

ABHANDLUNGEN

aus dem Landesmuseum für Naturkunde
zu Münster in Westfalen

herausgegeben von

Dr. L. FRANZISKET

Direktor des Landesmuseums für Naturkunde, Münster (Westf.)

26. JAHRGANG 1964, HEFT 4

Verbreitungs- und aktivitätsbestimmende Faktoren
bei Carabiden
in sauerländischen Wäldern

von AUGUST WILHELM LAUTERBACH
Hagen (Westf.)

INHALTSVERZEICHNIS

EINLEITUNG UND FRAGESTELLUNG	5
DAS UNTERSUCHUNGSGEBIET	7
UNTERSUCHUNGSMETHODEN	10
VERTEILUNG DER CARABIDEN IN WALDGESELLSCHAFTEN UND STANDORTKLIMA	19—49
I. Standort und Carabidenfauna (Großräumige Verteilung)	19
II. Standort und Standortklima	35
III. Carabidenfauna einzelner Habitats (Kleinräumige Verteilung)	44
VERSUCHE ZUR STANDORTWAHL DER CARABIDEN	50—70
I. Präferenzverhalten von Carabiden	50
II. Präferenzverhalten und Standortbefund	56
III. Freilandversuche zur Habitatwahl	61
AKTIVITÄTSBESTIMMENDE FAKTOREN	70—89
I. Aktivitätsverteilung im Jahresablauf	70
II. Aktivitätsverteilung in verschiedenen Jahren	76
III. Kurzfristige Aktivitätsfluktuationen und Witterung	78
IV. Aktivitätsrhythmik im Tageslauf	82
DISKUSSION	89
ZUSAMMENFASSUNG	96
LITERATURVERZEICHNIS	97
ANHANG (Charakteristik der Standorte)	100

Verbreitungs- und aktivitätsbestimmende Faktoren bei Carabiden in sauerländischen Wäldern*

von A. W. Lauterbach, Hagen (Westf.)

EINLEITUNG UND FRAGESTELLUNG

Die schnelle Reaktion der Carabiden auf Intensitätsschwankungen eines Umweltfaktors läßt sie in ihren Lebensräumen zu „ökologischen Indikatoren“ (HEYDEMANN 1955) werden. Gleiches Verhalten ermöglicht aber auch, die beobachtete Bindung an bestimmte Biotope unter Laboratoriumsbedingungen kausalanalytisch zu untersuchen (LINDROTH 1949, THIELE 1962, KIRCHNER 1960, KLESS 1961, LEHMANN 1962, THIELE 1964 a). Für derartige Analysen der standortbindenden Faktoren einer Carabidenverteilung eignen sich vor allem „Übergangsbiopte“ (TISCHLER 1951), die ein starkes Gradientengefälle aufweisen.

Aus diesen Gründen sind die Carabiden im letzten Jahrzehnt zu einem bevorzugten Untersuchungsobjekt der terrestrischen Tierökologie geworden. Weitgehend beeinflussten hierbei neue Erfassungsmethoden den Gang der Forschung. Seit durch den Einsatz der BARBER-Fallen (BARBER 1931) in Freilanduntersuchungen (STAMMER 1949) objektive Aussagen über die Aktivität einzelner Arten an der Erdoberfläche möglich wurden, erfuhr die Carabidenökologie eine starke Belebung (GEILER 1956, TISCHLER 1958, SKUHRAVY 1957). Man wandte sich vor allem den Kulturbiotopen zu (BONESS 1953, HEYDEMANN 1953, SCHERNEY 1955, KIRCHNER 1960, TISCHLER 1958) und wies in ihnen eine spezifische Carabidenfauna nach, die sich im Rhythmus der Jahreszeiten, des Feldumbruchs wie der Mahd wandelt.

THIELE (1964 a) führte ferner umfangreiche Experimente zur Klärung der Biotopbindung bei Carabiden in Feldhecken durch.

An diese Untersuchungen anknüpfend sollen in vorliegender Arbeit die Carabidenfaunen einzelner Waldgesellschaften im Westsauerland ökologisch untersucht werden.

Zunächst ergibt sich die Aufgabe, die Carabidenverteilung in den einzelnen Waldgesellschaften zu ermitteln und sie mit den Befunden von RABELER (1951), THIELE (1956), v. d. DRIFT (1959), WILMS (1961) und THIELE & KOLBE (1962) zu vergleichen. Der Waldsaum als Grenze zwischen Bestand und Lichtung wird hierbei besonders zu berücksichtigen sein. Durch Faunenvergleiche in einander entsprechenden Waldbeständen mit unterschiedlichen Standortge-

* Dissertation Köln, 27. 7. 1963

gebenheiten (Untergrund, Höhenlage, Exposition, Deckungsgrad der Vegetation) soll der Einfluß edaphischer, orographischer und klimatischer Faktoren auf die Carabidenverteilung ermittelt werden.

Der Wald ist aber ein „Mosaik von Biotopen“ (VITÉ 1949). Dieses pflanzensoziologische Faktum wird auf eine carabidenökologische Entsprechung hin geprüft. Es stellt sich hierbei die Frage nach der Carabidenfauna einzelner Habitate.

Durch Vergleichsfänge in aufeinanderfolgenden Jahren soll festgestellt werden, inwieweit die durch Fallenfangergebnisse ermittelte Carabidenverteilung eines Jahres reproduzierbar ist.

Eine weitere Aufgabe wird sein, die beobachtete Verteilung der einzelnen Carabiden mit den in Präferenzversuchen ermittelten ökologischen Ansprüchen zu vergleichen. Hierbei findet das von LINDROTH (1949), KIRCHNER (1960), KLESS (1961) und THIELE (1964 a) eingeschlagene Verfahren der getrennten Analyse des Verhaltens der Carabiden zu den Klimafaktoren Temperatur, Luftfeuchtigkeit und Helligkeit Anwendung. In parallel zu den Fängen laufenden Klimameßserien soll das Standortklima registriert werden, so daß die in den Präferenzversuchen ermittelten Klimaansprüche der Carabiden und das Standortklima gegenübergestellt werden können.

Die Frage nach der Verteilung der Carabidenaktivität wird im zweiten Teil der Arbeit gestellt. Für den fennoskandischen Raum liegen in den Arbeiten von LINDROTH (1949) und LARSSON (1939) Untersuchungen über die jahreszeitliche Aktivitätsverteilung vor. Die Phänologie einiger Arten beschrieben GEILER (1956), v. d. DRIFT (1959), SKUHRAVY (1958, 1959) und GRÜM (1959). Gleiche Untersuchungen sollen sich bei häufigen Carabidenarten im vorliegenden Untersuchungsgebiet über einige Jahre erstrecken, um die Abhängigkeit der Aktivitätsverteilung vom Klimaverlauf beobachten zu können. Darüber hinaus ist der Aktivitätsverlauf innerhalb einzelner Witterungsperioden zu ermitteln. Die von SCHERNEY (1955), WILLIAMS (1959 b) und KIRCHNER (1964) gemachten Beobachtungen zur tageszeitlichen Aktivitätsrhythmik gilt es, in Freilandversuchen zu überprüfen und zu erweitern. Hierbei stellt sich die Frage nach den aktivitätsbestimmenden Faktoren. Eine Lösung dieser Frage soll ebenfalls durch Gegenüberstellung der in den Präferenzversuchen ermittelten Klimaansprüche der einzelnen Carabidenarten und der zur Zeit ihrer Aktivität registrierten Klimadaten versucht werden. Freilandversuche zur Richtungswahl sollen schließlich über die Orientierung der Carabiden Aufschluß geben.

Folgende Fragen hat also diese Arbeit zu klären:

1. Gibt es eine spezifische Carabidenfauna der nach Untergrund, Höhenlage, Exposition und Vegetation unterschiedenen Waldstandorte?
2. Läßt sich diese Carabidenverteilung durch die in Präferenzversuchen ermittelten Klimaansprüche der einzelnen Arten erklären?
3. Wie verteilt sich die Aktivität der Carabiden auf die Jahres- und Tageszeiten sowie auf verschiedene Witterungsperioden?
4. Welches sind die aktivitätsbestimmenden Faktoren?

Meinem hochverehrten Lehrer,

Herrn Professor Dr. O. Kuhn, danke ich für die großzügige Unterstützung und reiche Förderung meiner Arbeit.

Herrn Dozenten Dr. H. U. Thiele bin ich für sein entgegenkommendes Interesse und zahlreiche Anregungen zu großem Dank verpflichtet.

DAS UNTERSUCHUNGSGEBIET

Geographie und Geologie

Innerhalb der orographisch wie geologisch geschlossenen Raumeinheit des Süderberglandes bildet das Westsauerland nach MÜLLER-WILLE (1951) ein „biologisch-ökologisches Landschaftsgebiet“, das sich durch deutliche Grenzen von den Nachbarlandschaften abhebt. Die Wasserscheide der Ruhr trennt es im Norden vom Emscherland und dem Hellweg, die der Lenne im Osten vom Kernsauerland. Im Westen bilden die Ennepe und die Wasserscheide zwischen Volme und Wupper die Grenzen, während im Süden das Ebbe-Gebirge das Westsauerland vom Südsauerland trennt.

An Hand der absoluten Höhenlage unterscheiden wir eine Unterstufe, die alle Gebiete unter 300 m Meereshöhe umfaßt, und eine Oberstufe zwischen 300 und 600 m über NN. Von Norden nach Süden steigt das Gebiet gleichmäßig an, von der Ruhrsenke im 80 m-Niveau bis zum 600 m hohen Ebbekamm, dessen höchste Erhebung die Nordhelle (663 m) ist.

Geologisch betrachtet liegt das Westsauerland am Nordrand des rheinischen Schildes und besteht zum größten Teil aus devonisch-karbonischen Sedimenten, die in der variskischen Ära aufgefaltet und seither abgetragen wurden. Dabei räumten die erodierenden Kräfte Gebiete aus mildem Tonschiefer zu Senken aus, während Grauwackenbänke langsamer verwitterten und heute als Kämme und Rücken das Relief bestimmen.

Aus den Barriereriffen des mitteldevonischen Meeres wurden Massenkalksteine, die vom Neandertal bis Brilon reichend das Ennepetal und den Raum von Hohenlimburg und Letmathe durchziehen.

Makroklima

Das Süderbergland gehört zum kühlgemäßigten Klimagürtel der sommergrünen Laubwälder. In stärkerem Maße, als es der Küstenentfernung zu entnehmen ist, wird das Klima atlantisch bestimmt. Bei der vorwiegend östlichen Zugrichtung der zyklonalen Windsysteme kommt es in unserem Gebiet zu einem raschen Wechsel zwischen kühlen und warmen Perioden, die jeweils von Niederschlägen begleitet sind. Das Westsauerland liegt im Luvüberhang der Wasserscheide zwischen Wupper und Volme. Die jährliche Niederschlagsmenge übersteigt überall 900 mm und liegt im Bereich des Ebbegebirges um 1 300 mm; sie verteilt sich verhältnismäßig gleichmäßig auf die einzelnen Monate. So wird in unserem Gebiet die örtliche Niederschlagsmenge mehr durch die Exposition der einzelnen Gebirgszüge gegen die vornehmlich aus Westen und Südwesten kommenden Regenwinde bedingt als durch die absolute Höhenlage. Diese bestimmt hingegen die thermische Gliederung unseres Raumes in ein gemäßigt mildes Unterland und ein rauheres Oberland. Der Temperaturgradient für das Jahr beträgt $0,6^{\circ}$ je 100 m, der mittlere Anstieg der Niederschläge 70—80 mm je 100 m. Ein Vergleich der Klimawerte des Jahres 1960, in dem Vergleichsfänge zwischen dem Ebbegebirge und dem Hagener Raum durchgeführt wurden, soll zeigen, daß der Temperaturunterschied orographisch, die Niederschlagsdifferenz aber auch expositionell bedingt ist.

		Jahresdurchschnitts- temperatur in °C	Jahressumme der Niederschläge in mm
Hagen	110 m	9,8	1079
Lüdenscheid	443 m	8,0	1441

Eine größere Aussagekraft besitzen die langjährigen Mittelwerte. Diese liegen für unser Gebiet nur von den meteorologischen Stationen Lüdenscheid und Iserlohn vor. Da die Fanggebiete im Ebbe- und Hagener Raum in gleichem Maß montaner gelegen sind und ein rauheres Klima als beide Stationen aufweisen, erscheint der Vergleich der Stationswerte für das Makroklima im Untersuchungsgebiet repräsentativ.

Monats- und Jahresmittel der Lufttemperatur (°C) 1937—1960

J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	ϕ
Iserlohn												
0,5	1,1	4,5	8,2	12,1	15,2	16,9	16,4	13,7	9,4	5,3	2,2	8,8
Lüdenscheid												
—0,5	0,0	3,6	7,2	11,6	14,6	16,0	15,7	13,0	8,3	3,9	0,8	7,8

Mittlere Monats- und Jahressummen des Niederschlages (mm) 1891—1930

J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Σ
Iserlohn												
71	60	60	62	64	80	93	88	74	73	62	74	861
Lüdenscheid												
113	92	93	81	80	92	112	107	89	108	102	134	1203

Böden und Waldvegetation

Die im Sauerland vorherrschenden Tonschiefer und Grauwacken verwittern zu „mäßig entwickelten basenarmen Braunerden“ (TASCHENMACHER 1955). Auf diesen Böden stockten, wie die pollenanalytischen Untersuchungen von BUDDE (1939) zeigten, in der Zeit zwischen 500 v. Chr. und 100 n. Chr. artenarme Rotbuchenwälder, die nur in den Quellbezirken von Mooren und Birkenbrüchen, in den Bachtälern von Erlenbrüchen und in den Flußtälern von Auwäldern unterbrochen waren. Zu einer Degradierung der Böden kam es trotz der großen Niederschläge in jener Zeit nicht. Durch den Eingriff des Menschen (Rodung, Waldweide, Streuentnahme) wurden die ausschlagfreudigen Eichen und Birken einseitig bevorzugt. Es entstanden die Eichen-Birkenwälder, die unter ihrer Drahtschmiele- und Heidelbeerkrautschicht ebenso Rohhumus entstehen ließen wie die in ihren Lichtungen sich ausbreitenden Calluna-Heiden. Aus den einstigen basenarmen Braunerden wurden so „verborgen podsolige“ (TASCHENMACHER 1955) und podsolige Braunerdeböden, noch ehe die Fichtenaufforstung begann, die diesen Vorgang weiter beschleunigte.

Der Massenkalk im Raume Hohenlimburg und Letmathe verwitterte in Hanglage zu Mullrendzina, die artenreichen Buchenwäldern Entfaltungsmöglichkeiten gab. Sie blieben, wenn auch durch menschlichen Eingriff verarmt, erhalten.

Im Ober- und Unterland finden wir heute neben Resten der ursprünglichen artenarmen Rotbuchenwälder den Eichen-Birkenniederwald und die von der Forstwirtschaft intensiv genutzten Fichtenbestände. Auf den Terrassen der Lenne und Ruhr stehen vereinzelt frische Eichen-Hainbuchenwälder.

Diese Waldgesellschaften sind nach BUDDE & BROCKHAUS (1954) pflanzensoziologisch einzustufen als:

Artenreiche Rotbuchenwälder

1. Krautreicher Rotbuchenwald
(Fagetum allietosum ursinae Tx. 1937)
Mercurialis perennis-Fazies
Sanicula europaea-Fazies
2. Grasreicher Rotbuchenwald
(Fagetum elymetosum Tx. 1937)
Melica uniflora-Fazies

Artenarme Rotbuchenwälder

1. Eichenfarnreicher Rotbuchenwald
(Fagetum typicum Dryopteris linnaeana-Variante
BÜKER 1941)
2. Waldschwingelreicher Rotbuchenwald
(Fagetum festuceto — dryopteridetosum montanae
BÜKER 1941)
3. Hainsimsenreicher Rotbuchenwald
(*Fagus silvatica* — *Luzula nemorosa*-Ass. MEUSEL)

Eichen-Hainbuchenwald (*Querceto-Carpinetum*)

Eichen-Birkenwald (*Querceto sessiliflorae-Betuletum*)

nach Bodenfrische unterteilt in:

1. *Querceto-Betuletum typicum*
2. *Querceto-Betuletum ilicetosum*

Dem Eichen-Birkenwald sind auch die Fichtenforste pflanzensoziologisch zuzurechnen.

Im Anhang werden alle Bestände in ihrer pflanzensoziologischen Zugehörigkeit im einzelnen charakterisiert. Im Verlauf der Arbeit seien die 5 Pflanzengesellschaften abgekürzt bezeichnet als:

1. Buchenwald auf Kalk
2. Buchenwald auf Sandstein
3. Eichen-Hainbuchenwald
4. Eichen-Birkenwald
5. Fichtenwald

Beim Fichtenwald bezogen wir alle Entwicklungsstadien in die Untersuchungen mit ein, so daß Fichten-Schonungen verschiedener Altersstufen und Fichten-Kahlschläge unter dem Begriff der Waldgesellschaften mit erfaßt wurden.

Den Kurzbezeichnungen

5 a Fichten-Schonung

5 b Fichten-Kahlschlag

entsprechen nach Runge (1961) folgende Kahlschlag-Gesellschaften:

1. Fingerhut-Schlaggesellschaft
Digitalis purpurea-Epilobium angustifolium-Ass.
(CHOUARD 1925) SCHWICKERATH em. Tx. 1950
2. Weidenröschen-Waldgreiskraut-Schlaggesellschaft
Epilobium angustifolium-Senecio silvaticus-Ass.
Tx. 1937 em. 1950
3. Hainkreuzkraut — Traubenholunder-Gesellschaft
Senecio nemorensis-Sambucus racemosa-Ass.
NOIRFALISE 1949.
4. Tollkirschen-Schlaggesellschaft
Atropetum belladonnae (Br.-Bl. 1930)
Tx. 1931 em. 1950
5. Waldkletten-Schlaggesellschaft
Arctietum nemorosi Tx. (1931) 1950.
6. *Sambucus racemosa-Rubus rudis*-Ass.
Tx. et NEUMANN 1950

Fichten-Schonungen und -Kahlschläge werden in dieser Untersuchung unter dem Begriff „Lichtungen“ zusammengefaßt. Alle anderen oben genannten Gesellschaften werden ihnen als Waldbestände gegenübergestellt.

UNTERSUCHUNGSMETHODEN

Formalinfallenfang

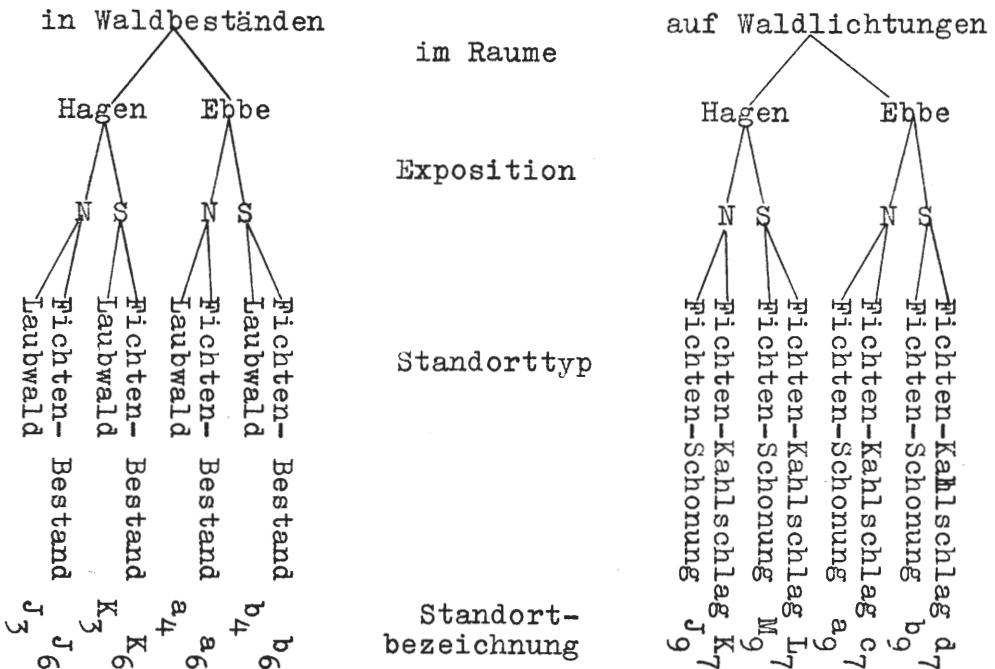
Die seit einigen Jahren von vielen Ökologen angewandte Formalin-Fallenfangmethode ermöglicht eine objektive Registrierung der Carabidenfauna. Sie geht auf die BARBER-Falle (BARBER 1931) zurück und wurde von STAMMER (1949) und HEYDEMANN (1956) eingehend beschrieben.

Die angewandten Formalinfallen hatten eine Tiefe von 10 cm und eine Öffnungsweite von 7 cm. Eine 4 %ige Formalinlösung diente als Fangflüssigkeit, deren Oberflächenspannung durch ein Netzmittel herabgesetzt wurde. Zum Schutz gegen Regen schirmte ein kräftiges Blechdach (20 × 20 cm) die Falle ab. Es war mit Anthropin gegen Wild verwittert und trug zur Tarnung eine Erdschicht. Da die Fallen in niederschlagsreichen Bergwaldungen zum Einsatz kamen, mußten sie besonders sorgfältig in den Boden einmodelliert werden.

Fallenanordnung

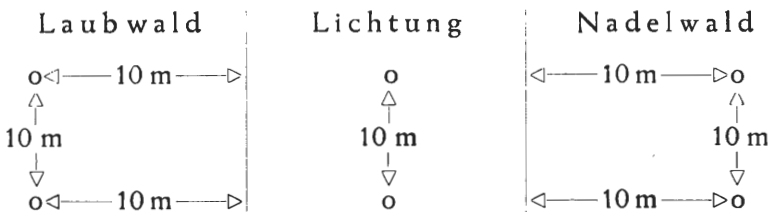
Die Fallen wurden gemäß einem dichotomen Schema so gesetzt, daß sich möglichst viele Vergleichsmöglichkeiten aus den Fangergebnissen einer Serie ergaben.

Carabidenfänge



Durch entsprechende Zusammenfassung der einander zugeordneten Fallen läßt sich somit die Carabidenbesiedlung in Waldbeständen und Lichtungen, in verschiedenen Vegetationstypen, verschiedener Höhen- und Hanglage vergleichen.

Bei den Vergleichsfängen für die beiden Höhenstufen Hagen und Ebbegebirge wurden alle Hagener Fänge am Buscher Berg (Abb. 1) durchgeführt, der als Grauwackenhärtlins gleiche Streichrichtung, ähnliche Bodenstruktur und Vegetation aufweist wie das Ebbegebirge. Jeweils aber wurden Standorte gewählt, an denen Laubwald- und Nadelwaldparzellen durch eine Lichtung voneinander getrennt waren, so daß sich folgendes Aufstellschema der einzelnen Fallen- gruppen ergab:



Dabei setzten wir in jedem Biotop, um Totalausfälle zu vermeiden, Doppelfallen ein, zu denen an Standorten mit starker Hangneigung (Gefahr des

					Buchen- wald auf Kalk	Buchen- wald auf Sand- stein	Eichen- Hain- buchen- wald	Eichen- Birken- wald	Fichtenbestand auf		Fichtenschonung auf		Fichten- kahl- schlag	n
									Kalk	Sand- stein	Kalk	Sand- stein		
<i>Cicindela campestris</i> L.	—	f	F*	G 3	—	—	—	—	—	—	—	—	100	3
<i>Cychnus attenuatus</i> F.	m	—	H*	G 2	—	38,5	—	30,7	—	7,7	—	23,1	—	22
<i>Carabus arcensis</i> HBST.	—	—	F	G 2	7,2	—	—	22,9	4,8	1,2	15,6	40,5	7,8	283
<i>Carabus granulatus</i> L.	—	—	F	G 2	2,4	—	7,3	2,4	41,5	2,4	36,7	7,3	—	38
<i>Carabus cancellatus</i> ILL.	—	—	F	G 1	4,8	—	—	9,6	—	—	85,6	—	—	32
<i>Carabus auratus</i> L.	—	—	F	G 1	7,9	—	—	—	—	—	92,1	—	—	12
<i>Carabus nemoralis</i> MÜLL.	—	—	F	G 1	14,4	2,9	25,4	5,6	12,8	5,6	14,4	11,2	7,7	994
<i>Carabus problematicus</i> THOMS.	—	—	O	G 1	16,5	27,1	5,6	13,5	8,1	10,9	1,2	3,2	13,9	1 149
<i>Carabus purpurascens</i> F.	—	—	H	G 1	11,2	1,6	—	—	86,6	—	0,6	—	—	162
<i>Carabus coriaceus</i> L.	—	—	H	G 1	26,7	5,1	0,8	3,1	19,6	1,2	22,0	5,8	15,7	309
<i>Carabus auronitens</i> F.	m	—	F*	G 1	10,7	—	—	35,7	—	17,9	—	35,7	—	10
<i>Calosoma inquisitor</i> L.	—	f	F	G 1	—	—	100	—	—	—	—	—	—	1
<i>Leistus rufomarginatus</i> DFT.	—	—	H	G 4	—	—	—	—	—	—	100	—	—	2
<i>Leistus rufescens</i> F.	—	—	H	G 4	—	—	—	—	—	—	—	100	—	1
<i>Leistus ferrugineus</i> L.	—	—	H	G 4	—	—	—	—	—	—	—	39,5	60,5	4
<i>Nebria brevicollis</i> F.	—	f	H	G 3	33,0	5,0	45,0	—	—	9,0	7,0	1,0	—	119
<i>Notiophilus palustris</i> DFT.	—	—	F	G 4	—	—	12,8	—	—	—	56,0	7,1	24,1	16
<i>Notiophilus biguttatus</i> F.	—	—	F	G 4	1,6	—	—	5,4	—	18,8	10,8	7,0	56,4	43
<i>Elaphrus cupreus</i> DFT.	—	f	F	G 4	—	—	—	—	—	—	100	—	—	2
<i>Lorocera pilicornis</i> F.	—	f	F	G 4	8,5	—	—	—	—	—	—	91,5	—	5
<i>Dyschirius globosus</i> HBST.	—	—	F	G 4	—	—	—	—	—	—	—	—	100	1
<i>Bembidion lampros</i> HBST.	—	—	F	G 4	—	—	—	13,9	—	—	16,2	20,9	49,0	54
<i>Bembidion properans</i> STEPH.	—	—	F	G 4	13,0	—	—	87,0	—	—	—	—	—	6
<i>Trechus secalis</i> PAYK.	—	—	H	G 4	—	—	—	15,4	—	9,6	—	17,3	57,7	6
<i>Trechus quadristriatus</i> SCHRK.	—	f	H	G 4	11,5	15,3	9,6	5,7	—	7,6	23,0	8,2	19,1	70
<i>Patrobus atrorufus</i> STROEM.	—	—	H	G 4	—	100	—	—	—	—	—	—	—	1
<i>Badister bipustulatus</i> F.	—	f	F	G 4	—	—	—	—	—	—	100	—	—	1
<i>Badister sodalis</i> DFT.	—	—	F	G 4	—	—	—	—	—	—	100	—	—	1
<i>Harpalus latus</i> L.	—	f	H	G 4	22,2	—	—	—	—	—	44,5	33,3	—	5
<i>Harpalus quadripunctatus</i> DEJ.	m	—	F	G 3	20,0	—	—	5,0	13,3	—	35,0	22,5	17,5	67
<i>Harpalus serripes</i> QUENS.	—	f	F	G 4	—	—	—	83,3	—	—	16,7	—	—	5
<i>Trichotichnus laevicollis</i> DFT.	m	—	H*	G 4	18,3	9,9	24,3	11,4	—	6,9	13,1	10,8	5,3	179
<i>Bradycellus verbasci</i> DFT.	—	f	H	H 4	—	5,5	—	5,5	—	—	5,5	8,5	75,0	34
<i>Bradycellus harpalinus</i> SERV.	—	—	H	G 4	—	—	—	—	—	—	—	11,4	88,6	7
<i>Bradycellus csikii</i> LACZO.	—	—	H	G 4	—	—	—	—	—	—	—	100	—	1
<i>Anisodactylus binotatus</i> F.	—	f	F	G 3	—	—	—	—	—	—	100	—	—	1
<i>Amara plebeja</i> GYLL.	—	f	F	G 4	—	—	—	—	71,3	—	27,2	1,5	—	33
<i>Amara similata</i> GYLL.	—	f	F	G 4	—	—	—	14,6	—	—	—	42,7	42,7	10

<i>Amara convexior</i> STEPH.	—	f	F	G 4	—	—	—	21,8	—	—	13,1	65,1	—	18
<i>Amara ovata</i> F.	—	f	F	G 4	—	—	—	—	—	—	100	—	—	2
<i>Amara communis</i> PANZ.	—	f	F	G 4	—	—	—	12,2	—	—	14,6	48,8	24,4	14
<i>Amara lunicollis</i> SCHIÖDTE	—	f	F	G 4	—	—	—	—	—	—	21,7	7,1	71,2	19
<i>Amara aenea</i> DEG.	—	f	F	G 4	—	—	—	—	—	—	—	—	100	5
<i>Amara familiaris</i> DFT.	—	f	F	G 4	—	—	—	—	—	—	—	100	—	2
<i>Amara cursitans</i> ZIMM.	m	f	H	G 4	—	—	—	—	—	5,4	—	16,2	78,4	38
<i>Amara praetermissa</i> SAHLB.	—	f	H	G 4	—	—	—	—	—	—	—	60,0	40,0	8
<i>Stomis pumicatus</i> PANZ.	—	—	F	G 4	—	—	—	—	—	—	100	—	—	7
<i>Pterostichus cupreus</i> L.	—	f	F	G 3	—	—	—	—	—	—	100	—	—	3
<i>Pterostichus coerulescens</i> L.	—	f	F	G 3	—	—	3,9	6,5	—	—	61,0	19,5	9,1	126
<i>Pterostichus strenuus</i> PANZ.	—	—	F	G 4	20,4	—	—	—	—	—	61,3	18,3	—	9
<i>Pterostichus vernalis</i> F.	—	—	F	G 4	—	—	—	—	—	—	100	—	—	1
<i>Pterostichus nigrita</i> F.	—	f	F	G 4	100	—	—	—	—	—	—	—	—	1
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> F.	—	—	H*	G 3	8,5	16,8	39,6	15,2	0,9	6,2	1,3	4,1	7,4	1011
<i>Pterostichus angustatus</i> DFT.	—	—	H	G 4	—	—	—	—	—	—	—	100	—	14
<i>Pterostichus niger</i> SCHALL.	—	f	H	G 2	6,4	0,5	0,6	21,9	39,7	0,9	13,4	9,9	6,7	301
<i>Pterostichus vulgaris</i> L.	—	—	H	G 2	17,8	8,0	23,2	1,8	—	—	49,2	—	—	154
<i>Pterostichus melas</i> CREUTZ.	m	—	G 2	—	—	—	—	100	—	—	—	—	—	1
<i>Pterostichus madidus</i> F.	—	—	H*	G 3	87,2	—	—	0,2	6,4	—	6,2	—	—	811
<i>Pterostichus aethiops</i> PANZ.	m	—	G 3	—	—	—	—	100	—	—	—	—	—	1
<i>Pterostichus metallicus</i> F.	m	—	F*	G 3	8,5	72,9	—	5,5	—	5,8	0,4	3,0	5,9	934
<i>Pterostichus cristatus</i> DUF.	m	—	H	G 3	32,6	12,2	42,6	6,1	—	2,2	3,2	1,1	—	359
<i>Abax ater</i> VILL.	—	—	O	G 2	23,6	9,3	23,1	19,4	3,4	6,1	7,1	5,4	2,6	10493
<i>Abax parallelus</i> DFT.	m	—	F*	G 2	14,1	3,8	47,8	5,2	15,6	0,8	9,1	0,6	3,0	555
<i>Abax ovalis</i> DFT.	m	—	F*	G 3	45,1	27,7	—	17,4	—	1,7	6,1	0,3	1,7	172
<i>Molops elatus</i> F.	m	—	F*	G 2	38,1	1,7	—	13,6	—	0,8	42,4	2,6	0,8	192
<i>Molops piceus</i> PANZ.	m	—	F*	G 3	73,6	1,1	—	—	—	—	25,3	—	—	151
<i>Calathus piceus</i> MRSH.	—	—	H	G 3	—	—	—	—	—	—	100	—	—	2
<i>Calathus micropterus</i> DFT.	m	—	H	G 4	—	—	—	—	—	—	100	—	—	1
<i>Synuchus nivalis</i> PANZ.	—	—	F	G 4	—	—	100	—	—	—	—	—	—	2
<i>Agonum sexpunctatum</i> L.	—	—	F	G 4	—	—	—	—	—	—	100	—	—	3
<i>Agonum Mülleri</i> HBST.	—	—	F	G 4	—	—	—	—	—	—	76,8	23,2	—	10
<i>Agonum assimile</i> PAYK.	—	—	F	G 3	—	—	10,7	—	89,3	—	—	—	—	5
<i>Agonum ruficorne</i> GZE.	—	—	F	G 4	—	—	—	—	—	—	100	—	—	2
<i>Agonum fuliginosum</i> PANZ.	—	—	F	G 4	—	—	—	—	—	—	100	—	—	3
<i>Dromius fenestratus</i> F.	—	f	H	G 4	—	—	—	—	100	—	—	—	—	1

Gebrauchte Abkürzungen:

m = montane Art (HORION 1951)
F = Frühlingstier (LARSSON 1939)
C = Carabiden mit instabilen Überwinterungsverhältnissen (LINDROTH 1949)
G 1 = Größe > 20 mm
G 3 = Größe 10—15 mm
Zahlenwerte unter n = Anzahl gefangener Carabiden

f = bewiesen flugfähige Art (LINDROTH 1949)
H = Herbsttier (LARSSON 1939)
* = Fortpflanzungstypus nach eigenen Beobachtungen ergänzt
G 2 = Größe 15—20 mm
G 4 = Größe > 10 mm
Zahlenwerte in den Standortrubriken = prozentualer Anteil am Gesamtumfang



Abb. 1

Luftaufnahme des Fanggebietes „Büscher-Berg“ M Bl 4610 Hagen, Befliegung vom 30. VI. 1959
Fangserien des Großraumfanges 1960 durch Signa gekennzeichnet (Bedeutung s. Anhang)
Fangserie des Kleinraumfanges 1961 im weißumrandeten Areal

Überlaufens bei Regen) und im Buchenwald (Gefahr der Laubverwehung) eine Reservefalle kam.

Da auch die Aktivitätsverteilung im Jahreslauf ermittelt werden sollte, waren die meisten Fangserien während der ganzen Carabiden-Aktivitäts-Periode von März bis Oktober exponiert. So ergab sich als Vergleichseinheit 14 Fallenmonate = 14 FM (= 2 Fallen bei 7maliger monatlicher Leerung). Beim Vergleich der Beteiligung einer Art am Gesamtfang wurde 1 FM als Basis gewählt (Tab. 1, 4, 5).

Alle Carabidenfänge in Formalinfallen sind in der Urliste zusammengefaßt. Auf sie gehen alle Tabellen und graphischen Darstellungen zurück.* Die in ihnen gebrauchten Standortbezeichnungen bestehen aus einem Großbuchstaben (der einen Standort im Raume Hagen, Hohenlimburg, Altena und im Hönnetal bezeichnet) oder einem Kleinbuchstaben (für Standorte im Ebbegebirge) und einer Zahl als Index.

Aus der Standortcharakteristik im Anhang der Arbeit ist die Beschreibung der durch die Buchstaben symbolisierten Einzelstandorte zu entnehmen.

Die Indizes haben folgende Bedeutung:

- 1 = Buchen-Bestand auf Kalk
- 2 = Eichen-Hainbuchen-Bestand
- 3 = Buchen-Bestand auf Sandstein
- 4 = Eichen-Birken-Bestand
- 5 = Fichten-Bestand auf Kalk
- 6 = Fichten-Bestand auf Sandstein
- 7 = Fichten-Kahlschlag
- 8 = Fichten-Schonung auf Kalk
- 9 = Fichten-Schonung auf Sandstein
- 10 = Fichten-Schonung mit Birkenschild
- 11 = Birken-Hasel-Niederwald
- 12 = Laubholz-Schonung
- 0 = Weymouthkiefer-Bestand

Ihre Stellung gibt das Fangjahr an:

$$\begin{array}{ll} A_1 = 1959 & A1 = 1961 \\ A_{\bar{1}} = 1960 & A^1 = 1962 \end{array}$$

Lebendfang

Zur Klärung der Frage nach der tageszeitlichen Aktivität und der Aktivitätsabhängigkeit vom Witterungsverlauf wurden Lebendfänge in je 100—300 Fallen durchgeführt. Die Fallen waren hierbei in Abständen von 2—5 m in Reihen so angeordnet, daß ein quadratisches Fallennetz ein abgezauntes Waldareal gleichmäßig erfaßte. Je nach der Aufgabenstellung wurden in Abständen von einer Stunde bis zu einer Woche die Fallen geleert. Zur Ermittlung der Nachtaktivität suchten wir bei stündlicher Kontrolle die Störung durch den Einsatz von vielen Helfern auf eine Zeit von 5 Minuten zu beschränken. Gleichzeitig durchgeführte mikroklimatische Messungen brachten hierbei Ergänzungen zu den durch Formalinfallenfang ermittelten Befunden. Die gefangenen Carabiden wurden in Freiland- und Laboratoriumsversuchen auf ihr Präferenzverhalten hin untersucht.

Fangzeiträume

Die Fangperioden verteilen sich, wie die folgende Aufstellung zeigt, auf die Jahre 1959—1962.

* Die Urliste und die größeren zusammenfassenden Tabellen (die in der Form von Tab. 2 und 3 für alle möglichen Standortgruppierungen erstellt wurden) sind im Zoologischen Institut der Universität Köln hinterlegt.

Formalinfang Zeitraum	Standorte	Zahl der Fällen	Zahl der Leerungen	FM
1959				
1. 8.— 2. 9.	G K	20	3	60
2. 9.— 2. 11.	E F H I J R S T	71	2	152
1960	Großraumfang			
1. 3.— 2. 10.	H L M N P R	29	7	203
1. 4.— 3. 11.	A B C D J K O Q a b c d e f	70	7	490
1961				
12. 3.—30. 7.	W X g h	24	6	96
1. 4.— 1. 11.	A B H U	21	7	147
5. 5.— 7. 7.	V Kleinraumfang	94	2	188
15. 8.—15. 9.	i j k	30	1	30
1962				
1. 4.— 1. 11.	A B	8	7	56
1. 4.— 1. 11.	H	5	4	20
7. 8.— 7. 9.	i j k	40	1	40

Durch Einhaltung einer regelmäßigen Reihenfolge der Fallenkontrollen wurde für eine gleiche Expositionszeit aller Fallen Sorge getragen.

Lebendfang 1960	Standort	Zahl der Fällen	Kontrolle und Aufgaben- stellung
14. 5.—29. 5.	S ₁₀	100 mit Köder	täglich; Materialbeschaffung für Präferenzversuche
6. 6.—12. 6.	T ₁	100 mit Köder	w. o.
28. 7.—3. 8.	H ₂	100 ohne Köder	2 Tage und Nächte stündlich, danach SU + SA Aktivitätsrhythmik
LF 1) 18. 5.—29. 5.	H ₂	150 „ „	2 Tage und Nächte stündlich, danach SU + SA; Aktivitätsrhythmik
LF 2) 31. 5.—14. 6.	H ₂	150 „ „	w. o.
1961			
LF 3) 14. 8.—26. 11.	B ₁	100 „ „	wöchentlich; Carabidenakti- vität und Witterungsverlauf
LF 4) 5. 9.—11. 9.	T ₁	100 „ „	2 Tage und Nächte alle 4 Stunden, danach SA + SU; Aktivitätsrhythmik

Lebendfang 1962	Standort	Zahl der Fallen	Kontrolle und Aufgaben- stellung
LF 5) 6.4.—22.5.	B ₁	50 ohne Köder	alle 3 Tage; Carabidenakti- vität und Witterungsverlauf
LF 6) 29.5.—6.6.	H ₂	300 „ „	2. und 5. Nacht stündlich, ansonsten SA + SU; Aktivitätsrhythmik
LF 7) 27.7.—5.8.	Deerth	250 „ „	2. Nacht stündlich, ansonsten SU + 24 Uhr + SA; Aktivitätsrhythmik
LF 8) 4.9.—15.9.	Deerth	250 „ „	1. Nacht stündlich, danach SA + SU; Aktivitätsrhythmik

Methode der Klimamessung

Aufgabe der Klimamessungen war es, die unterschiedlichen Klimabedingungen in der bodennahen Luftschicht am Fangort zu ermitteln.

An den Standorten H, J, O, S, V; a(Abb.3), b(Abb. 4), c(Abb. 5), e und während der Lebendfangserien LF 1, LF 2, LF 6, LF 7 und LF 8 wurden Mikroklima-messungen durchgeführt.

Folgende Geräte kamen hierbei zum Einsatz:

Temperaturmessungen wurden mit Thermographen der Firma Lufft durchgeführt, die durch Schutzdächer abgeschirmt waren. Zur Ermittlung des Temperaturganges eines Tages (V) und einzelner Fangnächte (LF 1, LF 6, LF 7, LF 8) fanden $\frac{1}{10}^{\circ}$ Thermometer Verwendung, die gegen Ein- und Ausstrahlung durch eine Aluminiumfolie geschützt waren. Zur Ermittlung langfristiger Temperaturmittelwerte wurde die PALLMANN-Methode, wie sie auf Seite 42 beschrieben ist, benutzt.

