ABHANDLUNGEN

aus dem Landesmuseum für Naturkunde
zu Münster in Westfalen
– Landschaftsverband Westfalen-Lippe –

herausgegeben von

Prof. Dr. L. FRANZISKET
Direktor des Landesmuseums für Naturkunde, Münster (Westf.)

37. JAHRGANG 1975, HEFT 3

Die Zeitstruktur der ökologischen Nische der Carabiden

Untersuchungen in Schatten- und Strahlungshabitaten des NSG "Heiliges Meer" bei Hopsten)

WERNER SCHILLER, Wellendorf und FRIEDRICH WEBER, Münster

Münster/Westf. · September 1975

Die Abhandlungen aus dem Landesmuseum für Naturkunde zu Münster in Westfalen

bringen wissenschaftliche Beiträge zur Erforschung des Naturraumes Westfalen. Die Autoren werden gebeten, die Manuskripte in Maschinenschrift (1½ Zeilen Abstand) druckfertig einzusenden an:

Landesmuseum für Naturkunde
Schriftleitung Abhandlungen
44 MÜNSTER, Himmelreichallee 50

Lateinische Art- und Rassennamen sind für den Kursivdruck mit einer Wellenlinie zu unterschlängeln; Wörter, die in Sperrdruck hervorgehoben werden sollen, sind mit Bleistift mit einer unterbrochenen Linie zu unterstreichen. Autorennamen sind in Großbuchstaben zu schreiben. Abschnitte, die in Kleindruck gebracht werden können, sind am linken Rand mit „petit" zu bezeichnen. Abbildungen (Karten, Zeichnungen, Fotos) sollen nicht direkt, sondern auf einem transparenten mit einem Falz angeklebten Deckblatt beschriftet werden. Unsere Grafikerin überträgt Ihre Vorlage in das Original. Abbildungen werden nur aufgenommen, wenn sie bei Verkleinerung auf Satzspiegelbreite (12,5 cm) noch gut lesbar sind. Die Herstellung größerer Abbildungen kann wegen der Kosten nur in solchen Fällen erfolgen, in denen grafische Darstellungen einen entscheidenden Beitrag der Arbeit ausmachen.

Das Literaturverzeichnis ist nach folgendem Muster anzufertigen:

BUDDE, H. und W. BROCKHAUS (1954): Die Vegetation des westfälischen Berglandes. — Decheniana 102, 47—275.

KRAMER, H. (1962): Zum Vorkommen des Fischreihers in der Bundesrepublik Deutschland. — J. Orn. 103, 401—417.

WOLFF, G. (1951): Die Vogelwelt des Salzetales. — Bad Salzuflen.

Jeder Autor erhält 50 Sonderdrucke seiner Arbeit kostenlos. Weitere Sonderdrucke können nach Vereinbarung mit der Schriftleitung zum Selbstkostenpreis bezogen werden.

Die Zeitstruktur der ökologischen Nische der Carabiden

(Untersuchungen in Schatten- und Strahlungshabitaten des NSG "Heiliges Meer" bei Hopsten*)

WERNER SCHILLER, Wellendorf und FRIEDRICH WEBER, Münster

Seite

Zusammenfassung 3

I. Einleitung 4

II. Material und Methode 5

III. Ergebnisse 9

1. Die Habitatbindung der Carabiden des NSG „Heiliges Meer" . . 9
2. Das tageszeitliche Aktivitätsmuster der Carabidenbestände . . 11
3. Korrelation zwischen dem Tagesmuster der Aktivität der Carabiden und ihrer Habitatbindung 14
4. Arten mit variierender Tagaktivität 14
5. Jahresrhythmik und Biotopbindung 22

IV. Diskussion 22

1. Habitatbindung und tageszeitliche Aktivitätsmuster 22
2. Habitatbindung und Jahresrhythmik 29
3. Schlußbetrachtung 32

V. Literatur 32

Zusammenfassung

1. Im NSG „Heiliges Meer" bei Hopsten wurde in 13 verschiedenen Habitaten die diurnale Aktivitätsrhythmik der Carabiden untersucht.

2. Die Habitate werden hinsichtlich ihrer Pflanzengesellschaften beschrieben. Zur Feststellung des Habitatklimas wurden parallel zu den Fängen klimatische Messungen durchgeführt.

3. Die Carabidenfauna der Habitate wird beschrieben. Sie ist von Habitat zu Habitat nicht nur quantitativ, sondern z. T. auch qualitativ verschieden.

4. Bindung an Strahlungshabitate und Aktivität am Tage sind bei Frühlingsbrütern positiv miteinander korreliert ($r = 0{,}55$, $FG = 27$). Eine entsprechende Korrelation läßt sich bei Herbstbrütern nicht nachweisen.

