitung einiger Carabidenarten im Grenzraum Ebene-Mittelgebirge. – Diss. Univ. Köln, 54 S. + Anh.

Malausa, J.C. (1977): Etude écophysiologique de la diapause hivernale chez les adultes de *Chaetocarabus intricatus* L. – Ann. Zool. Ecol Anim. **9**: 637-647.

Marggi, W. A. (1992): Faunistik der Sandlaufkäfer und Laufkäfer der Schweiz, Teil 1 (Text). – Documenta Faunistica Helvetica **13**: 477 S., Neuchatel.

Miotk, P. (1993): Käfer. – In: Obermeier, E. & Walentowski, H. (1993): Zustandserfassung zum geplanten NSG „Kiefernwälder zwischen Außernzell und Jederschwing“. – 340 S. + Anh.

Müller-Kroehling, S. (2001): Welchen Lebensräumen entstammt die heutige Artenvielfalt in Mitteleuropa. – Natur und Kulturlandschaft **5**: 99-109.

Müller-Kroehling, S. (2005): Distribution, habitat requirements and protection of the priority species *Carabus menetriesi pacholei* Sok. in eastern Bavaria (EU habitats directive, annex II). – Verh. Ges. Ökol. **35**: 372.

Müller-Kroehling, S. (2006): Verbreitung und Lebensraumansprüche der prioritären FFH-Anhang II-Art Hochmoorlaufkäfer (*Carabus menetriesi pacholei*) in Ostbayern. – Angewandte Carabidologie, Suppl. **IV**: 65-85.

Müller-Kroehling, S. (2008): Laufkäfer, Zeigerarten für Naturnähe. – LWF aktuell **63**: 14-18.

Müller-Kroehling, S. (2009): Endemische Laubwald-Laufkäfer in bayerischen Buchen- und Schluchtwäldern. – LWF Wissen **61**: 57-61.

Müller-Kroehling, S. (2013): Prioritäten für den Wald-Naturschutz – Die Schutzverantwortung Bayerns für die Artenvielfalt in Wäldern, am Beispiel der Laufkäfer (*Coleoptera*: *Carabidae*). – Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz **13**: 57-72.

Müller-Kroehling, S. (2015): Laufkäfer als charakteristische Arten in Bayerns Wäldern – eine methodenkritische Auseinandersetzung mit Definition und Verfahren zur Herleitung charakteristischer Arten und zur Frage von Artengemeinschaften, unter besonderer Berücksichtigung der nach §30 BNatschG geschützten Waldgesellschaften und der Wald-Lebensraumtypen des Anhanges I der FFH-Richtlinie und vergleichenden Einbeziehung natürlicherweise waldfreier Sonderstandorte im Wald. – Diss. TU München, 312 S. + Anh. (Veröffentlicht als BfN-Skript Nr. 424, in 2 Bänden).

Müller-Kroehling, S., Engelhardt, K. & Kölling, C. (2013): Zukunftsaussichten des Hochmoorlaufkäfers (*Carabus menetriesi*) im Klimawandel. – Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz **13**: 73-85.

Müller-Kroehling, S., Jantsch, M. C., Fischer, H. S. & Fischer, A. (2014): Modelling the effects of global warming on the ground beetle fauna of beech forests in Bavaria, Germany. – Eur. J. Entomol. **111**(1): 35-49.

Müller-Kroehling, S., Walentowski, H., Bussler, H. & Kölling C. (2009a): Natürliche Fichtenwälder im Klimawandel – Hochgradig gefährdete Ökosysteme. – LWF Wissen **63**: 70-85.

Müller-Kroehling, S., Walentowski, H. & Bussler, H. (2009b): Waldnaturschutz in Zeiten des Klimawandels – Neue Herausforderungen für den Erhalt der Biodiversität. – Praxis der Naturwissenschaften **58**(1): 29-33.

Müller-Motzfeld, G. [Hrsg.] (2006): Bd. 2 *Adephaga* 1: *Carabidae* (Laufkäfer), Korrigierter Nachdruck 2006. – In: Freude, H., Harde, K. W., Lohse, G. A. & Klausnitzer, B. (Hrsg.): Die Käfer Mitteleuropas. (2. Aufl.) – Heidelberg, Berlin, 529 S.