Messungen der relativen Luftfeuchtigkeit erfolgten mit Hilfe von Hygrometern und Hygrographen der Firma Lufft (die Hygrographen waren in gleicher Weise wie die Thermographen abgeschirmt). Im Bereich des Kleinraumfanges (V) wurden die Feuchtigkeitswerte der einzelnen Standorte mit dem Aßmann'schen Aspirationspsychrometer der Firma Lambrecht ermittelt.

Helligkeitsmessungen fanden mit Hilfe eines Luxmeters der Firma Lange statt (Meßbereich 1—100 000 Lux). Zur Ermittlung der Horisonthelligkeit wurde es durch einen Tubus abgeschirmt.

Determination

Das im Verlauf der Untersuchungszeit angefallene Carabidenmaterial von 1482 Fallenmonaten = 23 582 Individuen wurde an Hand der Bestimmungswerke KUHNT (1911), REITTER (1908) und MROZEK-DAHL (1928) wie der Sammlung von K. RÜSCHKAMP determiniert. Für die Bestimmung eines großen Teils der Amara-Arten bin ich Herrn Dr. E. GERSDORF zu großem Dank verpflichtet. Gleicher Dank gilt Herrn KLAUS KOCH, der mir bei der Bestimmung schwieriger Harpalini half und meine Determinationen überprüfte.

Bei der Auswertung der Fänge gebrauchte Begriffe

Die Fallenfangergebnisse hängen außer von der absoluten Häufigkeit auch von der Aktivität der gefangenen Arten ab. Die Fangzahlen pro Falleneinheit stellen also die Aktivitätsabundanz im Sinne von HEYDEMANN (1953) dar.

Unter Aktivitätsdominanz verstehen wir den prozentualen Anteil der einzelnen Arten an der Gesamtaktivität.

Zur Charakterisierung eines Faunenbildes gruppieren wir die Arten in folgende „Dominanzklassen“ (nach TISCHLER 1949, in gleicher Abwandlung wie KIRCHNER 1960 und LEHMANN 1962):

Dominanten: = Arten, die mehr als 5 % aller Individuen umfassen

Subdominanten = Arten, die 1—5 % aller Individuen umfassen

Rezedenten = Arten, die 0,5—1 % aller Individuen umfassen

Subrezedenten = Arten, die weniger als 0,5 % aller Individuen umfassen.

Wo in folgendem von Abundanz und Dominanz gesprochen wird, ist stets die Aktivitätsdominanz und Aktivitätsabundanz gemeint.

Zur ökologischen Beurteilung der Carabidenfauna einzelner Standorte ist schließlich noch der Anteil an Frühlings- und Herbsttieren (LARSSON 1939) wie an montanen und flugfähigen Arten von großer Bedeutung. Es seien diese Begriffe wie folgt definiert:

Frühlingstiere = Carabidenarten mit Frühlingsfortpflanzung, Sommerlarven und Imagoüberwinterung

Herbsttiere = Carabidenarten mit Herbstfortpflanzung und Larvenüberwinterung

Einen Überblick über die Zugehörigkeit der im Untersuchungsgebiet gefangenen Carabidae zu den LARSSON'schen Fortpflanzungstypen gibt Tabelle 1. Nach LINDROTH (1949) sind aber bei einer Reihe von Carabiden mit „instabilen Überwinterungsverhältnissen“ beide Fortpflanzungsweisen beobachtet worden.

Wir setzen diese Arten mit der Bezeichnung O den Frühlingstieren F und den Herbsttieren H in den Tabellen in der Reihenfolge F — O — H gegenüber.

Als montane Carabiden bezeichnen wir die von HORION in seinem „Verzeichnis der Käfer Mitteleuropas 1951“ als „montan“ und „montan-alpin“ herausgestellten Arten.

Als flugfähige Carabiden sehen wir nur die von LINDROTH (1949) als „beweislich flugfähige Arten“ charakterisierten Spezies an.

Mit diesen Maßstäben wird in den folgenden Abschnitten die Carabidenverteilung an Standorten verschiedener edaphischer, orographischer und vegetationskundlicher Situation betrachtet.

Verteilung der Carabiden in Waldgesellschaften und Standortklima

I. Standort und Carabidenfauna (Großräumige Verteilung)

Zusammenhänge zwischen Carabidenfauna und Untergrund

Im Untersuchungsgebiet begegnen wir vorwiegend zwei Bodentypen, den basenreichen Rendzinaböden auf Kalk und den basenarmen Braunerdeböden.

Vergleichen wir die Carabidenfänge an vier benachbarten Buchenstandorten auf Massenkalk und devonischem Sandstein miteinander, so beobachten wir eine unterschiedliche Carabidenvergesellschaftung (Tabelle 2).

Zu weiteren Vergleichen fassen wir die quantitativen Charakteristika der Carabidenverteilung in den einzelnen Standortgruppen zu folgendem Schema zusammen:

	Arten- zahl	ϕ Individuen- zahl	Dominanzverteilung		Reihenfolge F—O—H
Buchenwald auf Kalk	25 (36)	409 (18)	D 2/71 R 2/1	SD 12/27 SR 9/1	20—67—13
Buchenwald auf Sandstein	15 (47)	286 (33)	D 4/89 R 3/2	SD 2/8 SR 6/1	35—59— 6

() = Anteil montaner Arten in ‰

(Hierbei bezeichnet in der Rubrik „Dominanzverteilung“ der Buchstabe die 4 Dominanzstufen, der Zähler die Zahl der Dominanten, Subdominanten... und der Nenner den prozentuellen Anteil der einzelnen Stufen an der Individuendichte)

Die Kalkbuchenwälder weisen eine Carabidenfauna mit größerer Arten- und Individuendichte auf; der Anteil montaner Arten ist in ihnen niedriger als in Buchenwäldern auf Sandstein. Viele Arten finden hier optimale Lebensbedingungen, zeigen doch 14 Spezies eine Aktivitätsdominanz von > 1 , wogegen in den Buchenwäldern auf basenarmen Böden 6 Arten gleiche Dominanzstufen erreichen. Carabiden mit Frühlingsfortpflanzung dominieren in den Buchenwäldern auf devonischem Sandstein.

Diese Feststellungen erfahren teilweise eine Bestätigung beim Vergleich von Fichten-Beständen und Fichten-Schonungen auf Massenkalk und Sandstein:

	Arten- zahl	ϕ Individuen- zahl	Dominanzverteilung		F—O—H
Fichten-Bestände auf Kalk	13 (8)	158 (7)	D 6/85 R 2/1	SD 5/14 SR 0/0	19 27 54
Fichten-Bestände auf Sandstein	11 (27)	146 (38)	D 6/93 R 2/1	SD 3/6 SR 0/0	73 18 9
	Arten- zahl	ϕ Individuen- zahl	Dominanzverteilung		F—O—H
Fichten-Schonung auf Kalk	33 (24)	199 (17)	D 4/59 R 5/3	SD 15/36 SR 9/2	32 44 24
Fichten-Schonung auf Sandstein	27 (26)	121 (5)	D 3/72 R 4/2	SD 11/23 SR 9/4	38 51 11

Deutlich zeichnet sich auf den basenarmen Standorten eine geringere Arten- und Individuendichte und ein Dominieren der Frühlingstiere ab.

Tabelle 2 Dominanzverhältnisse der Carabiden in Buchen-Beständen auf Kalk und devonischem Sandstein

Fangzeit: April—Oktober 1960 (Pro Standort 2 Fallen bei 7 Leerungen = 14 FM)

Buchen auf Kalk (Mittel von 4 Standorten) *			Buchen auf Sandstein (Mittel von 4 Standorten) **		
Arten	Individuenzahl	Häufigkeit in ‰	Arten	Individuenzahl	Häufigkeit in ‰
Dominanten			Dominanten		
1 <i>Abax ater</i>	270	66	1 <i>Abax ater</i>	155	54
2 <i>Pterostichus metallicus</i>	22	<u>5</u>	2 <i>Pterostichus metallicus</i>	69	24
		71 ‰	3 <i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	18	6
			4 <i>Carabus problematicus</i>	15	<u>5</u>
					89 ‰
Subdominanten			Subdominanten		
1 <i>Pterostichus madidus</i>	16	4	1 <i>Abax ovalis</i>	14	5
2 <i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	14	4	2 <i>Pterostichus cristatus</i>	8	<u>3</u>
3 <i>Molops piceus</i>	13	3			8 ‰
4 <i>Abax parallelus</i>	12	3			
5 <i>Carabus coriaceus</i>	8	2			
6 <i>Abax ovalis</i>	8	2			
7 <i>Molops elatus</i>	8	2			
8 <i>Pterostichus cristatus</i>	8	2			
9 <i>Carabus purpurascens</i>	7	2			
10 <i>Carabus problematicus</i>	6	1			
11 <i>Carabus nemoralis</i>	5	1			
12 <i>Pterostichus vulgaris</i>	4	<u>1</u>			
		27 ‰			
Rezedenten			Rezedenten		
1 <i>Trichotichnus laevicollis</i>	3	< 1	1 <i>Trechus quadristriatus</i>	2	< 1
2 <i>Harpalus quadripunctatus</i>	2	<u>< 1</u>	2 <i>Cychrus attenuatus</i>	2	< 1
		1 ‰	3 <i>Trichotichnus laevicollis</i>	1	<u>< 1</u>
					2 ‰
Subrezedenten			Subrezedenten		
9 Arten	3	1 ‰	6 Arten	2	1 ‰
Summa 25 Arten	—	409 Individuen	Summa 15 Arten	286 Individuen	

* Mittel aus Urliste A₁ B₁ C₁ D₁** Mittel aus Urliste J₃ K₃ L₃ f₃

Bei einer Gegenüberstellung aller Carabidenfänge auf basenreichen Standorten (A₁ — I₈) mit Fängen an einer entsprechenden Zahl von basenarmen Standorten (J₃ — U₉) ergeben sich folgende quantitative Charakteristika:

Standorte auf	Arten- zahl	∅ Individuen- zahl	Dominanzverteilung		Reihenfolge F — 0 — H
Rendzinaböden und Lößböden	58 (17)	329 (14)	D 4/73	SD 11/21	19—56—25
Braunerdeböden	48 (21)	170 (18)	R 4/3	SR 39/3	
Bezugseinheit je	445 FM		D 6/84	SD 6/9	38—52—10
			R 5/3	SR 31/4	

Die Carabidenfauna ist auf basenarmen Waldböden arten- und individuenärmer. Carabiden mit Frühlingsfortpflanzung sind auf Braunerdeböden häufiger. Die Buchenwälder auf Rendzinaböden weisen einen besonderen Individuenreichtum auf. Eine ausschließliche Bindung an einen Bodentyp kann bei acht Arten festgestellt werden (Befunde unter n = 10 wurden nicht berücksichtigt):

A r t e n	Anzahl gefangener Tiere auf Rendzina- und Lößböden	Anzahl gefangener Tiere auf Braunerdeböden
<i>Pterostichus madidus</i>	810	—
<i>Molops elatus</i>	158	—
<i>Carabus cancellatus</i>	30	—
<i>Carabus auratus</i>	12	—
<i>Amara cursitans</i>	—	35
<i>Bradycellus verbasci</i>	—	32
<i>Cychnus attenuatus</i>	—	24
<i>Pterostichus angustatus</i>	—	14

Eine deutliche Bevorzugung eines Bodentyps zeigen folgende Arten, bei denen 80 % und mehr des Gesamtfanges auf einen Standorttyp entfallen:

A r t e n	Anteil der Fänge am Gesamtfang auf		n
	Rendzina- und Lößböden	Braunerdeböden	
<i>Molops piceus</i>	97 %	3 %	155
<i>Carabus purpurascens</i>	92 %	8 %	165
<i>Pterostichus vulgaris</i>	90 %	10 %	154
<i>Abax parallelus</i>	83 %	17 %	630
<i>Pterostichus metallicus</i>	15 %	85 %	686

Zusammenhänge zwischen Carabidenfauna und Höhenlage

Vergleichsfänge an 17 Standorten an Nord- und Südhängen im Raume Hagen in einer Höhenlage von 200—300 m NN und im Ebbegebirge zwischen 550 und 650 m NN zeigen folgende Ergebnisse (Tab. 3):

Die Carabidenfauna des Ebbegebirges ist im Vergleich zur Fauna des Raumes Hagen wesentlich arten- und individuenärmer. Das Faunenbild wird beherrscht von der euryöken Art *Abax ater*, die bei einer Schwankungsbreite von 68 (f₁₂) bis 84 (b₄) einen durchschnittlichen Dominanzgrad von 82 erreicht. Im Hagener Raume kommt ihr hingegen bei einer Schwankungsbreite von 27 (K₆) bis 85 (N₆) eine durchschnittliche Dominanz von 49 zu.

Fünfzehn Arten sind beiden Gebieten gemeinsam.

Acht Arten wurden nur im Ebbegebirge nachgewiesen.

Fünfundzwanzig Arten waren auf den Hagener Raum beschränkt. Die beiden Räumen gemeinsamen Arten bilden im Ebbegebirge 98 % der Gesamt-

2 Tabelle 3 Dominanzverhältnisse der Carabiden an vergleichbaren Standorten im Raume Hagen und im Ebbegebirge

Fangzeit: April—Oktober 1960 (Pro Standort 2 Fallen bei 7 Leerungen = 14 FM)

HAGEN (Summe von 17 Standorten) *				EBBE (Summe von 17 Standorten) **			
Arten	Individuenzahl	Häufigkeit in %		Arten	Individuenzahl	Häufigkeit in %	
Dominanten				Dominanten			
1 <i>Abax ater</i>	1 444	49		1 <i>Abax ater</i>	1 833	82	82 %
2 <i>Pterostichus metallicus</i>	326	11					
3 <i>Carabus problematicus</i>	268	9					
4 <i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	188	6					
5 <i>Carabus nemoralis</i>	160	6	81 %				
Subdominanten				Subdominanten			
1 <i>Carabus arcensis</i>	123	4		1 <i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	110	5	
2 <i>Pterostichus niger</i>	82	3		2 <i>Pterostichus metallicus</i>	82	4	
3 <i>Abax ovalis</i>	55	2		3 <i>Carabus problematicus</i>	50	2	
4 <i>Pterostichus cristatus</i>	48	2		4 <i>Carabus coriaceus</i>	33	1	
5 <i>Trichotichnus laevicollis</i>	38	1		5 <i>Molops elatus</i>	23	1	13 %
6 <i>Carabus coriaceus</i>	34	1	13 %				
Rezedenten				Rezedenten			
1 <i>Notiophilus biguttatus</i>	17	< 1		1 <i>Trechus quadristriatus</i>	20	< 1	
2 <i>Cychrus attenuatus</i>	16	< 1		2 <i>Carabus arcensis</i>	15	< 1	2 %
3 <i>Amara communis</i>	18	< 1	2 %				
Subrezedenten				Subrezedenten			
26 Arten	122		4 %	14 Arten	63		3 %
Summa 40 Arten	—	2 939 Individuen		Summa 22 Arten	—	2 229 Individuen	

* = Summe aus Urliste J₃ J₆ J₉ K₃ K₆ K₇ L₃ L₆ L₇ M₄ M₆ M₉ O₆ O₉ O₁₀ R₀ R₉

** = Summe aus Urliste a₄ a₆ a₉ c₆ c₇ c₉ b₄ b₆ b₉ d₆ d₇ d₉ e₄ e₉ e₁₂ f₃ f₁₂

abundanz, im Raume Hagen 93 %. Das Gros der dominierenden Arten ist also beiden Räumen gemeinsam. Sie unterscheiden sich jedoch wesentlich in der Dominanzfolge und dem Anteil an verschiedenen ökologischen Carabiden-gruppen:

R a u m	Arten- zahl	Ø Individuen- zahl	Dominanzverteilung		Reihenfolge F—O—H
Hagen	40 (23)	2 939 (18)	D 5/81 R 3/2	SD 6/13 SR 26/4	32 58 10
Ebbe	22 (36)	2 229 (6)	D 1/82 R 2/2	SD 5/13 SR 14/3	13 84 3

Einer dominanten Art im Ebbegebirge stehen 5 Dominanten im Hagener Raume gegenüber. Carabiden vom Fortpflanzungstypus „Frühlingstiere“ sind an den Nord- und Südhängen des Ebbegebirges nur schwach vertreten.

Eine eigenartige Verteilung weisen die montanen Arten auf. Im Ebbegebirge wurde eine relativ größere Zahl montaner Arten registriert, die jedoch einen geringeren Anteil an der Gesamtabundanz aufwiesen als die Gebirgs-carabiden am Hagener Raume. Es handelt sich dabei um folgende Arten:

Montane Arten nach HORION	Anteil aller Hagener Fänge am Gesamtfang	Anteil aller Fänge im Ebbe- gebirge am Gesamtfang	n
<i>Abax ovalis</i>	100	—	55
<i>Pterostichus cristatus</i>	100	—	48
<i>Cychrus attenuatus</i>	100	—	16
<i>Abax parallelus</i>	100	—	10
<i>Molops piceus</i>	100	—	2
<i>Amara cursitans</i>	94	6	15
<i>Trichotichnus laevicollis</i>	88	12	43
<i>Pterostichus metallicus</i>	80	20	408
<i>Harpalus quadripunctatus</i>	65	35	20
<i>Molops elatus</i>	—	100	23
<i>Carabus auronitens</i>	—	100	6
<i>Pterostichus melas</i>	—	100	1
<i>Pterostichus aethiops</i>	—	100	1

Unter den im Untersuchungsgebiet auftretenden montanen Arten sind also einige auf die höheren Lagen im Ebbegebirge beschränkt. Andere sind jedoch dort gar nicht, sondern nur im niedriger gelegenen Raum Hagen gefunden worden.

Ein wesentlich anderes Bild von der Carabidenverteilung im Ebbegebirge erhalten wir, wenn wir die Faunen vergleichbarer Waldgesellschaften auf dem Ebbekamm (660 m) und am Fuße des Gebirges (460 m) betrachten (i³ j³ j³ k⁴ k⁴):

Standort	Artenzahl	Individuenzahl	Reihenfolge F—O—H
Ebbekamm	5 (40)	379 (30)	29—67—4
Gebirgsfuß	18 (50)	431 (33)	32—60—8
Bezugseinheit je 20 FM			

Einer arten- und individuenreichen Carabidenfauna mit einem hohen Anteil montaner Arten auf dem Kamm und am Fuße des Ebbegebirges steht eine artenarme Carabidenfauna an den nord- und südexponierten Hängen gegenüber, in der lediglich *Abax ater* eine große Aktivität entfaltet.

Zusammenhänge zwischen Carabidenfauna und Exposition

Die Einwirkung der Hangexposition auf die Carabidenfauna wurde im Raume Hagen und im Ebbegebirge an je 6 Standorten an Nord- und Südhängen untersucht.

Raum Hagen	Artenzahl	Individuenzahl	Reihenfolge F—O—H	Dominanzverteilung	
Nordhang	23 (26)	1 169 (25)	31—61—8	D 4/85 R 2/1	SD 5/12 SR 12/2
Südhang	24 (29)	1 134 (11)	32—59—9	D 6/89 R 5/4	SD 2/4 SR 11/3

Bezugseinheit je 84 FM

Im Hagener Bereich ist an den Nord- und Südhängen eine annähernd gleiche Artendichte und Individuendichte zu beobachten. Auch zeigen die Fortpflanzungstypen eine gleiche Verteilung. Am Nordhang überwiegen deutlich die montanen Arten bei Betrachtung ihrer Individuenzahl.

Größere Unterschiede ergeben sich bei der Gegenüberstellung der Carabidenfauna nord- und südexponierter Standorte im Ebbegebirge.

Raum Ebbegebirge	Artenzahl	Individuenzahl	Reihenfolge F—O—H	Dominanzverteilung	
Nordhang	12 (25)	559 (2,5)	5—91—4	D 1/90 R 3/2	SD 5/7 SR 3/1
Südhang	20 (20)	910 (1,5)	10—88—2	D 2/91 R 4/3	SD 2/3 SR 12/3

Bezugseinheit je 84 FM

Die Arten- und Individuendichte liegt an den Nordhängen weit unter der an den Südhängen (Abb. 3). Der Anteil montaner Arten ist an den Nordhängen größer, wogegen die Verteilung der Fortpflanzungstypen keinen wesentlichen Unterschied erkennen läßt.

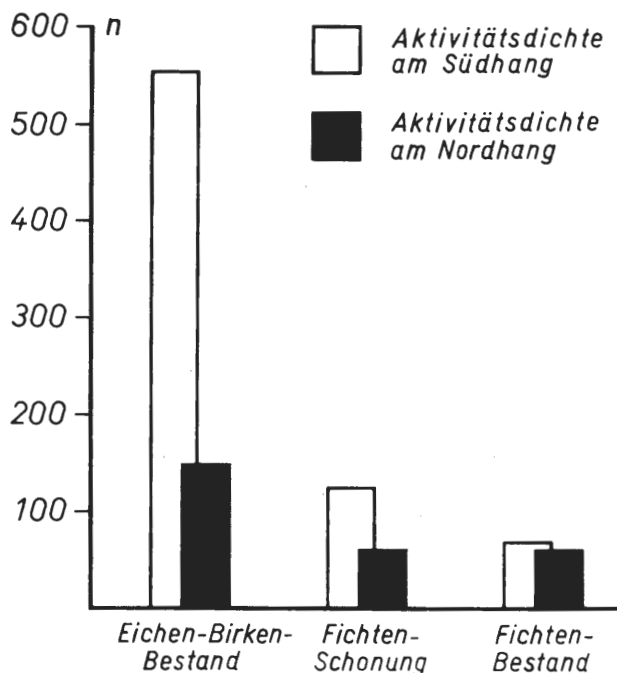
Fassen wir alle Fänge an Nord- und Südhängen in beiden Fanggebieten (1959—1962) zusammen, so erkennen wir eine deutliche Bindung einiger Carabidenarten an die Exposition:

	Anteil der Carabiden am Gesamtfang an Nordhängen	Anteil der Carabiden am Gesamtfang an Südhängen	n
* <i>Abax ovalis</i>	93	7	116
* <i>Pterostichus metallicus</i>	72	28	635
* <i>Molops piceus</i>	68	32	155
bevorzugen Nordhänge			
<i>Abax ater</i>	44	56	7 069
<i>Carabus coriaceus</i>	40	60	266
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	36	64	401
<i>Carabus problematicus</i>	34	66	521
<i>Pterostichus madidus</i>	33	67	461
<i>Pterostichus niger</i>	26	74	196
<i>Carabus nemoralis</i>	22	78	445
<i>Carabus arcensis</i>	15	85	248
* <i>Molops elatus</i>	13	87	142
bevorzugen Südhänge			

Gebirgstiere (*) bestimmen oft den Nordhangaspekt, wie dies Vergleichsfänge am nördlichen und südlichen Gebirgsfuß des Ebbegebirges (j 3, j³; k 4, k⁴) aufzeigen.

Einem Anteil von 42 % montaner Arten am Nordhang entsprechen nur 13 % am Südhang.

Abb. 3
Aktivitätsdichte der Carabiden in drei verschiedenen Biotopen am Nord- und Südhang der Nordhelle
Fangzeit:
1. IV.—31. X. 1960



Zusammenhänge zwischen Carabidenfauna und Deckungsgrad der Vegetation

Von den in die Waldbestände eingestreuten Lichtungen wurden die Sukzessionsstufen des Fichtenwaldes (Kahlschläge und Schonungen) in die Betrachtungen einbezogen. Die wesentlich verschiedenen Umweltbedingungen der Waldbestände und der Lichtungen lassen in beiden Standortgruppen ein unterschiedliches Faunenbild erwarten. Ein Vergleich der Carabidenfauna von 18 Wald- und 18 Lichtungsstandorten bestätigt dies:

Standortgruppe	Artenzahl	Individuenzahl	Reihenfolge F—O—H	Anteil flugfähiger Carabiden an der		Dominanzverteilung
				Artenzahl	Individuenzahl	
Waldbestand	26 (44)	3 390 (15)	22—74—4	28	1	D 4/91 SD 3/5 R 4/2 SR 15/2
Lichtung	43 (22)	1 196 (7)	29—60—11	49	10	D 3/71 SD 6/19 R 8/6 SR 26/4

Bezugseinheit je 252 FM

43 Carabidenarten auf Lichtungen entsprechen in Waldungen nur 26 Arten, die allerdings eine Individuendichte von 3 390 Individuen gegenüber 1 956 auf den Lichtungen erreichen. Der Anteil montaner Arten überwiegt in den Waldbeständen, der flugfähiger Carabiden auf den Lichtungen.

Eine einseitige Bindung zeigt sich bei folgenden Arten:

Typische Waldcarabiden

Carabus purpurascens
Pterostichus madidus
Pterostichus metallicus
Pterostichus cristatus
Abax ovalis
Abax parallelus
Molops piceus
Nebria brevicollis

Typische Lichtungscarabiden

Carabus arcensis
Carabus cancellatus
Carabus auratus
Notiophilus biguttatus
Amara plebeja
Amara lunicollis
Amara cirsitans
Pterostichus cupreus
Pterostichus angustatus
Agonum sexpunctatus
Agonum mülleri

Die Abhängigkeit einzelner Carabidenarten vom Deckungsgrad tritt deutlich hervor, wenn wir die Fänge in Wald- und Lichtungsbiotopen miteinander vergleichen. Neben typischen Wald- und Lichtungscarabiden treffen wir dabei viele euryöke Arten an, die einen deutlichen Verbreitungsschwerpunkt aufweisen. Ordnen wir die im Untersuchungsgebiet häufig vorkommenden Arten nach dem Bindungsgrad an die Waldbestände, so erhalten wir eine für unsere weiteren Untersuchungen wichtige Carabidengruppierung, die Standortreihe (Tab. 4).

Tabelle 4

Gruppierung wichtiger Carabidenarten

I. Nach dem Präferenz-Index

Präferenzreihe

Gruppe 1:

Präferenz-Index < 9

1	<i>Cychnus attenuatus</i>	6,7
2	<i>Pterostichus cristatus</i>	7,6
3	<i>Molops piceus</i>	7,6
4	<i>Abax ovalis</i>	7,9
5	<i>Molops elatus</i>	7,9
6	<i>Abax parallelus</i>	8,1
7	<i>Abax ater</i>	8,4
8	<i>Nebria brevicollis</i>	8,5
9	<i>Pterostichus metallicus</i>	8,6

Gruppe 2:

Präferenz-Index 9—11

10	<i>Pterostichus niger</i>	9,0
11	<i>Pterostichus vulgaris</i>	9,1
12	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	9,3
13	<i>Pterostichus madidus</i>	9,8
14	<i>Carabus nemoralis</i>	9,9
15	<i>Carabus problematicus</i>	10,4
16	<i>Carabus purpurascens</i>	10,6

Gruppe 3:

Präferenz-Index > 11

17	<i>Carabus coriaceus</i>	11,1
18	<i>Carabus granulatus</i>	11,6
19	<i>Carabus auratus</i>	12,4
20	<i>Pterostichus cupreus</i>	13,1
21	<i>Carabus arcensis</i>	13,1

II. Nach dem Bindungsgrad an Waldbestände

Standortreihe

Gruppe 1:

Bindungsgrad > 70 %

1	<i>Pterostichus cristatus</i>	95 %
2	<i>Pterostichus madidus</i>	93 %
3	<i>Nebria brevicollis</i>	90 %
4	<i>Abax ovalis</i>	89 %
5	<i>Carabus purpurascens</i>	85 %
6	<i>Cychnus attenuatus</i>	81 %
7	<i>Pterostichus metallicus</i>	79 %
8	<i>Molops piceus</i>	74 %
9	<i>Abax ater</i>	74 %

Gruppe 2:

Bindungsgrad 40—70 %

10	<i>Abax parallelus</i>	70 %
11	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	69 %
12	<i>Carabus problematicus</i>	66 %
13	<i>Molops elatus</i>	50 %
14	<i>Carabus nemoralis</i>	48 %
15	<i>Pterostichus niger</i>	41 %
16	<i>Pterostichus vulgaris</i>	41 %

Gruppe 3:

Bindungsgrad < 40 %

17	<i>Carabus coriaceus</i>	37 %
18	<i>Carabus granulatus</i>	26 %
19	<i>Carabus arcensis</i>	24 %
20	<i>Carabus auratus</i>	8 %
21	<i>Pterostichus coerulescens/cupreus</i>	4 %

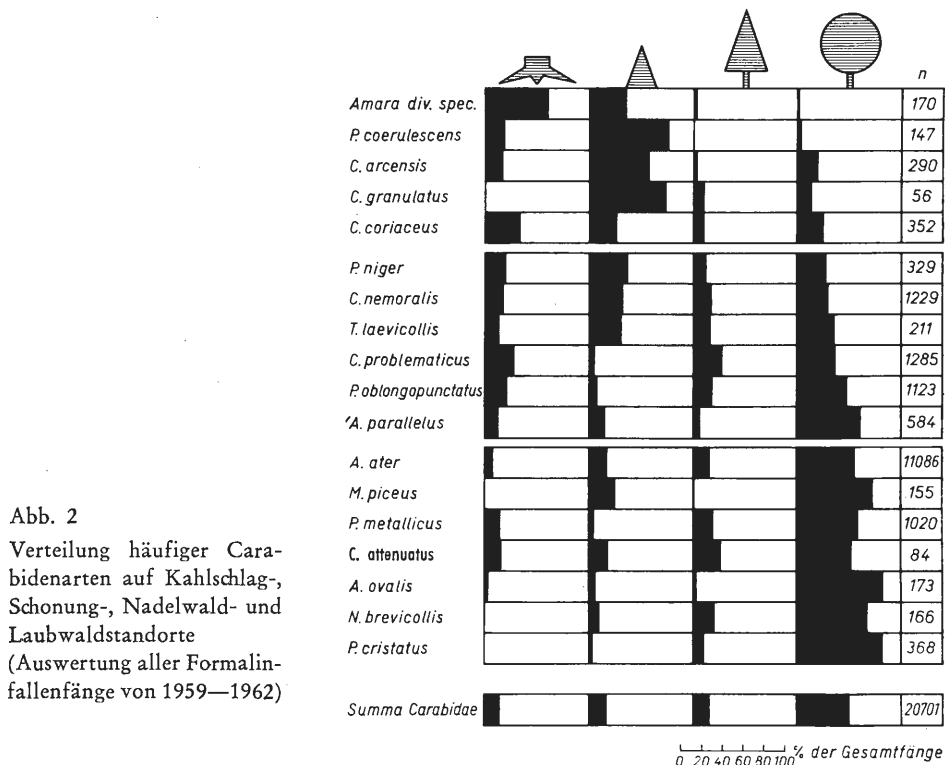
Die Standortreihe stützt sich auf den gesamten Großraumfang. Für die einzelnen Arten wurden die Fänge in Wald- und Lichtungsbiotopen getrennt summiert und durch die Zahl der entsprechenden Fallenmonate (FM) dividiert. Die so ermittelte ϕ Fangzahl pro Waldfalle in ihrer Relation zur ϕ Fangzahl pro Lichtungsfalle drückt den Bindungsgrad an Waldbestände aus. In der Standortreihe sind nun die wichtigsten Arten mit fallendem Bindungsgrad aufgeführt.

Die Stellung einzelner Carabiden in dieser Standortreihe stellt eine Maßzahl für das ökologische Verhalten dieser Arten dar, das im weiteren Verlauf der Arbeit dem Verhalten gleicher Arten in den Präferenzversuchen gegenübergestellt werden soll.

Carabidenfaunen der einzelnen Waldgesellschaften

Der Befund von einem spezifischen Bindungsgrad einzelner Carabidenarten an die Lichtungen und Waldbestände läßt sich weiter differenzieren. Die Lichtungen können wir in Kahlschläge und Schonungen gliedern, die Waldbestände in Laub- und Nadelholz (Tab. 5, Abb. 2).

Diese Tabelle fußt wie Tab. 4 auf dem gesamten Großraumfang. Es ist so aus ihr durch Summieren der Nadelwald- und Laubwaldwerte einer Art der Bindungsgrad an die Waldbestände ebenfalls feststellbar. Zu den Angaben der Abundanzprozente treten im Konstanzwert (TISCHLER 1949) Aussagen über die Stetigkeit der Bindung an einen Standorttyp.



Die Waldbestände erfahren vor allem eine weitere Untergliederung nach pflanzensoziologischen Gesichtspunkten. Eine Gruppe von Gesellschaften auf basenarmen Böden läßt sich einer solchen auf basenreichen gegenüberstellen.

Durch Zusammenfassung der charakterisierenden Werte der Carabidenverteilung aller Waldgesellschaften auf basenarmen Böden im Raume Hagen erhalten wir folgende quantitative Übersicht:

Wald- gesellschaften auf basen- armen Böden	Arten- zahl	Individuen- zahl	Reihenfolge F — O — H	*Anteil flugfähiger Carabiden	* Anteil an den Körpergrößen- gruppen		Dominanz- verteilung
					1 (> 10 mm)	2 (< 10 mm)	
Buchenwald auf Sandstein	15	286 (33)	35—59—6	1	98	2	D 4/89 SD 2/8 R 3/2 SR 6/1
Eichen- Birkenwald	22	259 (7)	22—72—6	2	98	2	D 4/85 SD 5/12 R 4/2 SR 9/1
Fichten- Bestand	14	135 (5)	11—85—4	1	97	3	D 3/90 SD 3/6 R 3/2 SR 5/2
Fichten- Schonung auf Sandstein	27	121 (5)	38—51—11	14	87	13	D 3/72 SD 11/23 R 4/2 SR 9/3
Fichten- Kahlschlag	27	81 (10)	25—56—19	16	80	20	D 4/68 SD 11/26 R 3/2 SR 9/4

* bezogen auf die Individuenzahl

Die Artenzahl ist auf den Kahlschlägen und in den Schonungen am größten. Sie nimmt mit zunehmendem Schlußgrad der Vegetation ab. Mit der Dichte der Kronenschicht steigt in den Laubwaldbeständen die Individuenzahl und der Anteil montaner Arten. Je lichter die Waldgesellschaften sind, um so größer ist der Anteil kleiner (Körpergröße unter 10 mm) und flugfähiger Arten, während in den schattigen Beständen fast ausschließlich größere Arten angetroffen werden.

Auf basenreichen Böden ist eine gleichlaufende Tendenz zu beobachten:

Wald- gesellschaften auf basen- reichen Böden	Arten- zahl	Individuen- zahl	Reihenfolge F — O — H	*Anteil flugfähiger Carabiden	* Anteil an den Körpergrößen- gruppen		Dominanz- verteilung
					1 (> 10 mm)	2 (< 10 mm)	
Buchenwald auf Kalk	25	409 (18)	20—67—13	1	98	2	D 2/71 SD 12/27 R 2/1 SR 9/1
Eichen-Hain- buchenwald	18	455 (14)	27—67—6	1	98	2	D 4/91 SD 2/6 R 3/2 SR 9/1
Fichten- Schonung auf Kalk	33	199 (17)	32—44—24	13	88	12	D 4/59 SD 15/36 R 5/3 SR 9/2

* bezogen auf die Individuenzahl

Es zeigt sich deutlich eine größere Arten- und Individuendichte als an den Standorten auf basenarmen Böden.

Tabelle 5

Verteilung der im Untersuchungsgebiet häufigen Carabidenarten auf Kahlschlag-, Schonung-, Nadelwald- und Laubwald-Standorten

Arten	Kahlschlag	Schonung	Nadelwald	Laubwald	n
<i>Pterostichus cristatus</i>	— (—)	5 (50)	11 (35)	84 (65)	368
<i>Pterostichus madidus</i>	— (—)	7 (20)	1 (5)	92 (30)	811
<i>Nebria brevicollis</i>	— (—)	10 (15)	21 (15)	69 (40)	166
<i>Abax ovalis</i>	4 (20)	7 (5)	5 (5)	84 (30)	173
<i>Carabus purpurascens</i>	— (—)	15 (10)	44 (5)	41 (25)	165
<i>Cychrus attenuatus</i>	— (—)	19 (10)	27 (15)	54 (15)	84
<i>Pterostichus metallicus</i>	15 (100)	6 (30)	20 (50)	59 (55)	1020
<i>Molops piceus</i>	— (—)	26 (15)	— (5)	74 (25)	155
<i>Abax ater</i>	8 (100)	18 (100)	17 (100)	57 (100)	11086
<i>Abax parallelus</i>	13 (20)	17 (45)	8 (30)	62 (65)	584
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	22 (100)	9 (65)	19 (90)	50 (90)	1123
<i>Carabus problematicus</i>	29 (100)	5 (50)	29 (90)	37 (95)	1285
<i>Trichotichnus laevis</i>	14 (40)	32 (50)	17 (35)	37 (60)	211
<i>Molops elatus</i>	4 (20)	46 (30)	2 (10)	48 (35)	199
<i>Carabus nemoralis</i>	19 (80)	33 (80)	17 (80)	31 (75)	1229
<i>Pterostichus niger</i>	22 (60)	37 (50)	13 (35)	28 (50)	329
<i>Pterostichus vulgaris</i>	— (—)	59 (30)	— (—)	41 (35)	156
<i>Carabus coriaceus</i>	35 (80)	28 (75)	11 (40)	26 (65)	352
<i>Carabus granulatus</i>	— (—)	74 (40)	11 (15)	15 (10)	56
<i>Carabus arcensis</i>	18 (60)	58 (30)	4 (30)	20 (20)	290
<i>Amara div. spec.</i>	60 (80)	36 (50)	3 (10)	1 (5)	170
<i>Carabus auratus</i>	— (—)	92 (10)	— (—)	8 (5)	12
<i>Pterostichus coerulescens/cupreus</i>	20 (20)	76 (55)	— (—)	4 (10)	147

() = Konstanz %

Bezug: Gesamter Großraumfang (A—U; a—k)

Tabelle 6
Vergleich des Dominanzgefüges der Carabidenfauna in verschiedenen Beständen gleicher Waldgesellschaften

Buchenwald auf Sandstein					
a	J ₃ b	c	a	K ₃ b	c
1	<i>Abax ater</i>	67	1	<i>Abax ater</i>	38
2	<i>Pterostichus metallicus</i>	10	2	<i>Pterostichus metallicus</i>	38
3	<i>Pterostichus cristatus</i>	9	3	<i>Carabus problematicus</i>	11
4	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	4	4	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	5
5	<i>Abax ovalis</i>	4	5	<i>Abax ovalis</i>	2

a	L ₃ b	c
1	<i>Abax ater</i>	40
2	<i>Pterostichus metallicus</i>	38
3	<i>Abax ovalis</i>	11
4	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	6
5	<i>Carabus problematicus</i>	2

Fichtenwald					
a	J ₆ b	c	a	N ₆ b	c
1	<i>Abax ater</i>	72	1	<i>Abax ater</i>	85
2	<i>Carabus problematicus</i>	15	2	<i>Carabus problematicus</i>	8
3	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	4	3	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	3
4	<i>Pterostichus metallicus</i>	3	4	<i>Pterostichus cristatus</i>	1
5	<i>Carabus nemoralis</i>	3	5	<i>Pterostichus niger</i>	1

a	O ₆ b	c
1	<i>Abax ater</i>	53
2	<i>Carabus problematicus</i>	15
3	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	14
4	<i>Trichotichnus laevicollis</i>	9
5	<i>Carabus nemoralis</i>	3

a = Dominanzstufe
b = Arten
c = Dominanz %

Tabelle 7

Reihenfolge der Aktivitätsdominanz häufiger Carabidenarten an verschiedenen Waldstandorten

Buchenwald auf Kalk		
a	b	c
1 <i>Abax ater</i>		66
2 <i>Pterostichus metallicus</i>		5
3 <i>Pterostichus madidus</i>		4
4 <i>Pterostichus oblongopunctatus</i>		4
5 <i>Molops piceus</i>		3
6 <i>Abax parallelus</i>		3

Buchenwald auf Sandstein		
a	b	c
1 <i>Abax ater</i>		54
2 <i>Pterostichus metallicus</i>		24
3 <i>Pterostichus oblongopunctatus</i>		6
4 <i>Carabus problematicus</i>		5
5 <i>Abax ovalis</i>		5
6 <i>Pterostichus cristatus</i>		3

Eichen-Hainbuchenwald		
a	b	c
1 <i>Abax ater</i>		65
2 <i>Pterostichus oblongopunctatus</i>		11
3 <i>Abax parallelus</i>		9
4 <i>Carabus nemoralis</i>		6
5 <i>Pterostichus cristatus</i>		4
6 <i>Carabus problematicus</i>		2

Eichen-Birkenwald		
a	b	c
1 <i>Abax ater</i>		66
2 <i>Pterostichus oblongopunctatus</i>		7
3 <i>Carabus problematicus</i>		5
4 <i>Carabus arcensis</i>		5
5 <i>Carabus nemoralis</i>		5
6 <i>Abax parallelus</i>		3

Fichtenwald		
a	b	c
1 <i>Abax ater</i>		61
2 <i>Carabus problematicus</i>		18
3 <i>Pterostichus oblongopunctatus</i>		5
4 <i>Carabus nemoralis</i>		4
5 <i>Pterostichus metallicus</i>		3
6 <i>Pterostichus niger</i>		2

Fichten-Schonung		
a	b	c
1 <i>Abax ater</i>		47
2 <i>Carabus nemoralis</i>		10
3 <i>Pterostichus niger</i>		4
4 <i>Carabus arcensis</i>		4
5 <i>Abax parallelus</i>		4
6 <i>Carabus coriaceus</i>		3

Fichten-Kahlschlag		
a	b	c
1 <i>Abax ater</i>		26
2 <i>Carabus problematicus</i>		16
3 <i>Pterostichus oblongopunctatus</i>		8
4 <i>Carabus nemoralis</i>		8
5 <i>Pterostichus metallicus</i>		5
6 <i>Carabus coriaceus</i>		5

Tabelle 8

Vergleich der Carabidenverteilung in drei aneinandergrenzenden Biotopen im Verlauf der Jahre 1960, 1961, 1962

Fangzeit: April—Oktober 1960 und 1961 — 2 Fallen bei 7 Leerungen = 14 FM

April—Juli 1962

— 3 Fallen bei 4 Leerungen = 12 FM

Arten	Urliste	Eichen-Hainbuchen-Bestand						Fichten-Schonung				Fichten-Schonung mit Birken			
		H ₂		H ₂		H ²		H ₈		H ₈		H ₁₀		H ₁₀	
		1960		1961		1962		1960		1961		1960		1961	
		a	b	a	b	a	b*)	a	b	a	b	a	b	a	b
<i>Abax ater</i>		1	407	1	226	1	357	1	52	1	49	1	110	1	61
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>		2	101	2	48	3	37		6	5	2	4	10	2	7
<i>Abax parallelus</i>		3	69	3	30	2	50	4	16	2	9	2	23	4	5
<i>Pterostichus cristatus</i>		4	17	4	19	4	34		—		—		—		—
<i>Carabus nemoralis</i>		6	5	5	17	5	32	3	17	6	2	3	17	5	2
<i>Carabus problematicus</i>			1		5		2		1		—		—		—
<i>Pterostichus vulgaris</i>			1	6	10		2		—		—		1		—
<i>Trichotichnus laevicollis</i>		5	6		4	6	3		—		2	5	7	3	7
<i>Pterostichus coerulescens</i>			2		—		—	2	21	3	4	6	2	6	2
<i>Pterostichus cupreus</i>			—		—		—		—		—		3		—
<i>Amara spec.</i>			—		—		—	6	7		—		2		—
<i>Carabus granulatus</i>			—		—		—		—	4	3		—		—
<i>Carabus cancellatus</i>			—		—		—	5	10		—		—		—
<i>Carabus auratus</i>			—		—		—		6		1		—		—
Rezedente Carabidae			5		6		6		8		2		26		14
() = Artenzahl			(3)		(3)		(4)		(8)		(2)		(11)		(7)
Summa			614		365		523		144		74		201		98

a = Dominanzstufe 1—6

b = Fangzahl in 2 Fallen bei 7 Leerungen

b* = Fangzahl in 3 Fallen bei 4 Leerungen

Eine Betrachtung der Verteilung der Arten auf die einzelnen Waldgesellschaften (Tab. 1) läßt neben euryöken Formen solche mit einer engen Bindung an bestimmte Assoziationen erkennen. Wenn wir die häufigen Arten mit einem eindeutigen Schwerpunkt in einer Gesellschaft als für diese charakteristisch ansehen, so wären zu nennen:

für Buchenwald auf Kalk

Pterostichus madidus

Molops piceus

für Buchenwald auf Sandstein

Pterostichus metallicus

für Eichen-Hainbuchenwald

Abax parallelus

Daneben können wir Arten beobachten, die einen Schwerpunkt in einer Gruppe von Waldgesellschaften aufweisen. In der gesamten Gruppe von Pflanzenassoziationen, die die Ordnung Fagetalia bilden (also in den dichten Waldgesellschaften), finden wir:

Pterostichus cristatus.