5. Es besteht ein signifikanter Zusammenhang zwischen Habitatbindung und Fortpflanzungstyp. Der Prozentsatz der Frühlingsbrüter ist in feuchten, überflutungsgefährdeten Habitaten größer als in bodentrockenen ($r = 0{,}87$, $FG = 9$).

* Durchgeführt von W. Schiller in den Jahren 1972 und 1973 im Rahmen einer Staatsarbeit des Zoologischen Instituts Münster.

6. Akzessorische Tagaktivität (die Aktivität pro Nachtstunde bleibt stets größer als die Aktivität pro Tagstunde) tritt teils habitatbedingt, teils in ein- und demselben Habitat jahreszeitlich bedingt bei *Pterostichus nigrita, Pterostichus minor, Agonum fuliginosum, Agonum assimile* und *Agonum obscurum* auf. Die akzessorische Tagaktivität ist bei diesen Arten im jeweiligen Vorzugshabitat am niedrigsten. In den anderen bewohnten Habitaten scheinen suboptimale Bedingungen während der Dunkelphase durch Ausdehnung der Aktivität auf den Tag wenigstens teilweise kompensiert zu werden. Die Entwicklung akzessorischer Tagaktivität wurde bei den genannten Arten möglicherweise dadurch erleichtert, daß es sich um Bewohner relativ feuchter Schatten- und Halbschatten-Habitate handelt. Zwei weitere hygrophile Arten, die ebenfalls Schatten- und Halbschatten-Habitate besiedeln, *Lorocera pilicornis* und *Pterostichus diligens* werden im Sommer vorübergehend im jeweiligen Vorzugshabitat stark tagaktiv, wobei die Aktivitätsmenge pro Nachtstunde kleiner wird als die pro Tagstunde. Auch in diesen Fällen dürfte die Umverteilung der Aktivität ein Regelmechanismus sein, der eine effektivere Ausnutzung der Resourcen des Habitats erlaubt. — Bei den Bewohnern offener Habitate wurden jahreszeitliche Musterveränderungen der Aktivität nur in wenigen Fällen beobachtet.

I. Einleitung

Die große Euryvalenz der Carabiden — jedes einheimische Habitat wird von meist zahlreichen Arten dieser Käferfamilie besiedelt — hat vor etwa 4 Jahrzehnten das besondere Interesse der Ökologen geweckt (Larsson, 1939; Lindroth, 1945—1949; Holdhaus, 1954). Inzwischen beschreiben zahlreiche detaillierte Freilanduntersuchungen die mehr oder weniger strenge Habitatbindung der einzelnen Arten. Schon Lindroth (1949) versuchte, die Ursachen der Habitatbindung experimentell zu ermitteln. Dabei wurde insbesondere die Anpassung der Arten an abiotische Umweltbedingungen berücksichtigt (Zusammenfassung bei Thiele, 1968), indem das Präferenzverhalten der Käfer in künstlichen, konstanten Umweltgradienten untersucht wurde. Diese Methode hat ohne Zweifel wichtige Hinweise auf die Bindung der Carabiden an bestimmte mikroklimatische Bedingungen gegeben. Ihre Aussagen bleiben jedoch letztlich unbefriedigend. Ein Grund hierfür ist, daß im künstlichen Gradienten die Umweltbedingungen zeitlich konstant sind, während sie im Habitat nicht nur räumlich, sondern auch zeitlich (tages- und jahreszeitlich) variieren.

Der jahreszeitlichen Einnischung der Carabiden sind in den letzten Jahren eine Reihe aufschlußreicher Untersuchungen gewidmet worden (vgl. Krehan, 1970; Thiele, 1971; Neudecker u. Thiele, 1974). Die Bindung der Aktivität und Ruhe an bestimmte Tageszeiten ist aber leider nur unvollkommen bekannt. Zwar sind Laboruntersuchungen durchgeführt worden (Zusammenstellung bei Thiele u. Weber, 1968), ihnen stehen aber nur wenige auf quantitative Freilanduntersuchungen beruhende Aussagen über die tageszeitliche Aktivitätsverteilung der Carabiden gegenüber.

Nahezu alle Lebewesen sind dem mit der Erddrehung verbundenen tiefgreifenden täglichen Wechsel der Lebensbedingungen ausgesetzt. Die Anpassung an diese Zeitstruktur hat dazu geführt, daß sich die Tierwelt in zwei große Gruppen mit zeitlich verschiedener ökologischer Nische trennte, in tagaktive und nachtaktive Tiere (Aschoff, 1964). Die genaue zeitliche Festlegung der täglichen Aktivität trägt zu einer günstigen Einpassung der Arten in ihre Umwelt bei. Wie die

meisten anderen Arthropoden weisen auch die Carabiden eine diurnale Aktivitätsperiodik auf, deren Phasenbeziehung zum Licht-Dunkel-Wechsel die Folge einer Synchronisation der endogenen Circadianperiodik durch exogene Zeitgeber ist. Wirksamster Zeitgeber ist wie bei vielen anderen Tiergruppen der tägliche Licht-Dunkel-Wechsel (LAMPRECHT u. WEBER, 1972).

