

Dispersion und Artenaustausch – Variationen zum Thema: Biotopbewertung

Werner Topp

1. Einleitung

Organismen zeigen spezifische Toleranzbereiche, die es ihnen ermöglichen, einen bestimmten Komplex von Umweltbedingungen zu ertragen. Diese physiologischen Toleranzbereiche müssen nicht in allen Entwicklungsstadien eines Organismus gleich sein und können auch innerhalb desselben ontogenetischen Entwicklungsabschnitts variieren. Auch die genetisch determinierten Reaktionen von Einzelindividuen aus derselben Population können durchaus voneinander abweichen und bilden eine der Voraussetzungen zur Optimierung adaptiver Entwicklungsprozesse, sei es, um in Zukunft an die gegebenen Umweltbedingungen noch besser angepaßt zu sein oder um in einer veränderlichen Umwelt diesen Veränderungen in adaptiver Weise zu folgen.

Umweltfaktoren wirken nicht einzeln auf die Individuen von Populationen ein, sondern in Wechselwirkung und Kombination mit anderen Parametern. Dies führt dazu, daß ein ökologischer Präsenzbereich nicht mit dem physiologischen Toleranzbereich übereinstimmen muß und die Biotopbindung von Populationen nur regionalen Charakter haben kann.

Lassen sich für Populationen spezifische Reaktionsnormen gegenüber Umweltparameter finden, so besitzen diese einen Zeigerwert (= Zeigerarten) und können als Leitformen für Lebensräume angesehen werden.

Eine der wenigen Insektengruppen, die wiederholt für die Bewertung terrestrischer Lebensräume herangezogen wird, ist die der Laufkäfer (z.B. MARTIS 1980). Carabiden haben zahlreiche Vorteile gegenüber anderen Tiergruppen: Sie sind qualitativ und quantitativ leicht erfassbar, taxonomisch gut bearbeitet und über die sehr verschiedenen Biotopansprüche der jeweiligen Arten innerhalb dieser Käferfamilie gibt es grundlegende Informationen (z.B. LINDROTH 1945, THIELE 1977).

Dies sind Voraussetzungen, die eine Biotopbewertung nicht nur nach Artenzahl, Anzahl seltener und gefährdeter Arten oder Besiedlungsdichte geeignet erscheinen lassen (u.a. BAEHR 1987, GERBER u. PLACHTER 1987), sondern darüber hinaus auch die Anwendung statistischer Verfahren zur Arten-Diversität ermöglichen.

Zur Beurteilung der biozönotischen Ökosystemstruktur werden häufig einfache Indizes berechnet, die Artenzahl und relative Abundanz der Arten berücksichtigen. Von den verschiedenen Diversitäts-Indizes ist der aus der Informationstheorie abgeleitete Shannon-Wiener-Index sehr gebräuchlich. Hier scheint ein Index vorzuliegen, der zu einer viel klareren Kenntnis der biozönotischen Struktur führt als eine Artenliste, und der für eine sensitive Indikation von Umwelteinflüssen in Ökosystemstrukturen geeignet ist (STÖCKER 1980).

Darüber hinaus läßt sich die Arten-Individuen-Relation in Ökosystemen mit Hilfe deterministischer Modelle beschreiben (z.B. lognormale Verteilung, "broken-stick" Verteilung und geometrische Reihe nach der Nischen-Entleerungs-Hypothese).

Auf der Ökologentagung in Bremen (MOSSAKOWSKI u. PAJE 1985) wurde schließlich ein weiteres numerisches Bewertungsverfahren vorgestellt, welches zur Charakterisierung von Lebensräumen geeignet zu sein scheint. Hierbei wurden Vorkommen, Individuendichte und Biotopansprüche der Arten einer Lebensgemeinschaft erfaßt und miteinander verrechnet.

Mit der Einführung der Fallen-Fangmethode scheinen für epigäische Arthropoden die Voraussetzungen geschaffen zu sein, um Artenspektren und Individuendichten von Lebensräumen repräsentativ zu erfassen und hiermit subjektive Sammelfehler auszuschließen. Kritische Bewertungen zur Methodik des Boden-Fallenfanges und Vergleiche mit anderen Sammelmethode hin und zeigen, daß sowohl die qualitativen als auch die quantitativen Ergebnisse fehlerhaft sein können (u.a. DUNGER 1967, ADIS u. KRAMER 1975).

Bei den vorliegenden Ausführungen möchte ich nicht auf die zahlreichen Fehlerquellen eingehen, die mit einer solchen Erfassung verbunden sind, sondern für Untersuchungen zum Verteilungsmuster und der Dispersion von Arten sogar implizieren, daß diese Methode für die hier berücksichtigten Fragestellungen und die beispielhaft angeführten Tierarten optimale Ergebnisse liefern kann. Die Frage, der ich hier nachgehen möchte, lautet:

Unterliegt die Artenmannigfaltigkeit in Lebensräumen irgendwelchen Gesetzmäßigkeiten? Ist sie vorhersagbar und gibt es Erwartungswerte, die durch das Zusammenwirken aller Umweltparameter bestimmt werden? Oder werden Artenzahl und Individuendichte in Lebensräumen durch Zufallsereignisse derart deutlich beeinflusst, daß jede numerische Analyse und Bewertung zweifelhaft sein muß?*

2. Verteilungsmuster von Arten

Um das Verteilungsmuster epigäischer Arthropoden zu erfassen, wurden als Untersuchungsflächen zunächst aneinandergrenzende Felder berücksichtigt, die durch einen offenen, 0,5 m breiten Randstreifen voneinander getrennt waren. Abb. 1 zeigt das Vorkommen des Staphyliniden *Tachyporus hypnorum* (L.). Diese Art erscheint zunächst im Winter-Raps und kommt dann, etwa einen Monat nach dem ersten Auftreten in beiden Kulturflächen, in nahezu gleicher und statistisch nicht signifikant voneinander verschiedener Individuenzahl vor (χ^2 -Test). Ab Juli sind in beiden Flächen nur noch wenige Imagines nachweisbar.

Ein anderes Verteilungsmuster zeigt der Staphylinide *Philonthus fuscipennis* (MANNH.) (Abb. 2). Zunächst können die Imagines im Winter-Raps festgestellt werden. Die Aktivitätsdichte bleibt über 5 Wochen erhalten und nimmt in dieser Kultur in der 2. Junihälfte ab. Auch im benachbarten Hafer war eine erhöhte Aktivitätsdichte über einen Zeitraum von 5 Wochen nachweisbar, jedoch mit dem Unterschied, daß diese gegenüber der Aktivität im Raps um 3 Wochen verspätet war. Anfang Juni, als *P. fuscipennis* gehäuft im Hafer nachgewiesen wurde, hatte dieser bereits eine Höhe von 70 cm erreicht, während der Raps durch Blattfall lichter wurde.

Übereinstimmende Verteilungsmuster zeigten auch Carabiden (PAUER 1975, TISCHLER 1980). Während für *Platynus (Agonum) dorsalis* (PONTOP.) und *Harpalus rufipes* (De GEER) (u. a.) ein nahezu gleichmäßiger Aktivitätsanstieg zu verzeichnen war, entsprechend dem Verteilungsmuster bei *T. hypnorum*, trat eine Verschiebung des Aktivitätsbeginns zwischen Getreidefeldern und benachbarten Rapskulturen bei *Bembidion lampros* (HERBST) und *Harpalus aeneus* (F.) (u. a.) auf.