Dieser Art läßt sich eine Gruppe gegenüberstellen, deren Verbreitungsschwerpunkt in dem Komplex der lichtereren Waldgesellschaften (Eichen-Birkenwald und Lichtungen) liegt:

Carabus arcensis

Pterostichus coerulescens

Amara div. spec.

Notiophilus biguttatus

Bembidion lampros

Einige der in größter Individuenzahl gefangenen Arten sind in allen Gesellschaften recht gleichmäßig anzutreffen:

Abax ater

Carabus nemoralis

Carabus problematicus

Carabus coriaceus

Pterostichus oblongopunctatus

Trichotichnus laevicollis

Ein weiteres Charakteristikum der Waldgesellschaften stellt die Dominanzfolge der Carabidenarten dar. Ordnen wir die Carabidenfaunen vieler Standorte derselben Waldgesellschaft (wie sie der Jahresfang 1960 ergab) nach steigenden Dominanzwerten, so stellen wir fest, daß die gleichen Arten gleiche oder benachbarte Plätze einnehmen (Tab. 6). Eine mittlere Dominanzfolge (1960), wie sie Tabelle 7 für unsere Waldgesellschaften aufzeigt, kennzeichnet diese über einen Jahresaspekt hinaus. Sobald man nämlich mehrere Jahre nacheinander in gleichen Beständen ganzjährig fängt, wird eine Konstanz der Dominanzfolge augenfällig.

Im Eichen-Hainbuchen-Bestand (Tab. 8) sind die ersten vier Dominanzstufen in den Jahren 1960—1962 von den gleichen Arten gebildet. In den Schonungen zeigt sich nur eine geringe Übereinstimmung, hingegen treten in angrenzender Schonung mit Birkenschirm wieder deutliche Ähnlichkeiten in der Dominanzfolge auf.

Die Carabidenfaunen der einzelnen Waldgesellschaften unterscheiden sich zum Teil durch charakteristische Arten sowie durch eine spezifische Arten- und Individuendichte, die zusammen mit den Anteilen an verschiedenen ökologischen Gruppierungen und der Dominanzfolge diese charakterisiert.

Zusammenfassung der Ergebnisse:

Zusammenhänge zwischen Carabidenfauna und Untergrund

Die Carabidenfauna ist auf basenreichen Böden arten- und individuenreicher als auf basenarmen. Für jeden Bodentyp sind bestimmte Arten charakteristisch. Zusammenhänge zwischen dem Bodentyp und dem Auftreten montaner Arten lassen sich generell nicht feststellen. Hingegen dominieren auf Braunerdeböden die Carabidenarten mit Frühlingsfortpflanzung.

Zusammenhänge zwischen Carabidenfauna und Höhenlage

Arten- und Individuenzahl der Carabiden sind im Raume Hagen (200-300 m) größer als im Ebbegebirge (550-650 m). Der Individuenanteil montaner Arten ist im Raume Hagen höher als in den Hanglagen des Ebbegebirges, am höchsten jedoch auf dem Kamm und am Fuß des Ebbegebirges.

Der prozentuale Anteil der Fortpflanzungstypen ist im Raum Hagen wie in der Kamm- und Fußregion des Ebbegebirges ähnlich (hoher Anteil an Frühlingstieren). Die Hanglage des Ebbegebirges zeichnet sich durch einen geringeren Anteil an Frühlingstieren aus.

Einige der montanen Arten wurden nur im Raume Hagen nachgewiesen. Andere nur in wenigen Individuen gefangene extrem montane Arten (*Pterostichus melas*, *Pterostichus aethiops*, *Carabus auronitens*) sind auf das Ebbegebirge beschränkt.

Zusammenhänge zwischen Carabidenfauna und Exposition

Im Raume Hagen zeigt die Exposition (N-S) keinen Einfluß auf die quantitative Zusammensetzung der Carabidenfauna, jedoch ist der Anteil montaner Arten am Nordhang größer. Im Ebbegebirge sind dagegen auch Arten- und Individuenzahl der Carabiden an nordexponierten Hängen kleiner als an südexponierten. Eine Reihe von Arten ist für Nord- bzw. Südhänge charakteristisch.

Zusammenhänge zwischen Carabidenfauna und Deckungsgrad der Vegetation

Waldbestände und Lichtungen (Schonungen) unterscheiden sich in ihrer qualitativen und quantitativen Carabidenbesiedlung. In den Waldbeständen ist die Artenzahl kleiner, die Individuenzahl größer.

Der Anteil montaner Arten ist in den Waldbeständen höher, der flugfähiger Arten auf den Lichtungen. Wald- und Lichtungstiere lassen sich gegenüberstellen. Nach dem Grad der Bindung an Wald können wir die Carabidenarten in einer Standortreihe anordnen.

Carabidenfauna der einzelnen Waldgesellschaften

Die einzelnen Waldgesellschaften zeigten beim Jahresfang 1960 eine spezifische Carabidenfauna, die durch die Arten- und Individuendichte, durch einige charakteristische Arten wie durch den Anteil an verschiedenen ökologischen Gruppierungen und die Dominanzfolge der Arten charakterisiert ist.

Vergleichsfänge der Jahre 1961 und 1962 ergaben, daß diesen Charakteristika eine allgemeine Bedeutung zukommt, die nicht an ein Fangjahr gebunden ist.

II. Standort und Standortklima

Die beobachtete Bindung einzelner Carabidenarten oder einer spezifischen Carabidenfauna an eine Waldgesellschaft, an Höhenlage, Exposition und Untergrund kann durch abiotische wie biotische Faktoren bedingt sein. Unter den abiotischen Faktoren kommt für die Verteilung dem Klima (dem mittleren Zustand und Verlauf der Witterung), für die Aktivität der Witterung (dem einmaligen Verlauf des Wetters) eine besondere Bedeutung zu. Hierbei müssen wir jedoch von dem Lebensraum der bodenbewohnenden Carabiden ausgehen. Es wird also vom Klima der „bodennahen Luftschicht“ (R. GEIGER 1961) die Rede sein, vom Standortklima. Bei der Gegenüberstellung der Standortgruppen sind wir allerdings weitgehend auf Makroklimabefunde angewiesen. Im folgenden sollen die Klima- bzw. Mikroklimaunterschiede der bereits betrachteten Standortgruppen und Waldgesellschaften aufgezeigt werden.

Zusammenhänge zwischen Standortklima und Untergrund

Im humiden Bereich der Bergwälder beeinflußt der vegetationsbedeckte Untergrund nur mittelbar das klimatische Geschehen durch seine Wasserführung und sein Kleinrelief.

Die unterschiedliche Wasserführung der anstehenden Schichten bedingt innerhalb der Vergleichsbestände zuweilen eine größere Bodenfeuchte. Bei der Auswahl der Standorte wurden staunasse Zonen gemieden. In ihrer weiteren Umgebung lagen die Werte der relativen Luftfeuchtigkeit noch recht hoch und zeigten wie die Temperaturwerte nur geringe Schwankungen im Tagesgang.

Während Grauwacken- und Schieferformationen in sich gleichmäßig verwittern und eine glatte Bodenoberfläche ergeben, weist der Massenkalk ein bewegtes Relief auf. Der Boden im Untersuchungsgebiet (A, B, E, F, G) ist von zahlreichen bis zu 20 m langen, 2 m breiten und 1 1/2 m tiefen Schlotten durchzogen. Sie sind mit Mull gefüllt und bilden ein Feuchtereservoir. Da die untersuchten Buchenwälder auf Kalk zudem eine geringere Exposition vor allem in den Südlagen aufwiesen, war in ihnen der Klimaverlauf gemäßigter und die Feuchte in der bodennahen Luftschicht größer als in den Buchenwäldern auf Sandstein.

Zusammenhänge zwischen Standortklima und Höhenlage

Die zwischen unseren Untersuchungsgebieten liegende Höhendifferenz von 300—400 m bedingt einen Makroklimaunterschied, den ein Vergleich der Klimawerte des Jahres 1960 von den Meteorologischen Stationen Iserlohn 230 m und Lüdenscheid 443 m nur unvollkommen zu zeigen vermag.

	Jahresdurchschnittstemperatur in °C	Jahresniederschlagsmenge in mm	Nebeltage	Zahl der Sommertage	Frosttage	Eistage
Iserlohn	9,1	1 167	11	13	57	11
Lüdenscheid	8,0	1 443	99	6	72	20

Die Jahresdurchschnittstemperatur ist für das Fanggebiet am Ebbekamm in 600 m Höhenlage mit $1,0^{\circ}$ — $1,2^{\circ}$ unter dem Lüdenscheider Wert anzusetzen. An Niederschlägen registrierte 1960 eine nur 3 km von den Standorten entfernte private Regenmeßstation 1 559 mm. Auch dürfte die Zahl der Nebeltage am Nordhang 40—50 % über den Lüdenscheider Angaben liegen.

Die phänologischen Daten zeigen folgende Abstände:

	Raum Hagen	Ebbegebirge
Beginn der Schneeglöckchenblüte	19. II.	11. III.
Beginn der Haferaussaat	26. III.	10. IV.
Beginn der Apfelblüte	30. IV.	20. V.

Einem relativ milden, feuchten Beckenklima steht somit ein rauhes, recht feuchtes Gebirgsklima gegenüber.

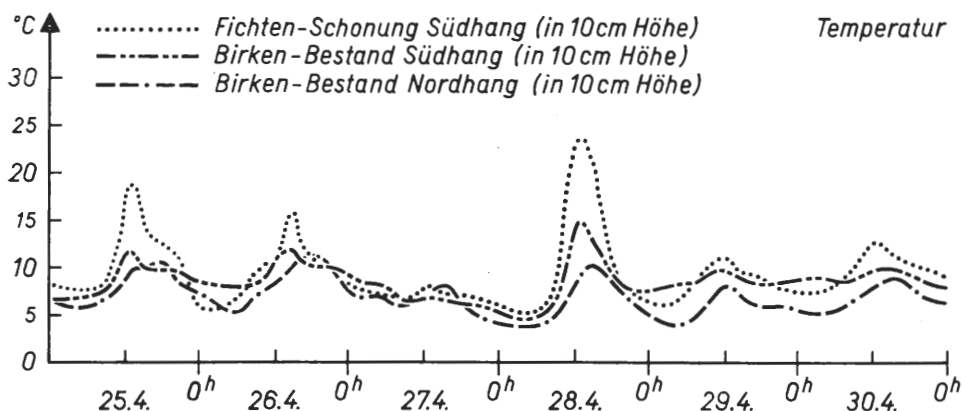
Zusammenhänge zwischen Standortklima und Exposition

In den verschiedenen Hanglagen herrscht ein Sonderklima, das in erster Linie auf die unterschiedliche Besonnung zurückzuführen ist. Der Südhang entspricht im Hinblick auf den Strahlengenuß einem südlicheren Breitengrad als die ebene Fläche, der Nordhang einem weiter nordwärts gelegenen (GEIGER 1961).

Unter Berücksichtigung der Bewölkung errechnete A. SCHNEIDER (1951) (nach GEIGER 1961) folgende Jahressummen direkter Sonnenbestrahlung:

Ebene	55 440 cal. cm ⁻²
Nordhang 20°	37 930 cal. cm ⁻²
Südhang 20°	66 380 cal. cm ⁻²

Abb. 4



Temperaturverlauf in der bodennahen Luftschicht von Birkenbeständen am Nord- und Südhang und in einer Fichten-Schonung am Südhang des Ebbegebirges (April 1961).

An den in unserem Gebiet vorherrschenden trüben Tagen (Iserlohn 1960 — 154 Tage; Lüdenscheid 1960 — 189 Tage) gleicht jedoch die von der Hangexposition weitgehend unabhängige Globalstrahlung diese starken Unterschiede aus. Niederschläge, Vegetation und vor allem der Hangwind (Hangaufwind tagsüber; Hangabwind nachtsüber) wandeln die einseitigen Sonderklimate ab.

Thermo- und Hygrographen, die in 5 cm Bodenhöhe unter einem Schutzdach am Nord- und Südhang der Nordhelle in 600 m Höhe vom 24. IV.—1. V. 1961 exponiert waren, registrierten folgende Werte (Abb.4):

	Amplitude	Min.	Max.	Lage des Max.
Nordhang	9°	3°	12°	14h—15h
Südhang	11°	5°	16°	12h

Die Luftfeuchtigkeit wies keinen starken Tag- Nachtwechsel auf und zeigte eine geringe Spiegelbildlichkeit zum Temperaturverlauf. Durch die starken Hangwinde wurde der Tagesgang der relativen Feuchte verwischt. Die Minimumtemperaturen lagen am Gebirgsfuß in dieser Woche um 2° tiefer. In den Nächten waren allgemein die Extremtemperaturen am Nord- wie Südhang (600 m) höher als am nördlichen und südlichen Gebirgsfuß (400 m).

Am Südhang zeigte sich in den Jahren 1960—1962 der Laubausbruch der Buchen mit einer Verzögerung von 5—7 Tagen gegenüber dem Nordhang. Die Waldbeerblüte begann 4—6 Tage später, die des Siebensterns 4—8 Tage. Bis zu 2 Wochen länger hielt sich im Jahre 1961 der Bodenfrost an den Nordhängen, die gerade im Frühjahr nur ein geringer Anteil der direkten Sonnenstrahlung erreicht.

Zusammenhänge zwischen Standortklima und Deckungsgrad der Vegetation

Ein- und Ausstrahlung bedingen das Makroklima ebenso wie das Klima der bodennahen Luftschichten. Im Tag- und Nachtwechsel folgen sie einander. „Die äußere tätige Oberfläche“ (GEIGER 1961), in der sich der Energieumsatz abspielt, ist aber jeweils die gleiche. Beim Waldbestand liegt sie in der Kronenschicht, auf den Lichtungen in der Krautschicht. Hierdurch ergeben sich große Mikroklimaunterschiede. Um die Abhängigkeit der Temperatur und relativen Luftfeuchtigkeit vom Deckungsgrad zu ermitteln, wurden vergleichende Messungen in einem dichten Eichen-Hainbuchen-Bestand und auf einer stark verkrauteten Douglasien-Schonung (8j) durchgeführt, die zur Hälfte von einem 20jährigen Birkenschirm beschattet war (Urliste H).

Temperaturverlauf

Es zeigte sich im Zeitraum 18.—23. IV. 1960 und 18. IX.—16. X. 1960 folgende Verteilung der Maximal- und Minimal-Temperaturwerte in 2 cm Höhe über dem Boden (Auswertung von Thermographen-Diagrammen):

D a t u m	Eichen-			Douglasien-Schonung			Douglasien-Schonung mit Birkenschirm		
	Max.	Min.	Diff.	Max.	Min.	Diff.	Max.	Min.	Diff.
18. IV. 1960	9	5	4	12	3	9	10	5	5
19. IV. 1960	17	10	7	24	6	18	18	5	13
20. IV. 1960	17	9	8	22	3	19	17	3	14
21. IV. 1960	10	6	4	14	6	8	11	6	5
22. IV. 1960	11	3	8	17	2	15	14	3	11
23. IV. 1960	6	3	3	12	2	10	9	2	7
18.—25. IX. 60	16	7	9	23	6	17	19	7	12
25. IX.—2. X. 60	13	4	9	21	0	21	17	4	13
2.—9. X. 1960	15	9	6	23	6	17	21	9	12
9.—16. X. 1960	11	2	9	21	0	21	19	2	17

Für den Zeitraum vom 11. IX. bis zum 9. X. 1960 ergibt sich (nach Auswertung der Thermographenstreifen) folgende Verteilung der Temperaturen auf die Anzahl der Doppelstunden:

Lufttemperatur in °C.	Eichen-Hainbuchen-Bestand	Douglasien-Schonung	Douglasien-Schonung mit Birkenschirm
— 2 — 0	—	2	—
0 — 2	—	4	—
2 — 4	4	5	3
4 — 6	24	8	10
6 — 8	31	35	22
8 — 10	89	62	86
10 — 12	72	74	95
12 — 14	82	49	69
14 — 16	26	33	28
16 — 18	8	23	10
18 — 20	—	18	11
20 — 22	—	15	2
22 — 24	—	8	—

In klaren Ausstrahlungsnächten zeigen sich die Unterschiede zwischen Wald- und Lichtungsstandorten besonders deutlich. Die Bodenoberfläche strahlt die tagsüber aufgenommene Wärmeenergie in klaren Nächten um so stärker aus, je weniger sie von der Vegetation abgeschirmt ist. So wurden in einer Julinacht an den bisher betrachteten Schonungs-Standorten Temperaturen unter dem Gefrierpunkt beobachtet, während die Temperaturschwankung im Eichen-Hainbuchenwald gering war.

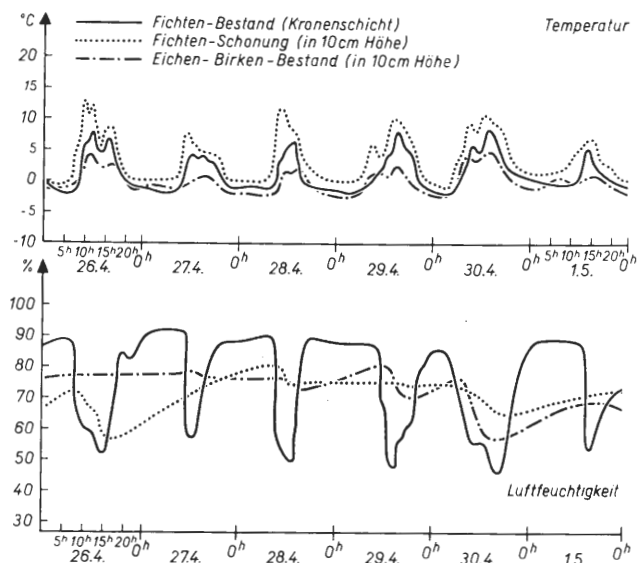


Abb. 5

Der Verlauf von Temperatur und relativer Luftfeuchtigkeit in der bodennahen Luftschicht eines Eichen-Birken-Bestandes und einer Fichten-Schonung wie in der Kronenschicht eines Fichten-Bestandes am Südhang der Nordhelle (April/Mai 1961)

Zeit: 3./4. VII. 62	Eichen- Hainbuchen-Bestand	Douglasien-Schonung	Douglasien-Schonung mit Birkenschirm
21 h	6,6	2,1	5,3
22 h	6,3	0,8	2,1
23 h	5,6	-0,4	1,3
24 h	5,0	-1,1	0,5
1 h	4,9	-1,2	0,5
2 h	3,9	-1,5	0,3
3 h	3,9	-1,8	0,0
4 h	4,1	-2,1	0,2
5 h	4,8	3,7	3,5

In allen 3 Erhebungen beobachten wir in der bodennahen Schicht über dem Waldboden ausgeglichene thermische Verhältnisse. (Geringe Temperaturamplitude, langsame Temperaturschwankungen). Ihnen stehen extreme Temperaturbedingungen in der Schonung gegenüber. Diese extrememildernde Wirkung des Birkenschirms zeigt sich vor allem an Strahlungstagen. Am Beispiel der Douglasien-Schonung mit Birkenschirm ist zu erkennen, wie weitgehend durch den Deckungsgrad der Baumschicht die Temperaturverhältnisse im Stratum der Carabidenaktivität beeinflusst werden (Abb. 5).

Auch im Tagesgang der Temperatur unterscheiden sich Wald und Lichtung (Abb. 4, 5, 6, 7). Am Morgen eines Sommertages erwärmt sich die bodennahe Schicht auf den Lichtungen früher und intensiver als in den Beständen. Erst um die Mittagszeit kommt es von der Wipfelschicht her zu einer Erwärmung des noch kühlen Waldbodens. Bis in die Nacht hinein hält diese Wärmestrahlung aus dem Kronenraum an. Inzwischen ist es auf den Lichtungen durch die Ausstrahlung zu einer starken Abkühlung gekommen, die die ganze Nacht über anhält. Nach Mitternacht gibt dann der Waldboden einen Teil der empfangenen Energie wieder an die Kronenschicht zurück. Jede Lücke in ihr bedingt eine Abstrahlung an den Nachthimmel, so daß nur der dicht geschlossene Be-

stand eine geringe Schwankungsbreite der Temperatur aufweist. Mit aufgehender Sonne kommt es dann wieder, bei der Lichtung und den Südhangstandorten beginnend, zu einer Umkehr der Strahlungsbilanz. So ist die Temperatur der bodennahen Luftschicht in den Lichtungen tagsüber wesentlich höher, nachts über aber wesentlich niedriger als in den Waldbeständen. Der Wald mildert die Extreme.

Je dichter der Bestand ist, desto geringer ist die Temperaturamplitude, desto langsamer folgt der Anstieg und der Abfall der Temperatur dem Sonnengang.

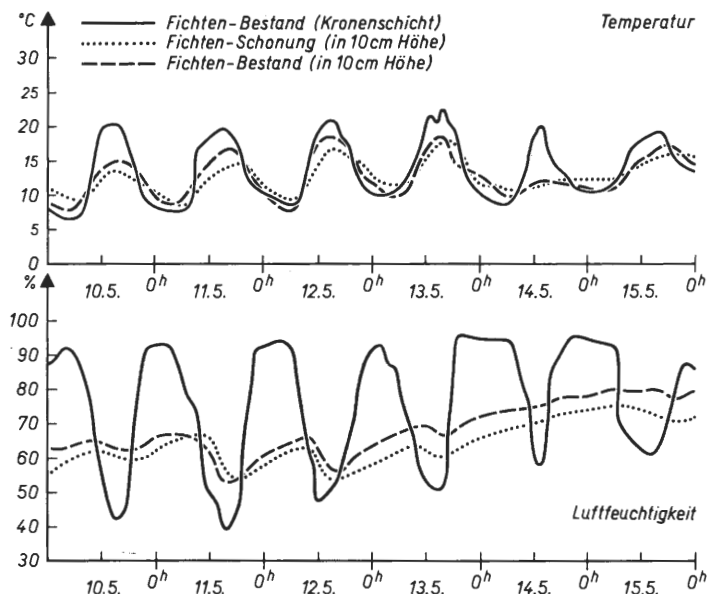
Feuchtigkeitsverhältnisse in der bodennahen Luftschicht.

Die Feuchtigkeit der bodennahen Luftschicht entstammt dem Boden. Sie zeigt in den Beständen geringe, auf den Lichtungen größere Schwankungen (Abb. 5, 6). Da diese Schwankungen im Gang der Feuchte weitgehend temperaturabhängig sind, wirkt sich auch hier wieder der große Einfluß des Deckungsgrades der Baum- und Strauchschicht auf das Klima der bodennahen Luftschicht aus. Feuchtemessungen in 2 cm Höhe lassen dies erkennen.

Zeit:	Eichen-		
15. VIII. 1962	Hainbuchen-Bestand	Schonung	Schonung mit Schirm
6 h	86 ‰	94 ‰	92 ‰
12 h	88 ‰	74 ‰	78 ‰
18 h	84 ‰	80 ‰	84 ‰
24 h	94 ‰	96 ‰	96 ‰

In den vergrasteten Schonungen an Nordhängen (J, O, V) wurden in gleicher Höhe zu verschiedener Tages- und Nachtzeit nur Werte bis 84 ‰ registriert. Anders lagen die Verhältnisse in einer von Adlerfarn überwucherten Schonung am Südhang (M). Hier sank an zwei warmen Augusttagen die relative Feuchte

Abb. 6



Der Verlauf von Temperatur und relativer Luftfeuchtigkeit in der bodennahen Luftschicht eines Fichten-Bestandes und einer Fichten-Schonung wie in der Kronenschicht eines Fichten-Bestandes am Nordhang der Nordhelle (April/Mai 1961)

bis 60 %. Die größten Schwankungen auf engem Raum zeigten sich auf dem südexponierten Kahlschlag (K7). Hier lagen Stellen mit einer relativen Feuchte von 48 % (über trockener Fichtenstreu) und 82 % (unter den Zweigen frisch gefällter Fichten) 5 m auseinander.

Tagsüber sind die Waldbestände durchgehend feuchter. In der Nacht ist es umgekehrt. Auf den Lichtungen tritt schon kurz nach Sonnenuntergang eine fast vollständige Sättigung ein, die bis zur Taubildung anhält. Der durch sie bedingte Rückgang der relativen Feuchte betrifft nur die Lichtungen, in denen es in der Krautschicht zur Taubildung kommt. Die hygrischen Verhältnisse auf dem Waldboden werden hingegen vom Taufall in der Kronenschicht nicht betroffen.

Bei Berücksichtigung der humiden Witterungstendenz in dem Untersuchungsgebiet können wir somit feststellen:

In der bodennahen Luftschicht der Waldbestände wie der Lichtungen ist nachts eine allgemeine Luftfeuchtigkeit von mehr als 90 % zu beobachten.

Tagsüber bildet sich auf den Lichtungen ein feuchtes Kleinklima mit großen Unterschieden aus, dagegen wird in dichten Waldbeständen eine Luftfeuchtigkeit von 80 % kaum unterschritten.

Die lichten Waldbestände zeigen bei Tage Feuchte-Verhältnisse, die denen der Lichtungen ähneln.

Die Feuchte-Situation ändert sich kleinräumig spiegelbildlich zum Temperaturmosaik der einzelnen Habitate.

Mikroklima der einzelnen Waldgesellschaften

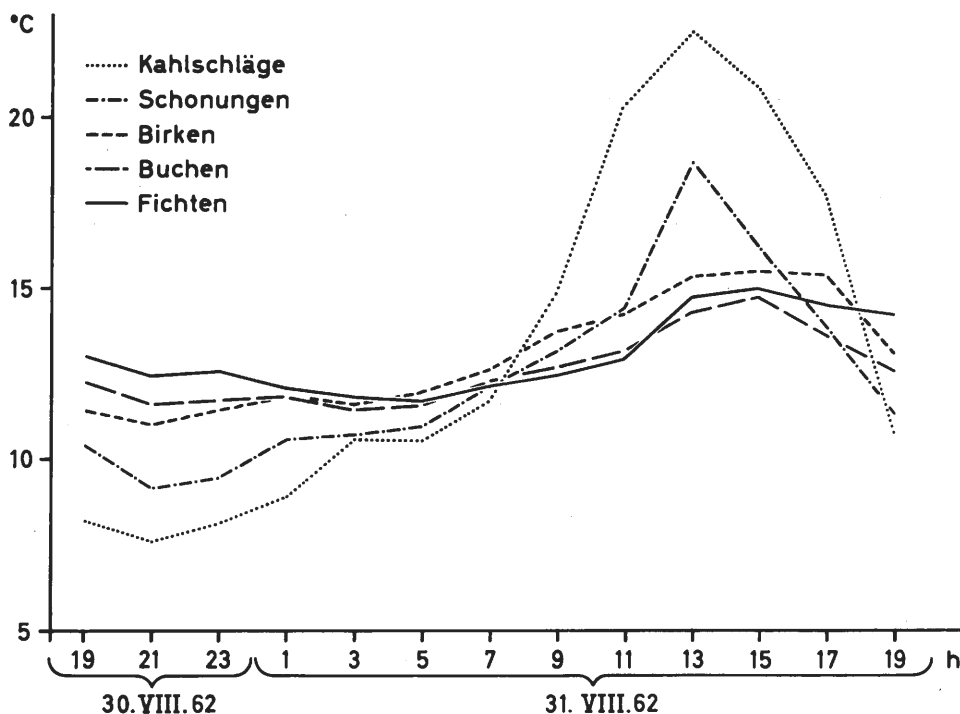
Auch zwischen den einzelnen Waldgesellschaften lassen sich durch Messungen erhebliche Unterschiede im Mikroklima nachweisen. Der Temperaturverlauf im Eichen-Birkenwald läßt den Einfluß des Mikroklimas (Abb. 5) deutlicher erkennen als der im dichteren Fichtenforst (Abb. 6). Um die Temperatur- und Feuchtigkeitsschwankungen im Fanggebiet V 3, 4, 6, 9 zu ermitteln, wurden an 5 Standorten je 3 abgeschirmte $\frac{1}{10}^{\circ}$ Thermometer wie 2 Haarhygrometer für 24 Stunden exponiert und stündlich kontrolliert (Abb. 7). Die Waldbestände weisen die geringsten thermischen Schwankungen auf, der Buchen-Bestand auf Sandstein $3,0^{\circ}$, der Fichten-Bestand $3,4^{\circ}$, der Eichen-Birken-Bestand $4,4^{\circ}$. Eine wesentlich größere Amplitude ist in der Fichten-Schonung ($9,3^{\circ}$) und auf dem Fichten-Kahlschlag ($13,8^{\circ}$) festzustellen.

Bei der Luftfeuchtemessung wurden folgende Schwankungen beobachtet: Buchenwald 8 %, Fichtenwald 11 %, Eichen-Birkenwald 14 %, Fichten-Schonung 20 %, Fichten-Kahlschlag 38 %.

Messungen, die an gleichen Standorten mit dem Assmann'schen Aspirationspsychrometer vorgenommen wurden, ergaben an einem Strahlungs- und einem Regentag ähnliche Unterschiede des Klimas:

Strahlungs- tag (29. 8. 61)	Buchen	Fichten	Eichen- Birken	Schonung	Kahlschlag
11—12 h	19,4 73 %	21,1 66 %	19,9 69 %	21,4 75 %	23,2 62 %
23—24 h	15,8 83 %	16,4 76 %	16,4 80 %	14,2 90 %	14,7 79 %
Regentag (6. 9. 61)					
11—12 h	11,5 92 %	12,0 92 %	12,1 95 %	12,5 96 %	12,9 90 %
23—24 h	9,4 91 %	10,3 89 %	10,0 90 %	9,3 93 %	9,2 86 %

Abb. 7



Tagesgang der Temperatur in der bodennahen Luftschicht in verschiedenen Waldgesellschaften (30.—31. VIII. 1962):

Fichten-Kahlschläge

Fichten-Schonungen

Eichen-Birken-Bestände

Buchen-Bestände auf Sandstein

Fichten-Bestände

(Jede Kurve repräsentiert Mittelwerte von drei Meßstationen)

Deutlich ist die nivellierende Wirkung des Regens auf den Klimaverlauf festzustellen. Bei der hohen Zahl an Niederschlagstagen im Untersuchungsgebiet ist es somit nicht sicher, daß die bei Sonnentagen deutlich hervortretenden Klimaunterschiede zwischen den Waldgesellschaften ohne weiteres absolut gesetzt werden dürfen. Insgesamt gesehen kann der mittlere Klimaverlauf wesentlich ausgeglichener sein. Um die markanten Unterschiede zwischen dem Standortklima der einzelnen Gesellschaften in der richtigen Größenordnung herauszuarbeiten, werden summierende Klimamessungen benötigt. Zur Ermittlung der Temperaturmittelwerte in der Fangperiode am Fallenort bietet sich die PALLMANN-Methode an, wie sie SCHMITZ & VOLKERT (1959) beschrieben. Sie beruht auf der temperaturabhängigen hydrolytischen Umwandlung von optisch rechtsdrehendem Rohrzucker in optisch linksdrehenden Invertzucker. Der in einer Zeiteinheit erfolgte Drehwinkelabbau läßt sich durch polarimetrische Messungen vor und nach der Exposition ermitteln. Er ist ein Maß für die am Standort

wirksam gewordene Wärmesumme. Aus der Drehwinkeländerung läßt sich die „wirksame Mitteltemperatur, eT “ (PALLMANN 1940) berechnen, die als exponentielle Mitteltemperatur über der arithmetischen Mitteltemperatur liegt.

Die Herstellung von Rohrzuckerlösung erfolgte nach den Angaben von SCHMITZ & VOLKERT (1959) unter Verwendung eines Salzsäure-Zitrat-Puffergemisches vom pH3. Um ein Bakterien- und Pilzwachstum zu verhindern, erhielt die Lösung einen Zusatz von Sublimatnatrium. 12 cm³ dieser Saccharose-Zitrat-Salzsäure-Pufferlösung wurden in starkwandigen Ampullen exponiert, die mit einem Polyäthylen-Stopfen verschlossen waren. Der Transport zum Standort erfolgte in einem Thermostaten. Anfangs- und Enddrehwinkel wurden mit einem Vollkreispolarimeter der Firma Schmidt & Haensch (Ablesegenauigkeit von 0,01 °) gemessen.

Für die Dauer von 6 Monaten waren zwei Serien von jeweils 80 Röhrchen im Untersuchungsgebiet in 2 cm Höhe über dem Erdboden exponiert. In den einzelnen Waldgesellschaften ergaben sich nach der Mittelwertbildung folgende Drehwinkeländerungen:

Waldgesellschaften an Nordhängen	Serie 1: 12. V.—31. X. 62 (Anfangsdrehwinkel 25,51°) Enddrehwinkel:	Serie 2: 30. IV.—15. IX. 62 (Anfangsdrehwinkel 25,72°) Enddrehwinkel:
Buchen auf Kalk	16,54	18,13
Buchen auf Sandstein	16,31	17,58
Eichen-Hainbuchen	15,96	17,31
Eichen-Birken	14,82	15,02
Fichten-Bestand	15,27	16,34
Fichten-Schonung	14,03	14,84
Fichten-Kahlschlag	12,61	13,97

Den in beiden Serien gleichlaufenden Drehwinkeländerungen ist zu entnehmen, daß in der Reihenfolge obiger Aufstellung die mittlere Temperatur der bodennahen Luftschicht in den Waldgesellschaften zunimmt. Diese thermische Stufenfolge entspricht in großen Zügen der Vegetationsdichte. Die Fichten-Bestände bilden hierbei eine Ausnahme. In ihnen neigt die Streuschicht zu einer schnelleren oberflächlichen Austrocknung, worauf die relativ hohe Lufttemperatur in Bodennähe zurückzuführen ist. Da eine solche thermische Reihenfolge auch einer hygrischen entspricht, (den wärmeren Gesellschaften kommt eine größere Schwankungsbreite der relativen Feuchte in Bodennähe zu), müssen wir in ihr eine ökologische Stufenfolge erblicken.

So ergaben die mikroklimatischen Untersuchungen eine thermische Stufenfolge der Waldgesellschaften: Buchenwald auf Kalk, Buchenwald auf Sandstein, Eichen-Hainbuchenwald, Eichen-Birkenwald, Fichten-Bestand, Fichten-Schonung und Fichten-Kahlschlag.

Allerdings muß berücksichtigt werden, daß in allen Beständen mit ausgeprägter Strauch- und Krautschicht das Mikroklima auf engem Raum starken Schwankungen unterworfen ist, wie dies folgende Mikroklimadaten zeigen:

Mit einer Aluminiumfolie abgeschirmte Thermometer registrierten in einer Schonung am Südhang (M 9) im Abstand von 50 cm 2 cm über dem Boden folgende Lufttemperaturen: 15,7°, 13,4°, 19,1°, 15,8° 18,5° C.

Im Eichen-Hainbuchenwald (H 2) zeigte das Luxmeter längs einer 10 m Strecke je Meter folgende Helligkeitswerte an: 230, 1 420, 450, 2 900, 2 700, 680, 2 400, 150, 740, 1 250 Lux.

Das Aspirationspsychrometer ermittelte starke Schwankungen in der relativen Feuchte auf engem Raum:

Fichten-Altholz (J6): Über der Nadelstreu 74 % RF, über einem Moospolster 88 %.

Buchen auf Kalk (B 1): Über der trockenen Buchenstreu 68 %, über der noch feuchten Streu in benachbarten Schlotten 82 % RF.

Buchen auf Sandstein (L 3): Über der Buchenstreu 86 %, am Rande eines Quelltopfes zwischen *Impatiens noli tangere* 96 % RF.

Buchen-Bestände weisen die geringste Temperatur- und Feuchtigkeitsamplitude auf und übernehmen nur größere Schwankungen des Makroklimas. Die Schonungen hingegen sind dem täglichen Makroklimagang ausgesetzt und zeigen vor allem bei Strahlungswetter große Extreme. In den lichterem Waldungen beobachten wir klimatische Schonungselemente, die je nach dem Schlußgrad der Baumschicht eine unterschiedliche thermische und hygrische Schwankung in den Bestand tragen.

Zusammenfassung der Ergebnisse:

Die auf ihre Carabidenfauna hin untersuchten Standortgruppen zeigten bestimmte Klimateigenheiten. An Waldstandorten in großer Höhenlage, in Nordexposition oder in unmittelbarer Nähe von feuchten Senken herrscht gleichermaßen ein kühlfeuchtes Standortklima. Die hier angetroffene Carabidenfauna weist viele montane Elemente auf. Vorwiegend an warmen Südhängen vorkommende Carabidenarten beobachten wir ebenso in den Schonungen und an den Bestandsrändern. Eine Fülle ähnlicher Befunde zeigt, daß die Carabiden eine deutliche Bindung an die Mikrokimate aufweisen. Sie sind jeweils in den Waldgesellschaften anzutreffen, deren Standortkimate ihren Klimaansprüchen entsprechen.

Die Carabidenverteilung zeigt somit eine deutliche Abhängigkeit von der Mikroklimaverteilung, die ebenfalls in der Pflanzengesellschaft ihren Ausdruck findet.

III. Carabidenfauna einzelner Habitate (Kleinträumige Verteilung)

Innerhalb der Einzelbiotope beobachten wir oft einen Wechsel der Pflanzengesellschaften auf kleinem Raum. In lichten Waldungen und den Schonungen begegnen wir einem Pflanzenmosaik. Messungen mit dem Aßmann'schen Aspirationspsychrometer zeigten, daß diesem Pflanzenmosaik ein Mikroklimamosaik entspricht. Es stellt sich so die Frage: Zeigt die Carabidenfauna auch auf engem Raum eine Abhängigkeit von dem Standortklima? Konkret gesagt: Kommt dem Bestandsrand, einer Windbruchstelle, einem Quelltopf... eine andere Carabidenverteilung zu als dem umgebenden Bestand?