In der vorliegenden Arbeit wird das Zeitmuster der Carabidenaktivität in räumlich eng benachbarten Habitaten untersucht, die sich aber lokalklimatisch erheblich voneinander unterscheiden (vor allem im Tagesgang der Belichtung, Temperatur und Feuchtigkeit). Parallel zu den Carabidenfängen durchgeführte Klimamessungen belegen die Unterschiede im Tagesgang dieser abiotischen Faktoren. Auf eine detaillierte Besprechung der Habitat-Klimamessungen wird an dieser Stelle verzichtet. Es sei auf die Staatsarbeit von W. Schiller verwiesen (1973 a).

Schwerpunkt dieser Arbeit ist die adaptive Bedeutung der Tagesrhythmik für die ökologische Einnischung der Carabiden. „Klimaansprüche, Jahresrhythmik und Tagesrhythmik können sich aber nicht unabhängig, sondern nur in engster Wechselwirkung miteinander entfalten" (THIELE u. WEBER, 1968). Es ist deshalb erforderlich, auch immer wieder Fragen der Habitatbindung und der Jahresrhythmik in den Kreis der Betrachtung einzubeziehen (THIELE, 1969).

Frau und Herrn Dr. BEYER danken wir für die freundlichst gewährte Gastfreundschaft in der Biologischen Station „Heiliges Meer".

II. Material und Methode

Quantitative Aussagen über die Aktivitätsintensität — konstante Individuendichte vorausgesetzt — sind durch den Einsatz von Barber-Fallen möglich (BARBER, 1931). Durch die Fallen werden repräsentative Stichproben von den auf der Erdoberfläche aktiven Tieren gefangen. Als Fallen wurden Honiggläser von 7,5 cm Höhe und 7,2 cm innerem Durchmesser so in die Erde eingesetzt, daß der Rand lückenlos mit der Erdoberfläche abschloß. Eine 4 %ige Formalinlösung (HEYDEMANN, 1956) diente als Konservierungsflüssigkeit, deren Oberflächenspannung durch ein Netzmittel herabgesetzt wurde. Die Leerung erfolgte jeweils nach 7 bis 9 Tagen.

Von jeweils 4 eine Fangeinheit bildenden Fallen war immer nur eine zu einer definierten Tageszeit geöffnet, während die anderen zugedeckt waren. 4 Fangintervalle wurden berücksichtigt: Morgendämmerung (Beginn der bürgerlichen Dämmerung DB bis Sonnenaufgang SA), Tag (Sonnenaufgang SA bis Sonnenuntergang SU), Abenddämmerung (Sonnenuntergang SU bis Ende der bürgerlichen Dämmerung DE), Nacht (Ende der bürgerlichen Dämmerung DE bis Beginn der bürgerlichen Dämmerung DB). Eine Falleneinheit setzte sich also aus einer Morgendämmerungs-, einer Tag-, einer Abenddämmerungs- und einer Nachtfalle zusammen (vgl. Abb. 10, 11, 12). Die astronomischen Daten lieferte die Wetterstation in Münster/Westf. Die 4 Fallen einer Fangeinheit wurden quadratisch in ca. 20 cm Entfernung voneinander angeordnet. Insgesamt standen an jedem Fangort 10 Einheiten (also 40 Fallen), außer in der Pfeifengrasbulten-Gesellschaft, in der nur 5 Einheiten aufgestellt wurden. Der Abstand zwischen den Falleneinheiten betrug 4 bis 6 m. Nur am kleinräumigen Brandungsufer standen sie 2 m voneinander entfernt.