Solche Unterschiede in der Phänologie lassen sich möglicherweise durch die mikroklimatischen Bedingungen in den jeweiligen Kulturflächen erklären. Unterschiedliche Temperaturen und Feuchtigkeitsverhältnisse führen zu einer Beschleunigung bzw. Verzögerung in der Entwicklung und bewirken schließlich ein dischronisiertes Erscheinungsbild bei solchen Arten, die gegenüber den vorherrschenden abiotischen Parametern verschiedene Reaktionen zeigen. Besonders PAUER (op. cit.) hebt diesen Aspekt einer mikroklimatisch bedingten Entwicklung hervor und betont zusätzlich, daß eine breite, nicht bewachsene Feldgrenze wegen ihres speziellen Mikroklimas epigäische Arten mit entsprechend geringer Toleranzbreite am Überschreiten hindert. Als ähnliche Ausbreitungsgrenzen werden Schneisen in Wäldern oder Straßen bewertet.

Folgt man dieser Interpretation, so bestehen in benachbarten Lebensräumen mit deutlich voneinander verschiedenen klimatischen Bedingungen zwei verschiedene Populationen, zwischen denen kein oder nur ein geringer genetischer Austausch vorliegen kann. Das Vorkommen von Arten in den Lebensräumen muß unter den gemachten Annahmen (s. o.) als repräsentativ bewertet werden.

Die Erklärung vom stationären Auftreten und getrennt sich entwickelnden Populationen in benachbarten Lebensräumen müßte zweifelhaft sein, wenn nicht flugfähige Arten mit relativ geringer Dispersionskraft und flugfähige Arten mit großer Dispersionsfähigkeit ein gleiches, zeitlich versetztes Erscheinungsbild erkennen ließen. Zumal wenn es sich, wie bei *P. fuscipennis*, um Arten handelt, die nur zu einem geringen Anteil in Feldern überwintern, sondern im Spätsommer die Felder verlassen, ausgedehnte Prä-Diapausesflüge unternehmen und im Frühjahr die Felder erneut besiedeln (TOPP 1979). Weiteren Zweifel an der Richtigkeit der Hypothese zur Ausbildung weitgehend isolierter Populationen in benachbarten Lebensräumen gaben die Befunde für den Laufkäfer *Nebria brevicollis* (F.) (Abb. 3).

Dieser hygrophile Waldcarabide konnte in den Feldkulturen während der Sommermonate fast ausschließlich in der nördlich einer Wallhecke gelegenen Schattenzone nachgewiesen werden. Da es sich zu einem großen Teil um frisch gehäutete Imagines handelte, bedeutet dies, daß unter den hier vorherrschenden mikroklimatischen Bedingungen eine erfolgreiche Präimaginalentwicklung stattfand oder daß die Imagines diesen schattigen Bereich aufsuchten, um hier die folgende Aestivationsphase zu überdauern. Nach ihrer Imaginal-Diapauser waren die herbstaktiven Tiere gleichmäßig in den benachbarten Feldkulturen (= Mais- und Winterroggenfeld) festzustellen, obwohl diese durch die Wallhecke getrennt waren.

Dieser hygrophile Waldcarabide konnte in den Feldkulturen während der Sommermonate fast ausschließlich in der nördlich einer Wallhecke gelegenen Schattenzone nachgewiesen werden. Da es sich zu einem großen Teil um frisch gehäutete Imagines handelte, bedeutet dies, daß unter den hier vorherrschenden mikroklimatischen Bedingungen eine erfolgreiche Präimaginalentwicklung stattfand oder daß die Imagines diesen schattigen Bereich aufsuchten, um hier die folgende Aestivationsphase zu überdauern. Nach ihrer Imaginal-Diapauser waren die herbstaktiven Tiere gleichmäßig in den benachbarten Feldkulturen (= Mais- und Winterroggenfeld) festzustellen, obwohl diese durch die Wallhecke getrennt waren.

3. Dispersion epigäischer Arten

Diese beispielhaft dargestellten Beobachtungen ermöglichen folgende Hypothesen: "Individuen derselben Arten in benachbarten, auch topogra-

Danksagung: Für die Überlassung der Daten zur Dispersion von *Pt. melanarius* danke ich Frau Wiebke TRITTELWITZ.

phisch voneinander isoliert erscheinenden Lebensräumen gehören einer gemeinsamen Population an" und "Arten- und Individuenzahl eines Lebensraumes werden - auch über einen Randeffekt hinaus (Ausbildung von Ökotonen) - durch die Biozönose benachbarter Habitats beeinflusst".

Diese Hypothesen sollten durch Wiederfangversuche markierter Tiere falsifiziert werden. Hierzu wurden Individuen ausgewählter Arten im Mittelpunkt eines Kreises freigelassen, der 3 m von einer Feldgrenze entfernt gewählt wurde. Um diesen Mittelpunkt befanden sich im Radius von 10 m 40 Bodenfallen, die dem Wiederfang dienen. Die wiedergefangenen Individuen in jeder Falle wurden ausgezählt. So war es möglich, neben Populationsdichte und durchschnittliche Laufgeschwindigkeit, auch die bevorzugte Laufrichtung der epigäischen Arten festzustellen. Außerdem ließ sich die Wirkung einer Barriere überprüfen.

Als Beispiel für eine Dispersion oberflächenaktiver Arten wurde zunächst *Pterostichus melanarius* (Ill.) ausgewählt, ein Laufkäfer mit einem Verteilungsmuster, welches dem von *P. fuscipennis* (Abb. 2) entsprach (PAUER 1975). *P. melanarius* ist eurytop, im nördlichen Mitteleuropa in Buchenwäldern sehr häufig (JØRUM 1976), aber auch regelmäßig in großer Individuenzahl in Feldkulturen anzutreffen (z. B. BASEDOW et al. 1976, KNAUER u. STACHOW 1987).

In Abb. 4 gibt die Länge der zu den Fallen gerichteten Balken die Anzahl der jeweils wiedergefundenen Individuen an. Insgesamt wurden 778 Individuen wiedergefangen, wenn diese im Winterroggen freigelassen wurden und 933 Individuen bei Freilassen im Maisfeld. Die durchschnittliche Aktivitätsdichte betrug 21 Ind./Falle im Winterroggen und 17 Ind./Falle im Mais für die im Winterroggen freigelassenen Käfer. Entsprechende Ergebnisse zeigten die im Maisfeld freigelassenen Carabiden. Die durchschnittliche Wiederfangzahl war dann im Mais 24 Ind./Falle und im Winterroggen 22 Ind./Falle.

Durch Quotientenberechnung läßt sich das Ausmaß der Dispersion im ursprünglichen und im benachbarten Lebensraum feststellen. Ist die durchschnittliche Individuenzahl im benachbarten Feld = a, die Individuenzahl im Ursprungsareal b, so ergibt sich für $a/b = 1$ eine Dispersion, die durch die Biotopstruktur nicht beeinflusst wird. Bei $a/b < 1$ wird eine Habitatgrenze erkannt und wirkt als Barriere; bei $a/b > 1$ verlassen Tiere das zuvor besiedelte Areal und wandern in benachbarte Lebensräume aus.