Bestandsrand

Der Jahresfang von 2 Doppelfallen im Eichen-Hainbuchenwald (H 2) und am Rande des Bestandes (3 m vom Traufrand entfernt) weist folgende Unterschiede auf:

	Artenzahl	Individuenzahl	Anteil an den Standortgruppen			Anteil an den Südhangarten
			1	2	3	
Bestandsinneres	11	365 (13)	78	22	—	19
Bestandsrand	13	250 (8)	68	30	2	29
Bezugseinheit 14 FM						

Windbruchlücke

Die Carabidenfauna in einer Windbruchlücke eines Kalkbuchenwaldes (B 1) zeigt eine ähnliche Abweichung von der Fauna des dichteren Buchenwaldes:

	Artenzahl	Individuenzahl	Anteil an den Standortgruppen			Anteil an den Südhangarten
			1	2	3	
Bestandsinneres	13	285 (18)	96	4	—	7
Windbruchlücke	16	168 (7)	85	9	6	19
Bezugseinheit 7 FM						

Die Faunen des Bestandsrandes und der Windbruchlücke lassen eine kleinere Individuendichte, eine größere Artendichte, einen geringeren Anteil montaner Arten und einen größeren Anteil an „Südhangcarabiden“ und Carabiden der Übergangs- und Lichtungsgruppe erkennen. Das sind aber jene Charakteristika, durch die sich die Lichtungen von den Waldbeständen unterscheiden. Lichte Stellen innerhalb der Waldungen zeichnen sich somit durch einen größeren Anteil an Lichtungsarten aus.

Quelltopfregion

Im gleichen artenarmen Buchen-Bestand (J 3) wurde die Carabidenfauna in der Nähe eines Quelltopfes und in einem trockeneren Bereich ermittelt.

	Artenzahl	Individuenzahl	Anteil an den Standortgruppen			Anteil an den Nordhangarten
			1	2	3	
Bodentrockene Region	13	292 (23)	93	7	—	14
Quelltopfregion	8	347 (50)	92	8	—	49
Bezugseinheit 7 FM						

Der feuchtere Standort weist eine höhere Individuendichte, einen größeren Anteil an montanen und Nordhangarten auf. Die Artenzahl liegt auf trockenem Grund höher. Gleichlaufende Befunde innerhalb der Fanggruppen E, F und G erlauben die Verallgemeinerung: An feuchten Stellen in den Waldgesellschaften dominieren typische Nordhangarten und montane Carabiden.

Um die Verteilung auf engem Raume im Zusammenhang zu untersuchen, wurde eine Fangserie von 94 Fallen so über ein Gebiet von 9 ha Waldfläche verteilt, daß möglichst viele Fallenstandorte mit unterschiedlicher Pflanzengesellschaft und verschiedenem Deckungsgrad eng beieinander lagen. Die Luftaufnahme half beim Auffinden von einem entsprechenden

Biotopmosaik.

Es wurde ein Eichen-Birkenwald-Gebiet ausgewählt (Abb. 1), das in den letzten Jahren teilweise in Fichtenkulturen überführt worden war. An einem Nordhang wechselten in einer Höhenlage von ca. 420 m Eichen-Birken-Bestände verschiedenen Alters mit Schonungen unterschiedlicher Altersstufe. Fichten-Bestände und ein Buchen-Altholz kamen in den Randgebieten des Areals hinzu.

In der Zeit vom 5. V.—8. IX. 1961 registrierten 94 Formalinfallen 2881 Carabiden. Beim Vergleich dieses Kleinraumfanges 1961 mit dem Großraumfang

Carabidenverteilung in Fichten-Beständen

Fangzeit: Mai—August 1960 und 1961 (Pro Standort 1 Falle bei 4 Leerungen = 4 FM)

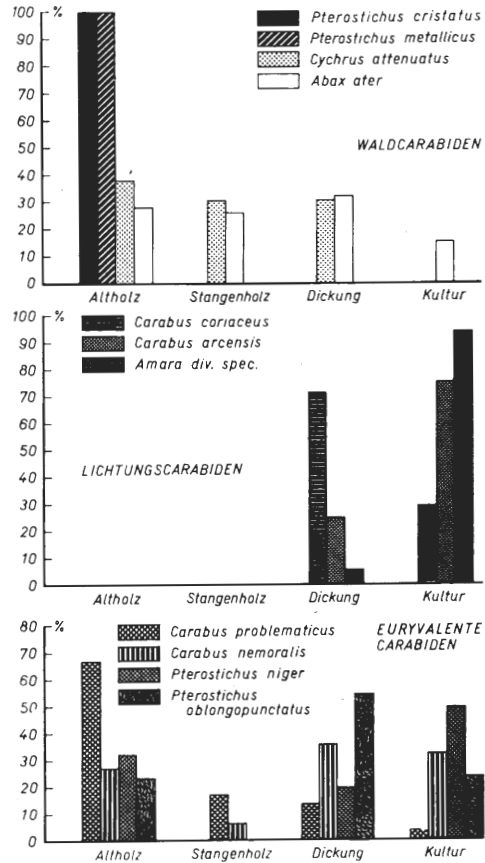
A Großraumfang 1960

Art	Fang je Falle	Anteil am Gesamtfang
<i>Abax ater</i>	44,2	73 %
<i>Carabus problematicus</i>	6,4	11 %
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	2,0	3 %
<i>Pterostichus niger</i>	1,5	2 %
<i>Carabus nemoralis</i>	1,2	2 %
<i>Trichotichnus laevicollis</i>	1,1	2 %
<i>Pterostichus metallicus</i>	0,8	1 %
<i>Cychrus attenuatus</i>	0,3	0,5 %
<i>Pterostichus cristatus</i>	0,3	0,5 %
Div. Carabidae	2,8	5 %
	60,6	100 %

B Kleinraumfang 1961

Art	Fang je Falle	Anteil am Gesamtfang
<i>Abax ater</i>	19,7	58 %
<i>Carabus problematicus</i>	9,6	28 %
<i>Pterostichus niger</i>	1,3	4 %
<i>Trichotichnus laevicollis</i>	0,6	2 %
<i>Carabus nemoralis</i>	0,6	2 %
<i>Cychrus attenuatus</i>	0,5	1,5 %
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	0,4	1 %
<i>Pterostichus cristatus</i>	0,3	1 %
<i>Pterostichus metallicus</i>	0,2	0,5 %
Div. Carabidae	0,7	2 %
	33,9	100 %

Abb. 8
Abundanzwerte von Carabiden in vier
Fichten-Sukzessionsstufen
(Auswertung aller in Fichten-Sukzessions-
stufen beim Kleinraumfang 1961 erzielten
Carabidenfänge)
Standort: Siehe Abb. 1
Fangzeit: 5. V.—8. IX. 1961



1960 (J, L, M, O), den für die Fichten-Bestände Tabelle 9 beispielhaft aufzeigt, fällt auf:

1. Die Fangergebnisse liegen in Übereinstimmung mit Tab. 8 beträchtlich unter denen des Vorjahres.

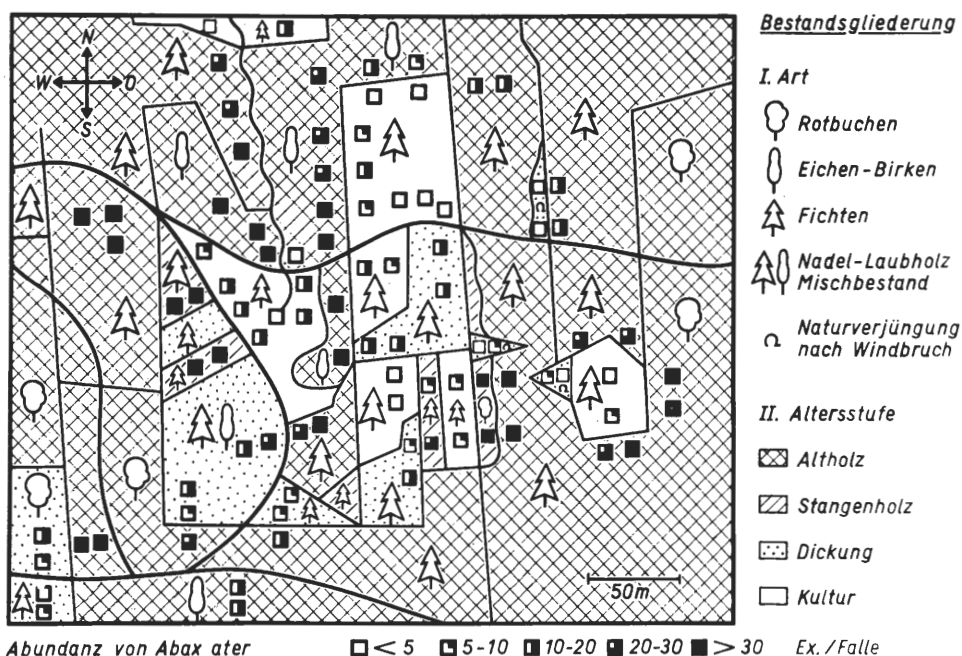
2. Die Waldgesellschaften zeigen in diesem Mosaik die gleiche Reihenfolge in der Individuendichte wie die großräumig verteilten Waldgesellschaften. Die Buchen-Standorte haben die größte- die Fichten-Standorte die geringste Individuendichte.

3. Eine Übereinstimmung in der Dominanzfolge zwischen Großraum- und Kleinraumstandorten ist festzustellen. Die an Hand der Großraumfänge entwickelte „Mittlere Dominanzfolge“ (Tab. 7) gilt so auch für die kleinräumige Verteilung der Carabiden.

Dabei zeigen die einzelnen Fangergebnisse eine Eindeutigkeit bei den typischen Wald- und Lichtungsarten. *Pterostichus metallicus* und *Pterostichus cristatus* wurden ausschließlich im Altholz, *Trechus quadristriatus*, *Stomis pumicatus* und diverse *Amara*-Arten nur auf Lichtungen angetroffen.

Überraschend ist die Verteilungsweise bei euryvalenten Arten. Sie weist keine normale Streuung auf, wie es nach der bisherigen summarischen Betrachtung vermutet werden könnte, sondern zeigt einen deutlichen Verbreitungsschwerpunkt.

Abb. 9



Abundanzverteilung von *Abax ater* beim Kleinraumfang 1961

Standort: Siehe Abb. 1

Fangzeit: 5. V.—8. IX. 1961

Carabus problematicus wurde beim Kleinraumfang 1961 (Abb. 1) in keiner der mehr als 30 Fällen in jungen Fichten-Kulturen angetroffen. In den Fichten-Dickungen und den lichten Eichen-Birken-Beständen waren 1—5 Exemplare, im Fichten-Stangenholz meist 5—10 Exemplare und in den Fichten- wie Buchen-Althölzern meist mehr als 10 Exemplare registriert worden.

Den größten Indikatorenwert für den Wechsel der Standortbedingungen auf kleinem Raum hat die euryvalente Art *Abax ater*, die in allen Fällen anzutreffen ist. Ihre Aktivitätsdichte zeigt eine deutliche Abhängigkeit vom Deckungsgrad der einzelnen Habitate (Abb. 9).

Die niedrigste Dichte beobachten wir in den Kulturen, die größte in den Altholz-Beständen. Jeder Lichtung in ihnen entspricht eine geringere, jeder feuchten Region (Bachlauf) eine höhere Individuenzahl.

Weitere Carabidenarten, die bei allgemeiner Verbreitung eine empfindliche Reaktion auf die Vegetationsdichte zeigen, sind: *Carabus nemoralis*, *Carabus coriaceus* und *Pterostichus niger*. So können wir für jede häufige Carabidenart das ökologische Verhalten bei der Habitatwahl an Hand einer Luftaufnahme analysieren. Analog zu einem einmal durchgeführten Kleinraumfang ist die Carabidenfauna qualitativ wie quantitativ in großen Zügen für die Nachbargebiete vorherzubestimmen. Sie wechselt in einem Vegetationsmosaik von Habitat zu Habitat und resultiert aus den beim Großraumfang beobachteten ökologischen Valenzen der einzelnen Arten.

Die während der Fangperiode durchgeführten Klimamessungen ergaben, daß allen Habitaten ein Standortklima zukommt, das sich mit der Vegetationsdichte ebenso kleinräumig ändert wie die beobachtete Carabidenverteilung.

Jedem Vegetationsmosaik innerhalb der Waldbestände entspricht also ein Mikroklimamosaik und ein Aktivitätsmosaik der Carabidenfauna.

Sukzessionsstufen des Fichtenwaldes

Die beim Kleinraumfang 1961 an Fichten-Standorten gefangenen Carabiden verteilen sich nicht gleichmäßig auf die Sukzessionsstufen Fichten-Kultur, Fichten-Dickung, Fichten-Stangenholz und Fichten-Altholz. Wie Abb. 8 zeigt, treffen wir die Lichtungscarabiden nur in der Dickung und der Kultur an. Der Anteil der Waldcarabiden nimmt vom Altholz bis zur Kultur hin ab. Die euryvalenten Carabiden sind hingegen bis auf das Stangenholz in allen Sukzessionsstufen anwesend. Dies allerdings, ähnlich wie wir es bei *Abax ater* feststellten, in unterschiedlicher Häufigkeit. *Carabus problematicus* zeigt deutlich die auch auf dem Artenverteilungsbild (Abb. 2) zu erkennende Häufung in den Altholz-Beständen.

Die Arten- und Individuendichte paßt zu dem bisher gewonnenen Bild vom individuenreichen, relativ artenarmen Waldbestand und der artenreichen aber individuenarmen Lichtung. Dabei ordnet sich die Fauna der Dickung als Zwischenstufe ein. Im Stangenholz beobachten wir jedoch die niedrigste Arten- und Individuendichte, die zum Altholz hin wieder deutlich ansteigt. In dieser Bestandsform stehen die Jungfichten so dicht, daß keine Krautschicht aufkommen kann. Die Carabidenfauna ist entsprechend arten- und individuenarm, ein Umstand, zu dessen Deutung der mikroklimatische Standortbefund nicht ausreicht.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Der Bestandsrand weist eine artenreichere, individuenärmere Carabidenfauna mit einem größeren Anteil an Lichtungs- und Südhangarten auf als das Bestandsinnere. Die montanen Arten nehmen ab.

2. Die Windbruchlücken zeigen eine gleichlaufende Wandlung der Waldfauna zur Lichtungsfauna hin.

3. Die Quelltopfregionen heben sich durch Artenarmut und Individuenreichtum von der Umgebung ab. Montane und typische Nordhangarten dominieren hier.

4. Im Biotopmosaik sind die im Großraum beobachteten Verteilungsweisen festzustellen. Mit steigendem Deckungsgrad der Vegetation nehmen Individuenzahl, montane Arten und alle Carabiden mit strenger Waldbindung zu. An Hand von Luftaufnahmen sind Prognosen über die Carabidenvergesellschaftung in den einzelnen Habitaten möglich.

Jedem Vegetationsmosaik innerhalb der Waldbestände entspricht ein Mikroklimamosaik und ein Aktivitätsmosaik der Carabidenfauna.

5. Den einzelnen Sukzessionsstufen von der Fichten-Kultur bis zum Fichten-Altholz entspricht eine Wandlung der Carabidenfauna von einer artenreichen individuenarmen Lichtungsgesellschaft zur artenarmen und individuenreichen Waldgesellschaft. Die Fauna des Stangenholzes zeigt eine Arten- und Individuenarmut gleichzeitig.

Versuche zur Standortwahl der Carabiden

I. Präferenzverhalten von Carabiden

Der beobachtete Zusammenhang zwischen Carabidenverteilung und Standortklima veranlaßte zu experimentellen Untersuchungen, in denen das Präferenzverhalten der einzelnen Carabiden im Temperatur-, Feuchtigkeits- und Helligkeitsfeld untersucht wurde.

1.) Temperaturpräferenz

Methode: Die Temperaturpräferenz wurde mit der gleichen ringförmigen Orgel ermittelt, die KIRCHNER (1960) und THIELE (1962 und 1964 a) zu umfangreichen Präferenzversuchen benutzten. Um Vergleichsmöglichkeiten zu schaffen, übernimmt die vorliegende Arbeit die gleichen Versuchsbedingungen.

Ähnlich wie bei der ersten ringförmigen Orgel von KRÜGER (1951) diente ein mit seitlichen Grenzwänden versehener Aluminiumring von 10 cm Breite und 1 cm Dicke als Laufschiene, deren gegenüberliegende Fortsätze an der einen Seite durch einen elektrischen Widerstand aufgeheizt, an der anderen durch ein Kohlensäureeis-Methanol-Gemisch abgekühlt wurden. Es entstand so ein gleichmäßiges zweiseitiges Temperaturgefälle zwischen 4° und 46° C. Zur Registrierung der Bodentemperatur waren auf der Unterseite in 10 cm Entfernung jeweils 10 Thermometer in die Laufschiene eingepaßt. Diese bedeckte während des Versuches ein angefeuchteter Fließpapierring, der die Luftfeuchtigkeit in Bodennähe konstant hielt.

Nach einer Eingewöhnungszeit von 30 Minuten wurde der Standort der jeweils 10 Versuchstiere und die entsprechende Bodentemperatur in Zeitabständen von je 5 Minuten ermittelt. Nach 10 Kontrollen war der Versuch beendet, es lagen 100 Ablesungen vor, die nach THIELE (1964 a) zu 8 Temperaturbereichen zusammengefaßt in die Tabelle 10a eingingen. In ihr ist die Gesamtzahl der Ablesungen wie bei LEHMANN (1962) unter dem Wert A angegeben.

Befund:

Die Temperaturpräferenzwerte aller im Untersuchungsgebiet häufigen Carabiden sind in Tab. 10a zusammengestellt. Die Reihenfolge der Arten entspricht zumeist der durch die Fänge ermittelten Bindung an Waldbestände der Standortreihe.

Kalt-stenotherme Carabiden wie *Cychrus attenuatus* heben sich ebenso von dem Gros der mehr eurythermen Arten ab wie die warm-stenothermen *Carabus arcensis* und *Carabus auratus*. Diese Stenothermie steht in guter Übereinstimmung mit dem Standortbefund. Weitere Waldarten bevorzugen bei größerer Variationsbreite den kühleren Bereich: *Abax ovalis* und *Pterostichus metallicus*. Unter den Lichtungsarten präferieren *Carabus granulatus* und *Pterostichus coerulescens* den wärmeren Bereich.

Euryvalente Carabiden, wie *Abax ater* und *Abax parallelus*, zeigen bei einem Schwerpunkt im mittleren Bereich eine Temperaturtoleranz in der warmen wie in der kalten Zone. Andere Carabidenarten (*Carabus purpurascens*, *Pterostichus madidus*) zeigen keine eindeutige Übereinstimmung zwischen ihrer Wärmepräferenz und dem beobachteten Bindungsgrad an den Wald.

1. Viele Waldcarabiden sind kaltpreferent
2. Die meisten Lichtungscarabiden sind warmpreferent
3. Euryvalente Carabiden und einige mit beobachteter Waldbindung zeigen eine größere Temperaturtoleranz

2.) Feuchtigkeitspräferenz

Methode: Zur Bestimmung der Feuchtigkeitspräferenz diente eine 5stufige Orgel, wie sie von BARLOW (1957) beschrieben wurde und in den Untersuchungen von THIELE (1964 a) und LEHMANN (1962) Verwendung fand.

In einer Petrischale von 19 cm Durchmesser und 5 cm Höhe befand sich ein 3 cm hoher Einsatz mit 8 Sektorenkammern zur Aufnahme der gesättigten Salzlösungen. Zwei einander gegenüberliegende Kammern wiesen die doppelte Größe der anderen 6 Kammern auf, die den Raum beiderseits der großen Sektoren gleichmäßig unterteilen. Eine große Kammer hatte eine Wasserfüllung, an sie schlossen sich links und rechts je 3 Kammern an, die Salzlösungen zur Erreichung einer Luftsättigung von 85 ‰, 70 ‰ und 55 ‰ enthielten und beiderseits an die zweite große Kammer stießen, die eine relative Luftfeuchtigkeit von 40 ‰ aufwies.

Die gesättigten Lösungen folgender Salze ergaben die Feuchtigkeitsstufen:

CaCl	=	40 ‰
Ca(NO ₃)	=	55 ‰
NaCl	=	70 ‰
K ₂ SO ₄	=	85 ‰
H ₂ O	=	100 ‰

Ein zweiter Einsatz von 2 cm Höhe zeigte in gleicher Sektoreneinteilung Trennwände von 1 cm Höhe, unter denen die Carabiden auf einer Gazebespannung über den Salzkammern frei umherlaufen konnten. Ähnlich wie bei der ringförmigen Temperaturorgel ermöglichte diese Anordnung der Gradienten ein Aufsuchen des optimalen Bereichs ohne Umkehrzwang. Mit Hilfe von Kobaltpapier-Indikatoren konnten die Feuchtigkeitsgrade in den einzelnen Kammern während des Versuchs überprüft werden. Die Präferenzversuche wurden mit jeweils 10 Tieren im Dunkellabor bei Temperaturen zwischen 16 und 24° C durchgeführt.

Im Rotlicht ($\frac{1}{10}$ Lux) erfolgten die Ablesungen in folgenden Intervallen: 10 Min., 15 Minuten und danach acht mal alle 30 Minuten, so daß bei Versuchsende wie bei den Temperaturpräferenzversuchen 100 Ablesungen ($A = 100$) vorlagen.

Befund:

Tab. 10b zeigt die Feuchtigkeitspräferenz von Carabiden in der Reihenfolge der Standortbindung an den Wald. Deutlich sondern sich in ihr die typischen Waldcarabiden mit großer Feuchtigkeitspräferenz von den Lichtungscarabiden, die fast alle trockenpräferent sind. Von den euryvalenten Arten bevorzugen einige den feuchten, andere den trockenen Bereich.

Die Caraben mit der weitesten Verbreitung und der größten Individuendichte im westfälischen Raum, *Carabus auratus* (im offenen Gelände) und *Carabus nemoralis* wie *Carabus problematicus* (im bedeckten Gelände) erweisen sich als euryhygr. Gleiches Präferenzverhalten zeigt *Carabus purpurascens*, der im Untersuchungsgebiet eine enge Bindung an Waldbestände erkennen ließ, in denen er allerdings die trockenen Zonen bevorzugte.

Die Verteilung der Carabiden in den Waldgesellschaften ist von der Feuchtigkeitspräferenz her in manchen Fällen besser zu erklären als vom Präferenzverhalten der Temperatur gegenüber. Wenig Übereinstimmung beobachten wir hingegen bei den Arten: *Pterostichus niger*, *Pterostichus vulgaris* und *Carabus purpurascens*.

Alle im Versuch dargebotenen Feuchtigkeitsstufen entsprechen den hygrischen Standortbedingungen. Die nachtaktiven Tiere befinden sich zumeist in Zonen, in denen die ganze Nacht über die relative Feuchte nicht unter 90 ‰ sinkt. Die tagaktiven Tiere treffen in ihren Biotopen in der Mittags- und Nachmittagszeit die von ihnen präferierte niedrige Feuchtigkeit an.

1. Viele Waldarten sind feuchtpräferent
2. Viele Lichtungsarten sind trockenpräferent

Temperaturpräferenz der im Untersuchungsgebiet häufigen Carabidenarten
(Aufenthaltshäufigkeit in %))

Temperatur in °C	0—5	6—10	11—15	16—20	21—25	26—30	31—35	36—40	A	Temperatur- index
<i>Carabus purpurascens</i>	1,0	2,7	4,3	20,3	39,7	18,0	14,0	—	300	5,1
<i>Pterostichus madidus</i>	—	1,8	5,5	35,0	39,0	16,2	2,5	—	400	4,7
<i>Pterostichus cristatus</i>	0,8	3,3	13,0	39,7	36,2	7,0	—	—	600	4,3
<i>Nebria brevicollis</i>	—	—	20,2	46,5	32,5	0,8	—	—	400	4,1
<i>Abax ovalis</i> *)	—	0,5	20,0	54,5	23,5	1,5	—	—	200	4,1
<i>Pterostichus metallicus</i>	—	4,5	20,2	48,8	26,5	—	—	—	400	4,0
<i>Cychrus attenuatus</i>	3,7	21,3	53,3	21,0	0,7	—	—	—	300	2,9
<i>Molops piceus</i> *)	9,0	15,0	23,5	35,0	13,5	2,5	1,0	0,5	200	3,4
<i>Abax ater</i> *)	—	4,0	8,7	32,3	38,0	12,7	3,8	0,5	400	4,6
<i>Abax parallelus</i>	2,5	4,2	11,0	26,5	29,8	18,5	6,0	1,5	400	4,6
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	3,3	15,2	28,0	34,2	13,3	5,5	0,5	—	500	3,6
<i>Carabus problematicus</i>	—	1,3	14,0	25,2	35,2	19,5	4,8	—	600	4,7
<i>Molops elatus</i> *)	4,0	21,5	48,5	16,0	10,0	—	—	—	200	3,1
<i>Carabus nemoralis</i>	0,4	4,3	8,1	31,5	38,6	14,7	2,4	—	680	4,6
<i>Pterostichus niger</i>	—	7,5	11,2	30,5	37,5	11,8	1,5	—	400	4,4
<i>Pterostichus vulgaris</i>	1,0	3,0	8,0	19,5	51,0	16,0	1,5	—	200	4,7
<i>Carabus coriaceus</i>	—	—	0,7	14,5	43,0	37,3	4,5	—	600	5,3
<i>Carabus granulatus</i>	—	—	3,7	18,3	35,1	25,7	16,3	0,9	340	5,4
<i>Carabus arcensis</i>	—	—	—	5,0	24,3	26,3	29,7	14,7	300	6,2
<i>Carabus auratus</i> **)	—	—	—	20,5	24,0	49,0	4,5	2,0	200	5,4
<i>Pterostichus cupreus</i> **))	—	10,0	6,5	3,5	8,5	16,0	26,5	29,0	200	6,1

*) nach THIELE (1964 a)

**) nach KIRCHNER (1960)

3. Die weitverbreitetsten Caraben sind euryhygr
4. Die weitgehenden Übereinstimmungen zwischen Standort und Präferenzbefund zeigen, daß bei der Biotopwahl der Feuchtigkeitspräferenz eine besondere Bedeutung zukommt.

Lichtorgel

- a = Breitstrahl-Glühbirne mit Innenspiegel (Radium Parabol 200 Watt)
- b = Röhrenförmiger Mantel (25 cm ϕ , innen reflektierend)
- c = Wärmeschutzbad
- d = Drehwiderstand zur Regulierung der Eingangshelligkeit
- e = Beobachtungsspiegel
- f = Sektorenfilter zur Erzeugung eines fünfstufigen Helligkeitsgefälles
- g = Einzelkammer mit einer Helligkeitsstufe, durch Zwischenwände von den anderen Kammern getrennt

Aktionsbereich:

1—2000 Lux

Dämpfungsstufen:

1000 Lux	550 Lux
320 Lux	180 Lux
100 Lux	

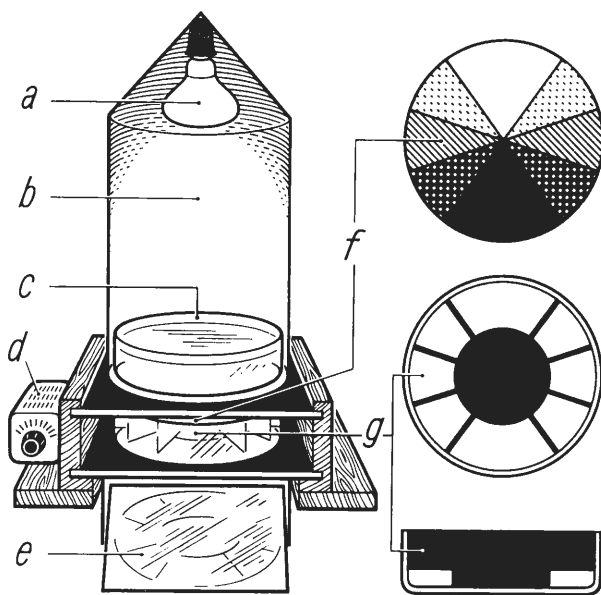


Abb. 10

3.) Helligkeitspräferenz

Methode: Zur Ermittlung der Helligkeitspräferenz wurde eine Helligkeitsorgel konstruiert (Abb. 10), die eine stufenlose Helligkeitseinstellung im Bereich von 1—2000 Lux ermöglichte. Von einer Engstrahlbirne (Radium Parabol — 200 Watt) aus erreichte der Lichtstrom nach Durchgang durch ein Wärmeschutzbad den Versuchsraum, der wie bei der Feuchtigkeitsorgel in zwei gegenüberliegende große und je 3 einander entsprechende kleine Kammern eingeteilt war. Die auf angefeuchtetem Fließpapier laufenden Carabiden konnten über einen Spiegel während des Versuches, der im Dunkellabor stattfand, beobachtet werden.

Zur Herstellung des Helligkeitsgefälles wurde aus Transparentpapier ein Sektorenfilter angefertigt, das bei 1000 Lux Eingangshelligkeit folgende Abstufungen erzeugte:

Feld 1	1 000 Lux
Feld 2	550 Lux
Feld 3	320 Lux
Feld 4	180 Lux
Feld 5	100 Lux

Nach einer Eingewöhnungszeit von 30 Minuten erfolgten 10 Ablesungen in Abständen von je 5 Minuten. Da auch hier jeweils 10 Tiere in einem Versuch getestet wurden, lagen bei Versuchsende 100 Entscheidungen vor ($A = 100$).

Befund:

Das Präferenzverhalten der häufigen Carabidenarten im Helligkeitsfeld zeigt Tab. 10c. Die Mehrzahl der Carabiden ist dunkelpräferent. Sie meidet die hellen Zonen und ist in der Endstufe des Gefälles bei 100 Lux in großer Häufung zu beobachten.

Tabelle 10b

Feuchtigkeitspräferenz der im Untersuchungsgebiet häufigen Carabidenarten
(Aufenthaltshäufigkeit in ‰)

Relative Feuchte in ‰						Feuchtigkeits-	
	100	85	70	55	40	A	Index
<i>Carabus purpurascens</i>	15,2	22,0	25,8	20,5	16,5	400	3,0
<i>Pterostichus madidus</i>	35,1	28,5	15,2	12,0	9,2	800	2,3
<i>Pterostichus cristatus</i>	64,9	22,4	6,5	5,1	1,1	1200	1,6
<i>Nebria brevicollis</i>	47,0	27,0	11,0	8,0	7,0	500	2,0
<i>Abax ovalis</i>	63,5	11,2	10,0	8,3	7,0	400	1,8
<i>Pterostichus metallicus</i>	40,3	26,8	13,7	13,0	6,2	1000	2,2
<i>Cychrus attenuatus</i>	39,3	32,0	15,7	9,0	4,0	300	2,1
<i>Molops piceus</i> *)	32,2	28,5	19,9	8,6	10,8	267	2,4
<i>Abax ater</i>	45,2	24,6	15,6	10,4	4,2	1000	2,0
<i>Abax parallelus</i>	64,3	23,7	8,1	3,5	0,4	1200	1,5
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	13,0	12,0	13,0	27,0	35,0	1000	3,6
<i>Carabus problematicus</i>	11,6	20,2	17,0	29,2	22,0	800	3,3
<i>Molops elatus</i> *)	33,3	21,3	21,7	13,3	10,4	240	2,5
<i>Carabus nemoralis</i>	19,0	21,5	17,3	27,0	15,2	800	3,0
<i>Pterostichus niger</i>	46,0	17,4	10,5	15,1	11,0	800	2,3
<i>Pterostichus vulgaris</i>	48,2	19,6	10,3	10,3	11,6	1498	2,2
<i>Carabus coriaceus</i>	14,0	13,5	17,0	15,0	40,5	200	3,5
<i>Carabus granulatus</i>	9,8	13,2	11,5	25,5	40,0	400	3,7
<i>Carabus arcensis</i>	7,0	13,0	17,3	27,7	35,0	300	3,7
<i>Carabus auratus</i>	15,2	15,1	18,5	28,5	22,7	800	3,3
<i>Pterostichus cupreus</i> *)	7,0	7,0	21,5	19,5	45,0	200	3,9

*) nach THIELE (1964 a)

Die Lichtungscarabiden erweisen sich als euryphot mit Ausnahme von *Carabus auratus*, der hellpräferent ist. Gleichermäßen euryphot sind *Carabus purpurascens*, *Pterostichus madidus* und *Pterostichus metallicus*. Die beiden ersten Arten, die in unserem Untersuchungsgebiet nur in Waldungen auf basenreichen Böden angetroffen wurden, beobachtete KIRCHNER (1960) bei Köln in Feldern auf Lehmboden. *Pterostichus metallicus* tritt trotz seiner größten Dichte in den feuchtesten Nordhanglagen der Buchenwälder zuweilen auf Kahlschlägen auf.

Tabelle 10c

Helligkeitspräferenz der im Untersuchungsgebiet häufigen Carabidenarten

(Aufenthaltshäufigkeit in ‰)

Helligkeit in Lux	100	180	320	550	1000	A	Helligkeits- Index
<i>Carabus purpurascens</i>	29,7	26,0	13,5	22,5	8,3	400	2,5
<i>Pterostichus madidus</i>	24,0	20,3	20,7	19,5	15,5	400	2,8
<i>Pterostichus cristatus</i>	53,3	34,5	7,0	1,7	3,5	400	1,7
<i>Nebria brevicollis</i>	29,0	31,5	19,5	12,0	8,0	400	2,4
<i>Abax ovalis</i>	44,5	24,0	17,5	11,0	3,0	200	2,0
<i>Pterostichus metallicus</i>	36,7	19,3	18,0	15,7	10,3	400	2,4
<i>Cychrus attenuatus</i>	36,0	62,5	1,5	—	—	200	1,7
<i>Molops piceus</i>	53,0	24,5	13,5	7,5	1,5	200	1,8
<i>Abax ater</i>	48,3	29,5	17,5	3,7	1,0	400	1,8
<i>Abax parallelus</i>	38,5	38,0	14,3	7,5	1,7	400	2,0
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	49,0	22,5	11,0	9,5	8,0	400	2,1
<i>Carabus problematicus</i>	31,5	27,6	20,0	14,9	6,0	800	2,4
<i>Molops elatus</i>	42,5	21,5	12,0	15,0	9,0	200	2,3
<i>Carabus nemoralis</i>	27,9	40,3	14,7	8,0	9,1	800	2,3
<i>Pterostichus niger</i>	38,5	21,5	19,5	13,0	7,5	400	2,3
<i>Pterostichus vulgaris</i>	47,5	24,5	8,7	4,0	15,5	400	2,2
<i>Carabus coriaceus</i>	29,2	36,7	16,0	9,1	9,0	800	2,3
<i>Carabus granulatus</i>	24,5	27,0	26,5	18,5	3,5	200	2,5
<i>Carabus arcensis</i>	16,0	18,5	19,0	20,5	26,0	400	3,2
<i>Carabus auratus</i>	12,4	10,9	12,0	21,5	43,2	800	3,7
<i>Pterostichus cupreus</i> *)	31,5	9,4	9,4	14,8	34,9	200	3,1

*) nach THIELE (1964 a)

So können von der Helligkeitsbindung der Carabiden wenig Schlüsse auf die Verteilung in den Waldgesellschaften gezogen werden. Bei der Frage nach der zeitlichen Verteilung der Aktivität wird sie uns jedoch wichtige Hinweise geben.

1. Die meisten Carabiden sind im Helligkeitsgefälle 1000—100 Lux dunkelpräferent.
2. Hellpräferent bzw. euryphot sind die Lichtungsarten und zwei Waldarten, die im Raume Köln auch als Feldbewohner nachgewiesen wurden.

4.) Aufstellung eines Präferenz-Indexes

Unter dem Einfluß des Mikroklimas finden die einzelnen Carabidenarten ihren optimalen Standort — dies ist nach der bisherigen Untersuchung der Carabidenverteilung und des Standortklimas als Hypothese aufgestellt worden.

Um sie zu beweisen, sollen nun die in Laboratoriumsversuchen ermittelten klimatischen Standortansprüche der einzelnen Arten mit den klimatischen Befunden am natürlichen Standort verglichen werden.

Hierzu vereinigen wir in einem Präferenzindex die mittleren Temperatur-, Feuchtigkeits- und Helligkeitspräferenzen.

Aus der Tabelle 10 übernehmen wir die Gruppen und ordnen sie in der ökologischen Folge:

	kalt feucht dunkel	bis	warm trocken hell	
0—5° C	=	Gruppe 1	36—40° C	= Gruppe 8
100 % RF	=	Gruppe 1	40 % RF	= Gruppe 5
100 Lux	=	Gruppe 1	1000 Lux	= Gruppe 5

Für die einzelnen Arten ermitteln wir dann arithmetisch den mittleren Gruppenwert, den wir als Temperatur-, Feuchtigkeits- oder Helligkeitsindex bezeichnen (Tab. 10). Die Summe der Einzelindizes einer Art ergibt ihren *Präferenz-Index*. Er kann theoretisch zwischen 3 und 18 liegen, zeigt aber bei den untersuchten Carabiden eine Variationsbreite von 6,7 bei *Cybrus attenuatus* bis 13,1 bei *Carabus auratus*. In ihn ist nun jede Präferenz vom kalt-feucht-dunklen Klimakomplex mit geringem Indexwert bis zum warm-trocken-hellen Komplex mit großem Indexwert eingegangen, so daß wir in dem Präferenz-Index einen Maßstab für die Klimaansprüche der einzelnen Arten gewonnen haben.

II. Präferenzverhalten und Standortbefund

1.) Gegenüberstellung von Präferenz- und Standortgruppierung

Ordnen wir die Carabiden nach steigendem Präferenz-Index, so erhalten wir in der Präferenzreihe eine Einteilung der Carabidenarten, die nach den standortklimatischen Ansprüchen der einzelnen Arten aufgebaut ist (Tab. 4). Es zeigen sich in ihr zwei Zäsuren, so daß wir zu folgender Gruppierung kommen:

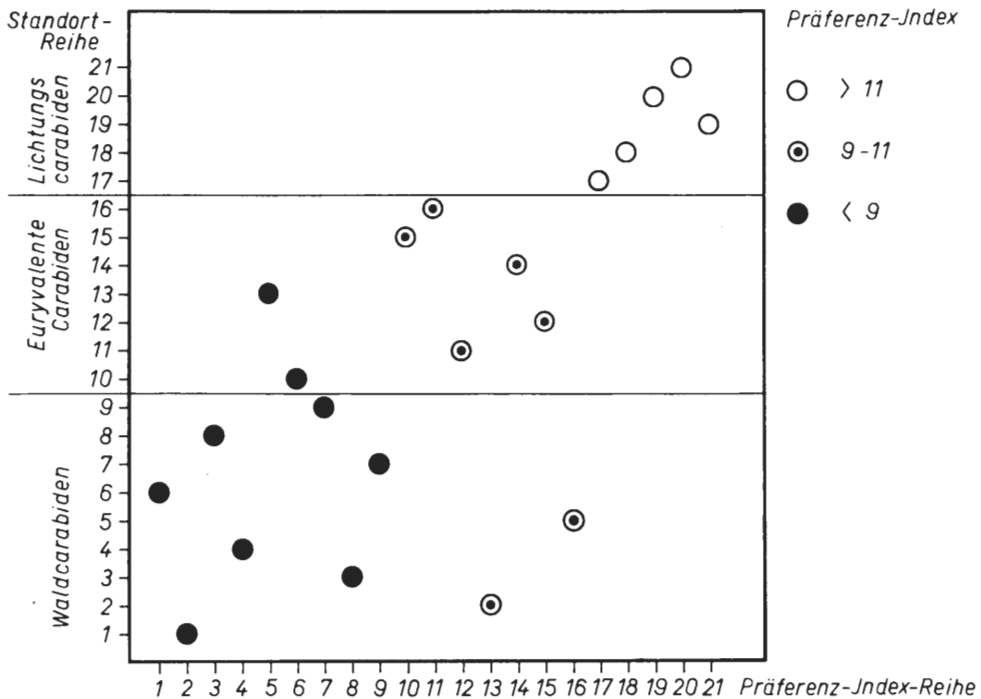
Präferenz-Index	< 9	—	Gruppe 1
Präferenz-Index	9—11	—	Gruppe 2
Präferenz-Index	> 11	—	Gruppe 3

Vergleichen wir diese Präferenzgruppen mit den Standortgruppen, so stellen wir eine große Übereinstimmung fest (Tab. 4, Abb. 11).

Die Präferenzgruppe 1 entspricht der Standortgruppe der Waldcarabiden, Präferenzgruppe 2 der Standortgruppe der euryvalenten Carabiden und Präferenzgruppe 3 der Standortgruppe der Lichtungsarten.

Diese Übereinstimmung zwischen dem Freilandbefund und der experimentellen Analyse der Standortansprüche zeigt, daß sich die Carabiden nach ihrem Präferenzverhalten in die mikroklimatischen Gegebenheiten der Waldgesellschaften einordnen. Weiter wird aber auch deutlich, daß sich durch die Präferenzversuche die Carabidenverteilung in den Einzelbiotopen vielfach kausal erklären und teilweise vorherbestimmen läßt.