Tab. 1: Fangzeiträume 1972—1973

Zeitraum	Fangort	Fangortgruppe
15. 5. — 26. 5. 1972	Erlenbruchwald	I, Gr. Hl. Meer
15. 5. — 26. 5. 1972	Sphagnum-Moor	I, Gr. Hl. Meer
17. 5. — 26. 5. 1972	Weiden-Faulbaum-Gebüsch	I, Gr. Hl. Meer
31. 5. — 13. 6. 1972	Brandungsufer	II, Erdfallsee
31. 5. — 13. 6. 1972	Scirpo-Phragmitetum	II, Erdfallsee
31. 5. — 13. 6. 1972	Gagelgebüsch	II, Erdfallsee
31. 5. — 13. 6. 1972	Weidengebüsch	II, Erdfallsee
21. 6. — 30. 6. 1972	Calluna-Heide	III, Heideweiher
21. 6. — 30. 6. 1972	Erica-Heide	III, Heideweiher
21. 6. — 30. 6. 1972	Heideweiher-Ufer	III, Heideweiher
21. 6. — 30. 6. 1972	Pfeifengras-Bulten-Gesellschaft	III, Heideweiher
21. 6. — 30. 6. 1972	Birkenbruchwald	III, Heideweiher
12. 7. — 22. 7. 1972	Erlenbruchwald	I, Gr. Hl. Meer
12. 7. — 22. 7. 1972	Sphagnum-Moor	I, Gr. Hl. Meer
12. 7. — 22. 7. 1972	Weiden-Faulbaum-Gebüsch	I, Gr. Hl. Meer
23. 7. — 02. 8. 1972	Brandungsufer	II, Erdfallsee
23. 7. — 02. 8. 1972	Scirpo-Phragmitetum	II, Erdfallsee
23. 7. — 02. 8. 1972	Gagelgebüsch	II, Erdfallsee
23. 7. — 02. 8. 1972	Weidengebüsch	II, Erdfallsee
07. 8. — 17. 8. 1972	Calluna-Heide	III, Heideweiher
07. 8. — 17. 8. 1972	Erica-Heide	III. Heideweiher
07. 8. — 17. 8. 1972	Heideweiher-Ufer	III, Heideweiher
07. 8. — 17. 8. 1972	Pfeifengras-Bulten-Gesellschaft	III, Heideweiher
07. 8. — 17. 8. 1972	Birkenbruchwald	III, Heideweiher
21. 8. — 31. 8. 1972	Erlenbruchwald	I, Gr. Hl. Meer
21. 8. — 31. 8. 1972	Sphagnum-Moor	I, Gr. Hl. Meer
21. 8. — 31. 8. 1972	Weiden-Faulbaum-Gebüsch	I, Gr. Hl. Meer
05. 9. — 15. 9. 1972	Brandungsufer	II, Erdfallsee
05. 9. — 15. 9. 1972	Scirpo-Phragmitetum	II, Erdfallsee
05. 9. — 15. 9. 1972	Gagelgebüsch	II, Erdfallsee
05. 9. — 15. 9. 1972	Weidengebüsch	II, Erdfallsee
19. 9. — 01. 10. 1972	Calluna-Heide	III, Heideweiher
19. 9. — 01. 10. 1972	Erica-Heide	III, Heideweiher
19. 9. — 01. 10. 1972	Heideweiher-Ufer	III, Heideweiher
19. 9. — 01. 10. 1972	Pfeifengras-Bulten-Gesellschaft	III, Heideweiher
19. 9. — 01. 10. 1972	Birkenbruchwald	III, Heideweiher
31. 3. — 08. 4. 1973	Calluna-Heide	III, Heideweiher
31. 3. — 08. 4. 1973	Erica-Heide	III, Heideweiher
31. 3. — 08. 4. 1973	Birkenbruchwald	III, Heideweiher
11. 4. — 16. 4. 1973	Erlenbruchwald	I, Gr. Hl. Meer
11. 4. — 16. 4. 1973	Weiden-Faulbaum-Gebüsch	I, Gr. Hl. Meer
11. 4. — 16. 4. 1973	Randzone Scirpo-Phragmitetum	I, Gr. Hl. Meer
25. 4. — 02. 5. 1973	Gagelgebüsch	II, Erdfallsee
25. 4. — 02. 5. 1973	Weidengebüsch	II, Erdfallsee
08. 5. — 19. 5. 1973	Calluna-Heide	III, Heideweiher
08. 5. — 19. 5. 1973	Erica-Heide	III, Heideweiher
08. 5. — 19. 5. 1973	Birkenbruchwald	III, Heideweiher

Über die Fangperioden gibt Tab. 1 Auskunft. Aus zeitlichen Gründen durften die zur gleichen Zeit untersuchten Habitate nicht weit voneinander entfernt sein. Es konnten deshalb auch nur höchstens 5 Habitate gleichzeitig untersucht werden.

Die untersuchten Habitate befinden sich im NSG Heiliges Meer bei Hopsten, Kr. Tecklenburg. Das NSG gliedert sich in die Gebiete des „Großen Heiligen Meeres" (28 ha, mit einem eutrophen See von etwa 9,5 ha Wasserfläche), des „Erdfallsees" (16,75 ha, mit einem oligotrophen See mit 4,75 ha Wasserfläche) und des „Heideweihers" (10,25 ha, mit einem flachen nährstoffarmen Moorgewässer vom oligotroph-dystrophen Seetyp mit 3,25 ha Wasserfläche).