Die für *P. melanarius* gewonnenen Ergebnisse weichen nicht signifikant von einer Gleichverteilung ab (χ^2 - Test, $p < 0,05$). Dies bedeutet: sowohl im Winterroggen als auch im Mais freigelassene Tiere ignorieren die Feldgrenze als biologische Barriere. Es findet zwischen beiden Feldkulturen und in beiden Richtungen ein regelmäßiger Austausch statt. - Die indifferente Reaktion gegenüber Biotopgrenzen innerhalb der Agrar-

landschaft muß nicht repräsentativ für die epigäische Feldfauna sein, wenn es sich um eine eurytope Art handelt, die auch ein Kulturfolger ist. Daher wurden weitere Arten mit voneinander abweichenden Biotopansprüchen zum Vergleich herangezogen.

Calathus ambiguus (PAYK.) ist eine xerophile Art und bevorzugt in Mitteleuropa sandige Böden. Wurde *C. ambiguus* im Maisfeld freigelassen, so verhartete die überwiegende Anzahl in dieser Kultur. Nur wenige Individuen wanderten ins Winterroggenfeld ab (χ^2 - Test, $p > 0,01$). Der Quotient a/b lag bei etwa 0,2. Sollte doch der Feldgrenze eine Bedeutung zukommen? Der parallel durchgeführte Freilandversuch zeigte das Gegenteil. Im beschatteten, feuchten Winterroggenfeld freigelassene Tiere überquerten zu einem großen Anteil die Feldgrenze und wurden im Maisfeld in signifikant größerer Individuenzahl wiedergefangen als im Winterroggenfeld.

Entsprechende Ergebnisse ergaben Versuche mit dem hygrophilen Laufkäfer *Agonum mülleri* (HERBST). Die Wiederfangzahlen in beiden benachbarten Feldern waren in beiden Parallelversuchen signifikant voneinander verschieden (χ^2 - Test, $p > 0,01$). Im Gegensatz zum Verteilungsmuster von *C. ambiguus* überwogen diesmal die Tiere im feuchteren Winterroggenfeld. Eine äußerst geringe Dispersion über die Feldgrenze hinaus gab es ($a/b = 0,1$), wenn *A. mülleri* im Winterroggen freigelassen wurde; eine verstärkte Dispersion aus dem Mais in den Winterroggen ($a/b = 15$) bei dem vergleichbaren Parallelversuch.

Die Wiederfangergebnisse mit den ausgewählten Arten zeigten, daß epigäische Arten auch über Feldgrenzen hinweg Biotope mit günstigen mikroklimatischen Bedingungen aktiv aufsuchten. Der xerophile *C. ambiguus* das trockenere Maisfeld, der hygrophile *A. mülleri* das feuchtere Winterroggenfeld, während *P. melanarius* die mikroklimatischen Bedingungen beider Feldkulturen offenbar gleichermaßen tolerierte.

Die phänologischen Unterschiede wie in Abb. 2 sind somit folgendermaßen zu deuten: Ein Lebensraum mit den geeigneteren ökologischen Bedingungen wird bevorzugt besiedelt. Erfolgt im Laufe des Jahresganges eine Veränderung in den Eigenschaften des besiedelten Biotops in Richtung eines Pessimums, so reagieren epigäische, laufaktive Arten hierauf und überqueren bei der Suche nach geeigneteren Lebensräumen auch Barrieren, die wesentlich schlechtere Lebensbedingungen aufweisen als das Ursprungsareal. Dies besagt, daß die Artenzusammensetzung eines Lebensraumes durch das Artenspektrum benachbarter Lebensräume beeinflusst wird. Für die dargestellten Flächen könnte dies bedeuten: Gäbe es keinen Winter-Raps benachbart zum Hafer, so könnte *P. fuscipennis* im Haferfeld fehlen oder dort nur mit geringer Individuenzahl vertreten sein.

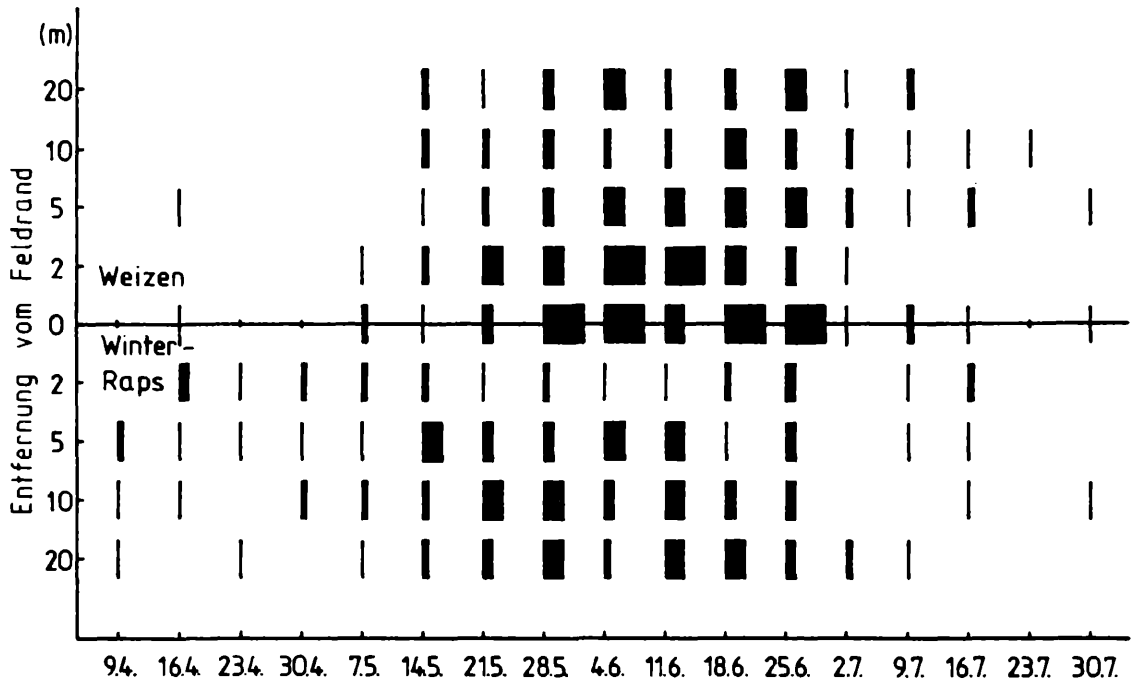


Abbildung 1

Verteilungsmuster des Staphyliniden *Tachyporus hypnorum* (L.) im Grenzbereich von Winter-Raps und Weizen.

