©Univeritäts- und Landesbibliothek Sachsen-Anhalt, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

Hercynia N. F., Leipzig 10 (1973) 4, S. 337–365

Aus der Sektion Biowissenschaften der Martin-Luther-Universität
Halle-Wittenberg, Fachbereich Zoologie
(Fachbereichsleiter: Prof. Dr. J. O. Hüsing)

Zur Ökologie, Soziologie und Phänologie der Laufkäfer (Coleoptera – Carabidae) des Grünlandes im Süden der DDR

IV. Teil

Ökofaunistische und autökologische Aspekte der Besiedlung des Grünlandes durch Carabiden

Von
Franz Tietze

Mit 15 Abbildungen und 6 Tabellen

(Eingegangen am 1. Juni 1973)

Inhalt

(Fortsetzung des III. Teils)

7.1. Einleitung 337
7.2. Beziehungen zwischen Carabidenbesiedlung und einigen Bodenfaktoren .. 338
7.3. Beziehungen zwischen Carabidenbesiedlung und Pflanzendecke 346
7.4. Beziehungen zwischen Carabidenbesiedlung und Feuchteverhältnissen 347
7.5. Beziehungen zwischen ökologischer Existenz und ökologischer Präferenz .. 352

7.1. Einleitung

Carabiden werden, wie alle Tiere, in ihrer Verbreitung im bewohnbaren Raum von den auf sie einwirkenden Umweltfaktoren und deren Schwankungsbreite sowie der Fähigkeit, diese Umweltfaktoren zu ertragen, bestimmt. Die Grenzen ihrer Verbreitung werden dabei nicht nur durch die Qualität und Quantität eines Faktors im Valenzbereich, sondern auch durch seine Schwankung ins Pessimum festgelegt (Knülle 1952). Die Fähigkeit einer Art, mehr oder weniger große Valenzbereiche zu ertragen, bestimmt die Größe des besiedelbaren Lebensraumes. Je größer die Amplitude, um so größer ist in der Regel der bewohnbare Raum und umgekehrt. Die Reaktionsweise auf einen isoliert gebotenen Faktor im ökophysiologischen Laborexperiment muß dabei nicht mit der Verbreitung im entsprechenden Gradienten des Freilandes übereinstimmen. Zur exakten Trennung beider Erscheinungen hat Heydemann (1967) die Begriffe „ökologische Präferenz" und „ökologische Existenz" eingeführt. Die ökologische Präferenz charakterisiert dabei die Reaktionsnorm der Art im isoliert dargebotenen Faktorengradienten und die ökologische Existenz die Verbreitung der Art im entsprechenden Gradienten des Freilandes.

©Univeritäts- und Landesbibliothek Sachsen-Anhalt, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

Für die Carabiden haben sich als besonders gravierende ökologisch wirksame Faktoren die drei Hauptabiotika Feuchte (in Form von Luft- und Bodenfeuchte), Temperatur und Helligkeit erwiesen. Eine übersichtliche Wertung dieser ökologischen Präferenzen gegenüber den genannten Umweltfaktoren läßt sich im Sinne von Strenzke (1951) und Thiele (1964) durch die Begriffe poly-, meso- und oligo-, sowie eury- und steno-, kombiniert mit -hygr, -therm und -phot darstellen. Sie ermöglicht eine weitgehende Charakterisierung der Reaktionnormen der Arten gegenüber den isoliert dargebotenen Faktoren. Bei der simultanen Einwirkung zweier oder mehrerer Faktoren bestimmt gewöhnlich einer die Reaktionsrichtung, auch wenn die überdeckten zum Pessimum tendieren. Diese artspezifisch festgelegten dominierenden Reaktionsweisen beeinflussen oder determinieren die Biotopwahl in entscheidendem Maße. Die Kenntnis dieser Zusammenhänge beim Studium der Biotopbindung ist vor allem deshalb von Bedeutung, da sich im natürlichen Lebensort mehrere bis viele Faktoren in gegenseitiger Abhängigkeit oder unabhängig voneinander verändern können und in ihrer komplexen Wirkung die Verbreitung der Arten in Raum und Zeit bestimmen. Die Aufklärung der Biotopbindung von Arten und deren Beziehungsgefüge mit den wichtigsten ökologischen Faktoren der Lebensorte ist daher nur durch eine komplexe Betrachtung zu erreichen. Entscheidende Schritte dazu sind erstens die Analyse der Verbreitung der Arten im Raum durch eine systematische und differenzierte Bestandsaufnahme und zweitens die Aufklärung der Reaktionsweise der Arten auf einzelne oder kombiniert dargebotene Faktorengradienten im Laborexperiment. Erst die Berücksichtigung beider Aspekte, die Erkundung der ökologischen Präferenz und der ökologischen Existenz, ermöglicht die Aufdeckung der wesentlichsten Ursachen der Biotopbindung. Dabei sind nicht nur die genannten Hauptfaktoren Feuchte, Temperatur und Helligkeit, sondern darüber hinaus eine Vielzahl weiterer Einflüsse der Umwelt (weitere abiotische, biotische und trophische) von Bedeutung. Diese Faktoren können entweder direkt oder indirekt, z. T. sogar über mehrere Zwischenstufen (Relationen, Korrelationen, Interrelationen) Einfluß auf die Art und ihre Verbreitung nehmen.

Die Carabiden, eine der wichtigsten epigäisch lebenden Tiergruppen unserer Kulturlandschaft (Gersdorf 1937, Paarmann 1966 u. a. m.), weisen in ihrer Mehrzahl eine ausgeprägte Biotopbindung auf. Sie bieten sich deshalb in besonderem Maße für die Untersuchung der Ursachen dieser Bindung an exakt definierte Lebensorte an. Ebenso geeignet erscheinen sie durch ihre schnelle Reaktionsfähigkeit für experimentelle ökophysiologische Untersuchungen (Thiele 1964). Im folgenden sollen deshalb einige Aspekte dieser Biotopbindung einer Betrachtung unterzogen werden. Dabei werden die verschiedenartigsten Beziehungen zwischen den Umweltfaktoren und den einzelnen Carabidenarten oder den Artengruppen insbesondere aus methodischen Gründen als Einzelfaktoren isoliert und aus dem Zusammenhang herausgelöst dargestellt.

7.2. Beziehungen zwischen Carabidenbesiedlung und einigen Bodenfaktoren

Zwischen dem Boden und seinen verschiedenartigen Bestandteilen (mineralische, organische, Wasser, Luft) als Substrat des Lebensraumes und den in oder auf ihm lebenden Carabiden bestehen mannigfaltige quantitative und qualitative Beziehungen.

Bodenart und -struktur üben dabei in der Bevorzugung bestimmter Lebensorte nur einen mittelbaren Einfluß aus. Von Bodenart, Korngröße, Lagerung sind viele andere Eigenschaften des Bodens, vor allem seine Durchlüftung und seine Fähigkeit Wasser aufzunehmen und zu halten, abhängig; diese wiederum beeinflussen entscheidend den Wärmehaushalt (Schwerdtfeger 1963, Fritsche u. a. 1968).

©Univeritäts- und Landesbibliothek Sachsen-Anhalt, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

Bodenart: Beziehungen zwischen Carabidenbesiedlung und Bodenart sind bereits mehrfach beschrieben. Eine scheinbar direkte Abhängigkeit in der Verbreitung ist von *Zabrus tenebrioides* bekannt, der nur auf schweren lehmigen und tonigen Böden auftritt. Seine Larven stecken tagsüber in tiefen Erdröhren, die sie nach Fritsche u. a (1968) in lockeren Sandböden nicht anlegen können. Da andererseits z. B. *Broscus cephalotes* und Larven von *Cicindela hybrida* und *Cicindela maritima* sogar im Dünensand Röhren bauen, könnten auch bei Zabrus-Larven andere Faktoren die Biotopwahl bestimmend oder mitbestimmend beeinflussen.

Interrelationen zwischen Bodenart und Dichte der Carabidenbesiedlung in Agrocoenosen beobachtete Scherney (1955). Er stellte auf Lehmboden gegenüber lehmigem Sand, lehmigem Ton und Moorböden eine höhere Abundanz an Carabiden fest. Auch beim Vergleich von Grünlandlebensorten gleicher Bodenfeuchte- und Trophieverhältnisse sowie gleicher pflanzensoziologischen Zusammensetzung lassen sich derartige Interrelationen nachweisen. Besonders deutlich sind sie am Beispiel der Frischwiesenlebensorte zu demonstrieren (Abb. 11). Die Artendichte sandiger und lehmiger eutro-

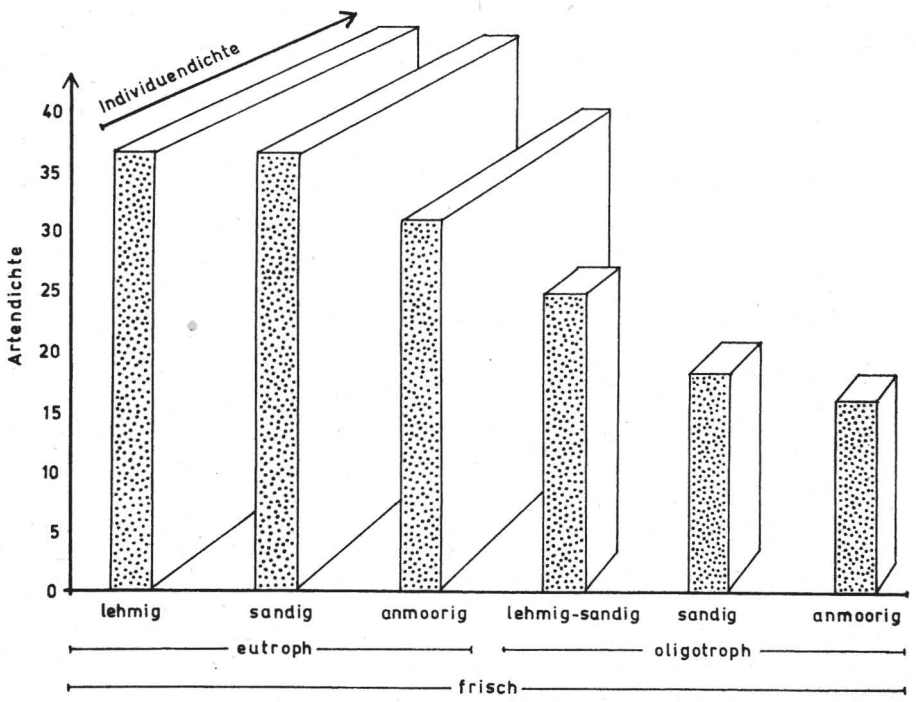

Abb. 11. Durchschnittliche Arten- und Individuendichte in frischen eutrophen und oligotrophen Lebensorten unterschiedlicher Bodenart

pher frischer Lebensorte weist keine Differenzen auf, nur in anmoorigen liegt sie erkennbar niedriger. Die Individuendichte dagegen zeigt eine deutliche Abhängigkeit. Sie nimmt von lehmigen, sandig-lehmigen über sandige bis zu anmoorigen Lebensorten kontinuierlich ab. Die gleichen Verhältnisse wiederholen sich in oligotrophen Lebensorten der gleichen Feuchtestufe. Auch hier sinken von sandig-lehmigen über sandige zu anmoorigen Böden sowohl die Artendichte als auch die Individuendichte.

Trophieverhältnisse: Wesentlich deutlicher wird der Einfluß der Bodenqualität auf die Carabidenbesiedlung, wenn die Gesamtheit der den Pflanzen als

©Univeritäts- und Landesbibliothek Sachsen-Anhalt, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

Nährstoffe dienenden Faktoren betrachtet wird. Diese – entsprechend dem Angebot an Nährstoffen als oligotrophe und eutrophe Grünlandstandorte charakterisierten Trophiestufen – weisen gravierende Unterschiede in der Besiedlungsdichte auf. Sie erstrecken sich gleichermaßen auf Arten- sowie Individuendichte. Besonders deutlich sind derartige Interrelationen im Bereich der vergleichbaren mesophilen Grünlandlebensorte; doch gelten sie auch für die Mehrzahl der übrigen Grünlandgesellschaften (Abb. 12). Lediglich für die untersuchten trockenen Lebensorte (R1, R2, F13) treffen

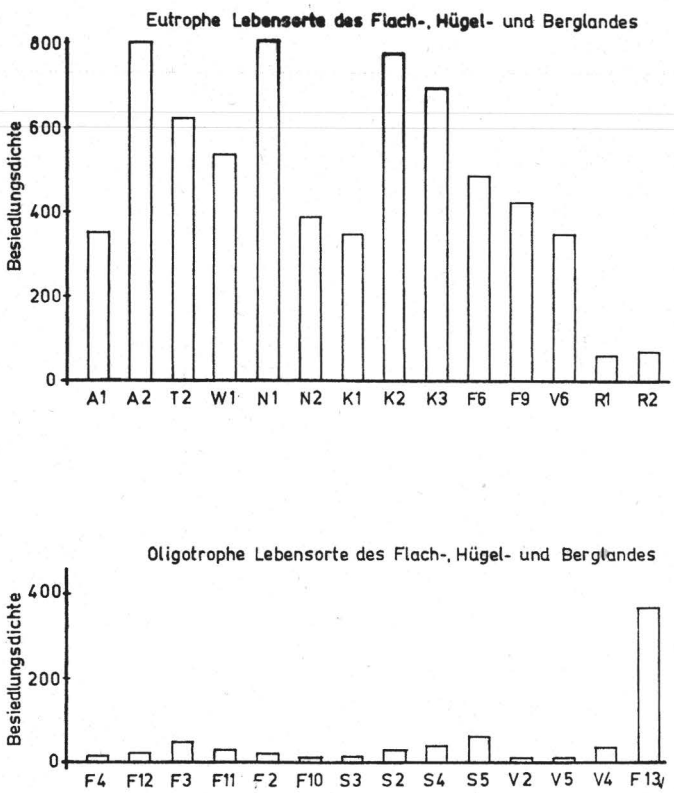

Abb. 12. Besiedlungsdichte von Grünlandlebensorten mit unterschiedlichen Trophieverhältnissen

diese Beziehungen nicht zu. Hier liegt sowohl in den eutrophen als auch in den oligotrophen Lebensorten eine sehr hohe Artendichte vor. Die Individuendichte dagegen erreicht in den oligotrophen und eutrophen Habitaten nur die für alle oligotrophen Lebensorte typische geringe Abundanz. Die im Silbergrasrasen F13 auftretende höhere Abundanz basiert allein auf dem Massenauftreten einer einzigen Art und fällt deshalb nur bedingt aus dem Gesamtverhalten.