Dem Nährstoffgehalt des Wassers entsprechend weisen die Ufer der einzelnen Gewässer stark voneinander abweichende Pflanzengesellschaften auf, die von GRAEBNER (1930), RUNGE (1959, 1968, 1969) und SCHROEDER (1956) beschrieben wurden. Bei der nachfolgenden pflanzensoziologischen Charakterisierung der Fangorte greifen wir auf diese Autoren zurück.

Da Pflanzengesellschaften als wichtige Anzeiger für die lokalklimatischen Standortverhältnisse dienen können, empfiehlt es sich stets, bei tierökologischen Untersuchungen die Habitate auch pflanzensoziologisch möglichst genau zu charakterisieren.

Erlenbruchwald (Carici elongatae — Alnetum medioeuropaeum)

Es handelt sich um einen sehr feuchten, mit vollständig ausgewachsenen Schwarzerlen bestandenen Bruchwald am Südostufer des Großen Heiligen Meeres. Unter den etwa 25 m hohen Bäumen bedecken die hier wild wachsende Schwarze Johannisbeere *(Ribes nigrum)*, Kratzbeere *(Rubus caesius)*, Bittersüß *(Solanum dulcamara)*, Sumpfveilchen *(Viola palustris)*, Verlängerte Segge *(Carex elongata)*, Wasserschwertlilie *(Iris pseudacorus)* den nassen speckigen Flachmoortorf (RUNGE, 1969).

Weiden-Faulbaum-Gebüsch (Frangulo-Salicetum cinereae)

Dieser Fangort befindet sich am Ostufer des Gr. Heiligen Meeres. Grau- und Ohrweiden *(Salix cinerea* und *Salix aurita)* sowie der Faulbaum *(Frangula alnus)* wachsen hier etwa in Höhe des mittleren Wasserspiegels. Im Schatten der Sträucher kümmern Schilf und andere Röhrichtpflanzen (RUNGE, 1969).

Sphagnum-Moor

Ein am Nordwestrand des Gr. Heiligen Meeres befindliches *Sphagnum*-Moor bildet den dritten Fangort. GRAEBNER (1930) beschreibt es folgendermaßen: „Dieses Moor trägt auf schwellenden *Sphagnum*-Polstern, welche von einigen ebenfalls mit *Sphagnum* ausgefüllten Wasserlöchern durchsetzt sind, in großer Menge *Myrica gale* als niedrige Sträucher, *Erica tetralix, Narthecium ossifragum, Drosera rotundifolia, Gentiana pneumonanthe* und stellenweise massenhaft, besonders auf den Torftümpeln schwimmend, *Drosera intermedia.*" Die Fallen setzten wir in die Sphagnum-Polster und an die Randzonen der Torftümpel.

Übergangszone vom Scirpo-Phragmitetum zum Weiden-Faulbaum-Gebüsch

Eine am Nordwestrand des Gr. Heiligen Meeres gelegene Randzone des Scirpo-Phragmitetums wurde im Frühjahr 1973 noch als zusätzlicher Fangort hinzugenommen. Hierbei handelt es sich um die pflanzensoziologische Phase einer Verlandungssukzession (SCHROEDER, 1956), nämlich um einen Übergang vom Scirpo-Phragmitetum zum Weiden-Faulbaum-Gebüsch. Die Bodenbedeckung besteht zum großen Teil aus abgestorbenen *Phragmites*-Teilen und *Sphagnum*-Polstern.

Brandungsufer

Bei diesem am nordwestlichen Ufer des Erdfallsees gelegenen Habitat kann man von einer eigentlichen Pflanzengesellschaft nicht sprechen, da die Bodenvegetation nur sehr spärlich ausgebildet ist. Der größte Teil des Fangortes besteht aus freien feuchten Sandflächen mit Anspülicht. Die anschließende Uferbank ist mit *Myrica gale* bewachsen.

Teichröhricht (Scirpo-Phragmitetum)

Im Gegensatz zum Gr. Hl. Meer ist am oligotrophen Erdfallsee nur ein kümmerndes Teichröhricht (Scirpo-Phragmitetum) ausgebildet. Da aber am Gr. Hl. Meer in dieser Pflanzengesellschaft wegen des zu hohen Wasserstandes keine Fallen gesetzt werden konnten, wählten wir diesen Fangort am Erdfallsee aus. Die Fallen-Einheiten standen durchschnittlich 5 m vom Wasser entfernt.