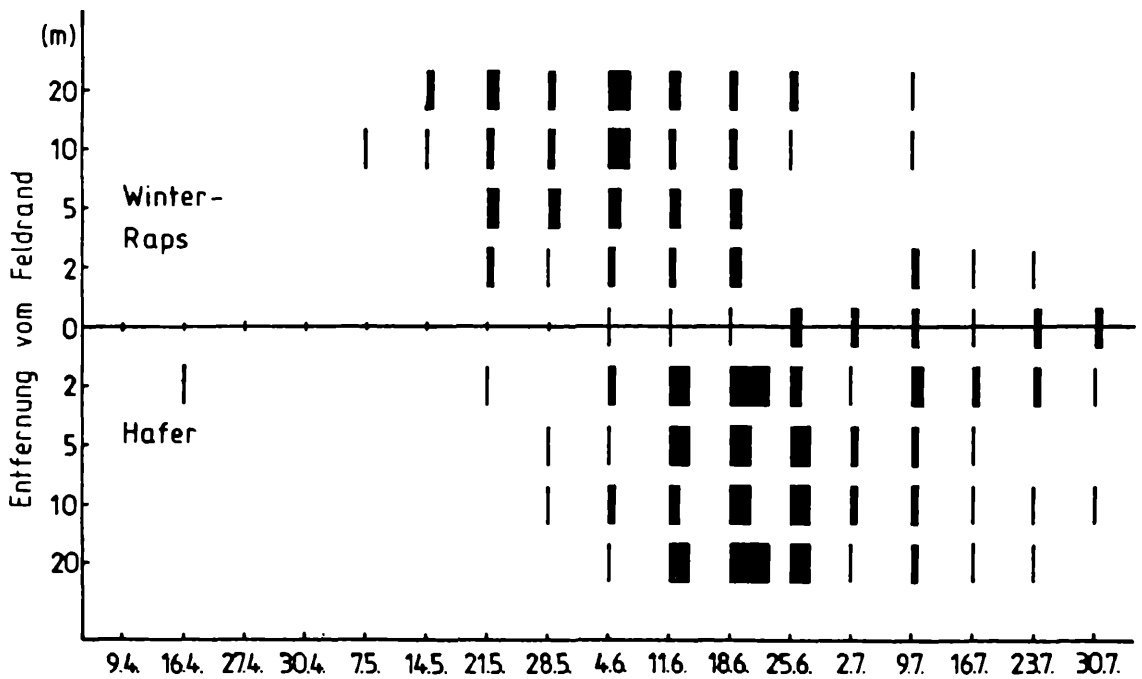


Abbildung 2

Verteilungsmuster des Staphyliniden *Philonthus fuscipennis* (MANNH.) im Grenzbereich von Winter-Raps und Hafer.

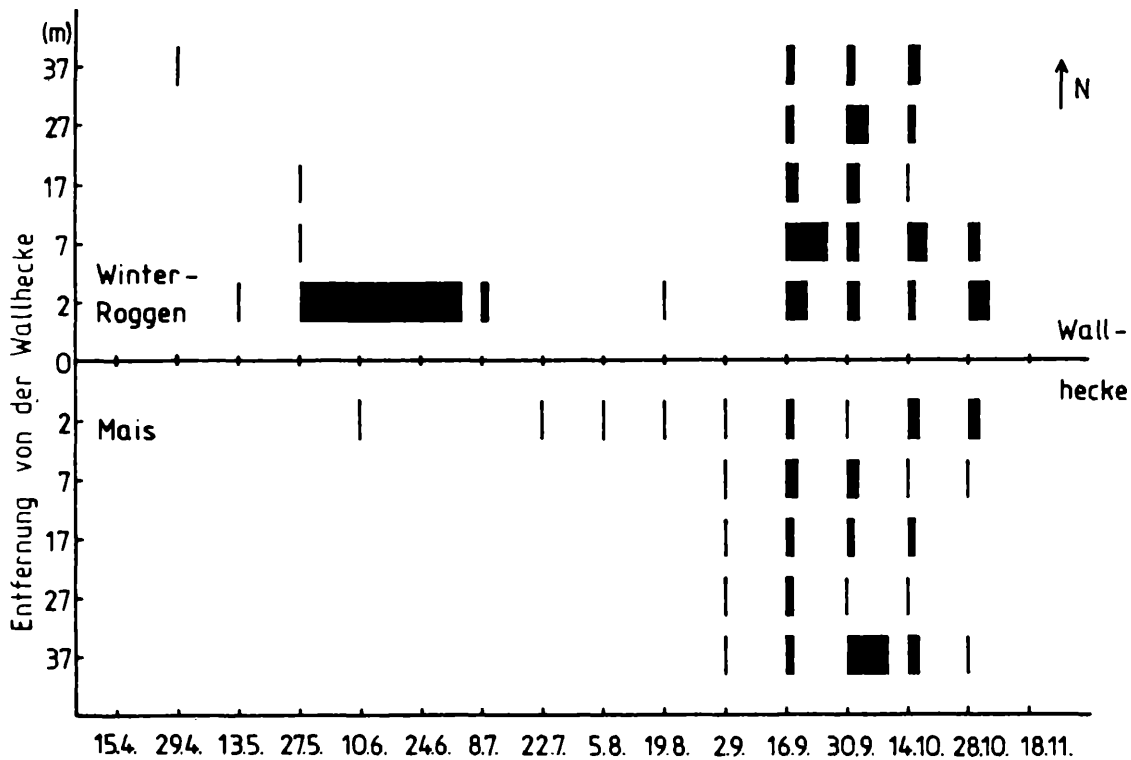


Abbildung 3

Verteilungsmuster des Carabiden *Nebria brevicollis* (F.) im Grenzbereich von Winter-Roggen und Mais. Beide Kulturen sind durch eine Wallhecke voneinander getrennt.

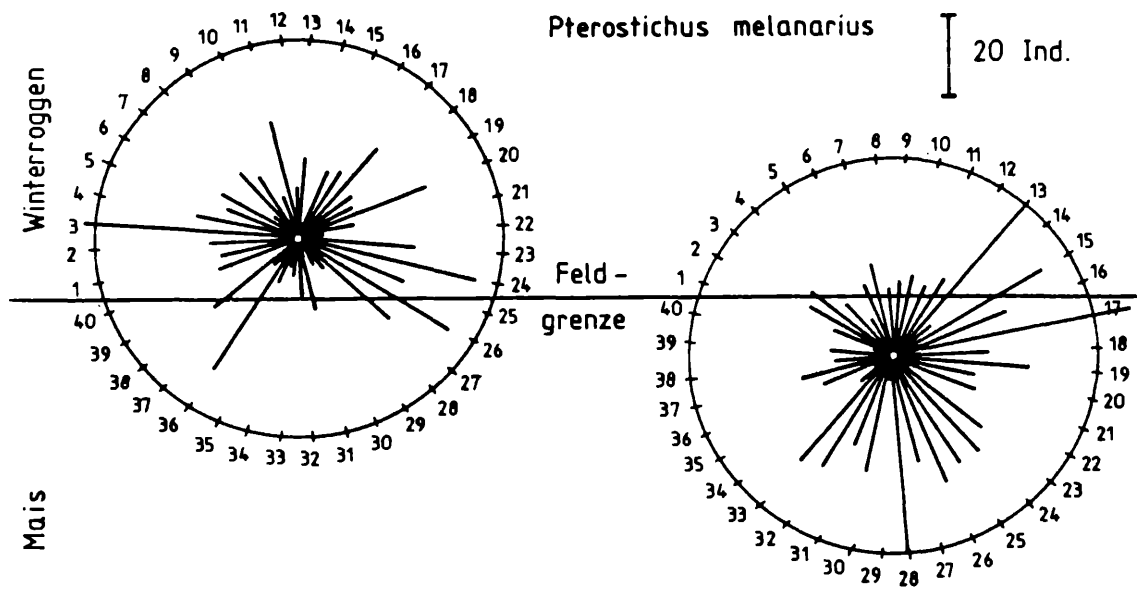


Abbildung 4

Dispersion des Laufkäfers *Pterostichus melanarius* (Ill.) im Grenzbereich von Winter-Roggen und Mais. Die Individuen wurden an einem Punkt, 3 m von der Feldgrenze entfernt, freigelassen. Die Länge der Radien gibt die Anzahl der wiedergefangenen Käfer in den Bodenfallen 1 - 40 an. – Die Feldgrenze hatte keinen signifikanten Einfluß auf die Richtung der Dispersion.