Abb. 11



Vergleich der Rangfolge in der Standort- und Präferenz-Reihe

Abszisse = Rangfolge in der Präferenz-Reihe

Ordinate = Rangfolge in der Standort-Reihe

2.) Präferenzspektre der einzelnen Waldgesellschaften

Zwischen den Carabidenfaunen der einzelnen Waldgesellschaften läßt sich nun in der Weise ein Vergleich ziehen, daß in jeder Gesellschaft der Individuenanteil der drei Präferenzgruppen bestimmt wird. Man erhält so ein „Präferenzspektrum“ (Kleine Carabidenarten, deren Präferenzverhalten nicht untersucht wurde, gehen ins Spektrum als Gruppe „O“ ein. Ihr Präferenzwert würde wahrscheinlich zwischen der Gruppe 2 und 3 liegen). Die Präferenzspektre der ihrer thermischen Stufenfolge nach geordneten Waldgesellschaften zeigen, daß mit der Zunahme der Temperatur und der Abnahme der Feuchtigkeit in den Beständen der Anteil der Präferenzgruppen 2 und 3 ständig steigt (Abb. 12).

Je kühler das Standortklima in den Beständen ist, um so stärker dominiert die Präferenzgruppe 1 (Abb. 13). Eine entsprechende Feststellung treffen wir bei den Faunenvergleichen Hagen-Ebbe (Abb. 14) und Südhang-Nordhang (Abb. 14).

Bei einer Gegenüberstellung der Carabidenfaunen gleicher Waldgesellschaften in verschiedenen Jahren ist an Hand des Spektrums deutlich das warm-trockene Jahr (1959) von dem kühl-feuchten (1960) zu unterscheiden (Abb. 15).

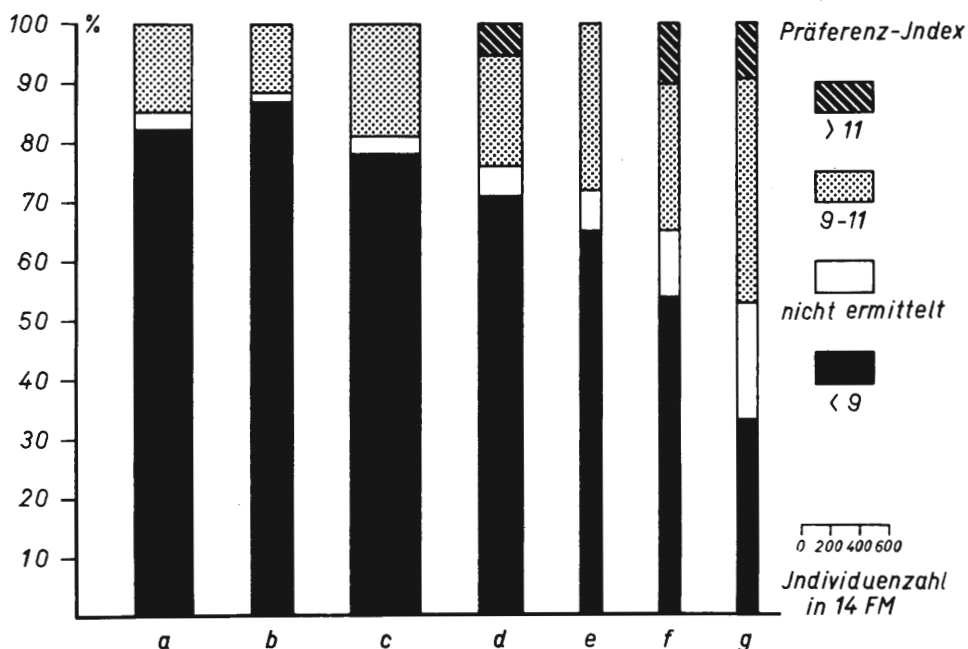
Ebenso spiegelt das Präferenzspektrum Mikroklimaschwankungen auf kleinem Raume wieder. Die Carabidengesellschaften am Bestandsrand und in einer Windbruchlücke zeigen so ein Präferenzspektrum, das sich deutlich von dem Spektrum des Bestandsinneren abhebt.

Standort	Präferenz- gruppe 1	Präferenz- gruppe 2	Präferenz- gruppe 3	Präferenz- gruppe 0
H 2 Eichen- Hainbuchenwald				
Bestandsinneres	75	22	—	3
Bestandsrand	66	31	1	2
B 1 Kalkbuchenwald				
Bestandsinneres	85	14	—	1
Windbruchlücke	73	20	6	1

Durch das Präferenzspektrum ist die Carabidengesellschaft in ihren klimatischen Ansprüchen gekennzeichnet. Es korrespondiert weitgehend mit dem Standortklima. Jeder Waldgesellschaft kann ein solches Spektrum zugeordnet

Abb. 12

Präferenzspektra der Carabidenfaunen verschiedener Waldgesellschaften



Standorte:

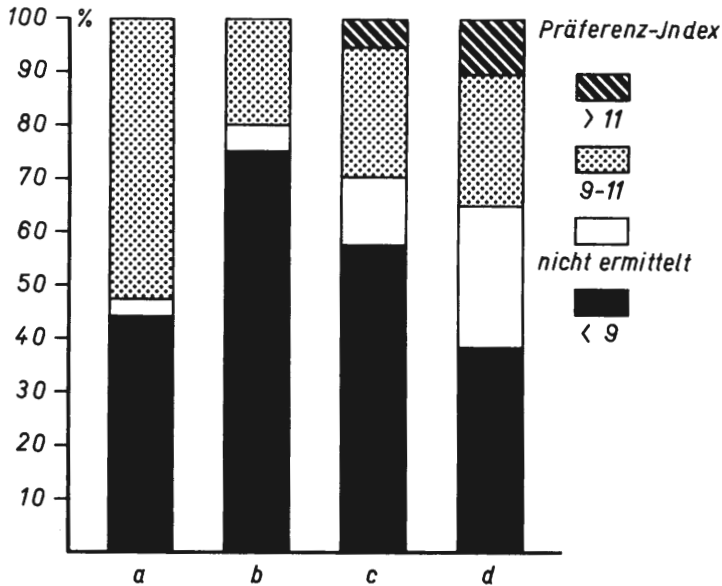
- a = Buchen-Bestände auf Kalk (Urliste A₁ B₁ C₁ D₁)
- b = Buchen-Bestände auf Sandstein (Urliste J₃ K₃ L₃ f₃)
- c = Eichen-Hainbuchen-Bestand (Urliste H₂)
- d = Eichen-Birken-Bestände (Urliste M₄ P₄ a₄ b₄ e₄)
- e = Fichten-Bestände (Urliste J₆ K₆ L₆ M₆ N₆ O₆ a₆ b₆ c₆ d₆)
- f = Fichten-Schonungen (Urliste J₉ M₉ N₉ O₉ Q₉ R₉ a₉ b₉ c₉ d₉ e₉)
- g = Fichten-Kahlschläge (Urliste K₇ L₇ c₇ d₇)

a—g: Ordinate = % der Zugehörigkeit zu den Präferenzgruppen

Abszisse = Maß für die Aktivitätsdichte in 14 FM

Fangzeit: 1. IV.—31. X. 1960

Abb. 13



Präferenzspektren der Carabidenfauna an vier Fichten Sukzessionsstufen —

- a = Fichten — Altholz
- b = Fichten — Stangenholz
- c = Fichten — Dickung
- d = Fichten — Kulturen

a—d: Ordinate = % der Zugehörigkeit zu den Präferenzgruppen
Fangzeit: 5. V.—8. IX. 1961

werden, in kalten Jahren wird es eine Verschiebung zu den niederen Präferenzgruppen, in warmen Jahren zu den höheren Präferenzgruppen aufweisen.

Mit den anderen Charakteristika zusammen ergibt sich nunmehr folgendes Schema der Carabidenverteilung:

Standort: Wald	.	.	.	.	.	.	.	.	.	Lichtung
Klima: Gemäßig	.	.	.	.	.	.	.	.	.	Extreme Schwankungen
kühl/feucht	.	.	.	.	.	.	.	.	.	kalt/heiß
										feucht/trocken
+	Individuenzahl									—
+	Anteil montaner Arten									—
+	Anteil von Herbsttieren									—
+	Anteil Präferenzgruppe 1									—
+	Anteil von Carabiden > 10 mm									—
—	Artenzahl									+
—	Anteil flugfähiger Arten									+
—	Anteil von Frühlingstieren									+
—	Anteil Präferenzgruppe 3									+
—	Anteil von Carabiden < 10 mm									+

In diesem Schema ist die Tendenz der Carabidenverteilung in den Waldgesellschaften zusammengefaßt. Es zeigt auf, welche ökologischen Carabiden-

gruppen ihren Umweltansprüchen nach in den einzelnen Waldgesellschaften zu erwarten sind.

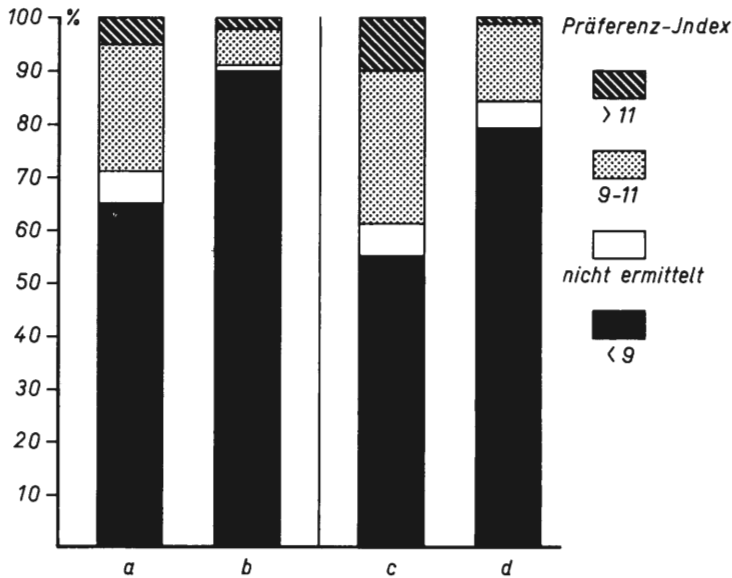
An Hand einer Gegenüberstellung der Carabidenfaunen benachbarter Standorte (Abb. 1 Gestrichelte Linie A ----- B) soll auch für die kleinräumige Verteilung die Anwendbarkeit obigen Schemas aufgezeigt werden (Abb. 16):

An einem Nordhang in 320 m Höhe folgen einander von O nach W:

- 1 Eichenfarnreicher Buchenwald auf Sandstein, 120jährig
- 2 Staunasse Fichten-Schonung, 9jährig, vergrast
- 3 Fichten-Altholz, 80jährig, licht
- 4 Fichten-Schonung, 8jährig, von Hochstauden durchsetzt
- 5 Fichten-Stangenholz, 30jährig, ohne Strauch- und Krautschicht
- 6 Fichten-Schonung, 6jährig, Deschampsia- und Calluna-Unterwuchs

Für den Zeitraum vom 30. IV.—15. IX. 1962 wurde an den einzelnen Standorten die Wärmesumme mit Hilfe der Zuckerinversions-Methode registriert. Die Differenz zwischen Anfangs- und Enddrehwinkel zeigt eine thermische Stufung der betrachteten Waldgesellschaften, die eine Beziehung zu den carabidenökologischen Befunden aufweist.

Abb. 14



Präferenzspektra der Carabidenfaunen

a = im Raume Hagen 200—300 m NN

(Urliste J₃ J₆ J₉ L₃ L₆ L₇ K₃ K₆ K₇ M₄ M₆ M₉ O₆ O₉ O₁₀ R₀ R₉)

b = im Ebbegebirge 500—600 m NN

(Urliste a₄ a₆ a₉ c₆ c₇ c₉ b₄ b₆ b₉ d₆ d₇ d₉ e₄ e₉ e₁₂ f₃ f₁₂)

c = an Südhängen

(Urliste J₃ J₆ J₉ L₃ L₆ L₇ a₄ a₆ a₉ c₆ c₇ c₉)

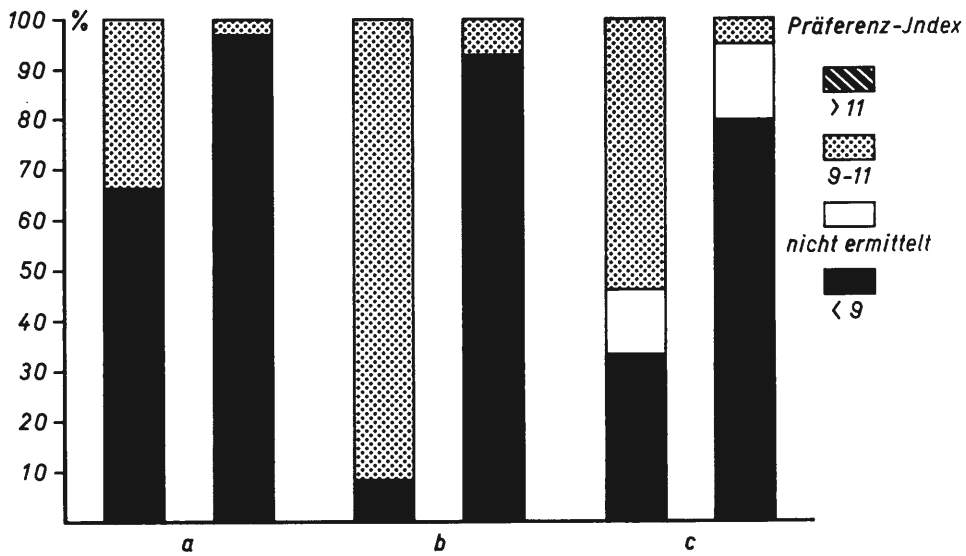
d = an Nordhängen

(Urliste K₃ K₆ K₇ M₄ M₆ M₉ b₄ b₆ b₉ d₆ d₇ d₉)

a—d: Ordinate = % der Zugehörigkeit zu den Präferenzgruppen

Fangzeit: 1. IV.—31. X. 1960

Abb. 15



Präferenzspektren der Carabidenfaunen in

- a Buchen-Beständen auf Sandstein
- b Fichten-Beständen auf Sandstein
- c Fichten-Schonungen auf Sandstein

a—c: Ordinate = % der Zugehörigkeit zu den Präferenzgruppen

im trockenen Herbst des Jahres 1959 (linke Säulen),

im feuchten Herbst des Jahres 1960 (rechte Säulen)

Die Artendichte ist in der Schonung (6) am größten und in dem Fichten-Stangenholz (5) am geringsten.

Die Individuendichte ist in dem Buchenbestand (1) am größten und in dem Fichten-Stangenholz (5) am geringsten.

Die Schonungen zeigen mit steigendem Wärmegrad eine Zunahme der Artenzahl und eine Abnahme der Individuenzahl.

Der Anteil der Frühlingstiere steigt von den Waldbeständen zu den Schonungen, wobei sich wieder die gleiche thermische Stufenfolge der Schonungen abhebt.

Der Anteil kleiner Carabiden (< 10 mm) ist im Fichten-Altholz (3) am geringsten, in der Schonung (6) am größten.

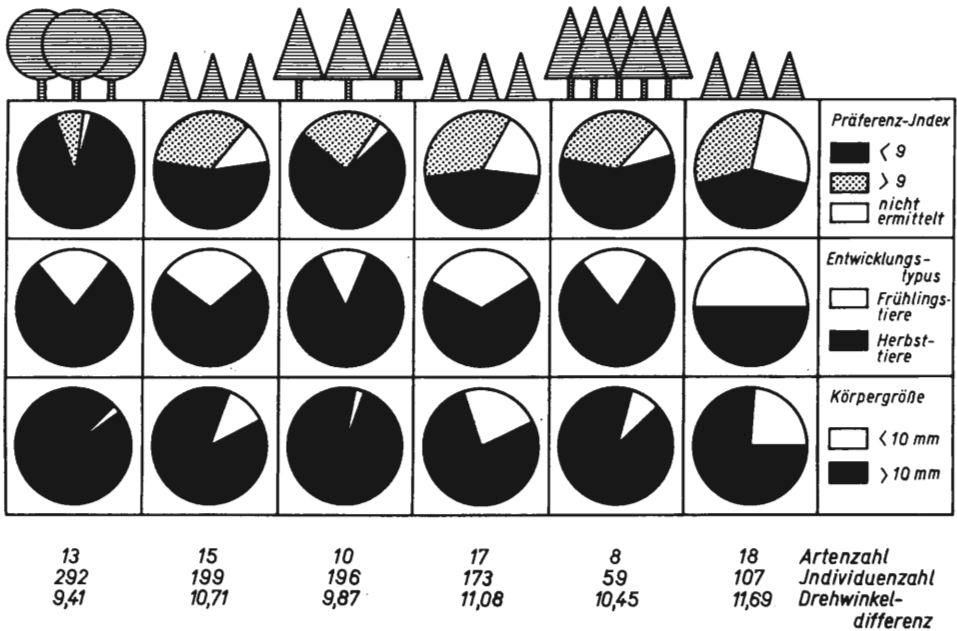
Der Anteil an der Präferenzgruppe 1 zeigt mit ansteigender Wärmesumme der Waldgesellschaften eine eindeutige Abnahme, der eine Zunahme der anderen Präferenzgruppen entspricht.

III. Freilandversuche zur Habitatwahl

Die Korrelation zwischen Standortklima und Carabidenfauna fand in den durch Präferenzversuche ermittelten Klimaansprüchen der einzelnen Arten eine weitgehende Erklärung. Freilandexperimente sollten einer weiteren Klärung der Frage dienen, welchen Faktoren für die Orientierung der Carabiden im Gelände Bedeutung zukommt.

Dabei wurden zunächst folgende Feststellungen getroffen:

Abb. 16



Vergleich der Carabidenfaunen benachbarter Standorte

Standorte: Siehe Luftbild Abb. 1: A — — — — — B

(Urliste J₃ J₉ J₆ O₁₀ O₆ O₉)

von links nach rechts:

Buchenwald auf Sandstein

Fichten-Schonung

Fichten-Altholz

Fichten-Schonung

Fichten-Stangenholz

Fichten-Schonung

Drehwinkel-Differenz = Differenz zwischen Anfangs- und Enddrehwinkel der am Fallenstandort exponierten PALLMANN-AMPULLEN

Waldcarabiden suchten, am Tage ausgesetzt, die nächstgelegene Unterschlupfmöglichkeit auf; liefen am Tage in deckungslosem Gelände auf den Waldrand oder andere Silhouetten zu; bevorzugten, in der Nacht auf Nadelstreu ausgesetzt, keine Richtung.

Lichtungs-carabiden liefen, am Tage in der Krautschicht ausgesetzt, in alle Richtungen davon. Stellen mit großem Raumwiderstand (im Sinne von HEYDEMANN 1956) wurden gemieden; liefen am Tage in deckungslosem Gelände zunächst auf Vegetationsinseln zu. Von dort aus überliefen sie später freie Flächen geradlinig; bevorzugten, in der Nacht auf Nadelstreu ausgesetzt, keine Richtung.

Um diese Einzelbeobachtungen zu präzisieren, wurden Freilandversuche mit Gruppen von je 100 Carabiden durchgeführt.

1) Versuche mit rinnenumgrenzten Arealen

Diese Versuche sollten die Laufrichtung der Carabiden *Abax ater* und *Carabus auratus* bei Tag und bei Nacht unter verschiedenen Standortbedingungen ermitteln. Es war jeweils ein quadratisches Areal von 4 m² von 10 cm tiefen Blechrinnen umgrenzt. Der Anteil an den 100 in der Mitte des Areals ausgesetzten Carabiden, der zu Versuchsende in den einzelnen Rinnen registriert wurde, dient als Maß für die Richtungswahl.

Folgende Abkürzungen werden verwandt:

Vers. = Versuch

R = Rinne

$\overset{O}{R}$ = Rinne, in deren Richtung die Sonne stand

$\bullet_R$ = Rinne, in deren Richtung der Mond stand

$\overset{B}{R}$ = Rinne, in deren Richtung der Waldbestand lag

$\overset{S}{R}$ = Rinne, in deren Richtung die Schonung lag

$\overline{R}$ = Rinne, in deren Richtung die Waldsilhouette oder eine künstliche Silhouette lag.

Abb. 17

Anordnung der Fangrinnen bei den Freilandversuchen zur Richtungswahl der Carabiden

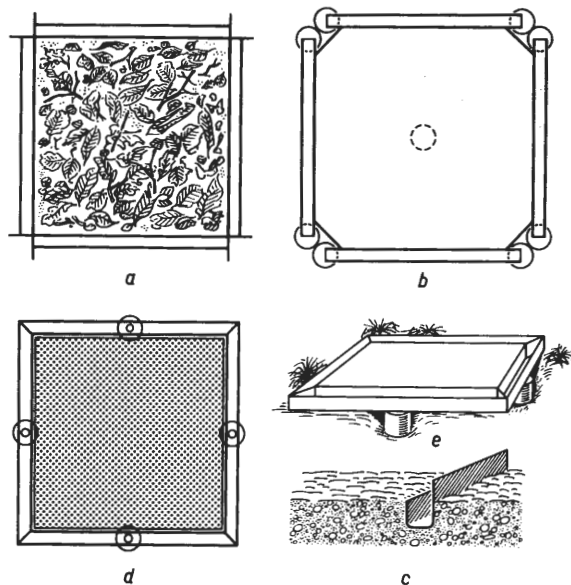
a = 4 m² Areal mit Fangrinnenbegrenzung

b = 4 m² Areal mit Fangrinnen und Sammelgefäßen

c = Einbau der einzelnen Fangrinnen

d = Wahlquadrat (Blechplatte mit angelöteter Fangrinne 1 × 1 m, Lauffläche mit Raufaserpappe abgedeckt)

e = Wahlquadrat im Gelände



a) Laufrichtung auf homogenem Untergrund ohne Horizonteinengung

1 Standort: Freies Feld ohne Silhouette

Boden: Gewalzter Ackerboden

Zeit: 7. VI. 1961; 11–12 h — Sonnenschein

	<i>Abax ater</i>				<i>Carabus auratus</i>			
	R1	R2	$\overset{O}{R}$ R3	R4	R1	R2	$\overset{O}{R}$ R3	R4
1. Vers.	48	19	7	26	29	18	25	28
2. Vers.	53	20	9	18	32	30	15	23
3. Vers.	41	27	13	29	22	17	29	32

2 Standort: Freies Feld ohne Silhouette

Boden: Gewalzter Ackerboden

Zeit: 7. VI. 1961; 23—24 h — Himmel bedeckt

	<i>Abax ater</i>				<i>Carabus auratus</i>			
	R1	R2	R3	R4	R1	R2	R3	R4
1. Vers.	18	23	31	28	30	22	27	21
2. Vers.	29	31	24	26	18	25	33	24
3. Vers.	16	28	35	21	27	19	21	33

3 Standort: Lichter Eichen-Hainbuchenwald

Boden: Waldboden mit Laubstreu ohne Krautschicht

Zeit: 17. VI. 1961; 23—24 h — Himmel bedeckt

	<i>Abax ater</i>				<i>Carabus auratus</i>			
	R1	R2	R3	R4	R1	R2	R3	R4
1. Vers.	27	19	30	24	20	31	24	25
2. Vers.	17	30	25	28	35	22	18	25
3. Vers.	25	26	28	21	23	17	30	30

Die Versuche zeigen, daß bei Nacht auf dem Felde wie im Wald, wenn keine Silhouetten vorhanden sind, *Abax ater* und *Carabus auratus* keine Richtung bevorzugen (2, 3). Am Tage meidet *Abax ater* die Richtung, in der die Sonne steht und läuft vorwiegend der ihr abgewandten Rinne (R1) zu. Bei der Richtungswahl von *Carabus auratus* zeigt sich keine Abhängigkeit vom Sonnenstand (1).

b) Laufrichtung auf homogenem Untergrund mit Waldsilhouette am Horizont

4 Standort: Freies Feld mit Waldsilhouette

Boden: Gewalzter Ackerboden

Zeit: 1. VI. 1961; 11—12 h

	<i>Carabus auratus</i>			
	R1	R2	R3	R4
1. Vers. Bedeckter Himmel	12	58	17	13
2. Vers. Leicht sonnig	9	73	13	5
3. Vers. Stark sonnig	4	91	3	2

5 Standort: Freies Feld mit Waldsilhouette

Boden: Gewalzter Ackerboden

Zeit: 31. V. 1961; 1—2 h

	<i>Abax ater</i>				Vollmond			
	Bewölkt							
	R1	R2	R3	R4	R1	R2	R3	R4
1. Vers.	22	27	32	19	22	43	7	28
2. Vers.	20	17	28	35	26	45	4	25
3. Vers.	17	29	33	21	24	49	6	21

Abax ater strebte nachts im Lichte des Vollmondes der nahegelegenen Waldsilhouette zu, die sich 20° über dem Horizont erhob (in den folgenden Versuchsprotokollen als Horizontwinkel bezeichnet) (5).

Die dem Mond zugewandte Richtung wurde gemieden. Bei bewölktem Himmel zeigten die Wahlrichtungen eine normale Streuung.

Bei *Carabus auratus* stieg am Tage mit zunehmender Helligkeit die Hinwendung zur Waldsilhouette wie die Laufgeschwindigkeit (4).

c) Laufrichtung in der Krautschicht am Bestandsrand

Die bisherigen Richtungswahlversuche fanden auf homogenem Untergrund in einem übersichtlichen Gelände statt. Um das Verhalten der Carabiden in der dichten Krautschicht zu untersuchen, wurden je 100 Lichtungstiere (*Carabus auratus*) und 100 Walddiere (*Abax ater*) in zwei umgrenzten Arealen (4 m²) ausgesetzt, die dicht mit Rasenschmiele und Adlerfarn bestanden waren. Sie befanden sich am Bestandsrand eines Eichen-Hainbuchenwaldes und grenzten mit Rinne 2 an die Schonung. Rinne 4 wies in den dichten Bestand. An drei Tagen wurden bei Sonnenaufgang und Sonnenuntergang die Rinnen und die in sie eingebauten Fanggläser (Abb. 17) kontrolliert.

- 6 Standort: Bestandsrand eines Eichen-Hainbuchenwaldes
Boden: Adlerfarn und Rasenschmiele in der Krautschicht
Zeit: 14.—16. VII. 1961

	Rückfang in 3 Tagen				Rückfang in 3 Nächten			
	R1	S R2	R3	B R4	R1	S R2	R3	B R4
<i>Abax ater</i>	3	1	1	7	17	4	11	42
<i>Carabus auratus</i>	14	29	12	7	1	11	6	3

Der Versuch ergab: Die Walddiere hatten bei Tag und vor allem bei Nacht die Richtung zum Bestandsinneren eingeschlagen, die Richtung zur Schonung war von ihnen gemieden, die in den Bestandsrand weisenden Richtungen wenig gewählt worden. Die Lichtungstiere hingegen liefen vorwiegend bei Tage der Schonung zu und zeigten die geringste Häufigkeit in der dem Waldesinneren zugewandten Rinne. Wald- wie Lichtungstiere wanderten also in einem stark verkrauteten Areal am Bestandsrand ihrem natürlichen Standort zu. Dies aber ungleich schnell. *Carabus auratus* hatte die Rinnen (bis auf 6 am folgenden Tage eintreffende Tiere) schon nach 24 Stunden erreicht. In der letzten Nacht wurden von *Abax ater* noch 30% der Rückfänge gemacht. Um beide Arten auf ihre Raumbewältigungsvermögen hin zu untersuchen, wurden sie in Arealen mit unterschiedlichem Raumwiderstand ausgesetzt.

d) Wiederfang in Arealen mit unterschiedlichem Raumwiderstand

- 7 Standort: A Eichen-Hainbuchenwald, Laubstreu ohne Krautschicht
B Vergraste Douglasienschonung
Zeit: 24.—26. VII. 1961

Zu Versuchsbeginn wurden 100 *Carabus auratus*- und 100 *Abax ater*-Exemplare zentral in jedem Areal ausgesetzt.

	Waldareal A		Schonungsareal B	
	Wiederfang in der 1. Nacht	Wiederfang in 3 Tagen + 2 Nächten	Wiederfang in der 1. Nacht	Wiederfang in 3 Tagen + 2 Nächten
<i>Abax ater</i>	49	34	2	9
<i>Carabus auratus</i>	52	41	11	37

Bereits in der ersten Nacht hatte das Gros der beiden Arten die Fangrinnen im Waldbiotop erreicht. Nach drei Tagen und drei Nächten betrug in der vergrasten Schonung die Wiederfangrate bei *Carabus auratus* 48 %, bei *Abax ater* aber nur 11 %. Die Biotopstruktur der Schonung setzte dem Waldcarabiden *Abax ater* einen größeren Raumwiderstand entgegen als dem Feldcarabiden *Carabus auratus*.

e) Zusammenfassung der Ergebnisse

Eine Wald- und eine Lichtungsart wurden in ihrer natürlichen Umgebung bei der Richtungswahl beobachtet. Dabei ergab sich:

- a)) In optisch gleichförmigen Arealen auf Böden ohne Unterschlupfmöglichkeit bevorzugten beide Arten bei Nacht keine Laufrichtung (1 — 3). Bei Tage schlug *Abax ater* im Gegensatz zu *Carabus auratus* die der Sonne abgewandte Richtung ein (1).
- b)) Von *Carabus auratus* lief tagsüber bei steigendem Helligkeitsgrad ein größerer Anteil auf die Waldsilhouette zu. *Abax ater* strebte nachts erst im Lichte des Vollmondes dem Waldrand zu. Die dem Mond zugewandte Richtung wurde gemieden (5).
- c)) *Carabus auratus* und *Abax ater* wanderten vom Bestandsrand aus ihrem Präferenz-Standort zu, *Carabus auratus* der Schonung (vorwiegend bei Tag), *Abax ater* dem Bestandsinneren (vorwiegend bei Nacht) (6).
- d)) In Arealen mit unterschiedlichem Raumwiderstand differierte die Wiederfangrate stark. Für *Carabus auratus* hatte die vergraste Schonung eine größere „Permeabilität“ (HEYDEMANN 1956) als für *Abax ater* (7).

2) Versuche mit Wahlquadraten

In einer Reihe von Richtungswahlversuchen mit *Abax ater* wurde der Untergrund variiert. Auf Laubstreu, Nadelstreu, glattem Leimboden wie einer dunkelgetönten Rohfaserplatte zeigten sich keine Abweichungen im Verhalten.

Um die Versuche schneller durchführen zu können, wurden nach dieser Beobachtung zwei Wahlquadrate von je 1 m² Lauffläche gebaut, die rings von Fangrinnen umgeben waren. Die Rinnen der einzelnen Seiten waren voneinander getrennt und wiesen eine Bohrung auf, durch die die Käfer in 4 Auffanggläser gelangten (Abb. 17).

Eine Rohfaserplatte bedeckte die Lauffläche. In ihrer Mitte wurden zu jedem Versuch 100 Carabiden ausgesetzt. Nachdem die Wahlquadrate in Erdbodenhöhe eingebaut waren, zeigte sich den Käfern die Umgebung in gleicher Weise wie bei den Versuchen unter 1) nur, daß anstelle des gewalzten Erdbodens eine braune Platte den Untergrund bildete.

Die Richtungswahlergebnisse in den folgenden Zusammenstellungen sind Mittelwerte von jeweils 3 gleichlaufenden Versuchen mit der gleichen Versuchstiergruppe.

Die von den Carabiden angestrebte Horizontsilhouette wird in den folgenden Versuchen in einer unterschiedlichen Entfernung dargeboten. Als Maß für ihre Attraktivität ist im Horizontwinkel der Winkel angegeben, in dem sie sich vom Wahlquadrat aus gesehen über den Horizont erhebt. Er wurde mit dem Klinometer gemessen. Anstelle der Waldsilhouette fand in den Versuchen 9, 10, 11 eine künstliche Silhouette Verwendung. Sie wurde aus 1 m langen und 10 cm hohen, dunkelbraun gestrichenen Brettern erstellt, die zwischen zwei Vermessungsstäbe geklemmt waren.

a) Richtungswahl bei Silhouette mit unterschiedlichem Horizontwinkel

8 Standort: Fichtenkahlschlag, Abstand der Wahlquadrate zum Waldrand variiert

Zeit: 18. VI. 1962; 10—12 h bedeckter Himmel, 23—24 h Mondschein

<i>Abax ater</i>		Tag				Nacht			
Horizontwinkel	R1	R2	R3	R4	R1	R2	R3	R4	
10°	22	41	14	23	28	30	33	9	
20°	17	64	8	11	23	49	19	9	
40°	3	92	2	3	12	71	13	4	

9 Standort: Fichtenkahlschlag, Abstand der Wahlquadrate zu künstlicher Silhouette variiert

Zeit: 18. VI. 1962; 14—16 h leicht sonnig, 0—1 h Mondschein

<i>Abax ater</i>		Tag				Nacht			
Horizontwinkel	R1	R2	R3	R4	R1	R2	R3	R4	
10 °	30	47	21	42	33	38	22	7	
20 °	11	71	14	4	16	51	29	4	
40 °	4	94	—	2	8	77	14	1	

Mit wachsendem Horizontwinkel ist eine stärkere Hinwendung von *Abax ater* zur Silhouette feststellbar, gleichgültig ob diese natürlich oder künstlich erstellt war. Auch in diesem Versuch zeigte *Abax ater* eine Abwendung von der Richtung des Mondes.

Folgende Abwandlung des Versuches 9 ließ erkennen, daß sich *Abax ater* bei seiner Richtungswahl von der Horizontelligkeit leiten läßt: Die unter einem Horizontwinkel von 40° aufgebaute künstliche Silhouette wurde mit einem weißen Wachstuch überdeckt. Die Richtungswahl wich erheblich von der des vorherigen Versuches ab.

10					11			
		Künstliche Silhouette braun (1800 Lux)					Künstliche Silhouette weiß (5700 Lux)	
Horizontwinkel	R1	R2	R3	R4	R1	R2	R3	R4
40 °	4	94	—	2	39	12	7	42

b) Richtungswahl im natürlichen Helligkeitsfeld

Nach diesen Beobachtungen wurde in allen folgenden Versuchen die Horizontelligkeit gemessen und mit den Ergebnissen der Richtungswahl verglichen. Hierbei war das Luxmeter gegen Seitenlicht abgeschirmt. Die bei Versuchen mit großem Helligkeitsgefälle auch auf dem Wahlquadrat ermittelten Belichtungsunterschiede lagen jeweils unter $\frac{1}{10}$ der Horizontelligkeitsdifferenz. *Abax ater* wurde hierdurch bei seiner Richtungswahl nicht beeinflusst. In Wahlversuchen am Waldrand zeigte sich folgende Korrelation zwischen Richtungswahl und der Horizontelligkeit:

12					13			
Rinne	R1	R2	R3	R4	R1	R2	R3	R4
Horizont- helligkeit in Lux	9600	9100	5100	3800	3000	300	200	150
Richtungs- wahl von <i>Abax ater</i>	4	8	17	71	2	11	29	58
14					15			
Rinne	R1	R2	R3	R4	R1	R2	R3	R4
Horizont- helligkeit in Lux	1200	190	110	70	520	110	110	70
Richtungs- wahl von <i>Abax ater</i>	—	6	13	81	4	14	20	62
16					17			
Rinne	R1	R2	R3	R4	R1	R2	R3	R4
Horizont- helligkeit in Lux	19	6	4	1	4	1	1	1
Richtungs- wahl von <i>Abax ater</i>	7	16	22	55	8	20	25	47

Die Abhängigkeit der Richtungswahl von der Horisonthelligkeit ist auch nachts feststellbar.

Parallelversuche mit *Carabus problematicus*, *Pterostichus cristatus*, *Nebria brevicollis*, *Abax ovalis* und *Pterostichus metallicus* zeigten ein *Abax ater* ähnliches Verhalten. Bei Tag und Nacht strebten diese Waldarten dem Bestandsinneren zu, am stärksten am Tag, recht deutlich noch in Mondnächten, andeutungsweise nur in Regennächten.

Carabus nemoralis und *Carabus granulatus* wiesen nachts keine bevorzugte Laufrichtung auf.

Um jede Einflußmöglichkeit durch andere Standortfaktoren bei der Richtungswahl auszuschließen, wurden gleiche Versuche unter Laboratoriumsbedingungen wiederholt.

c) Richtungswahl im künstlichen Helligkeitsfeld

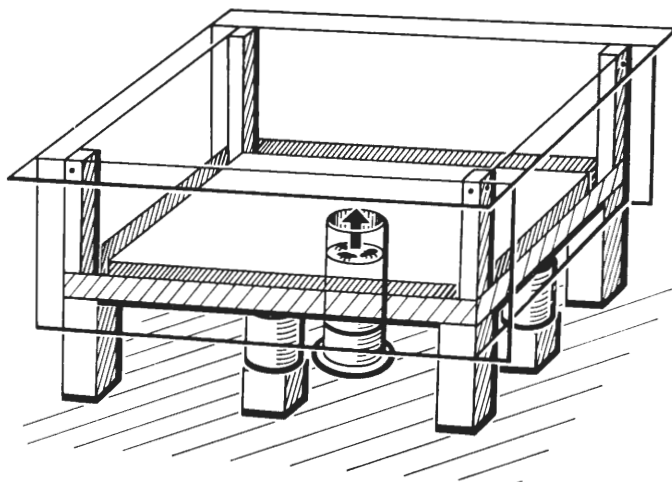
Die Wahlquadrate waren zu diesen Versuchen von Wänden aus Transparentpapier umgeben (Abb. 18).

Über dem mit einer lichtdurchlässigen Platte abgeschirmten Wahlquadrat befand sich eine 200 Watt-Birne, deren Helligkeit durch einen Schiebewiderstand reguliert werden konnte. Vier seitlich angebrachte Spiegel ermöglichten die Beleuchtung der vier Horizontfelder. Durch zwischengeschaltete Transparentpapier-schichten konnte die Helligkeit in den einzelnen Feldern variiert werden. Zu Versuchsbeginn wurden die Tiere durch einen Schacht langsam auf das Oberflächenniveau gehoben und befanden sich in einem Feld, das von 4 verschiedenen hellen Horizonten umgeben war.

Abb. 18

Wahlquadrat mit künstlichem Horizont

Die Horizont-helligkeit aller vier Seiten ist durch die Beleuchtungsintensität und die Zahl der zwischenschaltbaren Transparentwände variabel.



Folgende Korrelation zwischen Horizont-helligkeit und Richtungswahl zeigte sich:

18					19			
Rinne	R1	R2	R3	R4	R1	R2	R3	R4
Horizont-helligkeit in Lux	350	180	110	58	85	6	2	1
Richtungswahl von <i>Abax ater</i>	—	7	21	72	—	9	26	65
20					21			
Rinne	R1	R2	R3	R4	R1	R2	R3	R4
Horizont-helligkeit in Lux	9	4	2	1	1	< 1	< 1	< 1
Richtungswahl von <i>Abax ater</i>	—	12	23	65	6	14	31	49

Im Versuch 21 wurde die Beleuchtungseinrichtung beibehalten, die Helligkeit durch einen Schiebewiderstand jedoch soweit gesenkt, daß Rinne 1 eine Horizont-helligkeit von 1 Lux erhielt. Die anderen Richtungen wiesen die gleiche Helligkeitsabstufung wie in Versuch 20 auf. Neben der noch vorhandenen Bevorzugung der dunkleren Richtung fiel die schnelle Reaktion der Carabiden auf. Wiederholungsversuche zeigten, daß bei Helligkeitsgraden unter 5 Lux die Reaktionsgeschwindigkeit größer war als bei 100 Lux. Eine ebenso schnelle Reaktion wurde bei Beleuchtungsstärken über 1000 Lux beobachtet. In dem Zwischenbereich dauerten die Wahlversuche wesentlich länger. Versuche bei völliger Dunkelheit zeigten eine normale Streuung (Versuch 22).

Rinne	R1	R2	R3	R4
Richtungs- wahl von <i>Abax ater</i>	29	17	32	22

Zusammenfassung der Ergebnisse

Die Richtungswahl von *Abax ater* wurde im natürlichen wie im künstlichen Helligkeitsfeld untersucht. Dabei zeigte sich:

- a)) Bei Tag und Nacht lief *Abax ater* auf Horizontsilhouetten zu. Mit zunehmendem Horizontwinkel (d.h. mit steigender Annäherung an die Horizontsilhouette) wurde die Hinwendung eindeutiger (4, 5, 8, 9, 10).
- b)) Bei Tag und Nacht bevorzugte *Abax ater* die Richtung mit der geringsten Horizonthelligkeit. Die Häufigkeit der Richtungswahl war der Horizonthelligkeit umgekehrt proportional (10 — 17).

Die Waldcarabiden *Abax ovalis*, *Pterostichus cristatus*, *Pterostichus metallicus* und *Nebria brevicollis* wie der euryvalente *Carabus problematicus* zeigten gleiches Verhalten wie *Abax ater*. Die Lichtungsart *Carabus granulatus* und die euryvalente Art *Carabus nemoralis* wiesen in der Nacht eine von der Horizonthelligkeit weitgehend unabhängige Laufrichtung auf.

- c)) Im künstlichen Helligkeitsfeld konnten die Freilandbeobachtungen bestätigt werden. *Abax ater* lief auch bei Lichtintensitäten unter 1 Lux auf den dunkelsten Horizont zu. Die Reaktionsgeschwindigkeit war bei Helligkeitswerten unter 5 Lux größer als im helleren Bereich (18 — 21).

Aktivitätsbestimmende Faktoren

Nachdem sich herausstellte, daß die Carabidenverteilung vom Standortklima her zu interpretieren ist, erhebt sich die Frage, ob zwischen der Carabidenaktivität und dem Witterungsablauf ebenfalls Zusammenhänge bestehen. So stellt der zweite Teil vorliegender Arbeit die Frage nach der Carabidenaktivität und den aktivitätsbestimmenden Faktoren.