Gagelgebüsch (Myricetum gale)

Diese Gesellschaft besteht aus dem 1—2 m hohen Gagel *(Myrica gale)* und kommt auf nährstoffarmem, feuchtem bis nassem Boden vor. In den Gebüschen wachsen Pfeifengras *(Molinia caerulea)*, Sumpfhaarstrang *(Peucedanum palustre)*, Kleingabelzahnmoos *(Dicranella heteromalla)* und Nickendes Pohlmoos *(Pohlia nutans)*. Der ausgewählte Fangort befindet sich am Westufer des Erdfallsees, wo diese Gesellschaft besonders rein ausgeprägt ist.

Weidengebüsch

Unmittelbar an den Myricetum gale-Fangort schließt sich ein kleines Weidengebüsch an, das sich hauptsächlich aus *Salix cinerea* (Grauweide) zusammensetzt und pflanzensoziologisch nicht genauer zu charakterisieren ist. Die Entfernung zum Wasser beträgt nur wenige Meter.

Calluna-Heide (Calluno-Genistetum typicum)

Die trockene *Calluna*-Heide auf nährstoffarmem Sand ist eine anthropomorphe Ersatzgesellschaft, die an Stelle eines Eichen-Birkenwaldes getreten ist. Der für die vorliegende Untersuchung ausgewählte Fangort am Heideweiher ist durch mehrere freie Sandflächen gekennzeichnet. *Calluna*-Heide *(Calluna vulgaris)* bedeckt den Boden zu 70—80 %.

Erica-Heide (Ericetum tetralicis)

Im Gegensatz zur trockenen *Calluna*-Heide handelt es sich bei der ebenfalls untersuchten Glockenheidegesellschaft (Ericetum tetralicis) um den Typus der Feuchtheide. Sie kommt auf nassem Sand und nährstoffarmem Torf vor und setzt sich vornehmlich aus Glockenheide *(Erica tetralix)* und Moosen, insbesondere Torfmoosen (*Sphagnum compactum* u. a.) zusammen (Runge, 1969). Der Fangort liegt am Südrand des Heideweihers und ist mit einem geschlossenen, dichten *Erica tetralix*-Filz bedeckt.

Heideweiher-Ufer

Der Heideweiher zeigt einen außerordentlich stark schwankenden Wasserstand. Bei Wasserbedeckung bildet sich eine Spießtorfmoosgesellschaft (Sphagnetum cuspidato-obesi) aus, die durch die Niedrige Binse *(Juncus bulbosus)* charakterisiert ist und nach Trockenfallen durch den Spießtorfmoos-Wollgras-Rasen (Sphagnum cuspidatum-Eriophorum angustifolium-Ges.) ersetzt wird. Auf dem schlammigen und torfigen Boden kommt nur an wenigen Stellen der reine Sand des Untergrundes zum Vorschein.

Pfeifengras *(Molinia)*-Bulten-Stadium des Ericetums

Zwischen dem Süd-Ufer des Heideweihers und der Glockenheidegesellschaft liegt ein Pfeifengras-Bulten-Stadium des Ericetums. In dieser Assoziation bildet das Pfeifengras *(Molinia caerulea)* mehr oder weniger hohe Bulte. Das Pfeifengras-Bulten-Stadium ersetzt die Glockenheidegesellschaft im Bereich starker Wasserspiegelschwankungen (Runge, 1969), die wir im Untersuchungszeitraum am Fangort tatsächlich oft beobachten konnten.

Durch die drei zuletzt beschriebenen Fangorte wurde somit die Zonenfolge: Spießtorfmoos-Wollgrasrasen, Pfeifengras-Bulten-Stadium des Ericetums und Glockenheidegesellschaft erfaßt, die für die oligotroph-dystrophen Moorkolke und Heideweiher Nordwestdeutschlands charakteristisch ist (RUNGE, 1966).

Birkenbruchwald (Betuletum pubescentis)

Am Westrand des Heideweihers ist ein sehr schöner Birkenbruchwald (Betuletum pubescentis) ausgebildet, der auf nährstoffarmem Torf stockt. In ihm überwiegen Moor- und Weißbirken *(Betula pubescens* und *Betula pendula)* bei weitem. Pfeifengras-Horste überziehen den Torfboden, der in Trockenperioden relativ stark austrocknet.

1972 wurden in allen 5 Habitaten des Erdfallsee-Gebietes Fallen aufgestellt. Im Frühjahr 1973 mußten wir auf die Untersuchung des Pfeifengras-Bulten-Stadiums und des Ufers am Heideweiher wegen des zu hohen Wasserstandes verzichten.