Die höhere Besiedlungsdichte des eutrophen Grünlandes hat im wesentlichen seine Ursache in einer hohen Artendichte, kombiniert mit einer hohen Individuendichte einiger Arten. Demgegenüber meiden viele Arten oligotrophe Lebensorte vollkommen oder erscheinen dort nur als Influenten. Besonders ausgeprägt treten in eutrophen Lebensorten folgende Arten auf: *Agonum dorsalis, Amara aenea, Amara apricaria. Amara bifrons, Amara plebeja, Bembidion gilvipes, Carabus auratus, Clivina fossor, Harpalus aeneus, Harpalus pubescens, Pterostichus vernalis, Pterostichus vulgaris, Stomis pumicatus, Synuchus nivalis.*

©Univeritäts- und Landesbibliothek Sachsen-Anhalt, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

Die Zahl der Arten, deren Verbreitungsschwerpunkt in oligotrophen Lebensorten liegt, ist sehr gering. Als typische Vertreter sind zu nennen: *Agonum fuliginosum, Epaphius secalis, Pterostichus diligens.* Arten ohne eine besondere Bevorzugung bestimmter Trophieverhältnisse und dadurch im Grünland euryök auftretend sind: *Amara aulica, Amara communis, Amara convexior, Amara familiaris Amara lunicollis, Carabus granulatus, Dyschirius globosus, Pterostichus coerulescens, Pterostichus cupreus, Pterostichus niger.*

Humusgehalt: Von Qualität und Quantität des Humusgehaltes als einem maßgeblichen Faktor der Bodenbeschaffenheit sind zahlreiche und verschiedenartigste Korrelationen zur Tierwelt des Bodens bekannt. Als direkte Nahrungsquelle liefert er Primär- und Nachfolgezersetzern die Lebensgrundlage. Diese wiederum stehen als Glieder der Nahrungskette in mittel- oder unmittelbarer Verbindung zur Besiedlung durch Carabiden. Andererseits beeinflußt der Humus die physikalische und chemische Beschaffenheit des Bodens. Die Beziehungen zwischen Carabiden und Humusgehalt sind deshalb lediglich als Interrelationen aufzufassen. Sie werden durch eine hohe Besiedlungsdichte jener Lebensorte charakterisiert, die einen schnellen Humusabbau aufweisen und demnach humusarm sind. In Lebensorten mit höheren Humusanteilen sinken sowohl Arten- als auch Individuenzahl beträchtlich ab (Abb. 13).

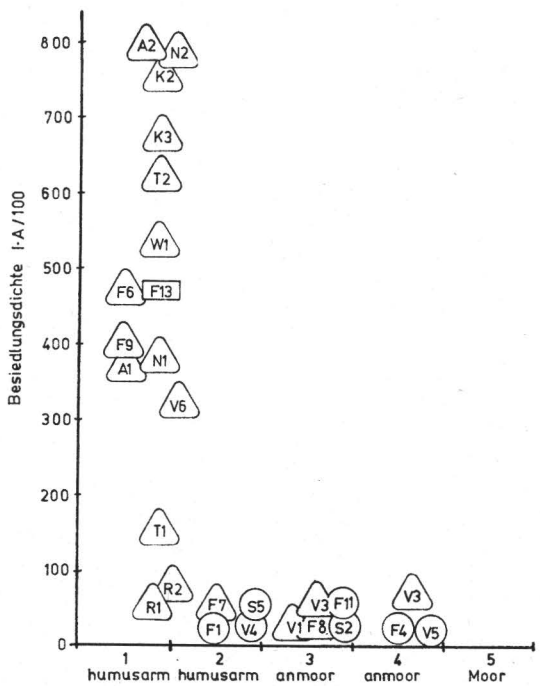

Abb. 13. Beziehungen zwischen Besiedlungsdichte und Humusgehalt (nach der Schätzskala von Hundt 1966) in Grünlandlebensorten.

Zeichenerklärung:

Dreieck – Lebensorte eutropher Vegetationskomplexe,
Kreis – Lebensorte oligotropher Vegetationskomplexe,
Rechteck – Lebensort des oligotrophen Sonderkomplexes

©Univeritäts- und Landesbibliothek Sachsen-Anhalt, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

Entsprechend dem Verbreitungsmuster der Arten lassen sich dem Humusgehalt des Bodens gegenüber sowohl stenöke als auch euryöke Arten unterscheiden. Eine besonders starke Häufung in humösen Lebensorten liegt vor bei *Epaphius secalis, Pterostichus diligens, Agonum fuliginosum, Agonum thoreyi, Agonum viduum.* Umgekehrt besiedelt eine große Zahl von Arten schwerpunktmäßig Lebensorte mit humusarmen Böden. Zu dieser Gruppe sind zu zählen: *Agonum dorsalis, Amara aenea, Amara equestris, Amara familiaris, Carabus auratus, Calathus melanocephalus, Cymindis angularis, Harpalus aeneus, Leistus ferrugineus, Pterostichus coerulescens, Pterostichus cupreus, Stomis pumicatus, Synuchus nivalis.*

In starkem Maße indifferent gegenüber dem Humusgehalt im Boden verhalten sich: *Agonum mülleri, Amara aulica, Amara communis, Amara convexior, Amara lunicollis, Bembidion gilvipes, Carabus cancellatus, Carabus granulatus, Clivina fossor, Dyschirius globosus Harpalus latus, Pterostichus vernalis, Pterostichus niger, Pterostichus nigrita.*

Bodenmikroorganismen: In einer gewissen Wechselwirkung mit dem Humusgehalt des Bodens stehen Anzahl und Wirkung der Bodenmikroorganismen. Ihre Tätigkeit drückt sich in ihrer zellulolytischen Aktivität aus und läßt Rückschlüsse über die Intensität von Umbauprozessen im Boden zu. Ungestörte Böden haben darin ein bestimmtes Gleichgewicht entwickelt, das einen stabilen Zustand zwischen natürlichem Anfall und Abbau von pflanzlichen Substanzen, also zellulösem Material, hält. In gestörten Böden ist auch die zellulolytische Aktivität gestört und weist in ihrer Einpendelungsphase zum Teil erhebliche Schwankungen auf. Das trifft sowohl für umgebrochene Agrocoenosen als auch für Rekultivierungsflächen zu. In diesem Sinne stellt die zellulolytische Aktivität ein Maß der aktuellen biologischen Aktivität des Bodens dar und liefert zur Erarbeitung von Vergleichen brauchbare Basiswerte. Berücksichtigung muß allerdings die bei der angewandten Testmethode auftretende Fehlerquelle finden. Nach den vorliegenden Ergebnissen korreliert die zellulolytische Aktivität in der Regel positiv mit Eutrophierung und hoher Produktivität an Pflanzensubstanz. Parallel zu diesen Beziehungen interrelieren die Mittelwerte von Arten- und Individuendichte ebenfalls positiv mit der Intensität der zellulolytischen Aktivität. Besonders deutlich werden diese Verhältnisse, wenn alle untersuchten Lebensorte entsprechend ihrer durchschnittlichen zellulolytischen Aktivität in Gruppen zusammengefaßt gegenübergestellt werden (Abb. 14).

Danach besteht im Mittel bei einer geringen Abweichung vor allem der rohhumusreichen Lebensorte eine lineare positive Beziehung zwischen der Artendichte und der Höhe der zellulolytischen Aktivität der Lebensorte. Die Individuendichte schließt sich in ihren Mittelwerten diesen Interrelationen im gleichen Sinne an, obwohl auch hier einige Lebensorte mit hoher zellulolytischer Aktivität diesem Trend nicht folgen und sehr geringe Individuendichten aufweisen. Zu ihnen gehören z. B. die Federgras- und Fiederzwenkenrasen (R1, R2) sowie einige oligotrophe Frisch- und Feuchtwiesen (F1, F2, S4, S5 bzw. F8, V3). Insgesamt kann aber von einer positiven Interrelation zwischen der Höhe der zellulolytischen Aktivität eines Bodens und der auf diesem Lebensort siedelnden Carabiden gesprochen werden. Diese Beziehungen basieren letztlich auf den Wechselwirkungen zwischen Mikro- und Makrofauna, die im Gefüge der natürlichen Nahrungskette liegen und auch die Carabiden mit einschließen.

Kalkgehalt: Beziehungen zwischen Kalkgehalt des Bodens und der Besiedlung durch edaphisch oder epigäisch lebende Tiere wurden schon mehrfach nachgewiesen. Auch die unmittelbare Gebundenheit von Carabiden an Kalkböden wird immer wieder publiziert und führte sogar zur Prägung des Begriffes „Kalkarten". Bereits Lindroth (1949) konnte aber nachweisen, daß der Kalk chemisch weder direkt noch

©Univeritäts- und Landesbibliothek Sachsen-Anhalt, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

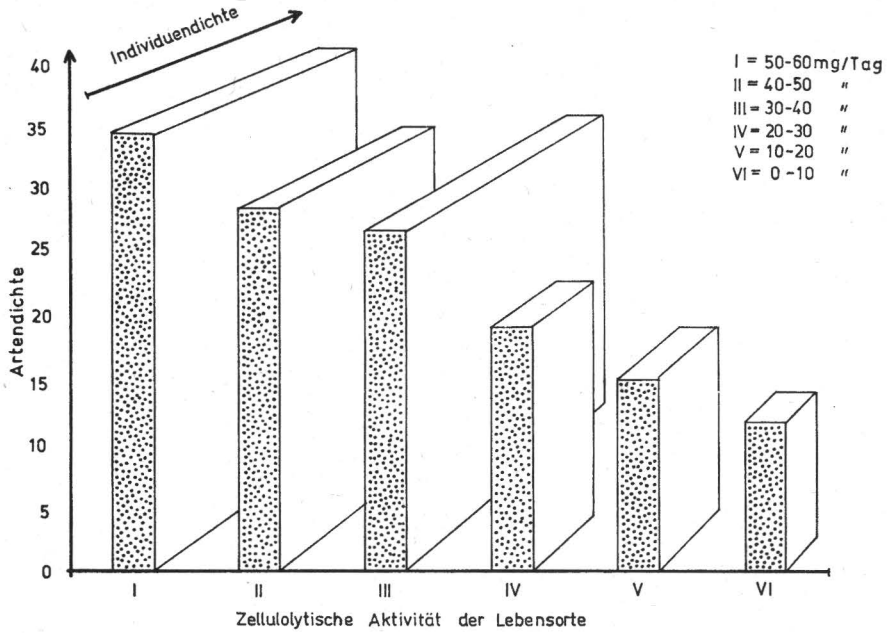

Abb. 14. Beziehungen zwischen der Aktivität der Bodenmikroorganismen und der Besiedlungsdichte. Lebensorte mit unterschiedlicher zellulolytischer Aktivität (mg Abbau/Tag) zu 6 Kategorien zusammengefaßt. Arten- und Individuendichte sind Mittelwerte

indirekt die Biotopwahl beeinflußt. In den an Harpalus-Arten durchgeführten Präferenzversuchen verhielten sich die sogenannten Kalkarten völlig indifferent gegenüber dem dargebotenen Reaktionsgefälle des Kalkbodens. Ausschlaggebend für die nachweisbare Bevorzugung derartiger kalkhaltiger Lebensorte durch einzelne Carabidenarten sind offensichtlich die physikalischen Eigenschaften des Bodens. Thermisch zeichnet er sich vor allem durch hohe Minima aus. Er wirkt temperaturausgleichend und erzeugt so ein ozeanisches Mikroklima. Neben dem ausgeglichenen Wärmehaushalt wird er weiterhin durch eine geringe Bodenfeuchtigkeit und eine hohe Porösität charakterisiert. Diese ökologisch sehr wirksamen Faktoren beeinflussen maßgeblich die Biotopwahl. Vor allem thermophile Arten finden in derartigen Lebensorten optimale Entwicklungsbedingungen und zeigen hier ein verstärktes Auftreten.