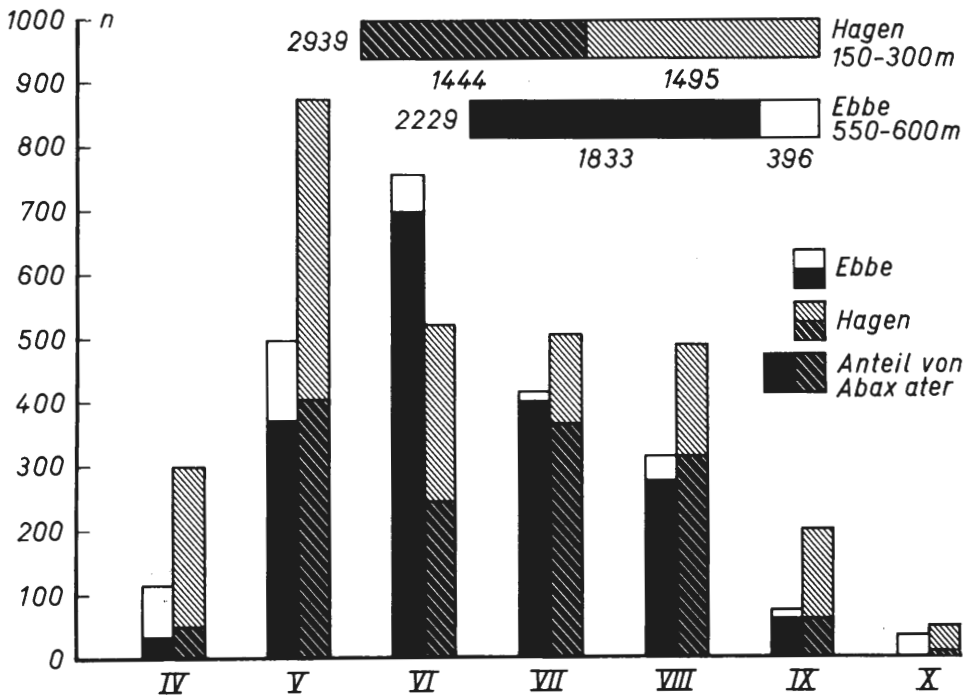
1 Aktivitätsverteilung im Jahresablauf

Zusammenhänge zwischen Aktivitätsverlauf und Makroklima

Durch Anwendung der Formalinfallenfang-Methode wurde die Aktivitätsdichte der Carabidenfauna ermittelt. Sie zeigt im Unterschied zur relativ konstanten Besiedlungsdichte eine deutliche Abhängigkeit vom Jahresablauf. Dies ist aus der Verteilung der Carabidenaktivität auf die einzelnen Monate des Jahres 1960 zu erkennen (Abb. 19).

Im Ebbegebirge ist in den Monaten April und September eine wesentlich geringere Aktivität als im Hagener Raum zu beobachten. Der Aktivitätsgipfel liegt mit 33,7% im Juni, in den folgenden Monaten nimmt die Aktivität stetig ab. Im Raume Hagen dagegen ist das Maximum mit 29,8% schon im Mai erreicht. Die drei folgenden Monate weisen vor dem Abfall im Herbst eine gleichbleibende Aktivität auf. Eine Gegenüberstellung der Aktivitätsabundanz in den einzelnen Monaten und der mittleren Klimadaten

Abb. 19



Vergleich der Carabidenaktivität im Ebbegebirge und im Raume Hagen in den einzelnen Monaten des Jahres 1960

Standorte:

im Ebbegebirge (Urliste a₄ a₆ a₉ b₄ b₆ b₉ c₆ c₇ c₉ d₇ d₉ d₆ e₁₂ e₄ e₉ f₃ f₁₂)

im Raume Hagen (Urliste J₃ J₆ J₉ K₃ K₆ K₇ L₃ L₆ L₇ M₄ M₆ M₉ O₆ O₉ O₆ R₀ R₉)

Fangzeit: 1. IV.—31. X. 1960

	Raum Hagen			Ebbe-Gebirge		
	Anteil am Jahresfang	Ø Monats-temperatur	Niederschlagsmenge je Monat	Anteil am Jahresfang	Ø Monats-temperatur	Niederschlagsmenge je Monat
April	10,2 (3,3)	9,2	84	6,2 (1,7)	7,3	71
Mai	29,8 (28,0)	14,1	76	22,3 (20,0)	12,3	91
Juni	17,7 (16,9)	16,6	45	33,7 (38,1)	14,9	53
Juli	17,1 (25,2)	15,3	83	18,7 (21,7)	13,5	113
August	16,7 (22,2)	16,0	182	14,2 (15,1)	14,4	176
Sept.	6,9 (4,1)	13,6	26	3,3 (3,4)	12,0	88
Okt.	1,6 (0,3)	10,9	135	1,6 (—)	9,1	188

() = Dominanz von *Abax ater*

läßt zwar eine große Aktivität in den thermisch günstigen Monaten erkennen, eine direkte Abhängigkeit vom mittleren Wärmegrad wie der Niederschlagsmenge ist jedoch nicht festzustellen. Bis zum Juli steigen 1960 im Ebbegebirge Tempe-

ratur und Carabidenaktivität gleichmäßig an. Zur Überprüfung dieser Beobachtung wurden im Jahre 1961 an gleichen Standorten erneut Fänge durchgeführt, diesmal im März beginnend bei 3 wöchentlicher Fallenkontrolle (12. III. —30. VII. 1961). Die Aktivität begann im Ebbegebirge am Nordhang 3—9 Wochen später als am Südhang. Ein Temperaturrückgang in der 3. Fangperiode bedingte an einigen Standorten eine geringe Störung, an allen Nordhangstandorten jedoch einen starken Aktivitätsrückgang. Insgesamt folgte die Aktivität der Carabiden am Nordhang mehr dem Witterungsverlauf, was vor allem an den Ebbestandorten deutlich hervortrat.

Es zeigte sich an extremen Standorten (Höhenlage 600 m, Nordhang) im Frühjahr und Frühsommer eine deutliche Abhängigkeit der Carabidenaktivität vom Temperaturverlauf. Unter optimalen Standortbedingungen (Höhenlage 200 m, Südhang) und im Hochsommer wie Herbst war gleicher Einfluß nicht erkennbar.

Zusammenhänge zwischen Aktivitätsverlauf und Fortpflanzungszyklus

Die Frage nach der jahreszeitlichen Aktivitätsverteilung der Carabiden ist ohne eine Berücksichtigung der Fortpflanzungsverhältnisse nicht zu lösen. Die häufigsten Arten zeigten in den Jahren 1959—1962 eine unterschiedliche Aktivitätsdichte in den einzelnen Monaten. (Tab. 11, Abb. 20).

Diese phänologischen Daten bestätigen die LARSSON'sche Einteilung der Carabiden (1939) in zwei Hauptfortpflanzungstypen, in:

Frühlingstiere, deren Fortpflanzungsperiode im Frühjahr, deren Larvalentwicklung im Sommer liegt, die als Imagines überwintern und Herbsttiere mit Sommer- oder Herbstfortpflanzung und Larvenüberwinterung.

Wir beobachten bei den Arten *Pterostichus oblongopunctatus*, *Pterostichus metallicus* und *Carabus nemoralis* neben dem ausgeprägten Frühjahrsgipfel einen geringen Anstieg der Aktivität im Herbst (Frühlingstiere mit Herbstbestand nach LARSSON 1939), der durch das Auftreten frisch geschlüpfter Individuen bedingt wird.

Bei den Herbsttieren *Carabus problematicus*, *Carabus coriaceus* und *Pterostichus madidus* stellen wir neben dem Herbstgipfel eine starke Frühjahrsaktivität fest.

Dieser aus der Tab. 11 zu entnehmende mittlere Aktivitätsverlauf soll nun, um den Einfluß der Fortpflanzungsrhythmik und des Witterungsverlaufs auf die Carabidenaktivität zu untersuchen, mit dem aktuellen Aktivitätsverlauf (Tab. 12) des Jahres 1960 verglichen werden. Bei der individuenreichsten Art (*Abax ater*) zeigt sich wenig Übereinstimmung. Zwar beobachten wir den typischen Herbstgipfel, doch tritt er hinter einem Frühjahrsgipfel zurück. Es entsteht der Eindruck, als wenn 2 Populationen, eine mit Frühjahrsfortpflanzung und eine andere mit Herbstfortpflanzung im Untersuchungsraum vorhanden wären. Diese Vermutung fände in den Untersuchungen von LINDROTH (1949) eine Stütze, der bei *Abax ater* im fennoskandischen Raum „instabile Überwinterungsverhältnisse“ feststellte. Die beobachtete Zweigipfeligkeit im Aktivitätsverlauf von *Abax ater* zeigt uns zunächst, in Übereinstimmung mit ähnlichen Befunden bei anderen Arten, daß der Gang der Jahresaktivität bei Carabiden von der Fortpflanzungsrhythmik allein nicht zu deuten ist.

Tabelle 11

Phänologie der Carabidenaktivität

Monat	Frühlingstiere								n
	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	91 (13)	340 (34)	181 (25)	100 (14)	28 (4)	41 (6)	16 (2)	18 (2)	715
<i>Pterostichus metallicus</i>	2 (—)	37 (7)	180 (36)	158 (32)	45 (9)	48 (10)	18 (4)	12 (2)	500
<i>Carabus nemoralis</i>	106 (21)	163 (33)	66 (13)	48 (10)	21 (4)	32 (7)	45 (9)	16 (3)	497
<i>Abax parallelus</i>	28 (10)	58 (20)	61 (22)	35 (12)	44 (16)	31 (11)	19 (7)	5 (2)	281
<i>Carabus arcensis</i>	14 (5)	50 (19)	107 (42)	58 (22)	17 (7)	5 (2)	7 (3)	1 (—)	259
<i>Molops piceus</i>	23 (12)	59 (32)	61 (33)	23 (12)	7 (4)	4 (2)	5 (3)	4 (2)	186
<i>Molops elatus</i>	10 (6)	51 (33)	61 (39)	31 (20)	1 (1)	— (—)	2 (1)	— (—)	156
<i>Abax ovalis</i>	8 (8)	29 (29)	35 (34)	14 (14)	7 (7)	4 (4)	4 (4)	— (—)	101
Monat	Herbsttiere								n
	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	
<i>Abax ater</i>	34 (—)	315 (3)	1591 (18)	2107 (23)	2880 (32)	1685 (19)	314 (3)	173 (2)	9097
<i>Carabus problematicus</i>	4 (1)	21 (4)	88 (17)	52 (10)	47 (9)	115 (22)	185 (36)	7 (1)	519
<i>Pterostichus madidus</i>	19 (4)	42 (9)	121 (26)	51 (11)	82 (18)	109 (23)	39 (8)	4 (1)	467
<i>Carabus coriaceus</i>	3 (2)	14 (7)	40 (19)	29 (14)	22 (10)	43 (20)	37 (18)	21 (10)	209
<i>Pterostichus niger</i>	1 (—)	10 (5)	8 (4)	26 (14)	49 (27)	86 (47)	6 (3)	— (—)	186
<i>Pterostichus cristatus</i>	5 (3)	9 (5)	18 (10)	32 (18)	51 (29)	41 (23)	15 (9)	5 (3)	176
<i>Pterostichus vulgaris</i>	— (—)	13 (9)	18 (12)	12 (8)	34 (24)	59 (41)	9 (6)	— (—)	145
<i>Carabus purpurascens</i>	1 (1)	4 (4)	13 (14)	16 (17)	29 (31)	28 (29)	4 (4)	— (—)	95

() = Abundanz %

Tabelle 12

Vergleich der monatlichen Carabidenfänge im Ebbegebirge und im Raume Hagen

Monat	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X 1960	IV—X
Hagen	300 (48)	875 (405)	520 (244)	504 (364)	490 (320)	203 (59)	47 (4)	2939 (1444)
Ebbe	138 (31)	496 (367)	753 (698)	417 (398)	317 (277)	73 (62)	35 (—)	2229 (1833)

() = Anteil von *Abax ater*

Vergleich der Abundanz % in den einzelnen Monaten

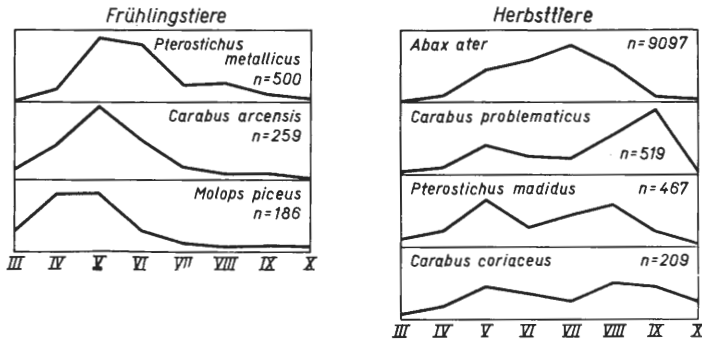
Monat	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X 1960	IV—X
Hagen	10,2 (3,3)	29,8 (28,0)	17,7 (16,9)	17,1 (25,2)	16,7 (22,2)	6,9 (4,1)	1,6 (0,3)	100 (100)
Ebbe	6,2 (1,7)	22,3 (20,0)	33,7 (38,1)	18,7 (21,7)	14,2 (15,1)	3,3 (3,4)	1,6 (—)	100 (100)

() = Abundanz % bei *Abax ater*

Zusammenhänge zwischen Aktivitätsverlauf und Witterungsverlauf

Die Vermutung, daß es sich bei *Abax ater* um eine Mischpopulation von Frühlings- und Herbstfortpflanzungstieren handelt, findet keine Bestätigung, wenn wir den Witterungsverlauf des Jahres 1960 in unsere Betrachtung einbeziehen (Abb. 21). Von besonderer ökologischer Bedeutung ist bei solcher Betrachtung die monatliche Abweichung vom langjährigen Mittel. Auf das langjährige Mittel der Klimafaktoren haben sich die Entwicklungsabläufe der Carabiden eingespielt. In einem Jahr mit einem dem Mittel naheliegenden Klimagang werden wir bei den meisten Arten eine Normalverteilung der Aktivität beobachten. Stellen wir aber in einer graphischen Darstellung den aktuellen monatlichen Aktivitätsverlauf mit den Abweichungen vom monatlichen Mittel zusammen, so erkennen wir einen deutlichen Zusammenhang zwischen atypischer Aktivität und atypischen Klimawerten. Im Monat Mai fiel der Aktivitätsgipfel mit einer ϕ Temperatur, die 6 % und einer Niederschlagsmenge, die 11 % über dem langjährigen Mittel lag, zusammen. Es war also wärmer und feuchter. Im folgenden Monat, in dem die Aktivität merklich zurückging, überstieg die Temperatur das Mittel zwar um 2 %, die Niederschlagsmenge erreichte aber nur 57 % des Mittelwertes. Es nahm also die Aktivität unter optimalen Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen im Monat Mai kräftig zu und fiel im folgenden Monat unter suboptimalen hygrischen Bedingungen wieder ab, ehe sie im Juli ihren eigentlichen Herbstgipfel erreichte, der bei normaler Niederschlagsmenge und einer Temperatur von nur 85 % des Mittels wenig

Abb. 20



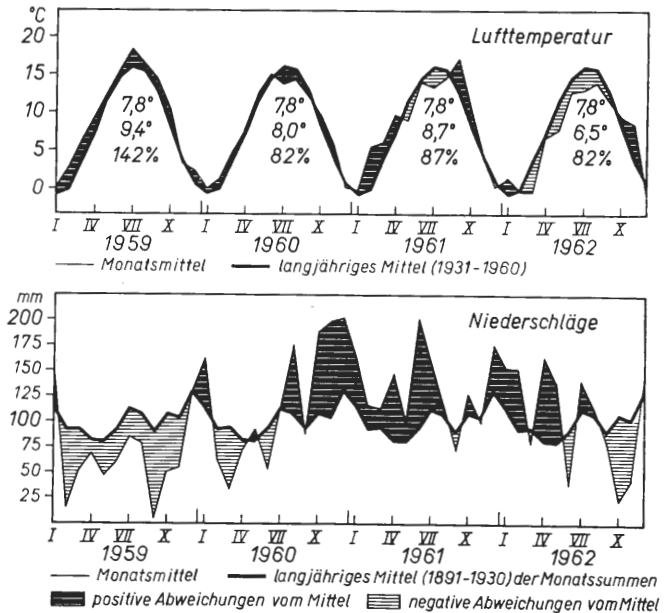
Jahreszeitliche Verteilung der im Untersuchungsgebiet häufigen Carabidenarten.
(Mittelwert aus den Jahren 1959—1962)

ausgeprägt war. Wir haben es somit bei der Aktivitätsverteilung von *Abax ater* im Jahre 1960 mit einer klimatisch bedingten Abwandlung der durch das Fortpflanzungsgeschehen festgelegten Aktivitätsverteilung zu tun. In einem durch die Fortpflanzungsweise vorgezeichneten Rahmen wird der Aktivitätsverlauf durch den Witterungsablauf bestimmt.

In den einzelnen Waldgesellschaften zeigt sich die aktuelle Aktivitätsverteilung um so ausgeprägter klimatisch beeinflusst, je lichter die Gesellschaft ist, je mehr also der Makroklimaverlauf das Klima der bodennahen Luftschicht beeinflussen kann (Abb. 22). Im Buchenwald auf Kalk, der die geringste Temperaturamplitude bei den Mikroklimamessungen aufwies, ist von der klimatisch

Abb. 21

Witterungsverlauf während der Untersuchungsperiode (nach Daten der meteorologischen Station Lüdenscheid 447 m NN)
Eintragungen in der Jahresklimakurve:
obere Reihe = Mittlere Jahres- ϕ -Temperatur
mittlere Reihe = Jahres- ϕ -Temperatur
untere Reihe = Sonnenscheindauer in % des langjährigen Mittels



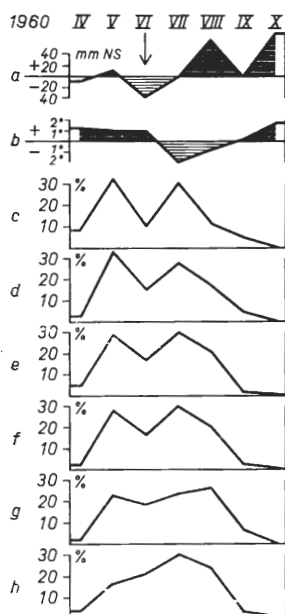


Abb. 22

Witterungsverlauf und Aktivität von *Abax ater* an verschiedenen Standorten vom 1. IV.—31. X. 1960

(bei monatlicher Kontrolle)

- a = Abweichungen der monatlichen Niederschlagssumme vom langjährigen Mittel (= Abszisse)
- b = Abweichungen der monatlichen Durchschnittstemperatur vom langjährigen Mittel (= Abszisse)
- c = Fichten-Schonungen im Raume Hagen (Urliste A₉ B₉ H₉ J₉ M₉ N₉ O₉ Q₉ U₉)
- d = Fichten-Bestände im Raume Hagen (Urliste J₈ K₈ L₈ M₈ N₈ O₈ U₈)
- e = Eichen-Hainbuchen-Bestand im Raume Hagen (Urliste H₂ H₂ H₂)
- f = Eichen-Birken-Bestände im Raume Hagen (Urliste M₄ P₄)
- g = Buchen-Bestände auf Sandstein im Raume Hagen (Urliste J₃ K₃ L₃)
- h = Buchen-Bestände auf Kalk im Raume Hagen (Urliste A₁ B₁ C₁ D₁)

c—h: Ordinate = % des Jahresfanges

Klimawerte: Werte der meteorologischen Station Lüdenscheid

bedingten Abwandlung der Aktivitätsnorm nichts mehr festzustellen. Hier ist deutlich der Herbstgipfel, welcher der Fortpflanzungsrhythmik der Art entspricht, zu erkennen. Durch diese Beobachtung erfährt aber gleichzeitig die thermische Einstufung der Waldgesellschaften, der bestimmte Arten, Dominanzfolgen und Präferenzspektren im ersten Teil der Arbeit entsprachen, eine Bestätigung. Es wurde auf diesem Wege der unterschiedliche Mikroklimaverlauf der bodennahen Luftschicht von der Carabidenaktivität her erschlossen. Zeigte sich im ersten Teil der Arbeit die Möglichkeit, die Carabidenverteilung an Hand des Standortklimas zu verstehen, so erkennen wir nunmehr, daß die Carabidenaktivität den Witterungsablauf in dem Maße widerspiegelt, wie das Mikroklima dem makroklimatischen Witterungsverlauf folgt.

Am Beispiel von *Abax ater* sehen wir, daß die Makro- und Mikroklimaverlauf die Aktivität im Jahreslauf innerhalb der Variationsbreite bestimmt, die durch die Fortpflanzungsverhältnisse der Art eingeräumt ist.

II. Aktivitätsverteilung in verschiedenen Jahren

Ein Vergleich von Fängen an gleichen Standorten in den Jahren 1959—1962 (Tab. 8, 13) läßt in den einzelnen Jahren eine unterschiedliche Dichte der Gesamtcarabidenaktivität erkennen. Die Dominanzfolge kehrt in den Beständen in größerer Übereinstimmung als auf den Lichtungen wieder. Da der Klimaverlauf, wie Abb. 21 zeigt, in den einzelnen Monaten starke Abweichungen von den Mittelwerten zeigte, und somit die Aktivität der einzelnen Arten unterschiedlich hemmte und förderte, kann die Gesamtaktivität von Jahresmittelwerten aus nicht gedeutet werden. Die Aktivität einzelner Arten ist aber um so besser mit dem Witterungsverlauf in verschiedenen Jahren

Tabelle 13

Gegenüberstellung von Carabidenfängen an gleichen Standorten in den Jahren 1959 und 1960

Fangzeit: Juli—Oktober 1959 und 1960 (Pro Standort 2 Fallen bei 4 Leerungen = 8 FM)

Arten	Buchenbestände auf Sandstein						Fichten-Bestände auf Sandstein						Fichten-Schonungen auf Sandstein					
	Nordhang		Südhang		Vergleich		Nordhang		Südhang		Vergleich		Nordhang		Südhang		Vergleich	
	J ₃	J ₃	K ₃	K ₃	J	- K	J ₆	J ₆	K ₆	K ₆	J	- K	J ₉	J ₉	R ₉	R ₉	J	- R
<i>Abax ater</i>	11	116	16	47	+105	+ 31	4	84	9	12	+ 80	+ 3	2	47	11	7	+ 45	— 4
<i>Carabus problematicus</i>	14	4	53	14	— 10	— 39	21	20	17	22	— 1	+ 5	2	—	27	—	— 2	— 27
<i>Carabus nemoralis</i>	—	1	21	—	+ 1	— 21	30	3	33	—	— 27	— 33	9	—	55	1	— 9	— 54
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	23	—	81	1	— 23	— 80	18	3	16	—	— 15	— 16	9	—	11	—	— 9	— 11
<i>Pterostichus metallicus</i>	35	10	73	25	— 25	— 48	3	—	49	1	— 3	— 48	6	—	16	5	— 6	— 11
<i>Pterostichus cristatus</i>	10	24	—	1	+ 14	+ 1	—	—	—	1	—	+ 1	—	—	—	—	—	—
<i>Carabus coriaceus</i>	—	1	—	—	+ 1	—	—	—	1	—	—	— 1	1	—	1	1	— 1	0
<i>Abax ovalis</i>	14	5	—	4	— 9	+ 4	—	—	4	—	—	— 4	1	—	—	—	— 1	—
<i>Cychrus attenuatus</i>	—	3	—	3	+ 3	+ 3	—	1	—	—	+ 1	—	4	—	—	—	— 4	—
<i>Nebria brevicollis</i>	3	—	1	—	— 3	— 1	—	—	11	—	—	— 11	—	—	1	—	—	— 1
<i>Abax parallelus</i>	—	—	—	1	—	+ 1	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	— 2
<i>Pterostichus niger</i>	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	+ 1	0	—	3	—	2	+ 3	+ 2
<i>Notiophilus biguttatus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	— 3	—	—	—	—	—	—
<i>Amara div. spec.</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	— 2	—	—	1	1	—	— 6
<i>Bembidion lampros</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	—	—	— 6
<i>Trichotichnus laevis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	9	—	—	+ 6	—
Subrezedente Carabiden	—	1	—	—	+ 1	—	—	2	—	—	+ 2	—	2	—	7	2	— 2	— 5
Summa	110	165	245	96			76	114	146	37			39	59	138	19		

zu vergleichen, je kleiner die Vergleichszeiträume und je größer die klimatischen Gegensätze in ihnen sind. Fänge aus dem extrem trockenen Herbst 1959 und dem recht feuchten Herbst 1960 zeigen dies (Tab. 13). Die Gesamtaktivität war im warmtrockenen Jahr an den Südhängen, im kühlfeuchten an den Nordhängen am größten. Hier zeigt sich aber außerdem, daß einzelne Arten durch den Witterungsverlauf in ihrer Aktivität unterschiedlich beeinflußt werden. Die Waldarten *Abax ater*, *Pterostichus cristatus* und *Cychrus attenuatus* konnten im feuchten Herbst eine größere Aktivität entfalten. Noch deutlicher zeigt sich aber der starke Aktivitätszuwachs der euryvalenten Carabiden *Carabus nemoralis*, *Pterostichus oblongopunctatus*, *Pterostichus metallicus* in dem trockenen Herbst. Bis auf *Carabus problematicus* (eine Art mit nicht ganz eindeutigen Fortpflanzungsverhältnissen [LINDROTH 1949, VAN DER DRIFT 1959]) sind alle im Herbst 1959 dominierenden Arten Frühlingsfortpflanzler mit Herbstbestand (LARSSON 1939), deren neue Generation vor der Winterruhe durch den abnormen Witterungsverlauf zu einer erhöhten Aktivität veranlaßt wurde.

So erscheint die Carabidenaktivität qualitativ wie quantitativ — im Rahmen der Möglichkeiten des Entwicklungsganges — vom Witterungsverlauf bestimmt, ähnlich wie die Carabidenverteilung durch das Standortklima beeinflußt wird.

Ein Vergleich der Präferenzspektren zeigt deutlich das Dominieren der anspruchsloseren Gruppe 1 (Präferenzindex < 9) im kaltfeuchten Herbst, wie die Zunahme der Carabiden mit höherem Präferenz-Index im warm-trockenen Herbst (Abb. 15).

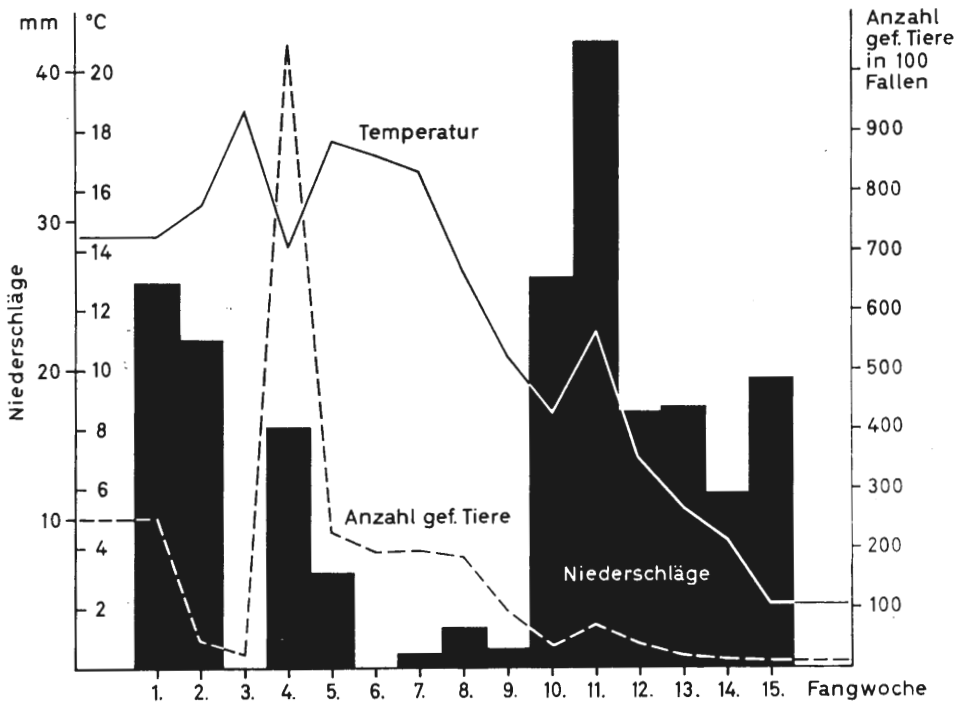
Zusammenfassung der Ergebnisse

1. Die Aktivitätsdichte der Carabidenfauna in den einzelnen Monaten folgt dem Jahreslauf. Im Frühjahr und Frühsommer ist in rauher Hang- und Höhenlage eine Korrelation zwischen Aktivitäts- und Klimaverlauf zu beobachten.
2. Die Fortpflanzungsrhythmik der einzelnen Arten bestimmt deren mittleren Aktivitätsverlauf, von dem die aktuelle Aktivitätsverteilung abweicht.
3. Diese Abweichung wird durch den Witterungsverlauf bedingt. In Abhängigkeit vom Deckungsgrad verläuft die Carabidenaktivität in den einzelnen Waldgesellschaften in stärkerer oder schwächerer Bindung an den Gang des Makroklimas.
4. Anormal warme Perioden fördern einseitig die Aktivität der wärmepräferenten und euryvalenten Arten. Eine kühl-feuchte Witterung läßt die kaltpräferenten Waldarten dominieren. So spiegelt die Aktivitätsdominanz den jeweiligen Witterungsverlauf in den einzelnen Jahren und Monaten wieder.

III. Kurzfristige Aktivitätsfluktuationen und Witterung

Die Frage inwieweit der Temperatur und der relativen Feuchtigkeit eine die Aktivität der Carabiden bestimmende Wirkung in der Natur zukommt, soll für den Zeitraum von jeweils 3—6 Tagen an Hand von Lebendfängen untersucht werden. Im Herbst 1961 und im Frühjahr 1962 wurden die im Laufe von jeweils 3 bzw. 6 Tagen gefangenen Tiere mit den mittleren Klimadaten gleichen Zeitraums verglichen. Als Fallenstandort wurde ein Kalk-Buchenwald

Abb. 23



Carabidenaktivität und Witterungsverlauf im Buchenwald auf Kalk vom 14. VIII.—26. XI.1961 (bei wöchentlicher Kontrolle — LF 3)

Klimawerte: Mittlere Nachttemperatur ermittelt aus den Thermographendiagrammen der meteorologischen Station Hagen-Halden.

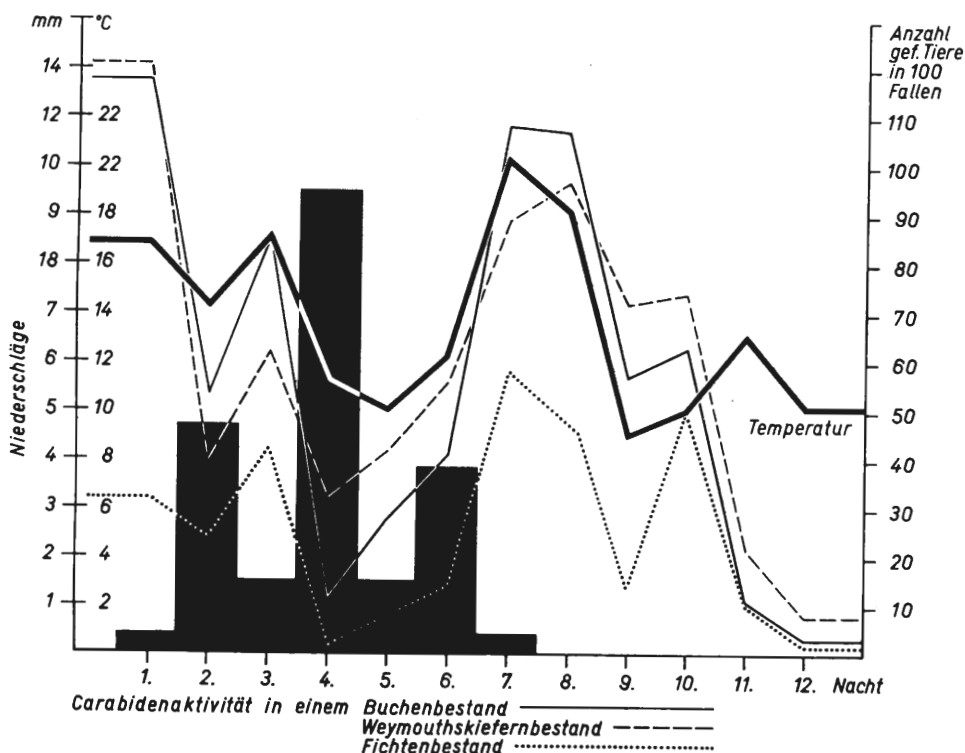
Niederschlagswerte nach Aufzeichnungen der Stadtwerke Hagen.

mit gleichmäßiger Streuschicht (B1) gewählt, der einige streugefüllte Senken (Schlotten) aufwies. Die Makroklimawerte lieferte eine mit Thermo-, Hygro- und Barographen ausgerüstete Klimastation des Dolomitwerkes Hagen-Halden, das nur 1 km vom Fallenstandort entfernt liegt. In der Zeit vom 14. VIII. bis zum 26. IX. wurden 100 Fallen wöchentlich geleert. Abb. 23 zeigt die ermittelten Fangzahlen in ihrer Beziehung zur Temperatur und Niederschlagsmenge. Dabei wurde jeweils auf die Durchschnittstemperatur der ersten Nachthälfte Bezug genommen, da sich in ihr, wie später noch darzustellen ist, die Hauptaktivität der untersuchten Carabiden entfaltet. Von der 6. Woche an besteht eine weitgehende Korrelation zwischen Carabidenaktivität und Temperatur. Im vorherigen Zeitraum sind Aktivitäts- und Temperaturkurve gegenläufig. Der Tiefstand der Carabidenaktivität fällt in jene Woche, in der bei einem Temperatur-Maximum kein Niederschlag registriert wurde. Im Schnellbericht des Deutschen Wetterdienstes wird der Klimaablauf in dieser Zeit wie folgt charakterisiert: „Das trockene und sehr warme Hochdruckwetter der letzten Augustwoche hielt auch in den ersten Septembertagen noch an und ließ die Temperaturen sogar auf mehr als 30° C ansteigen...“ Die Luftfeuchtigkeit betrug über dem trok-

kenen Buchenlaub an drei aufeinander folgenden Tagen der 3. Fangwoche um 18 h 46 %, 63 % und 57 %. In der folgenden Woche, in der nach 12 niederschlagsfreien Tagen der erste Regen fiel, schnellte die Aktivität steil in die Höhe. Es zeigte sich hierbei, daß die geringe relative Luftfeuchtigkeit in Bodennähe jede Aktivität ausschloß. Alle 17 in diesem niederschlagsfreien Zeitraum gefangenen Carabiden sind bis auf ein Exemplar von *Carabus arcensis* (Präf.-Index-13,1) in einem *Lamium galeobdolon*-Teppich angetroffen worden.

In dem Maße, wie die epigäische Aktivität in der trockenen Periode abnahm, stieg die endogäische Aktivität der Carabiden. In mit Buchenstreu gefüllten Senken (Standort a ca. 6 m² Fläche, Standort c ca. 20 m² Fläche) wurden je drei Fallen 50 cm tief in die Streu verlegt und mit einem ringförmigen Maschen- drahtgürtel gegen Laubeinfall gesichert. Sie zeigten je Falle im Vergleich zu

Abb. 24



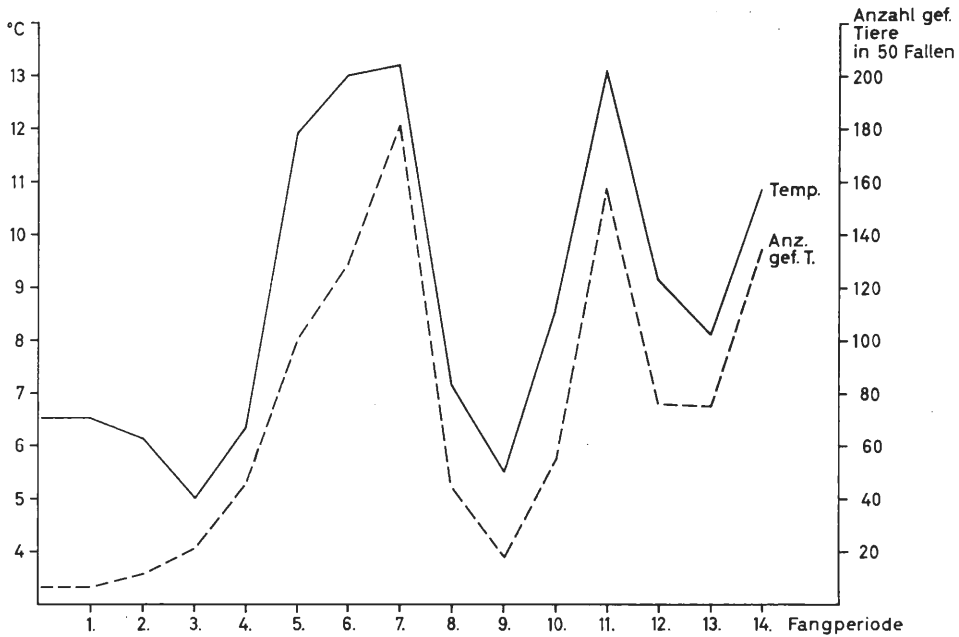
Carabidenaktivität und Witterungsverlauf

Standort: Deerth, Buchen-Bestand auf Sandstein, Fichten- und Weymouthkiefern-Bestand, 100 Fallen je Standort

Fangzeit: 4.—15. IX. 1962 — LF 8 — Leerung bei SA und SU

Klimawerte: ϕ Nachttemperatur ermittelt aus den Thermographendiagrammen der meteorologischen Station Hagen-Halden. Niederschlagsmenge nach Angaben der Stadtwerke Hagen. Die Tagesaktivität (ca. $\frac{1}{20}$ der Nachtaktivität) wurde bei dieser Darstellung nicht berücksichtigt.

Abb. 25



Carabidenaktivität und Temperaturverlauf im Buchenwald auf Kalk vom 6. IV.—22. V. 1962 (bei 3tägiger Kontrolle LF 5)

Klimawerte: ϕ Nachttemperatur ermittelt aus den Thermographendiagrammen der meteorologischen Station Hagen-Halden.

den 100 Oberflächenfallen (Standort b) folgende Durchschnitts-Aktivitätsverteilung von *Pterostichus madidus*:

Fangperiode	a	b	c	Makroklima
1	3,7	2,5	4,7	feucht-warm
2	7,7	0,4	9,0	trocken
3	10,3	0,2	16,3	extrem trocken
4	*)	10,3	*)	Gewitterschauer
5	6,0	2,2	8,7	feucht-warm

*) Fallen ausgefallen

Beim Durchsieben der ca. 10 cm mächtigen Streudecke einer 4 m² großen Fläche wurden keine Carabiden angetroffen. Hingegen befanden sich in 5 dm³ feuchter Buchenstreu 26 Exemplare von *Pterostichus madidus*. Es muß somit angenommen werden, daß die Carabiden der zunehmenden Trockenheit in der Streuschicht durch horizontale und vertikale Wanderung in feuchte Zonen auswichen.

Die große Bedeutung der relativen Luftfeuchtigkeit für die Carabidenaktivität läßt auch Abb. 24 erkennen. Sie stellt die Aktivitätsdichte der Carabidenfauna in einem Buchen-, Fichten- und Weymouthskiefern-Bestand im Verlauf von 12 Nächten den Klimadaten gegenüber. Die mehrfach festgestellte Korrelation zwischen Durchschnitts-Nachttemperatur und Aktivitätsdichte zeigt sich bis zur 10. Nacht, dann aber bricht die Aktivität abrupt ab, obgleich die

Temperatur wieder ansteigt. Die eingezeichneten Niederschlagswerte geben die Erklärung. In den 5 niederschlagsfreien Tagen war die Luftfeuchtigkeit in Bodennähe so gesunken, daß sie die Carabidenaktivität unterband.

Die durch die niedrige Temperatur und Luftfeuchtigkeit ausgelöste Aktivitätshemmung betrifft aber, wie wir beim Vergleich der Herbstfänge in dem trockenen Jahr 1959 und dem feuchten Jahr 1960 schon feststellten, nicht alle Arten in gleicher Weise. Arten mit hohem Präferenz-Index wie *Carabus arcensis*, *Carabus coriaceus*, *Carabus nemoralis* und *Pterostichus niger* zeigen in der Trockenheit eine größere Dominanz.

Eine derartige Begrenzung der Carabidenaktivität durch anhaltende Trockenheit in der bodennahen Luftschicht ist jedoch selten zu beobachten. Im allgemeinen weist die Luft in der ersten Nachthälfte im Stratum der Carabidenaktivität eine optimale Sättigung auf. Wie deutlich in solchen Perioden die Aktivität temperaturabhängig ist und dem Temperaturverlauf folgt, zeigt Abb. 25. Auch hier wurden die Temperaturwerte der Aktivitätsstunden zu einer ϕ Nachttemperatur gemittelt, die sich als ein exakter Maßstab für die Carabidenaktivität erwies.

Zusammenfassung der Ergebnisse

1. Bei normaler relativer Feuchte ist die Carabidenaktivität streng temperaturabhängig.
2. Niedrige Luftfeuchtigkeit unterbindet eine Aktivität ganz. Durch Horizontal- und Vertikalwanderung entweichen einige Carabiden in noch feuchte Zonen.
3. In den trockenen Perioden nimmt der Anteil der Tiere mit großem Präferenzwert zu.