SCHILLER (1973 a) hat die Fangorte auch lokalklimatisch detailliert charakterisiert. Hier sei nur auf grundlegende Unterschiede hingewiesen. Die offenen Strahlungshabitate (*Calluna*-Heide, *Erica*-Heide, Heideweiher-Ufer, Brandungsufer, Pfeifengrasbulten-Gesellschaft, *Sphagnum*-Moor) unterscheiden sich bezüglich der Temperatur des luftnahen Bodens und der bodennahen Luftschicht sehr auffällig von den Schattenhabitaten (Erlenbruch, Weiden-, Weiden-Faulbaum-Gebüsch, Birkenbruch). Die Halbschattenhabitate (Gagelgebüsch, Scirpo-Phragmitetum) nehmen eine vermittelnde Stellung ein. Im Sommerhalbjahr werden an Strahlungstagen in den offenen Habitaten deutlich höhere Tagesmaxima und oft auch niedrigere Nachtminima der Temperatur des Bodens und der bodennahen Luft gemessen als in den Waldhabitaten. Eine gewisse Ausnahme bildet das Brandungsufer, auf das der Wasserkörper des Erdfallsees temperaturausgleichend wirkt. Die offenen Habitate weisen auch durchschnittlich höhere Evaporationsraten auf. Die Halbschatten-Habitate sind gegenüber den kühl-feuchten Schattenhabitaten als warmfeucht zu charakterisieren.

III. Ergebnisse

1. Die Habitatbindung der Carabiden des NSG „Heiliges Meer".

Die untersuchten Habitate unterscheiden sich alle sehr auffällig voneinander in ihren Carabidenbeständen (Tab. 2). Einige Fangorte weisen charakteristische Arten auf, die in den übrigen untersuchten Habitaten überhaupt nicht oder nur ganz vereinzelt vorkommen. Andere Fangorte sind durch spezifische Artenkombinationen und -dominanzen gekennzeichnet.

Calathus erratus und *fuscipes, Pterostichus lepidus, Bembidion lampros* und *nigricorne, Harpalus rufitarsis* und *pubescens, Metabletus foveatus* und *Amara famelica* treten nur in der trockenen *Calluna*-Heide auf. Der Artenbestand der *Calluna*-Heide weist nur zu dem der bodenfeuchten *Erica*-Heide engere Beziehungen auf, die durch das Vorkommen von *Pterostichus coerulescens, Calathus melanocephalus* und *Notiophilus aquaticus* in beiden Habitaten gegeben sind. In der *Erica*-Heide kommt *Dyschirius globosus* in höchster Abundanz vor. Mit etwas geringerer Häufigkeit tritt er im Gagelgebüsch auf. Außer durch *Dyschirius*

Carabiden-Arten	Habitate 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Calathus erratus	277	3		1								
Pterostichus lepidus	191				1							
Bembidion lampros	48	1										1
Bembidion nigricorne	31	2										
Harpalus rufitarsis	29											
Metabletus foveatus	24											
Harpalus pubescens	21											
Calathus fuscipes	10	1										
Amara famelica	7											
Pterostichus coerulescens	286	118		3	16							
Calathus melanocephalus	15	29										
Notiophilus aquaticus	19	33	1	1			2					
Dyschirius globosus	32	889	6	1		1	636	78	11			27
Bradycellus collaris	6	3	2									
Bradycellus harpalinus	6	2										
Bembidion rupestre			32	1								
Agonum viduum			195	11		1	5		5	9	9	
Elaphrus cupreus			41	34				13	2	16		
Elaphrus riparius			74	48								
Agonum sexpunctatum			14	8								
Agonum marginatum			2	18								
Acupalpus mixtus			1	18	1			1				
Acupalpus teutonus				5								
Acupalpus dorsalis				26	29			1				
Leistus rufescens							8	1		1	1	1
Trechus quadristriatus							50	22			1	3
Agonum obscurum							101	34	2			52
Pterostichus diligens		18	3	1	3	152	711	61	57	14	24	63
Pterostichus minor			58	13	17	66	48	119	32	95	270	4
Lorocera pilicornis	1		44	3	1		12	83	12	124	102	
Agonum fuliginosum			18	1		11	196	301	161	130	164	
Agonum thoreyi							3		27			
Patrobus atrorufus						1				431	61	
Agonum assimile								1		62	85	
Carabus granulatus		2	1				1	1	3	13	6	
Pterostichus nigrita			64	1	27	81	4	5	5	177	159	7
Nebria brevicollis	2		25	15	5	7	3	5	1	6	17	4
Pterostichus niger	2	4	21			17	1			8	31	1
Agonum moestum			1						1	1	8	
Notiophilus biguttatus			5					4		1	24	49
Carabus problematicus	15	7			1	3				2		39
Calathus micropterus	1	3					6					26
Pterostichus oblongop.												145
Trichocellus cognatus												35
Amara brunnea												6

Tab. 2: Die häufiger gefangenen Carabiden-Arten, für die einzelnen Habitate aufgeschlüsselt. Die Werte sind absolute Fangzahlen. Charakteristische Arten bzw. Artkombinationen sind umrandet.