Müller-Motzfeld, G., Trautner, J. & Bräunicke, M. (2004): Raumbedeutsamkeitsanalysen und Verantwortlichkeit für den Schutz von Arten am Beispiel der Laufkäfer. – Naturschutz und Biologische Vielfalt **8**: 173-195.

Pfaffl, F. (2014): Die Böden im Bayerischen Wald. – Die Geologie und Mineralogie Bayerns Bd. **9** (Riedlhütte): 165 S.

Prunner, W. (2009): Carabid assemblages of various forest communities of the National Park Thayatal (northern

part), Lower Austria. – Unveröff. Magisterarb. Univ. Wien, 36 S.

R Development Core Team (2012): R: A language and environment for statistical computing. – R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. – http://www.R-project.org/. Accessed 9th May 2012.

Thiem, F. M. (1906): Biogeographische Betrachtung des Rachel. – Abh. Naturhist. Ges. Nürnberg **XVI**: 1-137.

Waitzbauer, W., Drapela, T., Just, G. & Schmidl, C. (2003): Bodenlebende Arthropoden (Laufkäfer, *Carabidae*) als Indikatoren für die Biodiversität naturnaher Waldgesellschaften. – Unveröff. Projektbericht im Auftrag Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Umwelt und Wasserwirtschaft. Wien, 76 S.

Weidemann, G. (1971): Zur Biologie von *Pterostichus metallicus*. – Faun.-Ökol. Mitt. **4**: 30-36.

Winter, S. (2006): Naturnähe-Indikatoren für Tiefland-Buchenwälder. – Forstarchiv **77**: 94-101.

Anschrift der Verfasser

Korrespondierender Autor:

Dr. Stefan Müller-Kroehling

LWF, Abt. 6, Biodiversität, Naturschutz, Jagd

Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 1

85354 Freising

stefan.mueller-kroehling@lwf.bayern.de

Anhang: Ergebnisse für alle untersuchten Arten, welche nur im Bayerischen Wald vorkamen. Für alle weiteren untersuchten Arten siehe Appendix 1 in Müller-Kroehling et al. (2014). Betrachtet wurden nur Arten, die mindestens zweimal im Datensatz vorkommen. Die Arten *Dromius fenestratus* und *Trechus rubens* mit nur einem Vorkommen blieben unberücksichtigt. Fett gedruckt sind alle Arten, die einen Temperaturzusammenhang in ihrer Verbreitung erkennen lassen.

Laufkäferart	Linker Wende-punkt	Optimum	Rechter Wende-punkt	Signifikanz der Regressions-parameter im GLM	Erklärte Varianz im GLM	Anzahl der Vorkommen im Datensatz	Signifikante Unterschiede zwischen Präsenzen und Absenzen
Carabus intricatus	**8,4**			**0,0037**	**0,23**	**11**	**0,0002**
	7	8,6	10,2	0,4000	0,26		
Carabus irregularis	26,3			0,7240	0,00	4	0,2990
	6,4	6,8	7,2	0,4890	0,34		
Carabus sylvestris			**5,8**	**0,0008**	**0,69**	**16**	**<0,0001**
	-	4,5	-	0,1360	0,72		
Carabus violaceus	7,2			0,4820	0,93	13	<0,0001
purpurascens	-	4,7	-	<0,0001	-0,29		
Carabus violaceus s.str.			**4,9**	**0,0022**	**0,38**	**10**	**0,0003**
	3,4	4,5	5,6	0,1680	0,43		
Leistus piceus	10,9			0,1247	0,07	6	0,2639
	-	6,2	-	0,0396	0,21		
Nebria brevicollis			4,3	0,1010	0,77	3	0,0266
	2,5	3,1	3,7	0,7830	0,77		
Nebria castanea sumavica			4,1	0,9960	1	2	0,0004
	-	6,5	-	0,9980	1		
Trechus alpicola			**4,5**	**0,0090**	**0,41**	**7**	**0,0043**
	2,1	3,5	4,9	0,5050	0,42		
Trechus splendens			3,4	0,1280	0,30	2	0,0004
	4,3	4,5	4,7	0,2800	0,72		

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Der Bayerische Wald

Jahr/Year: 2015

Band/Volume: 28_1-2

Autor(en)/Author(s): Müller-Kroehling Stefan, Jantsch Matthias

Artikel/Article: Auswirkungen des Klimawandels auf die Wald-Laufkäferfauna des Bayerischen Waldes 10-21