Felder sind vielfach nicht nur durch Randstreifen voneinander getrennt. In Schleswig-Holstein ziehen sich Wallhecken wie ein Netz um die verschiedenen Feldkulturen. Um den Einfluß der Wallhecken als Barriere ging es in der folgenden Versuchsordnung, bei der eine Bodenfallen-Exposition wie in Abb. 4 gewählt wurde. Versuchstier war wiederum *P. melanarius*. Es zeigte sich, daß im Gegensatz zu den Ergebnissen in Abb. 4 die Wallhecke für diesen Carabiden ein deutliches Hindernis darstellte. Der Dispersionsquotient lag bei $a/b = 0,14$. Die Zahlen waren signifikant von denen des oben dargestellten Versuchs mit *P. melanarius* verschieden und ließen erkennen, daß nur etwa 12 % der freigelassenen Tiere die Wallhecke überquerten.

Wallhecken wirken aber nicht für alle flugfähigen Laufkäfer als Ausbreitungshindernis. Dies ergaben Versuche mit *Calathus melanocephalus* (L.). Die Aktivitätsdichte der wiedergefangenen, brachypteren Individuen war in zwei Feldkulturen nicht signifikant voneinander verschieden, wenn die Tiere in dem einen oder dem anderen Feld freigelassen wurden und diese durch eine Wallhecke voneinander getrennt waren.

Die Ausbreitungsfähigkeit von *N. brevicollis* mag der von *C. melanocephalus* entsprechen. Wenigstens scheint es nicht abwegig zu sein, das Verteilungsmuster von *N. brevicollis* beiderseits einer Wallhecke durch die Dispersionsfähigkeit zu erklären.

Die Hypothese von der Ausbildung distinkter Populationen in benachbarten Lebensräumen kann nach den vorliegenden Ergebnissen nicht aufrechterhalten werden. Die hier gezeigten Befunde stehen in Einklang mit den langjährigen Untersuchungsserien von DEN BOER (1986), nach denen Populationsschwankungen innerhalb eines Lebensraumes nicht nur durch Reproduktionsraten der jeweiligen Arten hervorgerufen werden. Vielmehr kommt den Immigrations- und Emigrationsprozessen eine gleichrangige Bedeutung zu. Sie beeinflussen wesentlich den Anstieg einer Populationsdichte oder ihre Extinktion (DEN BOER 1981). Dabei dürfte der Einfluß einer Dispersion auf Artenzusammensetzung, Arten- und Individuenzahl in den anthropogen gestörten Lebensräumen der Kulturlandschaft stärker ausgeprägt sein als in naturnahen Lebensräumen (BRANDL u. TOPP 1985).

4. Anemochore Verbreitung

Für zahlreiche Insekten konnte eine anemochore Ausbreitung nachgewiesen werden. So wurden auf einem in der Nordsee vor Anker liegendem Schiff, 180 - 240 km von der nächsten Küste entfernt, mehr als 700 Arten festgestellt, überwiegend Dipteren, Aphiden, aber auch Hymenoptera, Neuroptera und Hemiptera in großer Anzahl (HARDY u. MILNE 1937, zit. nach UDVARDY 1969).

Eine solche Verbreitung über große Distanz erfolgt nicht nur in Höhen von mehreren 100 m, sondern auch dicht über der Wasseroberfläche. Dann werden verdriftete Tiere nicht selten durch Windströmungen auf die Wasseroberfläche gedrückt und stellen für Fische eine nicht zu vernachlässigende Nahrungsquelle dar (CHENG et al. 1978).

Nachweislich erfolgte die postglaciale Besiedlung Skandinaviens durch Faunenelemente mit anemochorer Ausbreitung über die Ostsee. Faunistische Übereinstimmungen zwischen Nordafrika und den Antillen werden mit der Windausbreitungstheorie erklärt (UDVARDY 1969). Häufig auftretende Windströmungen von Ost nach West verbinden diese Lebensräume beiderseits des Atlantiks; auch über dem Pazifik konnte Luftplankton erfaßt werden (HOLZAPFEL et al. 1968).

Innerhalb der Kontinente entstehen regelmäßig starke Aufwinde, mit denen neben anorganischen Partikeln auch pflanzliches Material und Insekten verdriftet werden (EDWARDS 1987). Die große Menge an verdriftetem Material wird sichtbar, wenn diese auf hochalpine Schneematten und Gletscherfelder gedrückt wird. Zahlreiche alpin lebende Vogelarten haben sich auf diese Nahrungsquelle spezialisiert (z. B. *Emberiza cia* L.), aber auch die im Vergleich zu den Individuen anderer Nahrungsebenen große Anzahl an zoophagen Arthropoden in den alpinen Lebensräumen (TOPP 1975) wird durch die regelmäßige Zufuhr von Nahrung erklärbar. So beeinflusst die anemochore Verdriftung organischen Materials nicht nur alpine Ökosysteme, sondern liefert für die passiv verbreiteten Tierarten auch die Voraussetzung einer erfolgreichen Überquerung von Gebirgsketten.

Aus der Verdriftung von Arthropoden ergibt sich aber nicht nur die Überquerungsmöglichkeit von Barrieren, sondern auch – dem Toleranzbereich der jeweiligen Arten entsprechend – eine erfolgreiche Ausdehnung des Besiedlungsareals über große Distanz hinweg. Darüber hinaus läßt sich aus den Beobachtungen folgern, daß die anemochore Ausbreitung regelmäßig zu einer Vermischung des Arten- und Individuenspektrums verschiedener Habitate führt und selbst Faunenelemente aus verschiedenen geographischen und klimatischen Regionen nebeneinander vorkommen. Die Adventivfauna anthropogen geschaffener und kurzfristig bestehender, instabiler Lebensräume gibt hierfür ein Beispiel (TOPP 1971).

Der Aspekt der Faunenvermischung wird in der biozönotischen Literatur kaum berücksichtigt.

Einige Freilandbefunde sollen in diesem Zusammenhang auf die Bedeutung von unabhängigen Umweltvariablen hinweisen und ihren Einfluß auf eine Faunenzusammensetzung hervorheben.

Die Populationsdichte einer Art wird durch flugfähige Individuen beeinflusst.

Dies ergab sich aus Untersuchungen mit *Calathus melanocephalus* (TRITTELVITZ u. TOPP 1980). Der Anteil der macropteren und flugfähigen Tiere lag von April bis September bei 1,8 % der erfaßten Individuen. Im September stieg der Anteil flugfähiger Tiere auf 10,5 % an. Dieser Anstieg wurde im wesentlichen durch eiablagebereite Weibchen bedingt, die während ihres Prä-Ovipositionsflugs in die Untersuchungsflächen eingeflogen waren. In anderen Lebensräumen und in darauffolgenden Jahren war ein gleicher Effekt nicht zu beobachten.

Die Artenzusammensetzung wird durch zufallsbedingte Dispersion flugfähiger Individuen beeinflusst.

Auf dieses Phänomen weisen mehrere Befunde hin. So kam die seltene *Atheta (Liogluta) pagana* (ER.) innerhalb eines Haferfeldes für einen kurzen Zeitraum in großer Individuenzahl vor (Abb. 5), verschwand dann wieder und konnte niemals danach beobachtet werden. Ein entsprechend aggregiertes und zeitlich begrenztes Vorkommen zeigte ebenso *Atheta luridipennis* (MANNH.) in einem Stadtpark (TOPP 1972).