B o d e n r e a k t i o n : In enger Wechselwirkung stehen Kalkgehalt und Bodenreaktion. Obwohl die Bodenreaktion eines Lebensortes direkt von seinem Kalkgehalt abhängig ist, muß sie aber doch als Ausdruck eines ganzen Komplexes von Faktoren angesehen werden. Neben dem bereits erwähnten Gehalt an Kalk müssen besonders Humusgehalt und Humuszustand, Bodenfeuchte, Aktivität der Bodenmikroorganismen u. a. m. als sie beeinflussende Faktoren genannt werden. Erst über dieses komplexe Verknüpfungsgefüge bestehen mehr oder weniger klar erkennbare Interrelationen zwischen Bodenreaktion und Carabidenbesiedlung.

Vom Verbreitungsmuster der untersuchten Arten ausgehend lassen sich eine euryök und eine stenök reagierende Artengruppe unterscheiden. Zur ersteren gehören Arten, die über alle untersuchten pH-Stufen mehr oder weniger homogen verteilt vorkommen. Es handelt sich dabei um allgemein euryöke Arten, deren Verbreitungs-

©Univeritäts- und Landesbibliothek Sachsen-Anhalt, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

schwerpunkt vorwiegend in grundwassernahen Lebensorten liegt. Als typische Vertreter dieser Gruppe sollen *Pterostichus nigrita* und *Pterostichus diligens* mit einer Bevorzugung der sauren Lebensorte, *Dyschirius globosus* und *Epaphius secalis* mit einem vermehrten Auftreten in neutralen Lebensorten genannt werden (Abb. 15).

Einen Sonderfall stellen die stenök nasse Lebensorte bewohnenden Arten wie *Agonum fuliginosum dar.* Sie liefern ein gutes Beispiel dafür, daß offensichtlich keine unmittelbare sondern nur eine mittelbare Beziehung zwischen Bodenreaktion und Verbreitung der Arten besteht. Sie besiedeln auf Grund ihrer ausgeprägten Hygrophilie unabhängig von der Bodenreaktion alle nassen Lebensorte. Dadurch entsteht das Bild einer disjunkten Verbreitung im sauren sowie im basischen Bereich (in Kalkflachmoorlebensorten), während die neutralen Lebensorte weitestgehend gemieden werden.

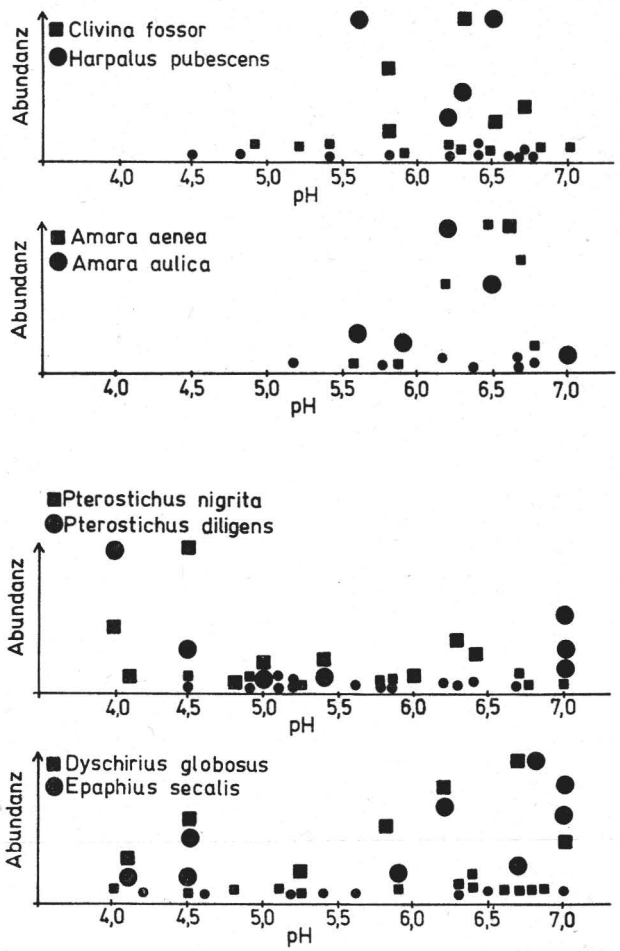

Abb. 15. Verbreitungsmuster diagnostisch wichtiger Arten in Lebensorten unterschiedlicher Bodenreaktion, stenöke und euryöke Arten.

Zeichenerklärung:

Große Quadrate und Punkte – dominantes Auftreten,
kleine Quadrate und Punkte – subdominantes bis subrezedentes Auftreten

©Univeritäts- und Landesbibliothek Sachsen-Anhalt, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

Zur zweiten Gruppe gehören Arten, die einen relativ engen Reaktionsbereich besiedeln. Ihr Verbreitungsmuster erstreckt sich im wesentlichen auf die mesophilen und in der Trophierung ausgeglichensten Lebensorte. Diese Gruppe umfaßt die Mehrzahl der mesophilen Arten des Grünlandes. Zu ihnen zählen z. B. auch *Clivina fossor, Harpalus pubescens, Amara aenea* und *Amara aulica* (Abb. 15).

Die Übereinstimmung der Verbreitungsmuster in Bodenreaktion und Feuchtegefälle trifft bis auf wenige Ausnahmen für alle untersuchten Arten zu. Damit wird die bereits diskutierte Komplexität dieses Faktors und seine Interrelation zur Carabidenbesiedlung noch einmal unterstrichen.

Wie stark eine Interrelation zwischen Bodenreaktion und Besiedlung ausgeprägt sein kann, demonstrieren die Verbreitungsmuster von *Synuchus nivalis* und *Stomis pumicatus*. In vielen biotopbestimmenden Verhaltensweisen ähnlich oder gleich reagierend (insbesondere bei Bodenfeuchte, Trophieverhältnisse, Bodenart), unterscheiden sich die Verbreitungsmuster beider Arten in Hinblick auf Kalkgehalt und Bodenreaktion beträchtlich (Abb. 16). *Stomis pumicatus* zeigt dabei eine deutliche Bevorzugung der Lebensorte mit höherem Kalkgehalt und fast neutraler Bodenreaktion. Alle diese Untersuchungsflächen sind aber auch gleichzeitig ausgeprochen wärmebegünstigt:

Saalewiesen bei Naumburg – wärmebegünstigter Klimaschlauch des Saaletales, Elbwiesen bei Torgau – wärmebegünstigter Klimaschlauch zwischen Dresden und Torgau, Trockenrasen bei Rollsdorf – Zentrum des Hercynischen Trockengebietes. Dieses Beispiel bekräftigt wiederum die enge positive Korrelation zwischen Thermophilie, wärmebegünstigtem Lebensort und Bodenreaktion.

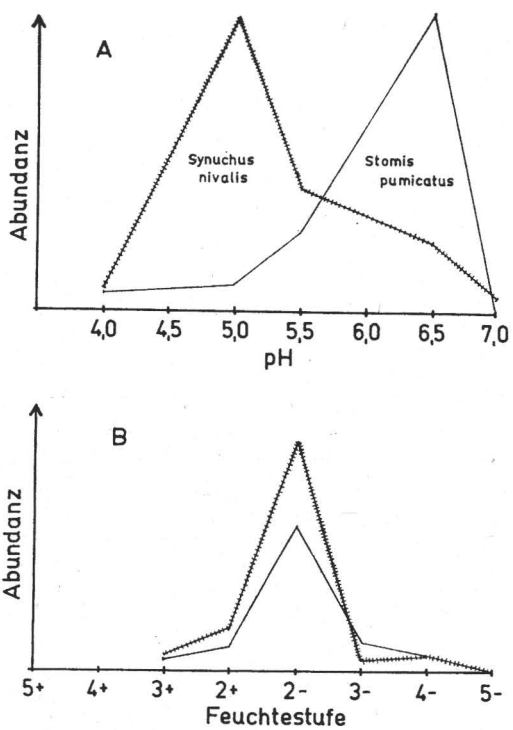

Abb. 16. Verbreitung von *Synuchus nivalis* und *Stomis pumicatus* in Lebensorten mit unterschiedlicher Bodenreaktion (A) und in verschiedenen Bodenfeuchtestufen (B)

©Univeritäts- und Landesbibliothek Sachsen-Anhalt, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

7.3. Beziehungen zwischen Carabidenbesiedlung und Pflanzendecke

Im Komplex der Umweltbedingungen spielen die mikroklimatischen Faktoren eines Lebensortes für die Besiedlung durch Carabiden eine entscheidende Rolle. Insbesondere das Angebot an Wasser (in Form von Boden- und Luftfeuchte) sowie Temperatur- und Beleuchtungsverhältnisse üben auf das Vorkommen von Arten oder Artengruppen einen bedeutenden Einfluß aus. Die Verflechtung ist vielgestaltig und mehrschichtig, ihr Wirkungsweise kann dabei direkter oder indirekter Art sein und mehr oder weniger klar zutage treten.

Einen wesentlichen Einfluß auf diese genannten mikroklimatischen Faktoren hat die auf dem jeweiligen Standort stockende Vegetation. Sie wirkt, selbst ein Ergebnis bestimmter standortlicher und makroklimatischer Bedingungen, regulierend auf die mikroklimatischen Verhältnisse der bodennahen Schichten. Die dadurch entstandenen Bedingungen beeinflussen ihrerseits die Verbreitung der Arten in Raum und Zeit. Das betrifft nicht nur die direkt von der Futterpflanze abhängigen Phytophagen, sondern gleichermaßen die sich vorwiegend carnivor ernährenden Carabiden. Auf diese Weise liegen zwischen Carabiden und den Pflanzen des Lebensortes echte Interrelationen im Sinne von Balogh (1965) vor. Über die Intensität der mittelbaren Beziehungen und damit über den Grad der Bindung von Arten oder Artengruppen an einen Lebensort entscheidet weniger die pflanzensoziologische Spezifität eines Grünlandstandortes als vielmehr ihre Wuchsform und ihre raumgestaltende Struktur. Erst der Faktorenkomplex bestimmt die sekundäre Bindung einer Lebensgemeinschaft an eine Pflanzenformation. Vor allem Faktoren wie die Temperatur und deren Amplitude im Tagesgang, die Beleuchtungsverhältnisse der bodennahen Schichten, die Stärke der Luftbewegung, der Grad des Raumwiderstandes bedingt durch unterschiedliche Stengeldichte und die Luftfeuchtigkeit der bodennahen Schichten werden in entscheidendem Maße von ihr beeinflußt.

Erwartungsgemäß bestehen bei einer globalen Betrachtung zwischen der Besiedlungsdichte eines Lebensortes und der Mächtigkeit der Pflanzenbedeckung keine generalisierbaren Beziehungen. (Als Maß für den Bedeckungsgrad eines Lebensortes, seiner Stengeldichte, der Beschattung usw. wurde die durchschnittliche Höhe des Ertrages herangezogen. Diese Größe stellt bei allen ihr anhaftenden Fehlern, wie z. B. ein nicht durchgängig konstantes Verhältnis von Masseertrag zu Höhe und Dichte der Pflanzendecke, zumindest bei etwa gleichartigen Standortbedingungen, einen auswertbaren Parameter dar.)

Das Ergebnis eines summarischen Vergleichs demonstriert Abbildung 17. Es ist ersichtlich, daß

- eine hohe und dichte Pflanzenbedeckung der Lebensorte im eutrophen frischen Grünland mit hoher Besiedlungsdichte, in feuchten und nassen Lebensorten dagegen mit geringer oder sehr geringer Besiedlungsdichte interreliert,
- eine gering bis extrem gering entwickelte Pflanzenbedeckung in dürren Lebensorten mit hoher bis mittlerer und in oligotrophen nassen mit geringer Besiedlungsdichte interreliert,
- eine mittelstark entwickelte Pflanzendecke in eutrophen wechselfeuchten bis frischtrockenen Lebensorten mit hoher, in oligotrophen feuchten bis nassen dagegen mit niedriger Besiedlungsdichte interreliert.

Die bestehenden Interrelationen sind kompliziert und zeigen keineswegs lineare Abhängigkeit. Trotzdem kann, abgesehen vom oligotrophen Sonderkomplex F13, festgestellt werden, daß die höchsten Besiedlungsdichten in den Lebensorten mit dichtester und üppigster Wiesenvegetation auftreten.