IV. Aktivitätsrhythmik im Tageslauf

Tag-Nachtaktivität

Um den genaueren Aktivitätsverlauf zu untersuchen, wurden am individuenreichsten Standort (Eichen-Hainbuchen-Bestand H2) und in einer angrenzenden Douglasien-Schonung 250 Lebendfallen aufgestellt und bei Sonnenaufgang (SA) und Sonnenuntergang (SU) kontrolliert (Tab. 14 + 15).

Im Zeitraum vom 29. V. bis 6. VI. 1962 verteilte sich die Aktivität:

LF 6	Individuen mit Tagaktivität		Individuen mit Nachtaktivität		n
Standort					
Eichen-Hainbuchen-Bestand	167	(8)	2 053	(92)	2 220
Douglasien-Schonung	87	(27)	235	(73)	322

() = % der Gesamtaktivität

Auffällig ist der große Unterschied zwischen Tag- und Nachtaktivität. Mehr als 90 % der Carabiden wurden im Eichen-Hainbuchenwald bei den Lebendfangserien LF1, LF2, LF6 in den Nachtstunden gefangen. Auch für die Buchen-

Fichten- und Weymouthkiefern-Bestände ergab sich in gleichlaufenden Lebendfangserien ein gleicher Befund (LF4, LF7, LF8). Die einzelnen Arten wiesen folgenden Anteil an den Tag- und Nachtfängen auf (LF1, 2, 4, 6, 7, 8):

Herbsttiere	Anteil vom Tagfang an der Gesamt- aktivität in %	Anteil vom Nachtfang an der Gesamt- aktivität in %	n
<i>Carabus purpurascens</i>	4	96	28
<i>Abax ater</i>	5	95	5227
<i>Pterostichus niger</i>	5	95	45
<i>Carabus problematicus</i>	6	94	51
<i>Pterostichus madidus</i>	10	90	312
<i>Nebria brevicollis</i>	10	90	19
<i>Pterostichus cristatus</i>	12	88	825
<i>Pterostichus vulgaris</i>	13	87	86
<i>Trichotichnus laevicollis</i>	28	72	74

Frühlingstiere	Anteil vom Tagfang an der Gesamt- aktivität in %	Anteil vom Nachtfang an der Gesamt- aktivität in %	n
<i>Carabus nemoralis</i>	6	94	195
<i>Pterostichus metallicus</i>	11	89	55
<i>Carabus granulatus</i>	16	84	38
<i>Abax parallelus</i>	18	82	955
<i>Agonum assimile</i>	20	80	59
<i>Molops piceus</i>	34	66	50
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	44	56	747
<i>Carabus arcensis</i>	70	30	46
<i>Pterostichus coerulescens</i>	71	29	17
<i>Carabus auratus</i>	78	22	23

Typische Walddiere sind also nachtaktiv, typische Lichtungstiere tagaktiv. Mit Ausnahme der Lichtungstiere ist bei Carabiden mit Frühlingsfortpflanzung keine größere Neigung zur Tagaktivität festzustellen als bei Carabiden mit Herbstfortpflanzung.

Einige Carabidenarten weisen jedoch in den Lichtungen eine größere Tagaktivität auf als in den Waldbeständen:

Art	Prozentanteil der Tag/Nacht-Aktivität in Waldbeständen	Prozentanteil der Tag/Nacht-Aktivität in Lichtungen
<i>Abax ater</i>	4/96	17/83
<i>Abax parallelus</i>	18/82	35/65
<i>Pterostichus cristatus</i>	12/88	21/79
<i>Carabus nemoralis</i>	6/94	18/82

Auch bei den Tag- und Nachtfängen zeigt sich wieder eine Temperaturabhängigkeit (Abb. 26). Die mittlere Tagestemperatur korreliert mit den Tagfängen, die Nachttemperatur mit den Nachtfängen. In Tab. 14+15 ist eine Entsprechung nur schwer festzustellen. Durch eine zu dichte Fallenstellung (2 m Abstand von Falle zu Falle) macht sich vor allem die Regression der Fänge bemerkbar. Diese gehen aber in einer Folge von Nächten mit fallenden ϕ Temperaturen (29./30. V.—1./2. VI.) stärker zurück als in Nächten mit steigenden oder gleichbleibenden ϕ Temperaturen (2./3.—5./6. VI.).

Tag- und Nachtaktivität der Carabiden im Eichen-Hainbuchen-Bestand (Garenfeld)

Zeitraum: 29. Mai—6. Juni 1962 LF6

	29./30. V. 1962	30. V. 1962	30./31. V. 1962	31. V. 1962	31. V./1. VI. 1962	1. VI. 1962	1./2. VI. 1962	2. VI. 1962 *	2./3. VI. 1962	3. VI. 1962	3./4. VI. 1962	4. VI. 1962	4./5. VI. 1962	5. VI. 1962	5./6. VI. 1962	6. VI. 1962	
Anzahl gefangener Carabiden in 200 Fallen — Fallenabstand 2 m																	
<i>Abax ater</i>	419	1	217	5	50	5	27	4	340	2	205	11	116	9	94	8	1513
<i>Abax parallelus</i>	52	2	16	3	11	—	7	3	39	—	33	10	23	8	17	4	228
<i>Pterostichus cristatus</i>	44	1	9	3	7	3	1	3	22	3	30	8	31	7	23	5	200
<i>Pterost. oblongopunctatus</i>	27	4	16	—	7	2	2	1	24	4	8	5	11	5	5	4	125
<i>Carabus nemoralis</i>	4	—	2	—	3	—	2	1	8	—	21	—	9	2	8	3	63
<i>Molops piceus</i>	—	—	—	—	—	—	1	—	17	3	6	7	9	7	5	7	62
<i>Trichotichnus laevicollis</i>	6	—	1	—	—	—	—	—	2	—	—	—	1	1	—	—	11
<i>Pterostichus vulgaris</i>	—	—	1	—	—	—	—	—	5	—	2	—	—	—	—	—	8
<i>Agonum assimile</i>	4	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	6
<i>Amara spec.</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	1	3
<i>Nebria brevicollis</i>	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Tagfänge SA — SU	—	8	—	11	—	10	—	12	—	12	—	42	—	40	—	32 = 167	2220
Nachtfänge SU — SA	556	—	263	—	79	—	40	—	457	—	305	—	201	—	152	— = 2053	
Ø Nachttemperatur in °C	9,9		9,2		7,8		5,7		6,9		8,7		8,0		8,6		

*) = Standortwechsel aller Fallen (20 m bestandeinwärts)

Tabelle 15

Tag- und Nachtaktivität der Carabiden in einer Fichten-Schonung (Garenfeld)

Zeitraum: 29. Mai—6. Juni 1962 LF6

	29./30. V. 1962	30. V. 1962	30./31. V. 1962	31. V. 1962	31. V./1. VI. 1962	1. VI. 1962	1./2. VI. 1962	2. VI. 1962	2./3. VI. 1962	3. VI. 1962	3./4. VI. 1962	4. VI. 1962	4./5. VI. 1962	5. VI. 1962	5./6. VI. 1962	6. VI. 1962	
Anzahl gefangener Carabiden in 50 Fallen — Fallenabstand 2 m																	
<i>Abax ater</i>	35	7	23	2	14	2	5	2	4	2	15	3	9	3	10	2	138
<i>Abax parallelus</i>	15	2	8	7	8	5	3	3	8	5	6	4	8	4	7	4	97
<i>Pterost. oblongopunctatus</i>	3	1	1	—	1	1	—	2	3	1	1	2	4	1	5	2	28
<i>Trichotichnus laevicollis</i>	2	1	2	—	—	1	—	1	2	—	—	3	5	3	4	1	25
<i>Carabus nemoralis</i>	2	—	—	1	1	—	2	—	1	—	2	—	3	1	4	1	18
<i>Pterostichus vulgaris</i>	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	3	—	1	—	1	—	6
<i>Carabus granulatus</i>	—	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3
<i>Pterostichus coerulescens</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	1	3
<i>Amara spec.</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	2
<i>Pterostichus cristatus</i>	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
<i>Carabus auratus</i>	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Tagfänge SA — SU	—	12	—	11	—	10	—	8	—	8	—	12	—	15	—	11 = 87	322
Nachtfänge SU — SA	58	—	36	—	24	—	10	—	18	—	27	—	31	—	31	— = 235	
☉ Nachttemperatur in °C	9,9		9,2		7,8		5,7		6,9		8,7		8,0		8,6		

Tabelle 16

Übersicht über die Carabidenaktivität in den einzelnen Nachtstunden
(Summe aller Carabidenfänge in Waldbeständen mit stündlicher Kontrolle
LF1, 2, 6, 7, 8)

Carabidenarten	SU- 21h	22h	23h	24h	1h	2h	3h	4h	5h-SA	SU-SA
<i>Abax ater</i>	67	689	273	244	182	160	115	68	17	1815
<i>Abax parallelus</i>	25	80	24	11	9	11	7	3	—	170
<i>Pterostichus cristatus</i>	20	77	19	16	13	13	6	6	—	170
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	32	42	15	4	6	6	2	3	1	111
<i>Carabus nemoralis</i>	1	12	5	4	1	4	5	—	—	32
<i>Molops piceus</i>	—	12	2	—	1	1	1	—	—	17
<i>Trichotichnus laevicollis</i>	—	5	3	4	1	—	—	—	—	13
<i>Carabus granulatus</i>	—	3	2	1	2	3	1	—	—	12
<i>Pterostichus niger</i>	2	1	1	3	2	—	—	—	—	9
<i>Pterostichus vulgaris</i>	—	2	6	—	—	—	—	—	—	8
<i>Agonum assimile</i>	—	3	2	—	—	—	—	—	—	6
S u m m a	147	926	352	287	218	198	137	80	18	2363
Fänge von SU — 24h = 1712	72 ^{0/0}				Fänge von 24h — SA = 651 28 ^{0/0}					

Tabelle 17

Aktivitätsphasen bei *Abax ater* (Aktivitätsuhr-Befund)
„Vorverschiebung der Aktivitätsspitze, dem SU Termin folgend“

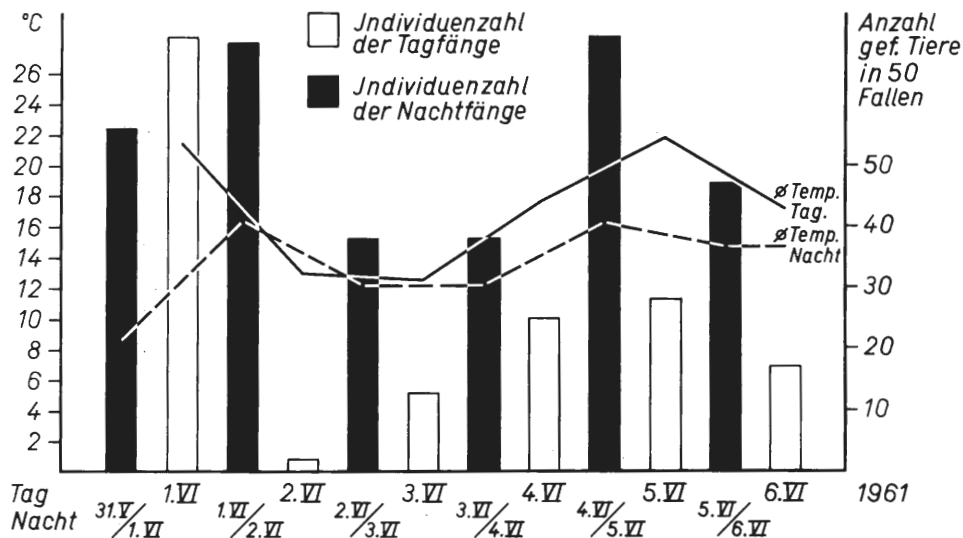
Fangzeiten	19h	20h	21h	22h	23h	24h	1h	2h	3h	4h	5h	6h	7h	
Serie I	—	6	65	110	56	12	11	13	12	5	19	1	—	SU
1.—6. VIII. 62	—	2 ^{0/0}	21 ^{0/0}	35 ^{0/0}	18 ^{0/0}	4 ^{0/0}	4 ^{0/0}	4 ^{0/0}	4 ^{0/0}	2 ^{0/0}	6 ^{0/0}	—	—	ϕ 20 ⁰⁸
Serie II	2	18	38	15	6	4	3	2	—	—	—	—	—	SU
7.—10. IX. 62	2 ^{0/0}	20 ^{0/0}	43 ^{0/0}	17 ^{0/0}	7 ^{0/0}	5 ^{0/0}	4 ^{0/0}	2 ^{0/0}	—	—	—	—	—	ϕ 18 ⁵³
Serie III	3	23	14	12	4	4	1	—	—	—	—	—	—	SU
15.—16. IX. 62	5 ^{0/0}	38 ^{0/0}	23 ^{0/0}	20 ^{0/0}	6 ^{0/0}	6 ^{0/0}	2 ^{0/0}	—	—	—	—	—	—	ϕ 18 ³⁸

Verteilung der Nachtaktivität

Die beobachtete Nachtaktivität der meisten Waldcarabiden verteilt sich nicht gleichmäßig über die einzelnen Nachtstunden. In verschiedenen Waldgesellschaften wurden bei stündlicher Kontrolle von 200—300 Lebendfallen Zeiten gesteigerter und verminderter Aktivität ermittelt. In den ersten Stunden nach Sonnenuntergang zeigte sich ein deutliches Aktivitätsmaximum. Nach Mitternacht ließ dann die Aktivität erheblich nach. Tab. 16 faßt die Beobachtungen über die Verteilung der Carabidenaktivität auf die einzelnen Nachtstunden zusammen. 39 % der Aktivität entfällt auf die erste Stunde nach Sonnenuntergang. In der ersten Nachthälfte, in der in den Waldbeständen nur geringe Temperaturschwankungen zu beobachten sind, liegt das Gros der Carabidenaktivität (72 %). Die ϕ Temperatur dieser ersten vier Nachtstunden bestimmt weitgehend die Intensität der Carabidenbewegung. Unabhängig von ihr erweist sich aber die Aktivität selbst. In den feuchtwarmen Nächten gelangen die Carabiden durch eine größere Laufgeschwindigkeit eher in die Fallen. Zur Zeit der mittleren Aktivitätsspitze können wir aber in allen Nächten aktive Carabiden beobachten, selbst auf Lichtungen in einer Ausstrahlungsnacht bei -1°C wie zur Zeit des Taufalls.

Die Lebendfänge mit stündlicher Kontrolle zeigten so, daß bei den Carabiden eine Aktivitätsrhythmik zu beobachten ist, die unabhängig von der Standorttemperatur abläuft. Bei optimaler Feuchtigkeit wird die Bewegungsintensität und mit ihr der Aktionsradius der Carabiden von dem Temperaturverlauf bestimmt.

Abb. 26



Carabidenaktivität in sechs aufeinander folgenden Tagen und Nächten

Standort: Garenfeld, Eichen-Hainbuchenwald (Urliste H), 50 Fallen

Fangzeit: 31. V.—6. VI. 1961, LF2, Leerung bei SA und SU

Klimawerte: ϕ Tag- und Nachttemperatur ermittelt aus den Thermographendiagrammen der meteorologischen Station des Dolomit-Werkes Hagen-Halden.

Versuche mit der Aktivitätsuhr

Um nicht nur auf die recht aufwendigen stündlichen Kontrollen von hunderten von Fallen angewiesen zu sein, wurde eine automatisch registrierende Aktivitätsuhr konstruiert. (Abb. 27).

In der Mitte eines mit verzinktem Eisenblech belegten Tisches von 2 m Durchmesser befindet sich ein großer Trichter. Die von einem 10 cm hohen Blechrand umgebene Tischfläche ist 3 cm hoch mit Laubstreu beschichtet, in der eine bestimmte Carabidenzahl mittags um 12 h eingesetzt wird. Eine unter der Trichteröffnung befindliche Schale mit 12 Fächern wird durch eine Transportuhr stündlich weitergedreht. Die bei der Kontrolle in den einzelnen Fächern angetroffenen Tiere sind ein Maßstab für die Größe der Aktivität.

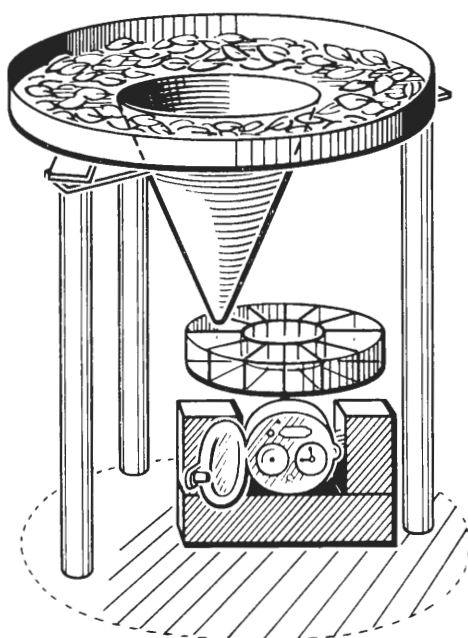


Abb. 27
Aktivitätsuhr

Die mit dieser Aktivitätsuhr erzielten Ergebnisse stimmen mit den Freilandbefunden überein. Im August 1962 zeigten die in ihr untersuchten Carabiden folgende Aktivitätsverteilung in den einzelnen Nachtstunden: (Angaben in % der Gesamtaktivität)

Zeit	19 h	20 h	21 h	22 h	23 h	24 h	1 h	2 h	3 h	4 h	5 h	6 h	7 h
Aktivität	—	5	37	19	14	8	5	4	3	2	2	1	—

Bei Versuchswiederholungen fiel auf, daß die Aktivitätsspitze mit dem Zeitpunkt des Sonnenuntergangs wandert, wie dies aus Tab. 17 zu ersehen ist.

Welche Bedeutung der Helligkeit bei dieser Aktivitätsperiodik zukommt, ergab folgender Versuch, der aus Mangel an genügend aktiven Tieren nicht wiederholt werden konnte und somit seiner Bestätigung noch bedarf:

100 Exemplare von *Abax ater*, die sich seit 12 h mittags in der Streuschicht befanden, wurden durch eine Beleuchtung der Aktivitätsuhr mit einer 200 Watt-Birne an der normalen Aktivitätsaufnahme gehindert. Lediglich 2 Tiere registrierte die Falle bis Mitternacht. Nachdem um 1 h das Licht erlosch, setzte die Aktivität in gewohnter Weise mit einem großen Schub ein und klang danach langsam ab.

Zeit	19 h	20 h	21 h	22 h	23 h	24 h	1 h	2 h	3 h	4 h	5 h	6 h	7 h
Fänge	—	—	1	1	—	—	—	37	12	4	7	1	1

Die Carabiden unserer Waldgesellschaften sind nachtaktiv. Nach Sonnenuntergang entfalten sie ihre Aktivität, die in den ersten Nachtstunden ein deutliches Maximum aufweist. In der zweiten Nachthälfte ist nur eine geringere Aktivität zu beobachten, die vor Sonnenaufgang erlischt.

Diese Aktivitätsrhythmik ist unabhängig von der Standorttemperatur. Durch sie wird jedoch bei optimaler Luftfeuchtigkeit und Dunkelheit die Bewegungsintensität und mit ihr der Aktionsradius der Carabiden bestimmt. Versuche mit einer Aktivitätsorgel bestätigen die Freilandbefunde.

Zusammenfassung der Ergebnisse

Für die Carabiden in den westsauerländischen Waldungen sind folgende aktivitätsbestimmende Faktoren festzustellen:

1. Die Fortpflanzungsrhythmik legt die einzelnen Arten auf eine erhöhte Aktivität in der Fortpflanzungsperiode fest (Frühjahr oder Herbst).
2. Die Tag-Nachtrhythmik läßt im Tagesverlauf Bewegungs- und Ruhephasen periodisch wechseln. (Waldtiere: Aktivitätsmaximum nach Sonnenuntergang).
3. Die Helligkeit begrenzt die Carabidenaktivität und wirkt für die Tag-Nachtperiodik als Zeitgeber.
4. Die Feuchtigkeit erweist sich als stärkster aktivitätsbestimmender Faktor. Niedrige Luftfeuchtigkeit schließt eine Aktivität aus.
5. Die Temperatur bestimmt bei optimaler Feuchtigkeit und Helligkeit die Bewegungsintensität in dem von der Jahres- und Tagesperiodik gegebenen Rahmen. Da die Feuchtigkeits- und Helligkeitsansprüche der Waldcarabiden nachts erfüllt sind, besteht in dieser Zeit eine weitgehende Korrelation zwischen Aktivitätsdichte und Temperatur.

Diskussion

In der vorliegenden Arbeit wurde die Frage nach den Wechselbeziehungen zwischen Standortgegebenheiten und Lebensansprüchen bei Carabiden gestellt.

Die Untersuchungen ergaben, daß die Carabidenverteilung in den betrachteten Waldgesellschaften weitgehend an Hand der abiotischen Faktoren Temperatur, Feuchtigkeit und Helligkeit zu interpretieren ist.

Die einzelnen Befunde stehen hierbei in folgenden Zusammenhängen mit anderen Untersuchungen:

Eine Abhängigkeit der Carabidenfauna vom Makroklima wird in vielen Arbeiten aufgezeigt (GEILER, 1956; SKUHRAVY, 1959; VAN DER DRIFT, 1959; KLESS, 1961 u. a.).

Ihren Wandel mit zunehmender Höhenlage beobachtete HURKA (1958) im Riesengebirge. Die von ihm in einer Meereshöhe von 1580 m häufig ange-troffene extrem montane Art *Pterostichus aethiops* kam neben anderen montanen Arten nur im Ebbegebirge vor. Aufschlußreicher als der Nachweis einiger mon-taner Arten sind die Aussagen über die quantitative Artenverteilung an ähnlichen Standorten in unterschiedlicher Höhenlage. Die Fauna des Ebbegebirges (5—600 m NN) war arten- und individuenärmer als die der collinen Stufe im Raume Hagen (2—300 m NN). Im Ebbegebirge überwog jedoch der Anteil montaner Arten. An stark exponierten Nord- und Südhängen lag in Eichen-Birken- und Fichten-Beständen wie in Fichten-Schonungen und auf Kahlschlägen der Anteil montaner Arten weit unter dem in gleichen Waldgesellschaften im Hagener Raum und dem von THIELE (1956, 1964 a) allgemein im Bergischen Land ermit-telten montanen Anteil. Am Gebirgsfuß wie auf dem Gebirgskamm bildeten die montanen Arten jedoch bis zu 40 % der Gesamtf fauna. Dieser Befund findet seine Erklärung in der unterschiedlichen Klimasituation. In den Waldungen am Gebirgsfuß wie in Kammlage wies die bodennahe Luftschicht eine fast ununter-brochene für Carabiden optimale relative Luftfeuchtigkeit auf. In den Hang-lagen kam es durch die Hangwinde zu starken Schwankungen im Gang der Feuchte, die lange Zeit über suboptimal war. Es wurde hier deutlich, daß montane Arten ein kühles und feuchtes Standortklima präferieren. Ein Vergleich der Carabidenverteilung an Nord- und Südhängen bestätigt dies. Für den Spitz-berg bei Tübingen wies MEYER (1958), für das Wutachgebiet KLESS (1961) nach, daß die Coleopterenfauna an Nordhängen einem weiter nördlich gelegenen Gebiet entspricht. SCHMITZ & VOLKERT (1959) zeigten, daß der Nordhang thermisch einer ca. 150 m größeren Höhenlage entspricht. An den Nordhängen des Ebbegebirges war die Carabidenfauna arten- und individuenärmer als an den Südhängen; der montane Anteil überwog deutlich (Nordhang 42 %, Süd-hang 13 %). Im Raume Hagen war bei gleicher Arten- und Individuendichte der Anteil montaner Arten am Nordhang ebenfalls größer (Nordhang 25 %, Südhang 11 %). Zwei Drittel der in allen Jahren gefangenen Exemplare der montanen Arten *Abax ovalis*, *Pterostichus metallicus* und *Molops piceus* ent-stammten Nordhangstandorten.

Die Bindung einzelner Arten wie auch die einer bestimmten Carabidenasso-ziation an verschiedene Waldgesellschaften wurde als eine solche an das Stand-ortklima erkannt.

Eine unterschiedliche Carabidenverteilung in einzelnen Waldbiotopen wiesen GERSDORF (1937), TISCHLER (1948), LINDROTH (1949), RÖBER & SCHMIDT (1949), VAN DER DRIFT (1951, 1959), RABELER (1951), THIELE (1956, 1962 b), WILMS (1961), ADELI (1961), KNOPF (1962) nach. THIELE & KOLBE (1962) interpretierten bei einem ökologischen Vergleich der Coleopterenfauna zweier Waldgesellschaften den größeren Anteil montaner Arten im Eichen-Hainbuchenwald mit dem dort ermittelten kühl-feuchteren Standortklima.

Um in die Zusammenhänge zwischen Standortbindung und Standortklima weiter einzudringen, werden in zunehmendem Maße Mikroklimamessungen am Fallenstandort notwendig. In vorliegender Untersuchung erfolgten parallel zu den Fangserien an den verschiedensten Standorten Mikroklimamessungen. Von besonderer Bedeutung erwiesen sich dabei der später zu besprechende Temperatur-

gang in der nächtlichen Aktivitätszeit der Carabiden und die summierenden Standorttemperaturmessungen mit Hilfe der Invertzuckermethode (SCHMITZ & VOLKERT, 1959). Durch sie wurde die Aufstellung einer thermischen Stufenfolge der betrachteten Waldgesellschaften möglich, mit der die hygrischen Standortunterschiede weitgehend korrespondierten. Die Standortklimata wurden in verschiedenen faunistischen Untersuchungen (MEYER, 1958; KLESS, 1961) mit einem „Faunenspektrum“ verschiedener Biotope verglichen, in dem die Anteile an den verschiedenen faunistischen Gruppierungen nach HORION (1951, 1954) zusammengestellt waren. Die Arbeiten von THIELE (1962, 1964 a) KIRCHNER (1960) und LEHMANN (1962) stellten die Standortklimabefunde den in Präferenzversuchen ermittelten Vorzugstemperatur-, -feuchtigkeits- und -helligkeitswerten gegenüber. Dieser Methode folgte vorliegende Arbeit unter Beibehaltung der gleichen Präferenzversuchstechnik, so daß die für die einzelnen Arten ermittelten Präferenzwerte in allen vier Arbeiten miteinander verglichen werden können. Nennenswerte Abweichungen im Präferenzverhalten wurden bei keiner Art beobachtet.

Die einzelnen artspezifischen Standortansprüche den Faktoren Temperatur, Feuchtigkeit und Helligkeit gegenüber wurden in einem Präferenz-Index so zusammengefaßt, daß der kühl-feucht-dunkle Bereich einem niedrigen, der heiß-trocken-helle einem hohen Indexwert entsprach. Als dann wurden die häufigsten Carabiden nach steigendem Indexwert in der „Präferenzreihe“ geordnet, die mit der „Standortreihe“ gleicher Arten weitgehend korrelierte. In dieser Standortreihe waren die Carabiden nach ihrem Bindungsgrad an die Waldbestände zusammengestellt.

In der Präferenzreihe zeigten sich an zwei Stellen größere Zwischenräume, so daß eine Unterteilung in drei Gruppen möglich wurde, die in der Standortreihe Entsprechungen zeigten:

Präferenzgruppe 1	Indexwert < 9	=	Standortgruppe I (Waldcarabiden)
Präferenzgruppe 2	Indexwert 9—11	=	Standortgruppe II (euryvalente Carabiden)
Präferenzgruppe 3	Indexwert > 11	=	Standortgruppe III (Lichtungscarabiden)

Von 21 untersuchten Arten ergaben sich bei 3 Carabiden keine Übereinstimmungen:

Der fast nur in Kalkbuchenwäldern angetroffene *Pterostichus madidus* aus der Standortgruppe der Waldcarabiden wies in seinem Präferenzverhalten eine größere Tendenz zu wärmeren und weniger feuchten Standorten auf. BARNER (1954) fand ihn im Raume um Bielefeld nur in höheren Mittelgebirgslagen auf Muschelkalk und Jura in Waldungen wie auf Lichtungen. Im Bergischen Land tritt er nach THIELE & KOLBE (1962) fast ausschließlich in Waldungen auf. VAN DER DRIFT (1959) beobachtete ihn vor allem an Waldstandorten auf Rohhumusböden. Demgegenüber wiesen ihn KIRCHNER (1960), WILLIAMS (1959 b) und THIELE (1964 b) in ziemlicher Häufung in der Feldflur nach.

Ähnlich zwiespältig sind die Standortbefunde von *Carabus purpurascens*. Im Untersuchungsgebiet zeigte er von allen untersuchten Carabidenarten den höchsten Bindungsgrad an Waldbestände. BARNER (1937) traf ihn in dichten Waldungen wie in der offenen Landschaft an. VAN DER DRIFT (1959) betont, daß er sowohl an lichten und schattigen Stellen in Kiefern- und Eichenwäldern anzutreffen ist. KIRCHNER (1960) fand ihn im Kölner Raum auf Feldern.

Das abweichende Verhalten der montanen Art *Molops elatus*, die eine geringe Bindung an Waldbestände aufweist, dem Präferenz-Index nach aber den kühl-feuchten Bereich bevorzugt, ist im Rahmen dieser Arbeit nicht zu klären. Im Hagener Bereich bevorzugt sie kühl-feuchte Buchenstandorte wie Fichten-Schonungen auf Massenkalk, im Ebbegebirge vorwiegend Lichtungen.

So erweisen sich die Carabiden, bei denen keine Übereinstimmung zwischen Standortbefund und Standortanspruch vorhanden ist, als Arten mit in verschiedenen Räumen divergierenden Standortbindungen.

Bei der synökologischen Betrachtung der Carabidenfaunen einzelner Waldgebiete wurde die bisherige Methode des Vergleichs von Standortklima und Standortklimaanspruch beibehalten. Im Präferenzspektrum kamen die Ansprüche der Gesamtfaua zur Darstellung. Es faßte die Anteile der an einem Standort vorkommenden Carabiden in den drei Präferenzgruppen zusammen. Dabei zeigte es sich, daß die Faunen dichter Waldungen vorwiegend Arten mit niedrigem Indexwert, die Faunen der Waldlichtungen dagegen einen großen Anteil von Arten mit hohem Indexwert aufwiesen. Ordnet man die mittleren Präferenzspektren der untersuchten Waldgesellschaften nach steigendem Anteil der Präferenzgruppen 2 und 3, so erhält man eine Stufenfolge, die der „thermischen Reihenfolge“ entspricht. Es sind also Schlüsse vom Mikroklima der einzelnen Waldgesellschaften auf das Präferenzgefüge der Carabidengesellschaft möglich, und umgekehrt von diesem auf die Standortklimata.

Die für die einzelnen Waldgesellschaften aufgestellten Spektren haben gewiß nur regionale Gültigkeit. Sie sind aber in den verschiedenen Jahren reproduzierbar und zeigen eine eindeutige Beziehung zum Öklima der einzelnen Waldgesellschaften und zu dem in der Beobachtungszeit angetroffenen Witterungsverlauf. So wurde für Carabidengruppen mit ähnlichen standortklimatischen Ansprüchen eine kausale Deutung des Verteilungsbildes möglich. Welche Arten aus den verschiedenen Präferenzgruppen jedoch an den einzelnen Standorten tatsächlich angetroffen werden, unterliegt auch der Wirkung anderer Standortfaktoren (Besiedlungsgeschichte, Nahrungsangebot, Konkurrenz). Im Wirkungsgesetz der Umweltfaktoren zeigt THIENEMANN (1941), daß jene Faktoren die Ausbreitung einer Art am stärksten beeinflussen, die für das Entwicklungsstadium mit der geringsten ökologischen Valenz am stärksten suboptimal sind. Die empfindlichste Entwicklungsstufe der Carabiden ist aber zweifellos das Larvalstadium, das bisher in allen carabidenökologischen Arbeiten vernachlässigt werden mußte, weil das Präferenzverhalten der Larven nicht ermittelt werden konnte. Durch die THIELE (1961) gelungenen Carabidenzuchten werden künftige Untersuchungen die mikroklimatischen Ansprüche der Carabidenlarven mit berücksichtigen können. Außerdem ist die von THIELE (1962) gegebene Erklärung des großen Anteils von Tieren mit Frühlingsfortpflanzung (Frühlingstiere nach LARSSON 1939) in den Fagetalia an Hand der Larvenentwicklung recht aufschlußreich. Die Carabidenarten, die ihre Larvalentwicklung im Sommer durchmachen, präferieren in den Fagetalia die Waldgesellschaften, in denen das Standortklima in dieser Zeit einen optimalen Feuchtigkeitsgrad aufweist. Vorliegende Arbeit kann an Hand später zu besprechender Störungen des Entwicklungsablaufes bei der Art *Abax ater* nachweisen, daß makroklimatische Störungen in der Sommerzeit das Stratum der Carabiden- und Larvenaktivität in den Fagetalia nur selten erreichen. Frühlingstiere unter den Waldcarabiden wurden an allen Standorten mit hoher Luft- wie Bodenfeuchtigkeit beobachtet. Da viele Lichtungscarabiden zu der Gruppe der Frühlingstiere gehören, nimmt der Anteil der Frühlingstiere mit fallendem Deckungsgrad der Vegetation generell zu. So

war der Anteil an den einzelnen Fortpflanzungstypen ein Charakteristikum der einzelnen Waldstandorte.

Als weitere Charakteristika erwiesen sich die von RABELER (1951), THIELE (1956) und THIELE & KOLBE (1962) aufgestellten Charakterarten einzelner Waldgesellschaften.

Zu ihnen tritt die Arten- und Individuenzahl, die wichtige Aussagen über die Standorte erlaubt.

Schließlich ist den einzelnen Waldgesellschaften eine spezifische Dominanzfolge der Arten eigen, die ähnlich wie das Präferenzspektrum in den verschiedenen Jahren reproduzierbar ist und sich mit dem Makroklimaverlauf wandelt. Durch Zusammenfassung aller beschriebenen Charakteristika ist die Carabidenfauna der einzelnen Waldgesellschaften eindeutig determiniert, so daß an Hand obiger Daten von dem Jahresfang an einem Standort dessen Standortklima beschrieben werden kann. Ob der große Anteil an montanen Arten und an Carabiden der Präferenzgruppe 1 durch eine große Höhenlage, eine extreme Nordexposition oder eine feuchte Streuschicht in einem Kalkbuchenwald bedingt ist, darüber kann auf diesem Wege jedoch keine Auskunft gegeben werden. Die Arbeit zeigte vielmehr, daß die Carabidenfauna in höheren Mittelgebirgslagen, an nordexponierten Hängen, in kühlfeuchten Sommern wie in dichten Waldbeständen eine gleiche Begünstigung der Arten mit niedrigem Präferenzindex erfährt. Umgekehrt zeigen südexponierte Hänge, niedrige Höhenlage der Standorte, trockene Sommer wie eine lichte Vegetation einen großen Anteil an Arten mit hohen Indexwerten. Hierdurch ist der Beweis erbracht, daß eine kausale Deutung des Verteilungsbildes der Carabiden in den Waldgesellschaften an Hand der Klimafaktoren möglich ist. Darüber hinaus erweist sich die beobachtete Bindung einzelner Arten wie der gesamten Carabidenfauna an Pflanzengesellschaften als eine Bindung an das in ihnen herrschende Standortklima.

Die Frage nach der Gültigkeit dieser Feststellung für die Verteilung auf engem Raume wurde durch Kombination von Mikroklimamessungen und Carabidenfängen im Bereich einzelner Habitate zu lösen gesucht. Dem von VITÉ (1949) beschriebenen Mosaik vieler Kleinbiotope innerhalb der Waldgesellschaften entspricht ein Mikroklimamosaik. Mit den Schwankungen des Deckungsgrades der Vegetation ändert sich das Standortklima wie die Carabidenfauna. Kleinräumige Wiederaufforstungsflächen weisen gleiche Arten auf wie großräumige Kulturen, zeigen zugleich aber kleine Anteile der Carabidenfauna angrenzender Bestände. Die Grenzzonen zwischen Waldbestand und Lichtung sind, wie es THIELE (1964 b) und RÖBER & SCHMIDT (1949) bei der Feld-Waldgrenze beobachteten, recht schmal. Im Bereich der einzelnen Habitate gewinnen die Dominanzwerte an Bedeutung; sie spiegeln die feineren Faunenunterschiede besser wieder als die Anwesenheit der einen oder anderen Art. Selbst die Dominanzwerte von so euryöken Arten wie *Abax ater* und *Carabus problematicus* werden zu Indikatoren für kleinräumige Vegetations- und Standortklimaschwankungen. Durch eine Übertragung der symbolisierten Dominanzwerte einer typischen Carabidenart in ein Luftbild von dem untersuchten Biotopmosaik wird dieser Zusammenhang zwischen Vegetationsdichte und Carabidenhäufung besonders deutlich. Über die von TROLL (1939) aufgezeigten Verwendungsmöglichkeiten hinausgehend, können Luftaufnahmen so wesentlich zur Klärung von Zusammenhängen zwischen floristischer und faunistischer Feinverteilung beitragen.

In Fichtensukzessionsstufen zeigt sich ein Entwicklungsgang der Carabidenbesiedlung. Die von LEITINGER — MICOLETZKY (1940) und GRETSCHY

(1952) beobachteten Wandlungen des Faunenbildes nach Kahlschlag erfahren für die Carabidenfauna hier eine Ergänzung. Mit zunehmendem Alter der Schlaggesellschaft nimmt die Artendichte ab und die Individuendichte zu. Im Fichtenstangenholz jedoch ist eine typische Verarmung auch der Carabidenfauna festzustellen. Sie entspricht der von PSCHORN — WALCHER (1952) und RONDE (1957) bei der Bodenkleinf fauna der Fichtenmonokulturen beobachteten Artenarmut. Im Fichtenaltholz hingegen, in dem sich wieder eine inselartig verbreitete Strauch- und Krautschicht einfindet, wird schließlich die größte Individuendichte erreicht.

Dem Biotopmosaik innerhalb mancher Waldgesellschaften entspricht über ein Mikroklimamosaik eine Carabidenfauna, die sich ähnlich wie in den großräumigen Waldungen an Hand der Standortklimata und der artspezifischen Klimaansprüche verteilt.

Nach den bisherigen Ergebnissen liegt die Frage nahe, ob nicht auch die Unterschiede der Carabidenaktivität klimabedingt sind.

LARSSON (1939) zeigte, daß die unterschiedliche Häufung verschiedener Carabidenarten innerhalb eines Zeitraumes, der physiologisch eine optimale Entfaltung der Aktivität zulassen würde, durch die verschiedenen Fortpflanzungsperioden bedingt ist. Diese durch statistische Auswertung von Museumsmaterial gewonnene Feststellung wurde durch zahlreiche mehrjährige Fänge von SKUHRAVY (1959) und VAN DER DRIFT (1959) bestätigt, wobei beide Autoren fortlaufende Ovarialuntersuchungen durchführten, die den Entwicklungsgang einiger Arten eindeutig erkennen ließen. Mehrjährige Fänge im beschriebenen Untersuchungsgebiet führten zu einer Bestätigung der von LARSSON (1939) aufgestellten Fortpflanzungstypen. Innerhalb der einzelnen Jahre zeigten sich jedoch Abwandlungen vom typischen Aktivitätsgang bei einzelnen Arten, die sich durch den Makroklimaverlauf erklären ließen. LINDROTH (1949), GEILER (1956), SKUHRAVY (1959) und VAN DER DRIFT (1959) wiesen bereits auf eine Abhängigkeit der Carabidenaktivität vom Makroklimaablauf hin.

Mehrere Jahre hindurch wurde in den vorliegenden Untersuchungen der Verlauf der Aktivität von *Abax ater* mit dem Makroklimaverlauf verglichen. Es zeigte sich vor allem im Frühling und Herbst eine deutliche Abhängigkeit der Aktivität vom Temperaturgang. Von besonderem Interesse aber war die Feststellung, daß diese Beeinflussung nicht in allen Waldgesellschaften gleich war. Je lichter die Gesellschaft war, desto deutlicher trat in einem warmen Frühjahr zu dem für ein Herbsttier typischen Aktivitätsgipfel im Herbst ein solcher temperaturinduzierter im Frühjahr. Als meteorologisches Maß für den Witterungsablauf eigneten sich die Abweichungen vom langjährigen Mittel besonders. In den dichteren Waldgesellschaften war diese vorzeitige Aktivitätsspitze kaum, im Kalkbuchenwald nicht mehr feststellbar. Die Waldgesellschaften wiesen in der durch Wärmesummenmessungen ermittelten thermischen Reihenfolge eine zunehmende Störung im Aktivitätsverlauf ihrer *Abax ater*-Population auf. Zu einer deutlichen Aktivitätszunahme kam es bei einer gleichzeitigen überdurchschnittlichen Temperatur und Feuchtigkeit. Die nachhaltigste Aktivitätshemmung zeigte sich bei einer anormal geringen Niederschlagsmenge. Zu gleichen Befunden führten Lebendfänge, die in längerem Zeitraum bei 3—6tägiger Fallenkontrolle und gleichzeitiger Klimaregistrierung durchgeführt wurden. In verblüffender Eindeutigkeit korrelierten Fangzahlen und Temperaturverlauf, wenn die durchschnittliche Mitteltemperatur der ersten Nachthälfte des Fangzeitraumes als Maßstab genommen wurde. Die Anregung hierzu gab die noch zu besprechende Beobachtung einer Aktivitätsspitze in diesem Zeitraum. Nachhaltig wurde diese

Abhängigkeit gestört, sobald die Niederschläge längere Zeit ausblieben. Die epigäische Carabidenaktivität erlosch in einem Kalkbuchenwald in einer Trockenheitsperiode ganz. Eine gleichzeitige Zunahme der Aktivitätsdichte in noch feuchten laubgefüllten Senken erlaubt Rückschlüsse auf eine horizontale und vertikale Einwanderung der Carabiden in die Feuchtereservate. Kurzfristigen Witterungsfluktuationen entspricht somit eine Schwankung der Carabidenaktivität.