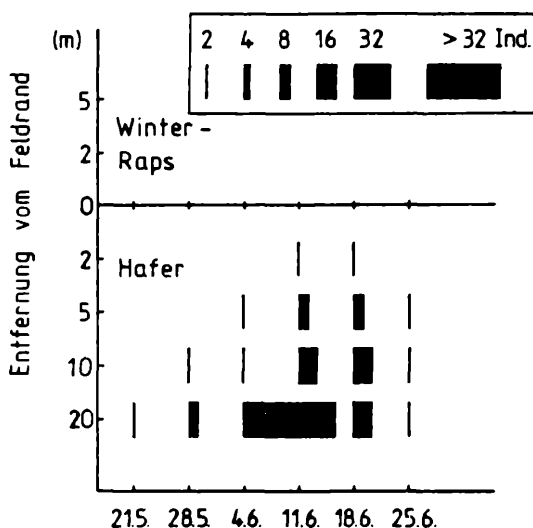


Abbildung 5

Verteilungsmuster von *Atheta (Liogluta) pagana* (ER.) im Grenzbereich von Winter-Raps und Hafer.

Als Folge zufallsbedingter, in unregelmäßigen Abständen auftretender Dispersionsflüge ist auch die Artenzusammensetzung von Catopiden in einem Buchenwald zu deuten. In dem ersten Jahr der Untersuchungen lebten dort 4 winteraktive Arten, deren Größenverteilung mit den Voraussagen der

Konkurrenztheorie (HUTCHINSON-Index) übereinstimmte. In dem folgenden Jahr gab es dort 7 winteraktive Arten, die ein solches Größenverteilungsmuster nicht mehr erkennen ließen. Von diesen überwogen im dritten Jahr der Untersuchungen wiederum 4 Arten, deren Größenunterschiede auf die Bedeutung der Konkurrenz-Hypothese hinweisen. Zwei weitere Arten, die in dieses Schema nicht hineinpaßten, waren sehr selten (TOPP u. ENGLER 1980).

Am deutlichsten aber wurden die zufallsbedingten biozönotischen Aufsammlungen auf einer neu entstandenen Sanddüne der Nordsee, die so klein war, daß die gesamte Fauna problemlos erfaßt werden konnte. Laufkäfer können nach dem bisherigen Kenntnisstand die meisten Informationen geben (s. o.), daher seien diese exemplarisch erwähnt (TOPP 1988).

Untersuchungen in den Jahren 1973, 1979 und 1983 zeigten sehr deutlich, daß für das Auftreten von Arten nicht die Biotopstruktur oder die Größe des Lebensraumes von Bedeutung sind. Vielmehr waren Witterungsbedingungen wie Windgeschwindigkeit, Windrichtung, Lufttemperatur und die Jahreszeit, in der diese Ereignisse auftraten, für die Anzahl und Artenzusammensetzung der Immigranten entscheidend.

Auch für eine erfolgreiche Kolonisation schienen zahlreiche stochastische Ereignisse entscheidend gewesen zu sein. Der Prädisposition an die Umweltbedingungen möchte ich besondere Bedeutung zumessen. Dies würde bedeuten, daß überwiegend die strukturelle Vielfalt die Zahl der Kolonisten bestimmte, die Ausdehnung der Strukturen aber ihre Individuenzahl. – Von den 115 immigrierenden Laufkäfern konnten höchstens 13 Arten als Kolonisten angesehen werden.

Die Aufsammlungen auf der Sanddüne zeigten auch, daß Arten, die dort keine geeigneten Entwicklungsbedingungen vorfanden, nicht unbedingt selten sein mußten. Die Wahrscheinlichkeit, die Düneninsel zu erreichen, stieg bei gleicher Dispersionsfähigkeit mit der Abundanz der jeweiligen Arten in ihrem Rekrutierungsareal.

So erreichten bei entsprechenden günstigen Witterungsbedingungen Arten wie *Pterostichus strenuus* (PANZER) und *Platynus dorsalis* die Düne in nicht geringer Individuenzahl. Sie hatten dort mit Sicherheit keine Überlebenschancen.

Berücksichtigt man für die hier erwähnten Aufsammlungen eine Individuen-Artenverteilung, so ließe sich nach Abbildung 6 die Bedeutung der Nischenentleerungs-Hypothese hervorheben. Doch dürfte es sich hier mehr um ein statistisch bedingtes Aufsammlungsergebnis handeln, als um die Bestätigung für eine Arten-Individuen Verteilung. Arten, die die Voraussetzung für eine erfolgreiche Kolonisation gaben (= ●), wechselten ab mit solchen, die sicherlich als Zufallsfunde (= +) zu werten waren.

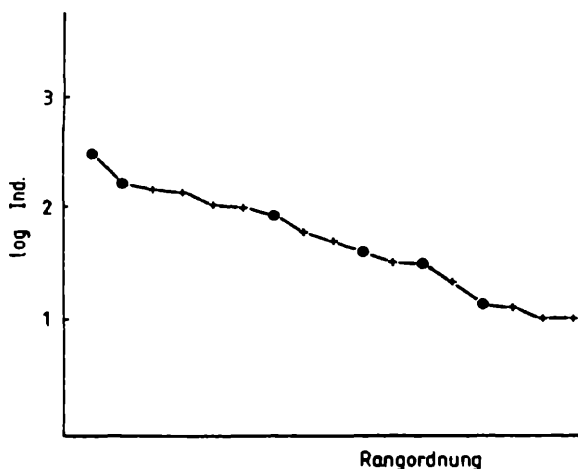


Abbildung 6

Rangordnung der Laufkäfer für ganzjährige Aufsammlung in Bereichen einer isoliert gelegenen Sanddüne der Nordsee.

Die Arten/Individuen sind nach Kolonisten ● und nicht erfolgreiche Immigranten + unterschieden.

5. Immigrationsareale und Lebensgemeinschaften

Selbst kleinen Individuen mit passiver Verdriftung gelingt es nach ihrer Ausbreitungsphase, ausgewählte Lebensräume gegen den Wind aktiv anzufliegen (BASEDOW 1977).

Zunächst ungerichtet erfolgende, dann aber gerichtete Ausbreitungen sind nicht nur von Windrichtung und Windgeschwindigkeit abhängig, sondern ebenso temperaturspezifisch für die betreffenden Arten (s. o.). Den Einfluß von Temperaturen konnte STEIN (1972) bei den Befallsflügen zu Leguminosenfeldern durch Rüsselkäfer feststellen. Niedrige Temperaturen von 10°C ermöglichten den Befall durch kleine Arten der Gattung *Apion*; höhere Temperaturen waren für den Befallsflug der größeren Arten erforderlich, so 15°C für *Phyllobius maculicornis* (GERM.) und sogar 20°C für *Sitona sulcifrons* (THUNBG).

Dies bedeutet, daß Insekten, die als Opportunisten kurzfristig instabile Lebensräume besiedeln und solche, die Distanzflüge zwischen Winterlager und Aktivitätsareal zurücklegen – Verlassen des Winterlagers in Mitteleuropa erfolgt überwiegend im April und Mai, erneutes Aufsuchen von Überwinterungsquartieren von Juni bis November –, während der gesamten Vegetationszeit als Luftplankter angetroffen werden können.