©Univeritäts- und Landesbibliothek Sachsen-Anhalt, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

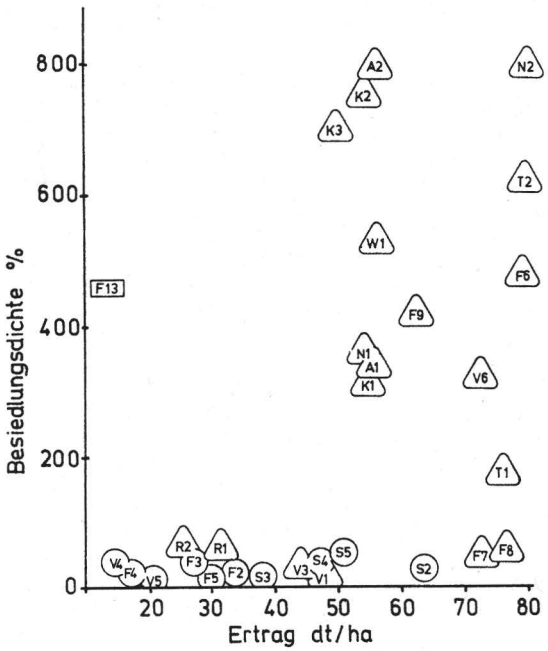

Abb. 17. Beziehungen zwischen Bedeckungsgrad der Lebensorte und Besiedlungisdichte. Pflanzendecke in mittlerem jährlichen Ertrag dargestellt; Zeichenerklärung s. Abb. 13

Unter Berücksichtigung des von Heydemann (1956 b) nachgewiesenen Einflusses des Raumwiderstandes auf die Aktivitätsdichte bei Carabiden, wird das Bild der bestehenden Interrelationen klarer. Danach muß der hohen Besiedlungsdichte in den stengeldichten eutrophen Frischwiesen ein wesentlich höherer Aussagewert beigemessen werden als der in den teils vegetationslosen Silbergrasrasen. (Nach Heydemann (1956) sinkt mit zunehmender Stengeldichte der Lebensorte die Zahl gefangener Tiere und steigt umgekehrt bei Verringerung des Raumwiderstandes an.) In diesem Sinne konzentriert sich im untersuchten Grünland die höchste Besiedlungsdichte auf Lebensorte mit hoher stengeldichter, gras- und krautreicher Vegetation. Die oligotrophen Standorte mit hoher Vegetation folgen diesem Trend allerdings nicht. Sie erweisen sich, wie alle übrigen Lebensorte mit geringerem Bedeckungsgrad als bedeutend schwächer besiedelt.

7.4. Beziehungen zwischen Carabidenbesiedlung und Feuchteverhältnissen

Den für Carabiden entscheidendsten biotopbestimmenden Faktor stellt die am Lebensort herrschende Luftfeuchte dar. Sie wird weitestgehend durch das im Boden anstehende Wasser bestimmt, wobei der Grad der Wasserdampfabgabe weniger vom absoluten Gehalt an Wasser im Boden als vielmehr von der Menge des pflanzenverfügbaren Wassers abhängt. Das Maß an freiem Wasser im Verhältnis zum absoluten Wassergehalt hängt von Bodentyp und Bodenart des Lebensortes ab. Der Grad der Wasserdampfabgabe liegt bei Grünland relativ hoch. Besonders die bodennahen Schichten stehen in engster Beziehung zum Wasserhaushalt des Standortes, sie korrelieren positiv miteinander. Die bei bodenkundlichen Untersuchungen ermittelten Bodenfeuchte-

©Univeritäts- und Landesbibliothek Sachsen-Anhalt, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

verhältnisse können deshalb auch als annähernd äquivalente Vergleichsgröße der Luftfeuchteverhältnisse der bodennahen Schichten gewertet und entsprechend verwendet werden. Besonders die auf der Menge des pflanzenverfügbaren Bodenwassers basierenden numerisch erfaßbaren Bodenfeuchtestufen naß (5+), naßfeucht (4+), feucht (3+), feuchtfrisch (2+), frisch (2−), frischtrocken (3−), trocken (4−) und dürr (5−) eignen sich, auch im Freiland gewonnene Ergebnisse zur Erarbeitung von vergleichbaren Verbreitungsmustern und ökologischen Verhaltensweisen der Arten und Artengruppen zu verwenden.

Entsprechend der engen Wechselwirkung zwischen den Feuchteverhältnissen des Lebensortes und den auf ihm siedelnden Carabiden bestehen im untersuchten Feuchtespektrum des Grünlandes engste Beziehungen. Sie sind qualitativ und quantitativ nachweisbar und betreffen die Carabiden als taxocoenotische Einheit ebenso wie die Mehrzahl der nachgewiesenen einzelnen Arten.

Die Artendichte (die absolute Zahl der in den einzelnen untersuchten Lebensorten registrierten Arten) zeigt eine besonders instruktive Abhängigkeit von den Feuchteverhältnissen. Ihr Optimum liegt in Lebensorten, die ausschließlich die Feuchtestufen „frisch", „frischtrocken" und „frischfeucht" aufweisen und im Jahresgang einen ausgeglichenen Wasserhaushalt zeigen. Es handelt sich dabei um Lebensorte, die als eutrophe Kulturwiesen zu den landwirtschaftlich intensiv genutzten und ertragreichsten Mähwiesen gehören. Während in den trockenen und dürren Lebensorten die Artenzahl nur geringfügig abfällt, geht mit zunehmender Bodenfeuchte eine qualitative Verarmung einher, die sich bis zu den nassen Lebensorten fortsetzt (Abb. 18). Das betrifft eutrophe und oligotrophe Lebensorte. (Diese Erscheinung, daß mit zunehmender Bodenfeuchte die Artendichte abnimmt, trifft nicht für alle Wiesenbewohner zu. Knülle (1952) stellte z. B. für Spinnen fest, daß von den grundwassernahen Wiesen bis zu den Trockenrasen mit abnehmender Bodenfeuchtigkeit eine Verarmung der Spinnenfauna parallel geht, diese Verhältnisse also im allgemeinen fast entgegengesetzt sind.)

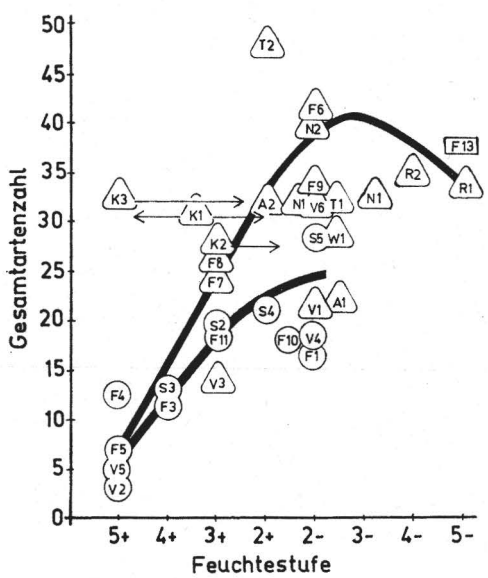

Abb. 18. Beziehungen zwischen Artendichte und Feuchtestufe in Grünlandlebensorten; Zeichenerklärung s. Abb. 13

©Univeritäts- und Landesbibliothek Sachsen-Anhalt, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

Trotz einer gewissen Streuung in der Artendichte der einzelnen Lebensorte als Ergebnis der konkreten Standortsbesonderheiten innerhalb der jeweiligen Feuchtestufen lassen sich zwei unterschiedliche Trends erkennen. Sie repräsentieren einerseits die eutrophen und andererseits die oligotrophen Lebensorte, deren mittlere Artenzahlen – in Abb. 18 durch zwei Kurven dargestellt – sich voneinander unterscheiden. Die Signifikanz dieser Aufgliederung wird noch deutlicher, wenn die Abundanz der Arten mit berücksichtigt wird. Als einzige Ausnahme fällt bei letzterem Vergleich der oligotrophe Sonderkomplex F13 aus dem allgemeinen Trend heraus. Seine Artendichte erreicht eine Größenordnung, die nur mit der eutropher Trockenrasen gleichzusetzen ist.

Die Individuendichte als Ausdruck der Abundanzverhältnisse zeigt ebenfalls eine klare Abhängigkeit von den Feuchtebedingungen der Lebensorte. Arten- und Individuendichte sind aber dabei nicht gleichsinnig entwickelt. Lediglich im Bereich der eutrophen Frischwiesen bestehen ähnliche Korrelationen wie in der Artendichte. Auch hier sinkt mit zunehmender Bodenfeuchte die Individuendichte ab und erreicht in nassen Lebensorten ihr Minimum (Abb. 19). Die trockenen und dürren Lebensorte

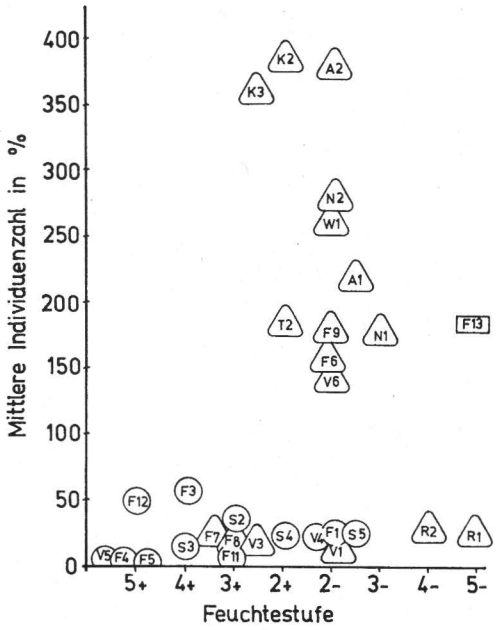

Abb. 19. Beziehungen zwischen Individuendichte und Feuchtestufe in Grünlandlebensorten; Zeichenerklärung s. Abb. 13

weisen im Gegensatz zu ihrem relativ hohen Artenbestand eine bemerkenswert niedrige Abundanz auf. Sie verhalten sich in dieser Hinsicht ähnlich wie die oligotrophen Lebensorte aller Bodenfeuchtestufen. Aus diesen, sich durch eine gleichförmig niedrige Abundanz auszeichnenden Grünlandlebensorten ragen mit einer auffallend hohen Individuendichte die frischfeuchten, frischen und frischtrockenen intensivgenutzten Kulturwiesen hervor. Ihre Individuendichte liegt um ein Vielfaches höher als in allen übrigen untersuchten Grünlandlebensorten. Es kann deshalb als gesichert angenommen werden, daß die im Rahmen einer Eutrophierung eintretende Änderung der Umweltfaktoren einen Zuwachs in der Besiedlungsdichte zur Folge hat.

©Univeritäts- und Landesbibliothek Sachsen-Anhalt, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

Bei der Analyse der Verbreitung der einzelnen Arten in den unterschiedlichen Feuchtestufen treten trotz fließender Übergänge bestimmte Artengruppen besonders hervor. Sie sind durch relativ einheitliche ökologische Verhaltensweisen gegenüber den an den jeweiligen Lebensorten herrschenden Bodenfeuchteverhältnissen geprägt und weisen ein etwa gleiches schwerpunktmäßiges Vorkommen, eine gleiche ökologische Existenz auf. Das Spektrum reicht von stark feuchtigkeitsgebundenen bis zu extrem feuchtigkeitsmeidenden Arten. Die Breite ihrer ökologischen Existenz kann dabei groß oder klein sein und so ein entsprechend eury- oder stenökes Verhalten verursachen.

Auf der Basis ihrer Verbreitungsmuster im untersuchten Grünland und damit ihrem Verhalten gegenüber den im Freiland bevorzugten Feuchteverhältnissen lassen sich nachfolgende Artengruppen aussondern. Sie repräsentieren die für die jeweilige Verhaltensweise typischen Arten des Grünlandes. Ihre Biotopbindung, also ihre ökologische Existenz, wird, um eine deutliche Abgrenzung von den in ökophysiologischen Laborexperimenten ermittelten ökologischen Präferenzen zu sichern, durch die allgemeineren Begriffe „hygrophil", „mesophil" und „xerophil" kombiniert mit „stenök" und „euryök" charakterisiert. Eine exakte Trennung macht sich erforderlich, da ökologische Präferenz und ökologische Existenz nicht übereinstimmen müssen.

1. Stenök-xerophile Arten: Sie bewohnen ausschließlich die dürren und trockenen Lebensorte, in andere Feuchtestufen streuen sie nicht oder nur in geringer Besiedlungsdichte ein (Abb. 20).

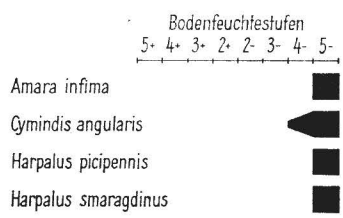

Abb. 20. Verbreitungsmuster stenök-xerophiler Arten des Grünlandes

2. Euryök-xerophile Arten: Sie bewohnen schwerpunktmäßig dürre oder trockene Lebensorte, streuen aber mit geringer Abundanz auch in frische Lebensorte ein Abb. 21).