Die in vielen Faunen verstreuten Angaben über die tageszeitliche Aktivität der einzelnen Carabidenarten wurde in den letzten Jahren ergänzt durch systematische Tag- und Nachtfänge. VAN DER DRIFT (1959) führte sie in Waldungen, SCHERNEY (1957) und KIRCHNER (1960) in der Feldflur, WILLIAMS (1959 b) in beiden Bereichen durch. In Übereinstimmung mit den vorliegenden Untersuchungen erwiesen sich die typischen Waldcarabiden als vorwiegend nachtaktiv. Typische Lichtungscarabiden wie *Carabus arcensis* und *Pterostichus coerulescens* waren überwiegend tagaktiv. Mit KIRCHNER (1960) wurde festgestellt, daß Herbsttiere eine stärkere Tendenz zur Nachtaktivität zeigen als Frühlingstiere. Bemerkenswert ist aber die Beobachtung, daß *Abax ater*, *Abax parallelus*, *Carabus nemoralis* und *Pterostichus cristatus* auf den Waldlichtungen in stärkerem Maße tagaktiv sind als in den Waldbeständen. Zu gleicher Feststellung kam bei *Pterostichus madidus* WILLIAMS (1959 b). Seine Begründung, daß in der offenen Landschaft der Hunger die Tiere zur Tagaktivität treibt, kann jedoch nicht geteilt werden. An trockenen Hochsommertagen steigt nämlich auch in den Waldbeständen die Tagaktivität leicht an und zeigt eine gleiche Abhängigkeit von der Temperatur wie die Nachtaktivität. Freilanduntersuchungen zeigten zudem, daß verschiedene Waldcarabiden am Ende ihrer nächtlichen Aktivitätsperiode jede dunkle Unterschlupfmöglichkeit aufsuchen, die sich gerade bietet. An Sonnentagen werden die Tiere dann bei fallender Luftfeuchtigkeit und zunehmender Temperatur gezwungen, sich einzugraben oder einen anderen Unterschlupf zu suchen. So scheint auf den Waldlichtungen die an warmen Tagen zu beobachtende höhere Aktivität ansonsten nachtaktiver Tiere durch Fluchtreaktionen bedingt zu sein.

Die Frage nach der Verteilung der Aktivität auf die einzelnen Tag- und Nachtstunden beantwortete KIRCHNER (1960) durch stündliche Fallenkontrollen, WILLIAMS (1959) mit automatisch registrierenden Fallen. In der vorliegenden Untersuchung wurden beide Wege eingeschlagen. Mit KIRCHNER (1960) und WILLIAMS (1959 b) konnte eine starke Zunahme der Aktivität nach Sonnenuntergang festgestellt werden. Sie hielt aber in den Waldungen nicht, wie KIRCHNER (1960) auf den Feldern registrierte, im Verlauf der ganzen Nacht gleichmäßig an, sondern sie ebte nach Mitternacht, wie dies WILLIAMS (1959) bei *Nebria brevicollis* und PARK (1931) bei vielen anderen nachtaktiven Tieren beobachtete, stark ab. Bis Mitternacht konnte bereits 70 % der Gesamtaktivität verzeichnet werden. Mit dem Sonnenuntergangstermin verschob sich die Aktivitätsspitze, wie Versuche mit einer Aktivitätsuhr zeigten. Künstliches Licht unterband die übliche Aktivitätsentfaltung. Nach Beseitigung der Lichtsperrre setzte die Aktivität in der gewohnten Weise mit einem starken Schub ein.

Auch bei dem nächtlichen Aktivitätsverlauf erwies sich die Temperatur als der Faktor, der die Intensität aller Vorgänge bestimmt. Die Temperatur der bodennahen Luftschicht kann bei hohem Sättigungsgrad zur Zeit der normalen Aktivitätsentfaltung als Maß für die Bewegungsintensität der Carabiden angesehen werden.

Freilandversuche zur Richtungswahl versuchten abschließend die Frage nach der Orientierung der Carabiden im Gelände zu klären.

Eine allgemeine Hinwendung zur Horizontsilhouette zeigten alle Waldcarabiden bei Tag und Nacht. Einige Lichtungscarabiden wie *Carabus auratus*, *Carabus granulatus* und *Carabus nemoralis* wanderten bei Nacht nicht mehr auf den dunkleren Horizont zu. Typische Waldcarabiden fanden nach einem Aussetzen auf einer Lichtung zu jeder Tages- und Nachtzeit in den Wald zurück. *Carabus auratus* zeigte eine umgekehrte Reaktion.

Die Carabiden scheinen also über eine Orientierung zur dunkelsten Stelle ihrer Umgebung am schnellsten in den optimalen Mikroklimabereich zu gelangen, in dem sie ihre Aktivität voll entfalten können.

So sieht die Arbeit abschließend in den abiotischen Faktoren der Temperatur, Feuchtigkeit und Helligkeit die wichtigsten, die Carabidenverteilung wie die Carabidenaktivität bestimmenden Außenfaktoren, denen die einzelnen Carabiden mit artspezifischen Klimaansprüchen begegnen, die in Präferenzversuchen ermittelt werden können.

Zusammenfassung

1. Jede der untersuchten Waldgesellschaften (Buchenwald auf Kalk, Buchenwald auf devonischem Sandstein, Eichen-Hainbuchenwald, Eichen-Birkenwald, Fichten-Bestand, Fichten-Schonung und Fichten-Kahlschlag) hat eine spezifische Carabidenfauna, die durch Arten- und Individuendichte, einige charakteristische Arten sowie den Anteil verschiedener ökologischer Faunenelemente und die Dominanzfolge der Arten gekennzeichnet ist.
2. Das Standortklima ist der bedeutendste, die Carabidenverteilung bestimmende Faktor. Eine Gruppe vorwiegend montaner Arten wird in Waldgesellschaften mit dichter Vegetation, höheren Mittelgebirgslagen, auf nord-exponierten Hängen und in kühl-feuchten Sommern gleichermaßen begünstigt. Eine andere Gruppe entfaltet sich vorwiegend in Waldgesellschaften mit lockerer Vegetation, in niederen Mittelgebirgslagen, auf südexponierten Hängen und in warm-trockenen Sommern optimal.
3. Die in Präferenzversuchen ermittelten Ansprüche der Carabidenarten an die klimatischen Faktoren Temperatur, Feuchtigkeit und Helligkeit lassen sich in einem Präferenz-Indexwert vereinigen, der weitgehend mit dem beobachteten Bindungsgrad an die Standortklimata übereinstimmt. Durch das Präferenzspektrum, das die Klimaansprüche der Carabidenfauna eines Standortes zusammenfaßt, werden Schlüsse auf das Standortklima möglich.
4. Groß- und kleinräumige Carabidenverteilung zeigen eindeutige Parallelen. Auch die Faunenunterschiede im Bereich einzelner Habitats sind vorwiegend standortklimatisch bedingt. Jedem Vegetationsmosaik innerhalb der Waldgesellschaften entspricht ein Mikroklimamosaik und ein hierdurch geprägtes Aktivitätsmosaik der Carabiden.
5. Der durch die Fortpflanzungsrhythmik jahreszeitlich festgelegte Aktivitätsverlauf der einzelnen Arten erfährt durch den Makroklimaablauf eine Modifizierung (Aktivitätszunahme in warm-feuchten Perioden, Aktivitätsabnahme in kühlen oder trockenen Perioden), die auf Lichtungen stark, in den Waldbeständen weniger und im Kalk-Buchenwald nicht hervortritt. Kurzfristigen Witterungsfluktuationen entspricht eine Schwankung der Carabidenaktivität.

6. Waldcarabiden sind vorwiegend nachtaktiv, Lichtungscarabiden vorwiegend tagaktiv. Waldcarabiden entfalten in den ersten Stunden nach Sonnenuntergang ihre Hauptaktivität.
 7. Die Feuchtigkeit erweist sich als der stärkste aktivitätsbestimmende Faktor. Niedrige Luftfeuchtigkeit schließt eine Aktivität aus. Die Temperatur bestimmt bei optimaler Feuchtigkeit und Dunkelheit die Bewegungsintensität in dem von der Jahres- und Tagesperiodik gegebenen Rahmen. Die Helligkeit begrenzt die Carabidenaktivität und wirkt für die Tag- und Nachtperiodik als Zeitgeber.
 8. Im Freien orientieren sich Carabiden bei Tage nach Horizontsilhouetten. Die Waldcarabiden schlagen auch bei Nacht den Weg zur Stelle der geringsten Horizonthelligkeit ein. Sie wandern auf Lichtungen ausgesetzt eindeutig zum Bestand zurück.
- Über eine Orientierung zum dunkelsten Geländepunkt scheinen die Waldcarabiden am schnellsten in den optimalen Mikroklimabereich zu gelangen, in dem sie ihre Aktivität voll entfalten können.

Literaturverzeichnis

- Adeli, E., 1961. Zur Kenntnis der Insektenwelt des Naturschutzgebietes bei der Sababurg unter besonderer Berücksichtigung der Lagerholzbewohner und ihrer Lebensweise. Diss. Hann.-Münden
- Barber, H. S., 1931. Traps for cave inhabiting Insects. Journal. Elish. Mitchell. Science Soc. 46, 259—266.
- Barner, K., 1937, 1949, 1954. Die Cicindeliden und Carabiden der Umgegend von Minden und Bielefeld. Abhandl. Landesmuseum für Naturkunde Münster 8, 1—34; 12, 1—28; 16, 1—64.
- Bauer, W. & Buscher, R., 1955. Beitrag zur Messung der Lufttemperatur mit verschiedenen Formen des Strahlungsschutzes. Ber. dt. Wetterdienst 3, Nr. 19.
- Baumgartner, A., 1956. Untersuchungen über den Wärme- und Wasserhaushalt des jungen Waldes. Ber. dt. Wetterdienst 5, Nr. 28.
- Bombosch, S., 1962. Untersuchungen über die Auswertbarkeit von Fallenfängen. Z. f. angew. Zool. 49, 149—160.
- Boness, M., 1953. Die Fauna der Wiesen unter besonderer Berücksichtigung der Mahd. Z. Morph. Ökol. Tiere 42, 225—287.
- Budde, H., 1939. Die ursprünglichen Wälder des Ebbe- und Lennegebirges im Kreise Altena. Decheniana, 98B.
- Budde, H. & Brockhaus W., 1954. Die Vegetation des Südwestfälischen Berglandes. Decheniana, 102B.
- Delkeskamp, K., 1930. Biologische Studien an *Carabus nemoralis* Müll. Z. Morph. Ökol. Tiere 19, 1—58.
- Dowdy, W. W., 1944. Vertical Migration of Invertebrates. Ecology 25, 499—460.
- Dowdy, W. W., 1951. Further ecological studies on stratification of the Arthropoda. Ecology 32, 37—52.
- Drift, J. van der, 1959. Field studies on the surface fauna of forests. Bijdragen tot de Dierkunde Afl. 29, 79—103.
- Ellenberg, H., 1939. Über Zusammensetzung, Standort und Stoffproduktion bodenfeuchter Eichen- und Buchenmischwald-Gesellschaften Nordwestdeutschlands. Beih. Jber. naturhist. Ges. Hannover 4, 1—135.
- Franz, H., 1931. Über die Bedeutung des Mikroklimas für die Faunenzusammensetzung auf kleinem Raum. Z. Morph. Ökol. Tiere 22, 587—628.
- Geiger, R., 1961. Das Klima der bodennahen Luftschicht. 4. Aufl. Braunschweig.
- Geiler, H., 1956. Zur Ökologie und Phänologie der auf mitteldeutschen Feldern lebenden Carabiden. Wiss. Zeitschr. d. Karl-Marx-Univ. Leipzig 6, 35—53.

- Gersdorf, E., 1937. Ökologisch-faunistische Untersuchungen über die Carabiden der mecklenburgischen Landschaft. Zool. Jb. (Syst.) 70, 17—86.
- Gretschy, G., 1952. Die Sukzession der Bodentiere auf Fichtenschlägen. Veröffentl. Bundesanst. Alp. Landwirtsch. Admont 6, 25—85.
- Grüm, Leszek, 1959. Sezonowe zmiany aktywności biegaczowatich (Carabidae). Ekologia Polska, Seria A Tom VII, 9, 255—267.
- Heerdt, P. F. van, Isings, J., Nijenhuis, L. E., 1956/59. Temperature and humidity preferences of various Coleoptera from the duneland area of Terschelling. I+II. Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wetensch. Ser. C, 59 C, 60.
- Heerdt, P. F. van, Mörzner-Bruyns, M. P., 1960. A biocenological investigation in the yellow dune region of Terschelling. T. Entom. 103, 225—275.
- Herter, K., 1943. Die Beziehungen zwischen Ökologie und Thermotaxis der Tiere. Biol. Gen. 17, 243—309.
- Herter, K., 1953. Der Temperatursinn der Insekten. Berlin.
- Heydemann, B., 1953. Agrarökologische Problematik, dargestellt an Untersuchungen über die Tierwelt der Bodenoberfläche der Kulturfelder. Diss. Kiel.
- Heydemann, B., 1955. Carabiden der Kulturfelder als ökologische Indikatoren. Ber. 7. Wandervers. dt. Entomol. 172—185.
- Heydemann, B., 1956. Die Biotopstruktur als Raumwiderstand und Raumfülle für die Tierwelt. Verh. Dt. Zool. Ges. Hamburg, 322—347.
- Horion, A., 1941. Faunistik der deutschen Käfer. Bd. 1, Krefeld.
- Horion, A., 1951. Verzeichnis der Käfer Mitteleuropas. Stuttgart.
- Hurka, K., 1958. Versuch einer Zusammenfassung der montanen Carabidenfauna von Krkonoše (Riesengebirge). Acta Faun. Entom. Mus. Nat. Pragae 3, 31—52.
- Jaworski, I., 1961. Potential evaporation in areas sheltered with windbreaks and in open-areas. Ekologia Polska, Seria A, Tom IX — 10, Warschau, 165—182.
- Kirchner, H., 1960. Untersuchungen zur Ökologie feldbewohnender Carabiden. Diss. Köln.
- Kirchner, H., 1964. Tageszeitliche Aktivitätsperiodik bei Carabiden. Zt. f. vgl. Physiologie 48, 385—399.
- Kless, J., 1961. Tiergeographische Elemente in der Käfer- und Wanzenfauna des Wutachgebietes und ihre ökologischen Ansprüche. Z. Morph. Ökol. Tiere 49, 541—628.
- Knopf, H. E., 1962. Vergleichende ökologische Untersuchungen an Coleopteren aus Bodenoberflächenfängen in Waldstandorten auf verschiedenem Grundgestein. Z. ang. Entomol. 49, 353—362.
- Knülle, W., 1951. Die Bedeutung natürlicher Faktorengefälle für tierökologische Untersuchungen, demonstriert an der Verbreitung der Spinnen. Verh. Dt. Zool. Ges. Wilhelmshaven, 418—433.
- Kühnelt, W., 1933. Kleinklima und Landtierwelt. Zoogeographica 1, 566—572.
- Kühnelt, W., 1934. Die Bedeutung des Klimas für die Tierwelt. Biokl. Beibl. 1, 120—125.
- Larsson, S. G., 1939. Der Lebenszyklus der Carabiden. Statistik als Hilfsmittel biologischer Untersuchungen. Zool. Anz. 125, 87—90.
- Larsson, S. G., 1939. Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden. Entomol. Medd. 20, 277—560.
- Lehmann, H., 1962. Ökologische Untersuchungen über die Carabidenfauna des Rheinuferes in der Umgebung von Köln. Diss. Köln.
- Leitinger-Micoletzky, E., 1940. Die Tiersukzession auf Fichtenschlägen. Zool. Jb. (Syst.) 73, 467—504.
- Leuthold, R., 1961. Vergleichende Untersuchungen der Tierwelt verschiedener Wiesenböden im oberbayerischen Raum unter besonderer Berücksichtigung der Collembolen. Z. f. angew. Entomol. 49.
- Lindroth, C., 1945, 1949. Die fennoskandischen Carabidae I und III. Göteborgs Kungl. Vetensk. Vitterh. Samh. Handl. Ser. B. 4.
- Mazek-Fialla, K., 1941. Die Körpertemperatur poikilothermer Tiere in Abhängigkeit vom Kleinklima. Z. Wiss. Zool. 154, 170—246.
- Meyer, K. H., 1958. Faunistisch-ökologische Untersuchungen zur Coleopterenfauna des Spitzberges bei Tübingen. Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg 113, 147—246.
- Müller-Wille, W., 1951. Die naturgeographische Struktur des Sauerlandes. Westfalen 29, 1—8.

- Niemann, G., 1960. Die Abhängigkeit der Massenvermehrungen forstlicher Schädlinge von standörtlichen Verhältnissen. Diss. Hann.-Münden.
- Nunberg, Marian, 1949. The influence of the composition of the forests on the fauna of beetles of the family Carabidae (Col.) Institut Polonais des recherches forestières, Serie A, 58, 58—60.
- Park, O. & Lockett, J. A. & Meyers, D. J., 1931. Studies in nocturnal ecology with special reference to climax forest. Ecology 12.
- Pschorn-Walcher, H., 1952. Vergleich der Bodenfauna in Mischwäldern und Fichtenmonokulturen der Nordostalpen. Mitt. d. forstl. Bundes-Vers.-Anstalt Mariabrunn 48, 44—111.
- Rabeler, W., 1951. Biozönotische Untersuchungen im hannoverschen Kiefernforst. Z. angew. Entomol. 32, 591—598.
- Rabeler, W., 1962. Die Tiergesellschaften von Laubwäldern (Querco-Fagetea) im oberen und mittleren Wesergebiet. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. 9, 200—229.
- Remmert, H., 1960. Über tagesperiodische Änderungen des Licht- und Temperaturpräferendums bei Insekten. Biol. Zbl. 79, 581—584.
- Renken, W., 1956. Untersuchungen über Winterlager der Insekten. Z. Morph. Ökol. Tiere 45, 34—106.
- Rensch, B., 1957. Aktivitätsphasen von Cicindela-Arten in klimatisch stark unterschiedenen Gebieten. Zool. Anz. 158, 33—38.
- Röber, H. & Schmidt, G., 1949. Untersuchungen über die räumliche und biotopmäßige Verteilung einheimischer Käfer. (Carabidae, Silphidae, Necrophoridae, Geotrupidae) Natur und Heimat, Münster, 9, 1—19.
- Ronde, G., 1957. Studien zur Waldbodenkleinfafa. Forstw.Cbl. 76, 95—126.
- Runge, F., 1961. Die Pflanzengesellschaften Westfalens. Münster.
- Scherney, F., 1955. Untersuchungen über Vorkommen und wirtschaftliche Bedeutung räuberisch lebender Käfer in Feldkulturen. Ztschr. Pflanzenb. u. Pflanzensch. 49—73.
- Schimitschek, E., 1932. Der Nordhang, Bestand und Kahlfläche, Verhältnisse an verschiedenen exponierten Bestandsrändern. (Forstentomologische Untersuchungen aus dem Gebiet von Lunz II). Centralbl. ges. Forstw. 58, 225—267.
- Schmidt, G., 1956. Der Einfluß des Wasserhaushaltes und des Stoffwechsels auf die Vorzugstemperatur der Insekten. Biol. Zbl. 75, 178—205.
- Schmidt, G., 1957. Die Bedeutung des Wasserhaushaltes für das ökologische Verhalten der Caraben. Z. angew. Entomol. 40, 390—399.
- Schmidt, G., 1961. Wasserhaushalt und Insektenleben. Naturw. Rundschau 14, 420—427.
- Schmitz, W. & Volkert, E., 1959. Die Messung von Mitteltemperaturen auf reaktionskinetischer Grundlage mit dem Kreispolarimeter und ihre Anwendung in Klimatologie und Bioökologie, speziell in Forst- und Gewässerkunde. Zeiß-Mitteilungen 1, 300—337.
- Skuhavy, V., 1957. Bewegungsareal einiger fleischfressender Laufkäfer. Acta Soc. entomol. Cechosloveniae 53, 171—179.
- Skuhavy, V., 1959. Bionomie der Feldcarabiden. Rozprawy Cesk. Akad. Ved. 69, 1—64.
- Sokolowski, A., 1961. Mikroklimatische Untersuchungen auf einer Schlagfläche im Urwald von Bialowieza. Ekologia Polska, Seria A, Tom IX, 16, 259—285.
- Stammer, H. J., 1949. Die Bedeutung der Äthylenglycolfallen für tierökologische und phänologische Untersuchungen. Verh. Dt. Zool. Ges. Kiel 1948, 387—391.
- Strenzke, K., 1951. Grundfragen der Autökologie. Acta Biotheoretica, Serie A 9, 163—184.
- Swiecimski, J., 1957. The role of sight and memory in food capture by predatory beetles of the species *Cicindela hybrida*. Polskie pismo Entomol. Tom 26, 205—232.
- Taschenmacher, W., 1955. Die Böden des Südergebirges. Spieker, Landeskundliche Beiträge und Berichte, Münster 6, 1—135.
- Thiele, H. U., 1956. Die Tiergesellschaften der Bodenstreu in den verschiedenen Waldtypen des Niederbergischen Landes. Z. angew. Entomol. 39, 316—367.
- Thiele, H. U., 1959. Experimentelle Untersuchungen über die Abhängigkeit bodenbewohnender Tierarten vom Kalkgehalt des Standortes (mit bes. Berücksichtigung der Diplopoden). Z. angew. Entomol. 44, 1—21.
- Thiele, H. U., 1962. Zusammenhänge zwischen Jahreszeit der Larvalentwicklung und Biotopbindung bei waldbewohnenden Carabiden. Verh. XI. Intern. Kongr. f. Entomol. Wien, 3, 165—169.
- Thiele, H. U., 1964 a. Experimentelle Untersuchungen über die Ursachen der Biotopbindung bei Carabiden. Z. Morph. Ökol. Tiere 53, 387—452.

- Thiele, H. U., 1964 b. Ökologische Untersuchungen an bodenbewohnenden Coleopteren einer Heckenlandschaft. Z. Morph. Ökol. Tiere 53, 537—586.
- Thiele, H. U. & Kolbe, W., 1962. Beziehungen zwischen bodenbewohnenden Käfern und Pflanzengesellschaften in Wäldern, Pedobiologia 1, 157—173.
- Thienemann, A., 1941. Leben und Umwelt. Bios. Bd. 12, Leipzig.
- Tischler, W., 1948. Biozönotische Untersuchungen an Wallhecken. Zool. Jb. (Syst.) 77, 283—400.
- Tischler, W., 1949. Grundzüge der terrestrischen Tierökologie. Braunschweig.
- Tischler, W., 1951. Der biozönotische Konnex. Biol. Zbl. 70, 517—523.
- Tischler, W., 1955. Synökologie der Landtiere. Stuttgart.
- Tischler, W., 1958. Synökologische Untersuchungen an der Fauna der Felder und Feldgehölze. Z. Morph. Ökol. Tiere 47, 54—114.
- Troll, C., 1939. Luftbildplan und ökologische Bodenforschung. Z. Dt. Ges. f. Erdk. 8, 1—17.
- Uvarov, F., 1931. Wetter und Klima in ihren Beziehungen zu den Insekten. Z. angew. Entomol. 17, 156—177.
- Vieser, W., 1951. Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse in bodennahen Luftschichten. Beitr. z. naturk. Forsch. in Südwestdeutschland. 10, 3—34.
- Vité, J. P., 1949. Die ökologische Gliederung des Waldes. Verh. Dt. Zool. Ges. Mainz, 265—268.
- Voigts, H., 1949. Wärmesummen und phänologische Erscheinungen. Arch. f. Meteor., Geophys. und Bioklimatologie, Serie B, 1, 410—419.
- Williams, G., 1958. Mechanical time-sorting of pitfall captures. The Journal of animal ecology 27, 27—35.
- Williams, G., 1959 a. The seasonal and diurnal activity of the fauna sampled by pitfall traps in different habitats. The Journal of animal ecology, 28, 1—13.
- Williams, G., 1959 b. Seasonal and diurnal activity of carabidae, with particular reference to *Nebria*, *Notiophilus* and *Feronia*. The Journal of animal ecology, 28, 309—330.
- Wilms, Brunhilde, 1961. Untersuchungen zur Bodenkäferfauna an drei pflanzen-soziologisch unterschiedenen Wäldern der Umgebung Münsters. Abhandlg. Landesmuseum für Naturkunde Münster, 23, 1—15.

Charakteristik der Standorte

Legende zu Urliste, Tabellen und Text

Folgende Abkürzungen werden benutzt:

MBl	= Meßtischblatt
h	= „Hoch“-Wert
r	= „Rechts“-Wert
m	= Meter über NN
-tmb-	= geologisches Symbol der anstehenden Schichten
j	= jährlich
o	= ohne
K S	= Krautschicht
SS	= Strauchschicht

- A Weißer Stein, MBl 4611 Hohenlimburg, r 33 991, h 56 927 170 m, NO-Hang 20°; -tmb- Massenkalk, Schlotten.
- A1 Krautreicher Rotbuchenwald, durch Niederwaldwirtschaft verarmt, Fagetum *allietosum ursinae* Tx. 1937, *Mercurialis perennis*-Fazies, 80j.
- A8 Fichten-Schonung, 10j, Tollkirschen-Schlaggesellschaft, *Atropetrum belladonnae* Tx. 1931 em. 1951.
- B Mastberg bei Haßley, MBl 4611 Hohenlimburg, r 33 981, h 56 923 210 m, S-Hang 10°; -tmb- Massenkalk, Schlotten.
- B1 Krautreicher Rotbuchenwald, 110j, Fagetum *allietosum ursinae* Tx. 1937, *Mercurialis perennis*-Fazies, am Bestandsrand grasreicher Rotbuchenwald, Fagetum *elymetosum* Tx. 1937, *Melica uniflora*-Fazies.

- B8 Fichten-Schonung, 7j, Brombeer-Geißblatt-Gesellschaft, *Lonicero-Rubion silvatici* Tx. et NEUMANN 1950.
- C Ebbberg bei Eisborn, MBl 4613 Balve, r 34 223, h 56 957 370 m, NO-Hang 20°; cdlK — Graue Kieselkalke Dinant.
- C1 Buchen-Niederwald, 80j, o K S, o S S.
- C8 Fichten-Schonung, 8j, *Sambucus racemosa-Rubus rudis* Ass. Tx. et NEUMANN 1950.
- D Asbeck, MBl 4513 Neheim, r 34 229, h 56 968 320 m, S-Hang 15°; -cdp- Kulmplattenkalk, Dinant.
- D1 Krautreicher Rotbuchenwald, 90j, Fagetum allietosum ursinae Tx. 1937, *Sanicula europaea*-Fazies.
- D8 Fichten-Schonung, 6j, Brombeer-Geißblatt-Gesellschaft, *Lonicero-Rubion-Silvatici* Tx. et NEUMANN 1950.
- E Hünenpforte 2, MBl 4 611 Hohenlimburg, r 33 993, h 56 923, 160 m, S-Hang 30°; -tmk- Massenkalk, Schlotten.
- E1 Krautreicher Rotbuchenwald, 100j, Fagetum allietosum ursinae Tx. 1937, *Asperula odorata*-Fazies.
- F Hünenpforte 1, MBl 4 611 Hohenlimburg, r 33 993, h 56 923 160 m, S-Hang 30°; -tmk- Massenkalk, Schlotten.
- F1 Krautreicher Rotbuchenwald, 100j, Fagetum allietosum ursinae Tx. 1937, *Mercurialis perennis*-Fazies.
- G Hölken, MBl 4 611 Hohenlimburg, r 33 980, h 56 929, 210 m, eben, -tmk- Massenkalk, Schlotten.
- G1 Krautreicher Rotbuchenwald, 100j, Fagetum allietosum ursinae Tx. 1937, *Asperula odorata*-Fazies.
- G5 Fichten-Bestand, 50j, von Birken und Eichen durchsetzt, reiche SS (*Sambucus racemosa*). KS entspricht der des angrenzenden krautreichen Rotbuchenwaldes mit *Mercurialis perennis*-Fazies.
- H Garenfeld-Gatter, MBl 4 510 Witten, r 33 956, h 56 979, 130 m, eben, -dz- obere Hauptterrasse.
- H2 Eichen-Hainbuchenwald, 70j, *Querceto-Carpinetum* Tx, 1937.
- H8 Douglasien-Schonung, 8j, SS völlig verstraucht und verkrautet (*Salix spec. Betula verrucosa, Rhamnus frangula, Crataegus monogyna, KS Agrostis vulgaris*).
- H10 Douglasien-Schonung, 8j, unter Birkenschirm 20j.
- I Garenfeld-Siepen, MBl 4 510 Witten, r 33 956, h 56 978, 140 m, eben, -dz- obere Hauptterrasse.
- I1 Grasreicher Rotbuchenwald, 110 j, Fagetum elymetosum, Tx. 1937, *Melica uniflora*-Fazies.
- I8 Fichten-Schonung, 8j, Waldkletten-Schlaggesellschaft, *Arctietum nemorosi* Tx. 1931 (1950).
- J Buscher Berg — Süd, MBl 4 610 Hagen, r 33 926, h 56 889, 320 m, SO-Hang 40°, -tmb- Grauwackensandstein, Brandenburg-Schichten.
- J3 Hainsimsenreicher Rotbuchenwald, 100j, *Fagus silvatica-Luzula nemorosa* Ass. MEUSEL.
- J6 Fichten-Bestand, 80j, o S S, o K S.
- J7 Fichten-Kahlschlag, Fingerhut-Schlaggesellschaft *Digitalis purpurea — Epilobium angustifolium* Ass. (CHOUCHARD 1925) SCHWICKERATH em. Tx. 1950.
- K Buscher Berg — Nord, MBl 4 610 Hagen, r 33 927, h 56 892, 330 m, NW-Hang 20°; -tmh 1- Grauwackensandstein und graue Schiefer wechsellagernd. Untere Honseler Schichten; Staunässe.
- K3 Eichenfarnreicher Rotbuchenwald, 120j, Fagetum typicum *Dryopteris Linnaeana*-Variante BÜKER 1941.
- K6 Fichten-Bestand, 80j, licht, mit starker SS und KS angrenzender Eichen-Birkenwälder.
- K9 Fichten-Schonung, 9j, feucht, stark vergrast; KS *Deschampsia caespitosa, Agrostis vulgaris, Juncus effusus*.
- L Höhwald, MBl 4 610 Hagen, r 33 924, h 56 893, 260 m, NNW-Hang 20°; — 3- Rote Schiefer der Unteren Honseler Schichten.
- L3 Eichenfarnreicher Rotbuchenwald, 100j, Fagetum typicum-Dryopteris Linnaeana-Variante, BÜKER 1941.
- L6 Fichten-Bestand, 60j, o S S, o K S.

- L7 Kahlschlag, Weidenröschen-Waldgreiskraut-Schlaggesellschaft, *Epilobium angustifolium-Senecio silvaticus* — Ass. Tx. 1937 em. 1960.
- M Kötting — Süd, MBl 4 610 Hagen, r 33 916, h 56 881, 300 m, S-Hang 10° -tmb- Schiefer und Grauwackensandstein der Brandenburg-Schichten wechsellagernd.
- M4 Trockener Eichen-Birkenwald, 60j, Querceto — Betuletum-typicum.
- M6 Fichten-Bestand, 30j, o K S.
- M9 Fichten-Schonung, 6j, von *Pteridium aquilinum* niedergehalten.
- N Kötting — Plateau, MBl 4 610 Hagen, r 33 916, h 56 883, 320 m, eben -tmb- Grauwackensandstein-Brandenburg-Schichten.
- N6 Fichten-Bestand, 40j, licht, weichholzdurchsetzt.
- N9 Fichten-Schonung, 6j, K S *Deschampsia flexuosa*, *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus*.
- O Buscher Berg — Kamm, MBl 4 610 Hagen, r 33 922, h 56 889, 320 m, N-Hang 20°; -tmb- Grauwackensandstein der Brandenburgschichten.
- O6 Fichten-Stangenholz, 30j, o K S.
- O9 Fichten-Schonung, 8j, Weidenröschen-Waldgreiskraut Schlaggesellschaft, *Epilobium angustifolium* — *Senecio silvaticus* — Ass. Tx. 1937 em 1950.
- O10 Fichten-Schonung, 6j, K S *Deschampsia flexuosa*, *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus*.
- P Wixberg, MBl 4 611 Hohenlimburg, r 34 067, h 56 878, 400 m, SW-Hang 20°; -tmm- Grauwackensandstein der Mühlenbergschichten.
- P4 Eichen-Birkenwald, 40j, Querceto-Betuletum typicum.
- Q Klingelbach 1, MBl 4 610 Hagen, r 33 919, h 56 882, 280 m, S-Hang 30°; -tmb- Schiefer und Grauwackensandstein wechsellagernd, Brandenburg-Schichten.
- Q9 Fichten-Schonung, 8j, K S *Pteridium aquilinum*
- R Buscher Berg — Ost, MBl 4 610 Hagen, r 33 930, h 56 894, 240 m, SO-Hang 20°; -tmh2- Tonschiefer. Obere Honseler Schichten.
- R3 Haisimsenreicher Rotbuchenwald, 80j, *Fagus sylvatica* — *Luzula nemorosa* Ass. MEUSEL.
- R9 Fichten-Schonung, 8j, Weidenröschen-Waldgreiskraut-Schlaggesellschaft, *Epilobium angustifolium* — *Senecio silvaticus*, Ass. Tx. 1937 cm. 1950.
- R0 Weymouthkiefer-Bestand, 80j, licht, S S *Sambucus racemosa*, K S *Rubus* spec. *Senecio silvaticus*.
- S Hoheleye, MBl 4 610 Hagen, r 33 953, h 56 953, 130 m, eben, -stu1- Schiefertone der Waldenburger-Schichten.
- S3 Buchen-Bestand, 20j, o K S.
- S0 Weymouthkiefer-Bestand, 60j, S S *Sambucus racemosa*, K S *Rubus* spec. *Senecio silvaticus*.
- S12 Laubholz-Schonung — *Fagus sylvatica*, *Acer pseudoplatanus*, *Fraxinus excelsior*, *Castanea sativa*.
- T Lennhof, MBl 4 510 Witten, r 33 956, h 56 983, 130 m, eben, -d2- Hauptterrasse.
- T11 Hasel-Birken-Weiden-Niederwald, 30j, aus Stockausschlag hervorgegangen.
- U Kurk, MBl 4 610 Hagen, r 33 904, h 56 880, 280 m, eben, -tmh1- Grauwackensandstein und graue Schiefer wechsellagernd, Untere Honseler Schichten.
- U9 Fichten-Schonungen verschiedener Altersstufen.
- V Hinnenwiese 1, MBl 4 610 Hagen, r 33 918—33 921, h 56 886—56 889, 280—340 m, N-Hang 20°; -tmht- Grauwackensandstein, Untere Honseler Schichten.
94 Fallen auf engem Raume in aneinandergrenzenden Beständen: Artenarmer Rotbuchenwald, Eichen-Birkenwald, Fichten-Bestände und Fichten-Schonungen verschiedener Altersstufen.
- W Klingelbach 2, MBl 4 610 Hagen, r 33 919, h 56 883, 310 m, S-Hang 20°; -tmb- Schiefer und Grauwackensandstein wechsellagernd, Brandenburg-Schichten.
- W4 Trockener Eichen-Birkenwald — Querceto-Betuletum typicum.
- W6 Fichten-Bestand, 30j, o K S, o S S.
- W9 Fichten-Schonung, 6j, K S *Pteridium aquilinum*.
- X Hinnenwiese 2, MBl 4 610 Hagen, r 33 919, h 56 888, 300 m, N-Hang 20°; -tmh1- Grauwackensandstein, Untere Honseler Schichten.
- X4 Eichen-Birkenwald, 60j, Querceto-Betuletum ilicetosum.
- X6 Fichten-Bestand, 60j, o K S, o S S.
- X9 Fichten-Schonung, 4j, Weidenröschen-Waldgreiskraut-Schlaggesellschaft, *Epilobium angustifolium* — *Senecio silvaticus* Ass. Tx. 1937 cm 1950.

- a Nordhelle — Nordhang, MBl 4 812 Herscheid, r 34 125, h 56 690 580 m, NW-Hang 30°; -tuv3- Ebbe-Sandstein.
- a4 Feuchter, moosreicher Eichen-Birkenwald, Vorstufe zum Berg-Birkenbruch KS — *Pleurozium Schreberi*, *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Lophocolea heterophylla*, *Calypogeia fissa*, *Sphagnum recurvum*.
- a6 Fichten-Bestand, 50 j, o KS.
- a9 Fichten-Schonung, 6j — KS *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus*.
- b Nordhelle — Südhang, MBl 4 812 Herscheid, r 34 124, h 56 667 560 m, S-Hang 30°; -tue- Bunte Ebbeschichten, rote-grüne Schiefer mit vereinzelt Grauwackensandsteinbänken.
- b4 Eichen-Birkenwald, 50j, *Querceto-Betuletum typicum*.
- b6 Fichten-Bestand, 60j, o KS.
- b9 Fichten-Schonung, 4j, KS *Calluna vulgaris*, *Deschampsia flexuosa*, *Vaccinium myrtillus*.
- c Ebbe, Gatter-Nord, MBl 4 812 Herscheid, r 34 131, h 56 692 630 m, N-Hang 40°; -tui- Grauwackensandstein, Rinnert-Schichten.
- c6 Fichten-Bestand, 40j, o KS, o SS.
- c7 Kahlschlag, völlig vergrast — *Deschampsia flexuosa*.
- c8 Fichten-Schonung, 15j, KS *Vaccinium myrtillus*, *Deschampsia flexuosa*.
- d Ebbe, Kreuzweg 602, MBl 4 812 Herscheid, r 26 144, h 56 683, 600m, S-Hang 10°; -tue- Bunte Ebbeschichten.
- d6 Fichten-Bestand, 60j, licht, KS der benachbarten Eichen-Birkengesellschaft.
- d7 Fingerhut-Schlaggesellschaft, *Digitalis purpurea* — *Epilobium angustifolium* — Ass. (CHOUCHARD 1925) SCHWICKERATH em. Tx. 1950.
- d9 Fichten-Schonung, 12j, KS *Pteridium aquilinum*
- e Ebbe, Gatter Süd, MBl 4 812 Herscheid, r 26 137, h 56 680, 600 m, S-Hang 20°; -tui- Grauwackensandstein, Rinnert Schichten.
- e4 Eichen-Birkenwald, 60j, *Querceto-Betuletum typicum*.
- e9 Fichten-Schonung, 12j, KS *Pteridium aquilinum*
- e12 Laubschonung, 6j *Fagus silvatica*, Buchen-Eichen-Stockausschlag, KS *Calluna vulgaris*.
- f Ebbe, Wolfsbruch, MBl 4 812 Herscheid, r 26 137, h 56 689, 620 m, NO-Hang 20°; -tui) Grauwackensandstein, Rimmert-Schichten.
- f3 Hainsimsenreicher Rotbuchenwald, *Fagetum typicum* BÜKER 1941.
- f12 Laubholz-Schonung, 8j, *Quercus rubra*, KS *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus*.
- g Ebbe, Nordhang, MBl; 4 812 Herscheid, r 26 127, h 56 690, 610 m, NW-Hang 30°; -tuv3- Ebbesandstein.
- g4 Eichen-Birkenwald, 30j, *Querceto-Betuletum typicum*.
- g6 Fichtenbestand, 50j, o KS.
- g9 Fichten-Schonung 5j, vergrast — *Deschampsia flexuosa*.
- h Ebbe, Südhang, MBl 4 812 Herscheid, r 26 124 h 67 668, 570 m, S- Hang 20°; -tue- Bunte Ebbeschichten.
- h4 Feuchter Eichen-Birkenwald, 40j. *Querceto- Betuletum typicum*.
- h6 Fichten-Bestand, 60j, o KS.
- h9 Fichten-Schonung, 5j, KS *Calluna vulgaris*, *Deschampsia flexuosa*, *Vaccinium myrtillus*.
- i Nordhelle — Kamm, MBl 4 812 Herscheid, r 26 132, h 56 689, 660 m, eben; -tui- Grauwackensandstein, Rinnert-Schichten.
- i3 Hainsimsenreicher Rotbuchenwald — *Fagetum typicum* BÜKER 1941.
- j Ebbefeld, MBl 4 812 Herscheid, r 34 131, h 56 696, 490 m, N-Hang 10°; -tuv1- Herscheider Schiefer.
- j3 Hainsimsenreicher Rotbuchenwald — *Fagetum typicum* BÜKER 1941.
- k Echterhagen, MBl 4 812 Herscheid, r 34 146, h 56 673, 480 m, SO-Hang 20°, -tui- Grauwackensandstein, Rimmert-Schichten.
- k5 Eichen-Birkenwald, 60j, *Querceto-Betuletum typicum*.