Diese Arten werden während ihrer aktiven Flugphase durch Biotopstrukturen beeinflusst. So findet der Rapsglanzkäfer *Meligethes aeneus* (F.) durch Bevorzugung heller Flächen während seines Post-Diapausesfluges die gelben Rapsfelder. Marienkäfer (z.B. *Coccinella septempunctata* L.) werden bei ihrem Prae-Diapausesflug durch breite

Silhouetten von Hügeln und Wäldern geleitet und erreichen so geeignete Überwinterungslager.

Aus solchen Beobachtungen läßt sich ableiten, daß jeder Lebensraum für die Arten des Luftplanktons eine mehr oder weniger ausgeprägte Attraktivität besitzt.

Doch kann eine passive Verdriftung von Insekten nur bei vergleichsweise niedrigen Windgeschwindigkeiten in eine aktive Flugphase übergehen. Bei Starkwindlagen werden die leichten Insekten mit laminaren Luftströmungen gegen Hindernisse gedrückt; dann beeinflussen überwiegend die orographischen Verhältnisse die Anzahl der in ein Besiedlungsareal verfrachteten Tiere.

In der Kölner Bucht, zwischen Aachen und Köln, wurde ein künstlicher Berg geschaffen (Sophienhöhe), der etwa 200 m aus der umgebenden Landschaft herausragt und in weitem Umkreis die einzige Erhebung ist. Umgebung und Berg dienen faunistischen Aufsammlungen von Carabiden. Hierbei wurde deutlich, daß die größten Arten- und Individuenzahlen nicht in den naturnahen Eichen-Hainbuchenwäldern der Umgebung auftraten, sondern im Bereich der künstlich geschaffenen Erhebung. Besonders die nach Südwest gelegenen Hangflächen wiesen eine reichhaltige Fauna auf (Abb. 7). Ein großes Artenspektrum, ohne daß die eine oder andere Art deutlich überwog, somit hohe Diversität und Äquitat, eine große Anzahl seltener Arten, sogar solcher, die auf der "Roten Liste" angeführt sind, ließen keinen Zweifel daran, daß es sich um einen Lebensraum handelte, der nach den geltenden Bewertungsmethoden vorrangig geschützt werden sollte.



Abbildung 7

Arten- und Individuenzahlen in 6 verschiedenen Standorten der Kölner Bucht.

Beachte die hohe Arten- und Individuenzahl im Hangbereich der skizzierten Anhöhe.

Doch konnte es sich bei der faunistischen Vielfalt dieser Aufsammlungen nicht eher um Zufallsergebnisse handeln, die, bedingt durch die orographische Lage, jeweils nach den vorherrschenden Windströmungen variierten? War hier die Biotopstruktur unbedeutend für Artenvielfalt und -mannigfaltigkeit?

Anders als bei den Untersuchungen auf der Sanddüne in der Nordsee waren die Lebensbedingungen im Hangbereich der Erhebung so vielgestaltet, daß keine Entscheidung über die Anzahl der indigenen Arten getroffen werden konnte und ebenso wenig über die Inferiores, für die der Spielraum der Umweltbedingungen nicht mehr ausreicht, um sich auf Dauer behaupten zu können.

Artenzahl und Aktivitätsdichte aber lassen vermuten, daß hier der zufallsbedingten Immigration große Bedeutung zukam, zumal Arten mit hoher Dispersionsfähigkeit aus den Gattungen *Amara*, *Harpalus*, *Bembidion* und *Bradycellus* überwogen. Andererseits sind es überwiegend Opportunisten mit guter Flugfähigkeit, die Rekultivierungsflächen besiedeln. Die Zahlen auf dem Plateau der Erhebung mögen dies verdeutlichen. Die Zahlen für die Hangflächen aber lagen darüber und dies war, nach der Biotopbindung der auftretenden Arten, nicht auf einen Ökoton-Einfluß zurückzuführen.

Aus den vorliegenden Beobachtungen zeigt sich, daß eine numerische Analyse von Biozönosen nicht immer eine verlässliche Bewertung von Biotopen ergeben kann. Dies, weil neben den biotop-eigenen Arten in einem Lebensraum immer ein mehr oder weniger großer Anteil an biotopfremden die Zusammensetzung der Biozönose beeinflusst. Es scheint, daß ungestörte und orographisch wenig exponierte Biotope einen höheren Anteil an autochthonen Arten haben als Biotope, die ständigen Störungen unterliegen und sich in exponierter Lage befinden (BRANDL u. TOPP 1985, TOPP 1988). In letzteren können allochthone Faunenelemente überwiegen. Beide Beobachtungen lassen Raum für die verschiedenen Hypothesen zur Struktur von Lebensgemeinschaften (CROPS et al. 1986).

Welche Möglichkeiten einer Biotopbewertung bieten sich an? Hierauf gibt es eine klare Antwort. Eine Biotopbewertung ist dann zufriedenstellend, wenn eine numerische Analyse mit den ökologisch-physiologischen Kenntnissen der einzelnen Arten untermauert werden kann, die populations-ökologischen Zusammenhänge geklärt und außerdem Interaktionen mit anderen Organismen, insbesondere die trophischen Beziehungen, bekannt sind. Eine solche Analyse für Bewertungsfragen muß utopisch bleiben (vgl. NEUMANN 1982). Somit stellt sich die Frage nach einer besten Annäherung. Hier, meine ich, ist es das Bewertungsverfahren von MOSSAKOWSKI u. PAJE (1985), welches in die einzuschlagende Richtung weist. Nicht ein numerisches Verfahren sondern die Erfassung der individuellen, physiologisch-ökologischen Eigenschaften der einzelnen Mitglieder einer Biozönose gibt eine geeignete Information.

Der Anteil bzw. die Anzahl von spezifischen Arten (-bionte), von Präferenten (-phile), von indifferenten Arten oder solchen, die sich in einem Lebens-

raum nicht behaupten können, es sei denn, sie erhalten ständig Zuzug von außerhalb, geben eine Bewertungsgrundlage, die einer numerischen Analyse (s. o.) überlegen ist. Eine solche Auswertung erfordert eine größere Kenntnis über die angesprochenen Arten und dürfte zur Zeit für nur wenige Tiergruppen durchführbar sein. Diese individuelle Bewertung bietet aber den großen Vorteil, auf den routinemäßigen Einsatz nichtselektiver Fangmethoden zu verzichten (vgl. Artenschutzverordnung 1980).

Zusammenfassung

Zahlreiche Arten sind bestrebt, ihr Besiedlungsareal zu erweitern oder ihr Entwicklungszyklus ist während verschiedener Entwicklungsphasen an verschiedene Lebensräume angepaßt. Beide Vorgänge führen zu Dispersionserscheinungen aus einem optimalen Lebensraum heraus. Andererseits lösen sich verschlechternde Biotopeigenschaften ungerichtete Dispersionen aus.

Tieraufsammlungen, die der Charakterisierung von Biotopen dienen sollen, werden, bedingt durch Strukturbildung und orographischer Situation, immer einen mehr oder weniger deutlichen Anteil an biotopfremden, sich in Dispersion befindlichen Individuen aufweisen. Daher sind numerische Analysen (Artenzahl, Individuenzahl, Diversität, Äquität) für eine Biotopbewertung nicht immer geeignet.

Eine Bewertung nach Bioindikatoren bei Klassifizierung in spezifische Arten, Präferente, indifferente Arten und Inferiores wird vorgeschlagen.

Literatur

ADIS, J. u. E. KRAMER (1975): Formaldehyd-Lösung attrahiert *Carabus problematicus* (Coleoptera, Carabidae). - Ent. Germ. 2, 121 - 125.