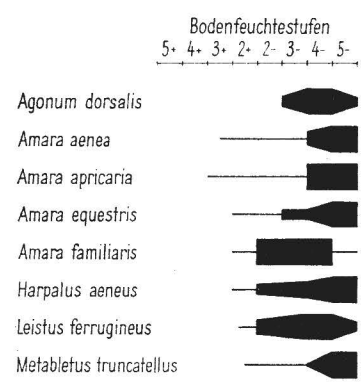

Abb. 21. Verbreitungsmuster euryök-xerophiler Arten des Grünlandes

©Univeritäts- und Landesbibliothek Sachsen-Anhalt, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

3. Stenök-mesophile Arten: Sie besiedeln die im Wasserhaushalt ausgeglichenen frischen, frischfeuchten und frischtrockenen Lebensorte und streuen nur mit geringer Dichte in andere Bodenfeuchtestufen ein (Abb. 22).

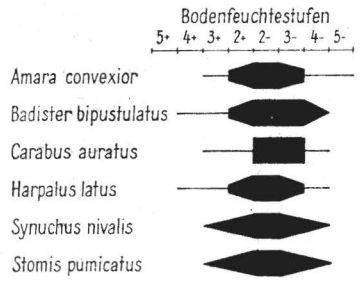

Abb. 22. Verbreitungsmuster stenök-mesophiler Arten des Grünlandes

4. Euryök-mesophile Arten: Sie besiedeln schwerpunktmäßig frische, frischfeuchte und frischtrockene Lebensorte und strahlen teils in trockene bis dürre, teils in feuchte bis nasse Lebensorte ein, teils besiedeln sie das gesamte Feuchtespektrum (Abb. 23).

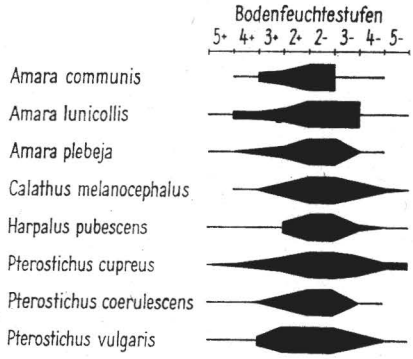

Abb. 23. Verbreitungsmuster euryök-mesophiler Arten des Grünlandes

5. Stenök-hygrophile Arten: Sie besiedeln nasse Lebensorte und streuen nur geringfügig in feuchte Biotope ein (Abb. 24).

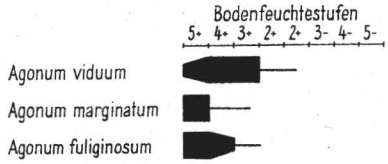

Abb. 24. Verbreitungsmuster stenök-hygrophiler Arten des Grünlandes

©Univeritäts- und Landesbibliothek Sachsen-Anhalt, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

6. Euryök-hygrophile Arten: Sie besiedeln schwerpunktmäßig feuchte oder naßfeuchte Lebensorte und streuen teils bis in frische, teils bis in nasse Lebensorte ein (Abb. 25).

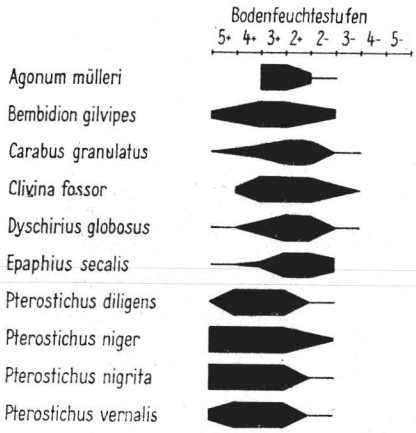

Abb. 25. Verbreitungsmuster euryök-hygrophiler Arten des Grunlandes

7.5. Beziehungen zwischen ökologischer Existenz und ökologischer Präferenz

Wie bereits eingangs darauf hingewiesen, stimmen ökologische Präferenz und ökologische Existenz einer Art in der Regel nicht voll überein. Im Beziehungsgefüge der Biocoenose mit den vielfältigen auf sie einwirkenden Faktoren wird im allgemeinen die Art auf ein mehr oder weniger charakteristisch begrenztes Habitat festgelegt, in dem sie ihren Verbreitungsschwerpunkt hat. In diesem Verbreitungsschwerpunkt gedeiht sie besser als ihre Konkurrenten, daß heißt, sie absolviert dort alle zur Arterhaltung notwendigen Lebensäußerungen mit Erfolg. Die ökologische Existenz muß dabei keineswegs immer im optimalen Präferenzbereich liegen. So ertragen zum Beispiel manche xerothermen Arten die Trockenheit lediglich besser als andere Arten. Sie werden in ihrem optimalen Bereich ein Opfer ihrer Konkurrenten und gedeihen nur deshalb im suboptimalen, weil dort diese Letalfaktoren nicht einwirken.

Zur Erkundung der Beziehungen zwischen ökologischer Präferenz und der am jeweiligen Lebensort herrschenden ökologisch wirksamen Faktoren wurden an einer größeren Anzahl diagnostisch wichtiger Arten experimentelle Untersuchungen vorgenommen. Die Auswahl der Arten erfolgte dabei unter dem Gesichtspunkt, Vertreter aller Verbreitungsschwerpunkte in die Kontrolle einzubeziehen. Insgesamt konnten bei 20 Arten mit Hilfe der eingangs beschriebenen Methoden die Vorzugsfeuchte, die Vorzugstemperatur und die Vorzugshelligkeit ermittelt werden (Tab. 59, 60, 61). Auf der Basis dieser experimentell gewonnenen Werte können die untersuchten Arten in ihrer ökologischen Präferenz weitgehend charakterisiert werden (Tab. 62).

Dem Präferenzverhalten gegenüber den Klimafaktoren Feuchte, Temperatur und Licht kommt, wie bereits betont, die vorrangige Bedeutung bei der Biotopbindung der Arten zu. Zwischen den Präferenzen der einzelnen Arten und den kleinklimatischen Bedingungen in den von den jeweiligen Arten bewohnten Lebensstätten besteht deshalb in der Regel mindestens zu einem Faktor volle Übereinstimmung. Die biotopbindenden Faktoren sind jedoch bei den einzelnen Arten nicht immer gleich. Auch gleiche ökologische Gruppen reagieren nicht durchweg einheitlich, so daß nicht einem einzelnen Faktor die dominierende Rolle zugeschrieben werden kann (Thiele 1964).

©Univeritäts- und Landesbibliothek Sachsen-Anhalt, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

Tabelle 59. Vorzugsfeuchte von Carabiden des untersuchten Grünlandes (prozentuale Verteilung der Versuchstiere im Feuchtegradienten)

	Relative Feuchte in %					Gesamt-ablesungen
	100	70	60	50	40	
Lorocera pilicornis	10	27	39	13	13	240
Bembidion lampros	24	35	30	11	10	420
Harpalus pubescens	19	14	17	28	22	560
Harpalus aeneus	27	18	20	16	19	100
Anisodactylus binotatus	60	20	19	1	0	100
Amara plebeja	19	23	19	16	23	390
Amara lunicollis	19	29	8	15	29	404
Amara familiaris	27	30	20	16	7	181
Amara infima	15	10	18	22	35	176
Pterostichus cupreus	20	18	18	21	23	1332
Pterostichus coerulescens	28	22	15	18	17	1229
Pterostichus vulgaris	27	22	32	15	4	324
Pterostichus diligens	38	25	15	12	10	636
Calathus fuscipes	25	18	23	16	18	699
Calathus erratus	20	18	15	18	29	408
Calathus ambiguus	23	23	11	20	24	80
Calathus melanocehpalus	8	5	15	31	41	459
Agonum marginatum	12	12	6	34	36	200
Agonum dorsalis	13	24	22	16	25	2487
Cymindis angularis	0	16	3	58	23	100

Tabelle 60. Vorzugstemperatur von Carabiden des untersuchten Grünlandes (prozentuale Verteilung der Versuchstiere im Temperaturgradienten)

	Temperaturbereiche in °C								
	0—5	6—10	11—15	16—20	21—25	26—30	31—35	36—40	Gesamt-ablesungen
Leistus ferrugineus	2	—	1	28	56	10	—	—	97
Lorocera pilicornis	3	36	26	12	18	5	—	—	229
Bembidion lampros	—	—	9	47	23	17	4	—	398
Harpalus pubescens	—	—	6	9	12	42	30	1	397
Harpalus aeneus	—	2	5	3	34	30	24	3	101
Amara plebeja	—	2	4	20	15	26	31	2	225
Amara familiaris	1	6	13	37	26	12	5	—	200
Amara infima	1	2	8	24	35	12	—	—	167
Pterostichus cupreus	1	3	8	11	12	26	29	10	382
Pterostichus coerulescens	2	12	12	13	22	16	23	—	706
Pterostichus vulgaris	—	1	14	49	35	1	—	—	278
Pterostichus diligens	—	2	15	28	21	15	19	—	260
Calathus fuscipes	1	8	11	6	34	37	3	—	261
Calathus erratus	—	—	1	12	14	60	13	—	328
Calathus ambiguus	3	5	19	19	34	19	1	—	426
Calathus melanocephalus	3	14	16	21	18	25	3	—	358
Agonum marginatum	—	1	13	32	19	14	20	1	203
Agonum dorsalis	1	5	10	16	27	26	10	7	1414
Cymindis angularis	2	21	67	9	—	—	—	—	99

©Univeritäts- und Landesbibliothek Sachsen-Anhalt, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

Tabelle 61. Vorzugshelligkeit von Carabiden des untersuchten Grünlandes (prozentuale Verteilung der Versuchstiere im Helligkeitsgradienten)

	Helligkeit in Lux						Gesamt-ablesungen
	1000	500	250	100	50	10	
Lorocera pilicornis	5	47	25	12	3	8	200
Bembidion lampros	1	2	2	5	3	87	400
Trechus quadristriatus	7	5	3	22	6	57	411
Harpalus pubescens	2	1	2	2	8	85	320
Harpalus aeneus	—	—	10	18	10	62	100
Anisodactylus binotatus	10	3	3	6	34	44	198
Amara plebeja	11	8	7	8	13	53	401
Amara aenea	—	10	45	10	16	23	400
Amara familiaris	3	9	12	14	22	40	165
Amara infima	—	1	1	1	1	94	135
Pterostichus cupreus	6	15	18	12	14	35	1989
Pterostichus coerulescens	4	15	12	10	21	38	376
Pterostichus vulgaris	3	3	3	16	11	64	222
Pterostichus diligens	2	20	21	17	40	—	261
Calathus fuscipes	6	8	5	16	11	54	220
Calathus erratus	—	—	—	—	—	100	340
Calathus ambiguus	—	—	—	6	6	82	380
Calathus melanocephalus	—	6	12	16	26	40	410
Agonum marginatum	9	1	6	10	5	71	199
Agonum dorsalis	10	49	10	9	12	15	1221
Cymindis angularis	—	—	—	—	—	100	100

Tabelle 62. Präferenzverhalten diognostisch wichtiger Carabidenarten des untersuchten Grünlandes

Art	Feuchtepräferenz	Temperatur-präferenz	Helligkeits-präferenz
Lorocera pilicornis	euryhygr	oligoeurytherm	polyeuryphot
Bembidion lampros	euryhygr	mesostenotherm	oligostenophot
Harpalus pubescens	oligoeuryhygr	polystenotherm	oligostenophot
Harpalus aeneus	oligoeuryhygr	polystenotherm	oligoeuryphot
Amara plebeja	euryhygr	polyeurytherm	oligoeuryphot
Amara familiaris	euryhygr	mesoeurytherm	euryphot
Amara infima	oligostenohygr	polyeurytherm	oligostenophot
Pterostichus cupreus	oligoeuryhygr	polystenotherm	euryphot
Pterostichus coerulescens	euryhygr	polyeurytherm	euryphot
Pterostichus vulgaris	mesoeuryhyger	mesoeurytherm	oligoeuryphot
Pterostichus diligens	polyeuryhygr	eurytherm	euryphot
Calathus fuscipes	euryhygr	polyeurytherm	oligoeuryphot
Calathus erratus	oligoeuryhygr	polystenotherm	oligostenophot
Calathus ambiguus	oligoeuryhygr	polyeurytherm	oligostenophot
Calathus melanocephalus	oligostenohygr	polyeurytherm	euryphot
Agonum marginatum	oligoeuryhygr	mesoeurytherm	oligoeuryphot
Agonum dorsalis	oligoeuryhygr	polyeurytherm	polyeuryphot
Cymindis angularis	oligostenohygr	mesostenotherm	oligostenophot

©Univeritäts- und Landesbibliothek Sachsen-Anhalt, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

Eine gewisse Regelmäßigkeit zeichnet sich bei der Gegenüberstellung von ökologisch gut abgrenzbaren Gruppen ab (Heydemann 1953, 1955; Lauterbach 1964; Thiele 1964). Insbesondere Thiele konnte ursächliche Zusammenhänge zwischen ökologischer Existenz und ökologischer Präferenz nachweisen. Auf der Basis von Untersuchungsergebnissen im nordwestdeutschen Raum (atlantisch beeinflußtes Klimagebiet) erarbeitete er für Carabiden zwei ökologische Hauptgruppen, die er als „Waldtiere" und „Feldtiere" bezeichnet. Unter Berücksichtigung der Lage ihrer Präferenzen als auch ihrer Toleranz gegenüber Abweichungen werden diese weiterhin in euryöke und stenöke Wald- bzw. Feldtiere untergliedert. (Inwieweit der Begriff „Feldtiere" geeignet ist, das gesamte Spektrum jener Arten zu erfassen, die in Biotopen mit niedrigwüchsiger Vegetation leben, soll hier nicht weiter zur Diskussion stehen. Er wird, da er sich im Sprachgebrauch der Ökologie eingebürgert hat, hier ebenfalls verwendet.) Die Waldtiere werden als Arten charakterisiert, „die nur unter dem Schirm einer baum- oder wenigstens buschförmigen Vegetation ihre ökologischen Ansprüche erfüllt finden" (Thiele 1964, p. 390). Sie gliedern sich in stenöke Waldtiere (oligophot und daher vorwiegend nachtaktiv, polyhygr und überwiegend oligotherm) und euryöke Waldtiere (oligophot, vielfach polyhygr, durchweg eurytherm). Die Feldtiere werden im weitesten Sinne als Arten verstanden, „die unter niedriger Vegetation leben, dagegen kaum unter Busch- und Baumwuchs" vorkommen, p. 391. Sie untergliedern sich in euryöke Feldtiere (eury- bis polytherm, eury- bis polyhygr, meist euryphot) und stenöke Feldtiere (eury- bis polyphot, meso- bis oligohygr, eury- bis polytherm). Bei den von Thiele (1964) untersuchten 23 Arten (davon 13 „Waldtiere" und 10 „Feldtiere") ergab sich folgende Verteilung der ökologischen Präferenz:

Tabelle 63. Ökologische Präferenzen von „Waldtieren" und „Feldtieren" (nach Thiele 1964, verändert)

	Waldtiere (13 Arten)		Feldtiere (10 Arten)	
Temperatur	oligotherm	eurytherm — polytherm	oligotherm	eurytherm — polytherm
Arten	4	9	1	9
%	30 %	70 %	10 %	90 %
Feuchte	polyhygr	euryhygr — oligohygr	polyhygr	euryhygr — oligohygr
Arten	9	4	3	7
%	70 %	30 %	30 %	70 %
Helligkeit	oligophot	euryphot — polyphot	oligophot	euryphot — polyphot
Arten	12	1	4	6
%	80 %	20 %	40 %	60 %

©Univeritäts- und Landesbibliothek Sachsen-Anhalt, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

Der Vergleich der verschiedenen Verhaltensnormen bei Wald- und Feldtieren läßt deutliche Unterschiede erkennen. Insbesondere die Feuchtigkeit bestimmt bei der Mehrzahl der Arten die Biotopwahl. Dabei muß allerdings beachtet werden, daß die von Thiele ausgewählten Feldtiere fast ausnahmslos ihren Verbreitungsschwerpunkt in mesophilen bis trockenen Lebensorten haben. „Die Temperaturpräferenz ist bei den Waldtieren für eine geringere Artenzahl von Bedeutung als bei den Feldtieren. Umgekehrt ist die Helligkeitspräferenz bei einem größeren Anteil von Wald- als Feldtieren für die Biotopwahl wichtig", p. 439. Biotopwahl und Präferenz stehen also in engem Zusammenhang. Dabei weisen insgesamt die beiden ökologischen Hauptgruppen „Wald- und Feldtiere" trotz der Verschiedenartigkeit der von ihnen bewohnten Biotope in ihrer Reaktionsweise kein einheitliches Verhalten auf. Es bestehen sowohl innerhalb der beiden Gruppen beachtliche Differenzen im Präferenzverhalten der einzelnen Arten als auch zwischen den beiden Gruppen zwar signifikante, aber nicht einheitliche Reaktionsnormen. Signifikante und biotopmäßige Reaktionsnormen treten also weniger bei der einzelnen Art als vielmehr erst bei der für einen bestimmten Biotop typischen Artengruppe zutage.

Unter diesem Gesichtspunkt sind auch die diagnostisch wichtigen Artengruppen des untersuchten Grünlandes und deren Reaktionsnormen zu betrachten. Werden die auf ihre ökologische Präferenz hin experimentell geprüften Arten in Abhängigkeit von ihrem Verbreitungsmuster im Grünland analysiert, so ergeben sich drei annähernd einheitlich zu charakterisierende Artengruppen (Tab. 64).

Zur ersten Gruppe gehören Arten, deren Verbreitungsschwerpunkt in Trocken- und Halbtrockenrasen und in Sandpionierrasen liegt. In ihrer ökologischen Präferenz erweisen sie sich vorwiegend als oligohygr, polytherm und oligophot.

Die Arten der zweiten Gruppe haben ihren Verbreitungsschwerpunkt in mesophilen Grünlandgesellschaften. Diese Gruppe zeichnet sich dadurch aus, daß sie in ihrer ökologischen Präferenz im Gegensatz zur ersten Gruppe keine einheitlichen Reaktionsnormen aufweist. Die ausgewählten Arten sind teils oligohygr, teils meso- oder euryhygr, vorwiegend polytherm und oligo- bis euryphot.

Die dritte Gruppe umfaßt Arten mit einem Verbreitungsschwerpunkt in feuchten und nassen Grünlandlebensorten. In ökologischen Präferenz erweisen sich die untersuchten Arten als poly- bis euryhygr, oligo- bis polytherm und oligo- bis euryphot.

Die Arten der ersten Gruppe (Abb. 26 a–g) zeigen in ihrer ökologischen Präferenz die einheitlichsten Reaktionsnormen. Sie reagieren oligosteno- bis oligoeuryhygr, meist polysteno- bis polyeurytherm und mit wenigen Ausnahmen oligostenophot. Viele Arten sind ausgesprochen stenök (Abb. 26 a, b, c). Die überwiegende Mehrheit der ausgewählten Arten weist in den drei untersuchten Umweltfaktoren Feuchte, Temperatur und Helligkeit ein biotopmäßiges Verhalten auf, so daß eine weitgehende Übereinstimmung zwischen ökologischer Existenz und ökologischer Präferenz besteht. Dabei wirken diese Faktoren gleichermaßen biotopbindend. Auch scheinbare Abweichungen, wie sie z. B. bei *Cymindis angularis* (Abb. 26 b) durch sein mesostenothermes Verhalten gegeben sind, können zumindest für die untersuchte Imaginalphase erklärt werden. Diese Art tritt erst im September/Oktober auf und findet so am Lebensort die ihr entsprechenden Umweltbedingungen. Aus dem Rahmen dieser Gruppe fällt *Amara familiaris*, dessen ökologische Präferenz durch eine auffällige Euryökie charakterisiert ist (Abb. 26 g). Sie entspricht weitgehend seiner ökologischen Existenz, denn *Amara familiaris* ist ein Element der Halbtrockenrasen und der wärmebegünstigten Frischwiesen. Im Gegensatz zu allen anderen Vertretern dieser Gruppe weist er auch ein euryphotes Verhalten auf und leitet damit zur zweiten Gruppe über.

©Univeritäts- und Landesbibliothek Sachsen-Anhalt, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

Tabelle 64. Verteilung der ökologischen Präferenz in den drei durch unterschiedliche ökologische Existenz charakterisierten Artengruppen

	oligo-hygr	meso-hygr	eury-hygr	poly-hygr	oligo-therm	meso-therm	eury-therm	poly-therm	oligo-phot	meso-phot	eury-phot	poly-phot
Amara infima	■						■	■	■			
Cymindis angularis	■					■			■			
Calathus erratus	■						■	■	■			
Calathus ambiguus	■						■	■	■			
Agonum dorsalis	■						■	■				■
Harpalus aeneus	■						■	■	■			
Amara familiaris			■			■					■	
Bembidion lampros			■			■			■			
Harpalus pubescens	■							■	■			
Calathus melanocephalus	■							■			■	
Pterostichus coerulescens			■					■			■	
Pterostichus cupreus	■							■			■	
Pterostichus vulgaris		■				■			■			
Calathus fuscipes			■					■	■			
Amara plebeja			■					■	■			
Lorocera pilicornis			■		■							■
Pterostichus nigrita			■				■				■	
Agonum marginatum	■					■			■			
Pterostichus diligens				■			■				■	
Pterostichus niger				■				■	■			

©Univeritäts- und Landesbibliothek Sachsen-Anhalt, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

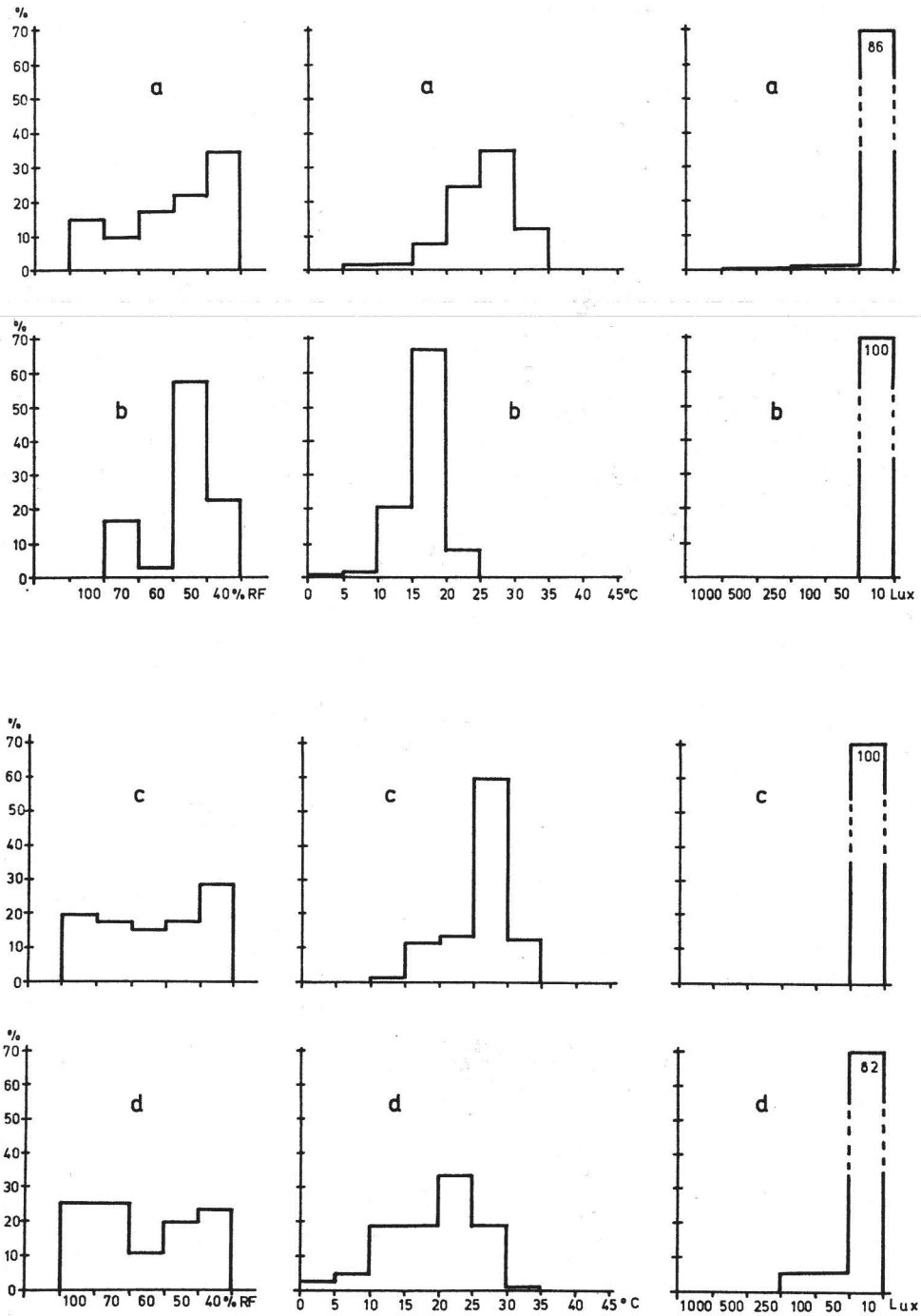

Abb. 26. Ökologische Präferenz – Vorzugsfeuchte, -temperatur, -helligkeit – von folgenden Arten: a. *Amara infima*, b. *Cymindis angularis*, c. *Calathus erratus*, d. *Calathus ambiguus*

©Univeritäts- und Landesbibliothek Sachsen-Anhalt, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