BAEHR, M. (1987): Laufkäfer (Coleoptera, Carabidae) als Indikator für die Bewertung von Biotopen, dargestellt am Beispiel der Erhebungen im Landkreis Weißenburg-Gunzenhausen. - Schriftenreihe Bayer. Landesamt für Umweltschutz 77, 17 - 23.

BASEDOW, Th. (1977): Über den Flug der Weizengallmücken *Contarinia tritici* (Kirby) und *Sitidiplosis mosellana* (Gehin) (Dipt., Cecidomyiidae) in Beziehung zur Windrichtung und zu Weizenfeldern. - Z. angew. Ent. 83, 173 - 183.

BASEDOW, Th., A. BORG, R. de CLERCG, W. NIJVELDT u. F. SCHERNEY (1976): Untersuchungen über das Vorkommen der Laufkäfer (Col., Carabidae) auf europäischen Getreidefeldern. - Entomophaga 21, 59 - 72.

BRANDL, R. u. W. TOPP (1985): Size structure of *Pterostichus* spp. (Carabidae): aspects of competition. - Oikos 44, 234 - 238.

CHENG, L. u. M.C. BIRCH (1978): Insect flotsam: an unstudied marine resource. - Ecol. Entomol. 3, 87 - 97.

CROPS, W., L. LISS, L.J. GUT, P.H. WESTIGARD u. C.E. WARREN (1986):

Perspectives on arthropod community structure, organization, and development in agricultural crops. - *Ann. Rev. Entomol.* 31, 455 - 478.

den BOER, P.J. (1981):

On the survival of populations in a heterogeneous and variable environment. - *Oecologia* 50, 39 - 53.

den BOER, P.J. (1986):

What can Carabid beetles tell us about dynamics of populations? - in: P.J. den BOER, M.L. LUFF, D. MOSSAKOWSKI u. F. WEBER (eds.): *Carabid beetles. Their adaptations and dynamics.* pp 315 - 330.

DUNGER, W. (1967):

Neue Untersuchungen über Methodik und Wert des Boden-Fallenfanges für die quantitative Faunistik. - *Publ. Slezskeho Museum Opava* 18, 85 - 103.

EDWARDS, J.S. (1987):

Arthropods of alpine aeolian ecosystems. - *Ann. Rev. Entomol.* 32, 163 - 179.

GERBER, A. u. H. PLACHTER (1987):

Vergleichende Untersuchungen zur Laufkäferfauna (Coleoptera, Carabidae) im Bereich des Ausgleichbeckens Altmühltal (Bayern, Mittelfranken). - *Schriftenreihe Bayer. Landesamt für Umweltschutz* 77, 25 - 31.

HOLZAPFEL, E.P. u. J.C. HERRALL (1968):

Transoceanic dispersal studies of insects. - *Pacific Insects* 10, 115 - 153.

JØRUM, P. (1976):

En undersogelse af lobebillefaunaens sammensætning og sæsonaktivitet i en dansk bogeskov (Coleoptera, Carabidae). - *Entomol. Medd.* 44, 81 - 99.

KNAUER, N. u. U. STACHOW (1987):

Aktivitäten von Laufkäfern (Carabiden Col.) in einem intensiv wirtschaftenden Ackerbaubetrieb - Ein Beitrag zur Agrar-ökosystemanalyse. *Agronomy & Crop Science* 159, 131 - 145.

LINDROTH, C.H. (1945):

Die Fennoskandischen Carabidae I. Eine tiergeographische Studie. - *Medd. Göteborgs Musei Zoologiska Avdning* 109. Göteborg.

MARTIS, M. (1980):

Carabid beetles as bioindicators of Landscape ecological balance: a preliminary. - *Proc. III. Int. Conf. Bioindicator Deter. Reg. Liblice*, pp 349 - 356.

MOSSAKOWSKI, D. u. F. PAJE (1985):

Ein Bewertungsverfahren von Raumeinheiten an Hand der Carabidenbestände. - *Verh. Ges. Ökologie (Bremen)* 13, 747-750.

NEUMANN, D. (1982):

Schwachstellen beim Einsatz von Bioindikatoren und weitere Forschungsziele. - *Decheniana (Beihefte)* 26, 193 - 196.

PAUER, R. (1975):

Zur Ausbreitung der Carabiden in der Agrarlandschaft, unter besonderer Berücksichtigung der Grenzbereiche verschiedener Feldkulturen. - *Z. angew. Zool.* 62, 457 - 489.

STACHOW, U. (1986):

Abhängigkeit der Besiedlung von Feldern mit Laufkäfern vom Vorhandensein einer Hecke. - *VDLUFASchriftenreihe* 20, 491- 501.

STEIN, W. (1972):

Untersuchungen zum Flug und Flugverhalten von Curculioniden. - *Z. angew. Ent.* 71, 368 - 375.

STÖCKER, G. (1980):

Bioindikation durch Parameter ökologischer Modelle Grundlagen und Anwendungsbeispiele. - *Proc. III. Int. Conf. Bioindicator Deter. Reg. Liblice*, pp 325 - 327.

THIELE, H.-U. (1977):

Carabid beetles in their environments. A study on habitat selection by adaptations in physiology and behaviour. - *Zoophysiol. and Ecology* 10. Springer, Berlin.

TISCHLER, W. (1980):

Biologie der Kulturlandschaft. - Fischer, Stuttgart.

TOPP, W. (1971):

Zur Ökologie der Müllhalden. - *Ann. Zool. Fennici* 8, 194 - 222.

TOPP, W. (1972):

Die Besiedlung eines Stadtparks durch Käfer. - *Pedobiologia* 12, 336 - 346.

TOPP, W. (1975):

Biozönotische Untersuchungen in einem Kar der östlichen Hohen Tauern. - *Carinthia II* 165/85, 275 - 284.

TOPP, W. (1977):

Einfluß des Strukturmosaiks einer Agrarlandschaft auf die Ausbreitung der Staphyliniden (COL.). - *Pedobiologia* 17, 43-50.

TOPP, W. (1979):

Vergleichende Dormanzuntersuchungen an Staphyliniden (Coleoptera). - *Zool. Jb. Syst.* 106, 1 - 49.

TOPP, W. (1988):

Besiedlung einer neu entstandenen Insel durch Laufkäfer (Col., Carabidae). *Zool. Jb. Syst.* (im Druck).

TOPP, W. u. I. ENGLER (1980):

Species packing in Catopidae (Col.) of a beech stand. - *Zool. Anz.* 205, 39 - 42.

TRITTELVITZ, W. u. W. TOPP (1980):

Verteilung und Ausbreitung der epigäischen Arthropoden in der Agrarlandschaft. I. Carabidae. - *Anz. Schädlingkde., Pflanzenschutz, Umweltschutz* 53, 17 - 20.

UDVARDY, M.D.F. (1969):

Dynamic Zoogeography. - Van Nostrand Reinhold Comp., London.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Werner Topp
 Zoologisches Institut
 Physiologische Ökologie
 der Universität zu Köln
 Weyertal 119
 D-5000 Köln 41

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Laufener Spezialbeiträge und Laufener Seminarbeiträge \(LSB\)](#)

Jahr/Year: 1990

Band/Volume: [3_1990](#)

Autor(en)/Author(s): Topp Werner

Artikel/Article: [Dispersion und Artenaustausch - Variationen zum Thema: Biotopbewertung 21-30](#)