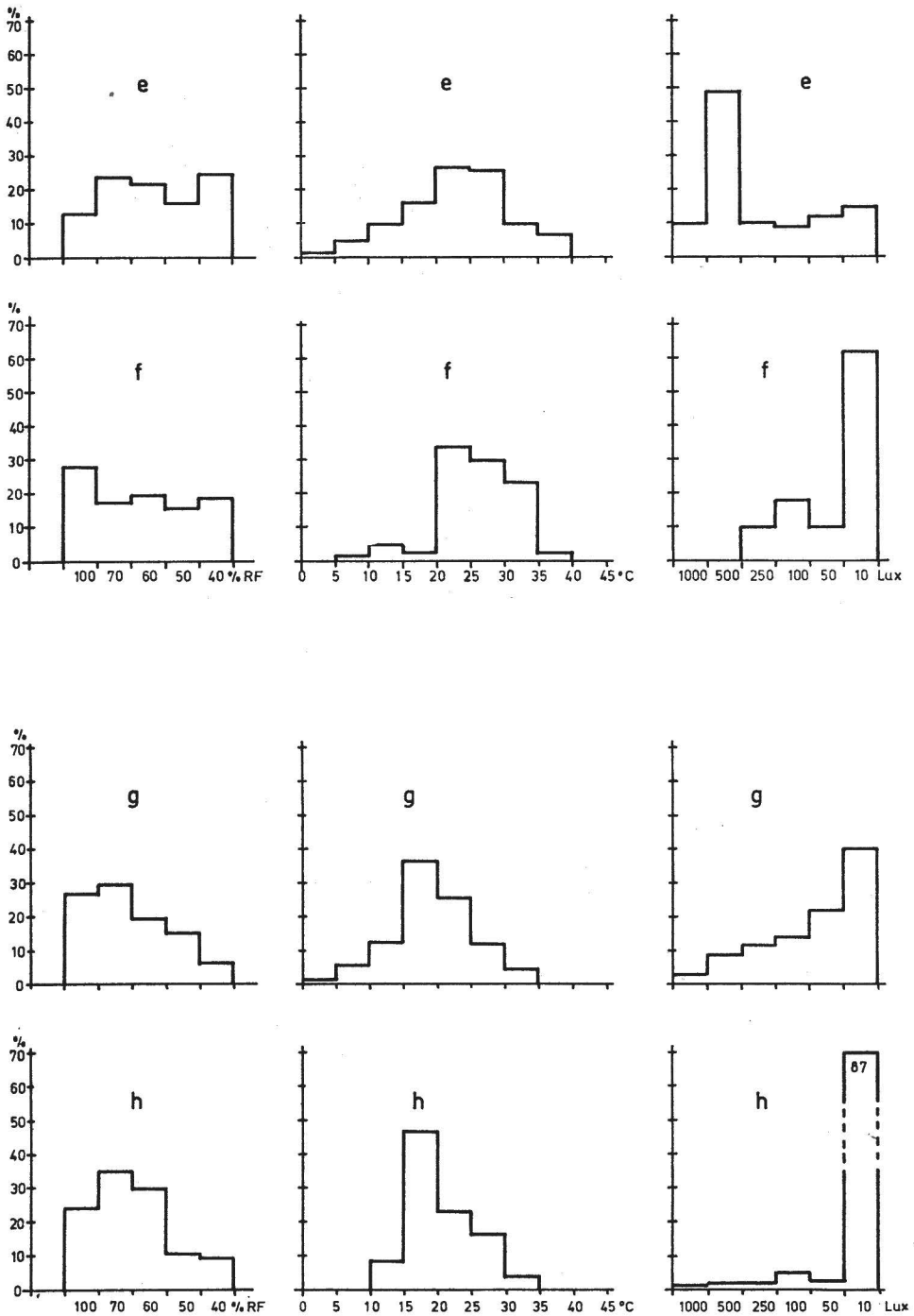

Abb. 26 e–h. e. *Agonum dorsalis*, f. *Harpalus aeneus*, g. *Amara familiaris*, h. *Bembidion lampros*

©Univeritäts- und Landesbibliothek Sachsen-Anhalt, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

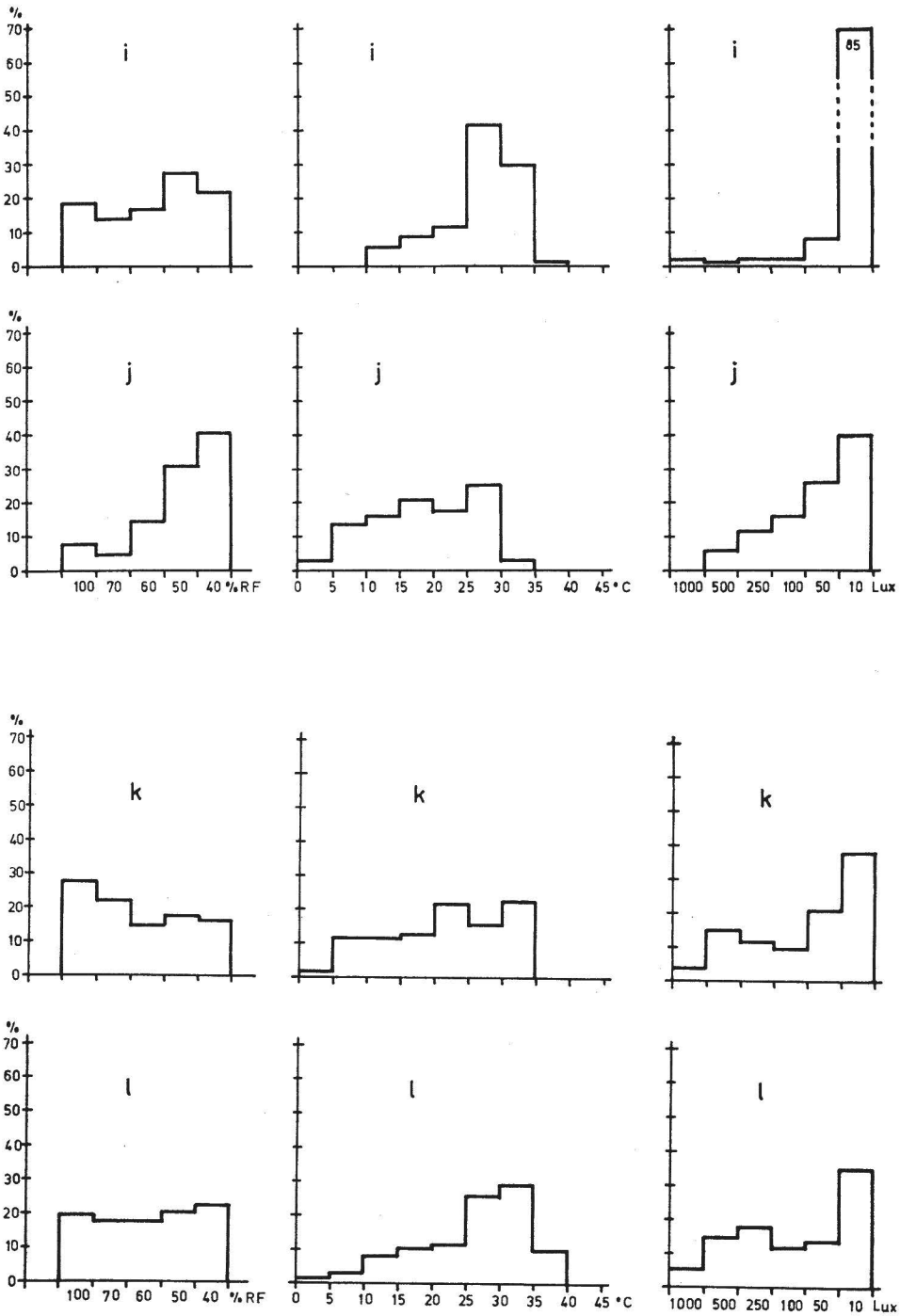

Abb. 26 i–l. i. *Harpalus pubescens*, j. *Calathus melanocephalus*, k. *Pterostichus coerulescens*, l. *Pterostichus cupreus*

©Univeritäts- und Landesbibliothek Sachsen-Anhalt, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

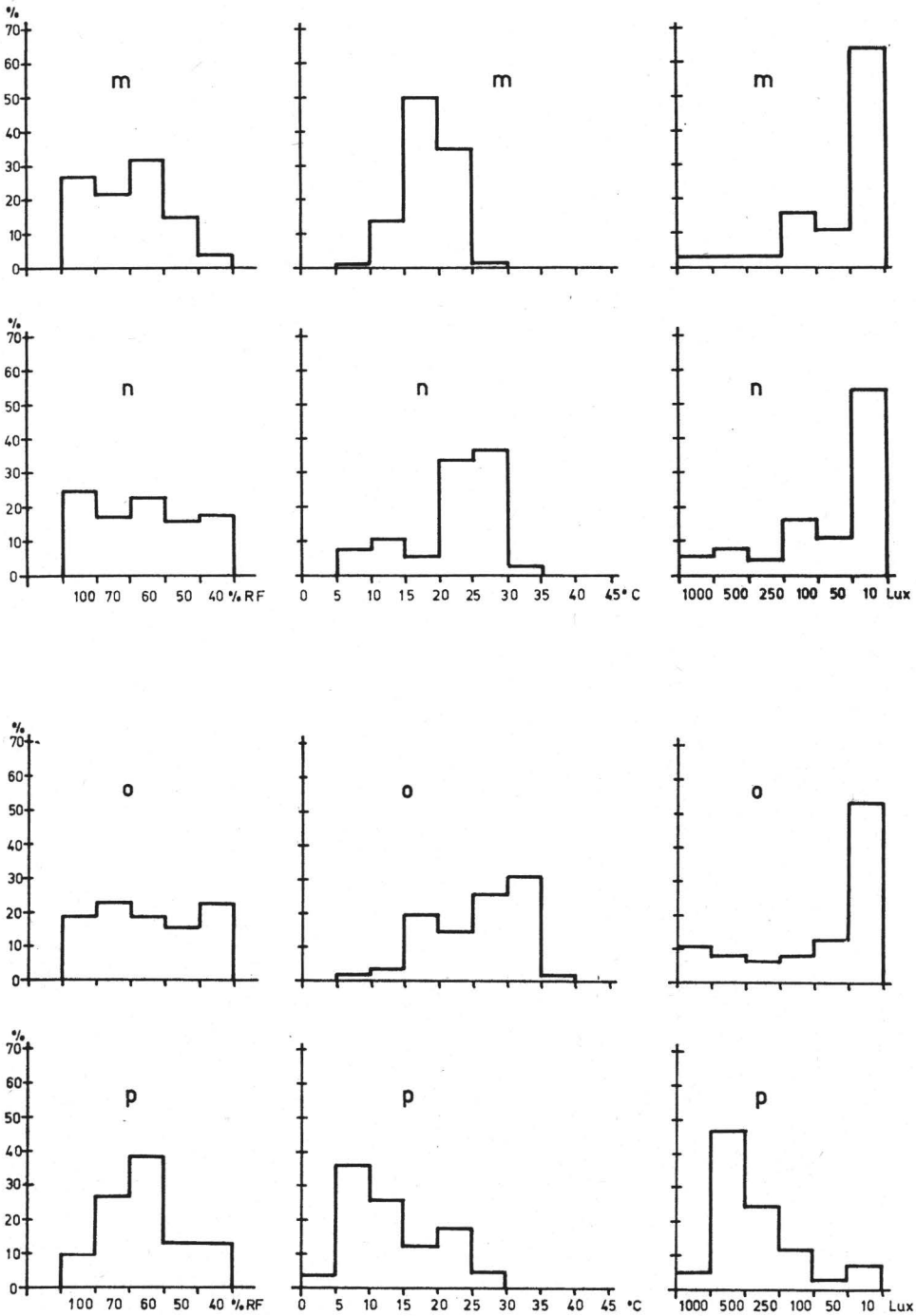

Abb. 26 m–p. m. *Pterostichus vulgaris*, n. *Calathus fuscipes*, o. *Amara plebeja*, p. *Lorocera pilicornis*

©Univeritäts- und Landesbibliothek Sachsen-Anhalt, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

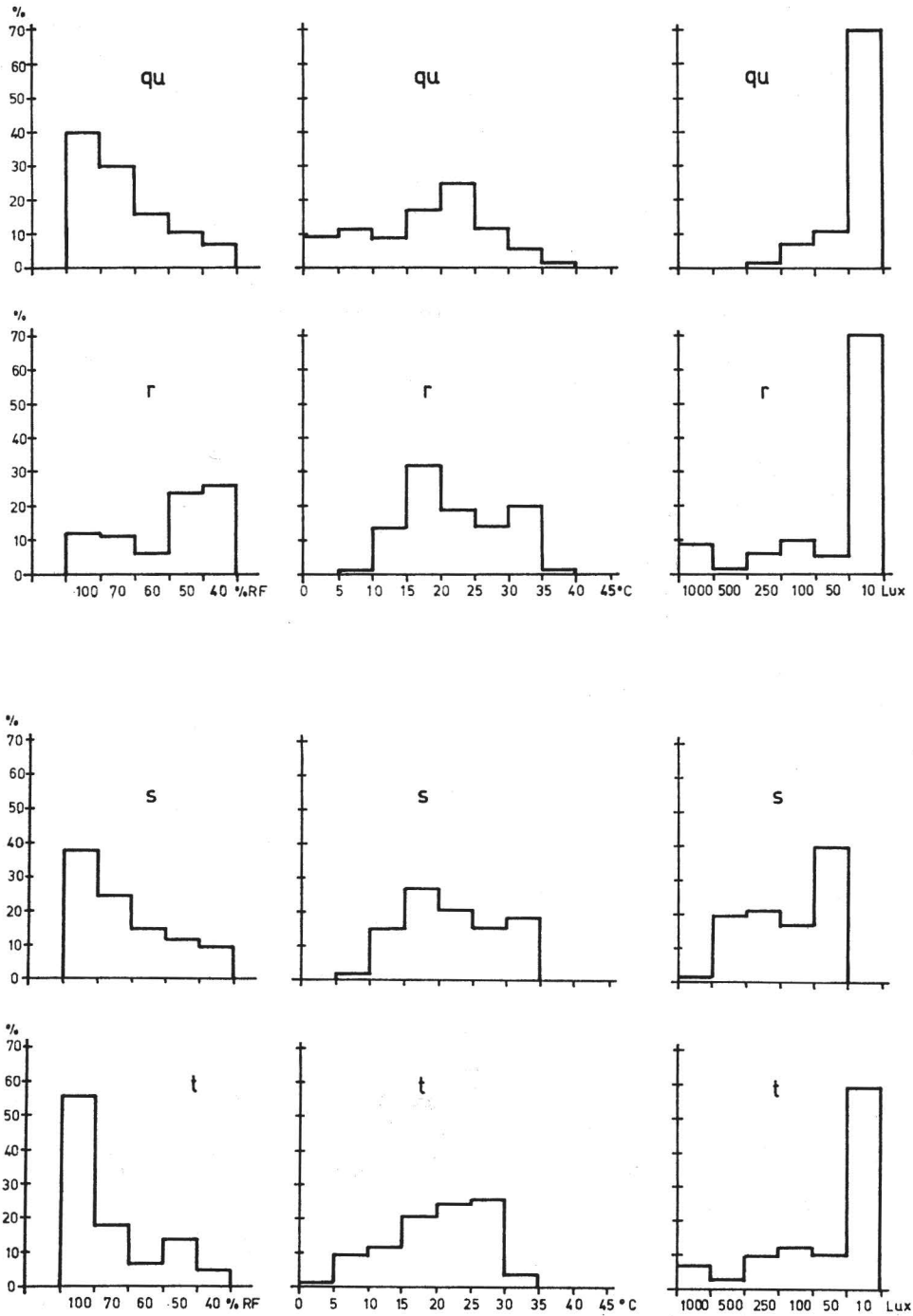

Abb. 16 qu–t. qu. *Pterostichus nigrita*, r. *Agonum marginatum*, s. *Pterostichus diligens*, t. *Pterostichus niger*

©Univeritäts- und Landesbibliothek Sachsen-Anhalt, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

Verallgemeinerte Gesamtcharakteristik der ersten Artengruppe: Sie reagieren in ihrem Präferenzverhalten gegenüber Feuchte oligohygr, Temperatur polytherm und Helligkeit oligophot (daher nachtaktiv) und damit biotopmäßig.

Die ausgewählten Vertreter der zweiten Gruppe (Abb. 26 h–n) zeichnen sich bei unterschiedlichstem Vorzugsverhalten durch ausgeprägte euryöke Präferenzen aus. Insbesondere gegenüber dem Faktor Feuchte besteht ein breiter Toleranzbereich. Im Experiment suchen diese Arten fast alle Feuchtebereiche auf. Die bevorzugten Stufen reichen von oligostenohygr bis euryhygr, Polyhygrie fehlt dagegen völlig. Fast ausnahmslos reagiert die Gruppe auf den Temperaturfaktor biotopmäßig. Bis auf *Bembidion lampros* (mesostenotherm, Abb. 26 h) und *Pterostichus vulgaris* (mesoeurytherm, Abb. 26 m) sind alle untersuchten Arten polytherm, *Harpalus pubescens* und *Pterostichus cupreus* sogar polystenotherm (Abb. 26 i, l). Gegenüber dem Licht reagieren sie vorwiegend euryphot, teils oligophot. Die Anzahl der euryphoten Arten liegt bei dieser Gruppe am höchsten.

Verallgemeinerte Gesamtcharakteristik der zweiten Artengruppe: Sie reagiert in ihrem Präferenzverhalten gegenüber Temperatur ausschließlich polytherm und gegenüber Feuchte oligo- bis euryhygr und damit weitgehend biotopmäßig, gegenüber Helligkeit oligo- bis euryphot und somit indifferent.

Die dritte Gruppe (Abb. 26 o–t) wird weitgehend durch eine einheitliche Verhaltensweise gegenüber dem Feuchtefaktor charakterisiert. Bis auf *Agonum marginatum* sind alle untersuchten Vertreter entweder euryhygr oder polyhygr. Die Reaktionsnormen im Temperaturgradienten sind dagegen vielgestaltig und reichen von oligoeurythermen (*Lorocera pilicornis*, Abb. 26 p) bis zu polyeurythermen Verhalten (*Pterostichus niger*, Abb. 26 t). Keine der untersuchten Arten reagiert in ihrer ökologischen Präferenz stenotherm. Der Temperaturfaktor ist bei den Arten dieses Verbreitungsschwerpunktes nicht oder nur in untergeordneter Weise biotopbestimmend. Eine große Variabilität in der ökologischen Präferenz besteht auch gegenüber dem Faktor Licht. Nebeneinander treten oligophote, euryphote und polyphote Arten auf, ohne daß eine Bevorzugung einer Helligkeitsstufe zu erkennen ist.

Verallgemeinerte Gesamtcharakteristik der dritten Artengruppe: Sie reagiert in ihrem Präferenzverhalten nur gegenüber Feuchte biotopmäßig (poly- bis euryhygr), gegenüber Temperatur oligo- bis polytherm und gegenüber Helligkeit oligo- bis euryphot und somit indifferent.

Diese drei ausgesonderten Artengruppen repräsentieren die Präferenznormen der wichtigsten im Grünland lebenden Carabiden. Ihre ökophysiologischen Verhaltensweisen dokumentieren gleichzeitig die Herkunft der einzelnen Arten bzw. Artengruppen. Das Grünland nimmt zwischen den beiden Biocoenosen „Wald" und „Acker" oder „Kultursteppe" eine gewisse Mittelstellung ein. Es entbehrt einerseits, vorwiegend durch menschlichen Einfluß bedingt, der Baum- und Strauchschicht und unterliegt andererseits nur einer relativ geringen Beeinflussung des Menschen durch agrotechnische Maßnahmen. Seine Entstehungsgeschichte schlägt sich heute in dem Vorhandensein der ursprünglichen, die veränderten Umweltbedingungen ertragenden Elemente nieder. Das Grünland kann als eine künstlich vom Menschen geschaffene und erhaltene Sonderform der Steppe, als Grassteppe, angesehen werden, auf deren Standort natürlicherweise Wald wachsen würde. Es erstreckt sich über das gesamte Feuchtespektrum und findet im Trockenen Anschluß an die baumlosen Steppenweiden und Heiden und im Nassen an die Lebensgemeinschaft der Moore. Auf diese Weise korrespondiert es mit Tiergesellschaften der verschiedenartigsten Verbreitungsschwerpunkte.

©Univeritäts- und Landesbibliothek Sachsen-Anhalt, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

Im wesentlichen beteiligen sich am Bestandsaufbau der Taxocoenose „Grünland" Waldelemente, Steppenelemente, Elemente der Ackerbiocoenose (Kultursteppe) und Elemente der Verlandungsformationen.

Als Waldelement treten fast ausschließlich euryöke Arten auf, die vor allem in den Lebensorten des Bestandes der Rieder und der Feuchtwiesen ähnliche Umweltbedingungen finden. Besonders die gegebenen Feuchteverhältnisse in Verbindung mit einem hohen Bedeckungsgrad infolge einer dichten und hochgewachsenen Vegetationsschicht schaffen diesen Arten zusagende Lebensbedingungen. Als Vertreter dieser Waldelemente sind *Carabus granulatus, Epaphius secalis, Leistus rufescens, Trechus quadristriatus, Pterostichus niger, Pterostichus nigrita* und *Abax ater* zu nennen. Im Bergland beteiligen sich am Bestandsaufbau sogar stenöke Waldelemente wie *Molops elatus, Molops piceus* und *Carabus glabratus,* die regelmäßig in den Fett- und Magerwiesen des Berglandes zu finden sind, allerdings nicht zum Bestandstyp zählen.

In engem Kontakt mit den Carabiden der bodensauren, auf nassen Standorten stockenden Wälder stehen die Arten der nicht dem Grünland zugeordneten Verlandungsformationen. Sie haben hier ihren Verbreitungsschwerpunkt und besiedeln in hoher Konstanz die nassen Lebensorte. Sie gehören zum Bestand der Rieder und streuen in geringem Maße auch in den Feuchtwiesenbestand ein. Ihre ökologischen Präferenzen, insbesondere die Ansprüche an hohe Feuchte, werden bei einem mehr oder minder indifferenten Verhalten gegenüber den Temperatur- und Helligkeitsbedingungen in diesen Lebensorten weitgehend erfüllt. Als Vertreter dieser Elemente sind zu nennen: *Agonum marginatum, Agonum thoreyi, Agonum viduum, Agonum fuliginosum, Carabus clathratus, Chlaenius nigricornis, Pterostichus diligens, Pterostichus minor, Pterostichus vernalis.*

Eine besondere Stellung nehmen die Trockenrasen- und Sandpionierrasenbestände ein. Die Arten dieser Lebensorte rekrutieren sich aus stenöken Steppenelementen, deren Präferenzen (oligohyr, polytherm, oligophot) weitestgehend den am Biotop vorherrschenden Bedingungen entsprechen. Ihre Verbreitung beschränkt sich vorwiegend auf diese oder andere Biotope mit entsprechenden Umweltbedingungen. Diese Arten, wie z. B. *Cymindis angularis, Harpalus anxius, Harpalus distinguendus, Harpalus flavescens, Harpalus picipennis, Harpalus vernalis, Masoreus wetterhali, Amara fulva, Amari infima* gehören in ihren ökologischen Ansprüchen nicht zu den von Thiele (1964) definierten „stenöken Feldtieren". In ihrem Präferenzverhalten tritt eine wesentlich geringere Toleranz auf.

Eine große Anzahl von euryöken Trockenrasen-, Halbtrockenrasen- und Frischwiesenbewohnern muß ebenfalls als ursprüngliches Steppenelement aufgefaßt werden. Ihre mehr oder minder entwickelte Eigenschaft, breite Toleranzbereiche zu ertragen, erlaubt es ihnen, in den vorwiegend mesophilen, niedrigwüchsigen, thermisch begünstigten Lebensorten der Kultursteppe zu existieren oder sogar optimale Lebensbedingungen zu finden. Auf sie trifft im eigentlichen Sinne der von Thiele geprägte Begriff der „Feldtiere" zu, wobei auch die Aufgliederung in „euryöke und stenöke Feldtiere" ihre Berechtigung besitzt. Die Vertreter dieser Gruppe wären in Übereinstimmung mit der Charakterisierung von Thiele als mehr oder weniger stark polytherm- oligo- bis euryhygr und oligo- bis euryphot zu bezeichnen. Die stenöken Feldtiere (wie z. B. *Brachynus explodens, Calathus ambiguus, Carabus auratus, Harpalus aeneus, Harpalus pubescens, Panagaeus bipustulatus, Zabrus tenebrioides, Amara aenea, Amara apricaria, Amara aulica, Amara bifrons, Amara consularis)* besiedeln ausschließlich die baumlosen Biotope, die euryöken Feldtiere dagegen, (wie z. B. *Badister bipustulatus, Carabus cancellatus, Calathus melanocephalus, Calathus fuscipes, Harpalus latus, Harpalus*

©Univeritäts- und Landesbibliothek Sachsen-Anhalt, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

rupripes, Amara lunicollis, Amara plebeja, Amara similata, Stomis pumicatus, Synuchus nivalis, Pterostichus vulgaris) streuen auch bis in mesophile Wälder und Hecken ein.

Die Beziehungen zwischen den Carabidenbeständen der Ackerbiotope und des mesophilen Grünlandes sind sehr eng, bestehende Differenzen nur in geringem Maße qualitativer Natur. Die gleiche historische Entwicklung, die ähnliche Biotopstruktur und eine überaus starke räumliche Verflechtung bedingen eine weitgehende Übereinstimmung der Artenspektren. Dabei treten mehr oder minder große quantitative Unterschiede in der Verbreitung der Arten auf, die z. T. in beträchtlichen Dominanzverschiebungen ihren Niederschlag finden.

Dr. Franz Tietze
Fachbereich Zoologie
DDR–402 H a l l e (Saale)
Domplatz 4

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Hercynia

Jahr/Year: 1973

Band/Volume: 10

Autor(en)/Author(s): Tietze Franz

Artikel/Article: Zur Ökologie, Soziologie und Phänologie der Laufkäfer (Coleoptera- Carabidae) des Grünlandes im Süden der DDR IV. Teil 337-365