1 = *Calluna*-Heide; 2 = *Erica*-Heide; 3 = Brandungsufer; 4 = Heideweiher-Ufer; 5 = Pfeifengras-Bulten-Stadium; 6 = *Sphagnum*-Moor; 7 = Gagelgebüsch; 8 = Weidengebüsch; 9 = Scirpo-Phragmitetum; 10 = Erlenbruch; 11 = Weiden-Faulbaum-Gebüsch; 12 = Birkenbruch.

globosus weist die Artenkombination der *Erica*-Heide nur noch durch ein schwaches Vorkommen von *Pterostichus diligens* Beziehungen zu den anderen Feucht-Habitaten auf.

Die offenen Uferhabitate Brandungsufer und Heideweiherufer haben in ihrem Carabidenbestand keine Ähnlichkeiten mit den Heiden. An beiden Ufern kommen *Agonum viduum, Agonum sexpunctatum, Elaphrus cupreus* und *riparius* vor. *Bembidion rupestre* charakterisiert das Brandungsufer, *Agonum marginatum, Acupalpus mixtus* und *teutonus* das Heideweiherufer. Das carabidenarme Pfeifengras-Bulten-Stadium vermittelt in gewisser Weise zwischen dem Heideweiherufer und der *Erica*-Heide.

Das Brandungsufer und in abgeschwächter Weise auch das Heideweiherufer weisen in ihrem Artenbestand durch das Vorkommen von *Pterostichus minor, nigrita* und *niger, Lorocera pilicornis* und *Nebria brevicollis* gewisse Beziehungen zu den feuchten Halbschatten- und Schatten-Habitaten auf. Das artenarme *Sphagnum*-Moor beherbergt nur wenige Arten, die zumeist in den feuchten Schatten- und Halbschatten-Habitaten höchste Dominanzen erreichen. Im Moor dominiert *Pterostichus diligens.*

Pterostichus minor und *diligens, Lorocera pilicornis* und *Agonum fuliginosum* kommen — wenn auch mit unterschiedlichen Abundanzen — in allen feuchten Schatten- und Halbschatten-Habitaten vor. Gagelgebüsch und Weidengebüsch haben — vielleicht nicht nur als Folge ähnlicher Lokalklimate, sondern auch als Folge enger Nachbarschaft — weitgehend identische Carabidenbestände. Sie unterscheiden sich durch das Vorkommen von *Dyschirius globosus, Trechus quadristriatus* und *Agonum obscurum* von den übrigen feuchten Schatten- und Halbschatten-Habitaten. Das Scirpo-Phragmitetum weist außer den euryöken Arten der feuchten Schatten- und Halbschatten-Fangorte *(Pterostichus diligens, minor, Lorocera pilicornis, Agonum fuliginosum) Agonum thoreyi* auf, das an allen anderen Fangorten fehlt.

Große Ähnlichkeiten im Artenbestand haben Erlenbruch und Weiden-Faulbaum-Gebüsch; auch die Abundanzunterschiede sind nur bei *Pterostichus minor* und *Notiophilus biguttatus* erheblich, die beide im Weiden-Faulbaum-Gebüsch häufiger vertreten sind.

Der relativ bodentrockene Birkenbruch ist durch das Vorkommen von *Carabus problematicus, Calathus micropterus, Pterostichus oblongopunctatus, Trichocellus cognatus* und *Amara brunnea* charakterisiert. Ein relativ häufiges Vorkommen von *Pterostichus diligens* verbindet den Birkenbruch mit den übrigen Halbschatten- und Schatten-Habitaten, das Vorkommen von *Agonum obscurum* besonders mit dem Gagel- und Weidengebüsch, das häufige Auftreten von *Notiophilus biguttatus* mit dem Weiden-Faulbaum-Gebüsch.

Ein Vergleich dieser Beobachtungen mit den Befunden anderer Autoren zur Habitatbindung der Carabiden in Nord- und Nordwest-Deutschland wurde bereits durchgeführt (SCHILLER, 1973 b).

2. Das tageszeitliche Aktivitätsmuster der Carabidenbestände.

Das Aktivitätsmuster der Carabidenbestände variiert von Habitat zu Habitat und in ein- und demselben Habitat auch jahreszeitlich. In der *Calluna*- und *Erica*-Heide, am Heideweiher-Ufer und im Pfeifengras-Bulten-Stadium, also 4 Strahlungshabitaten, erreicht die Tagaktivität des jeweils gesamten Carabidenbestan-

des 75 % der Gesamtaktivität oder mehr (Abb. 1 a, b c). In den übrigen Habitaten bleibt die Tagaktivität unter 50 % oder erreicht nur wenig mehr. In den genannten offenen Habitaten ist die Tagaktivität besonders im Frühjahr sehr

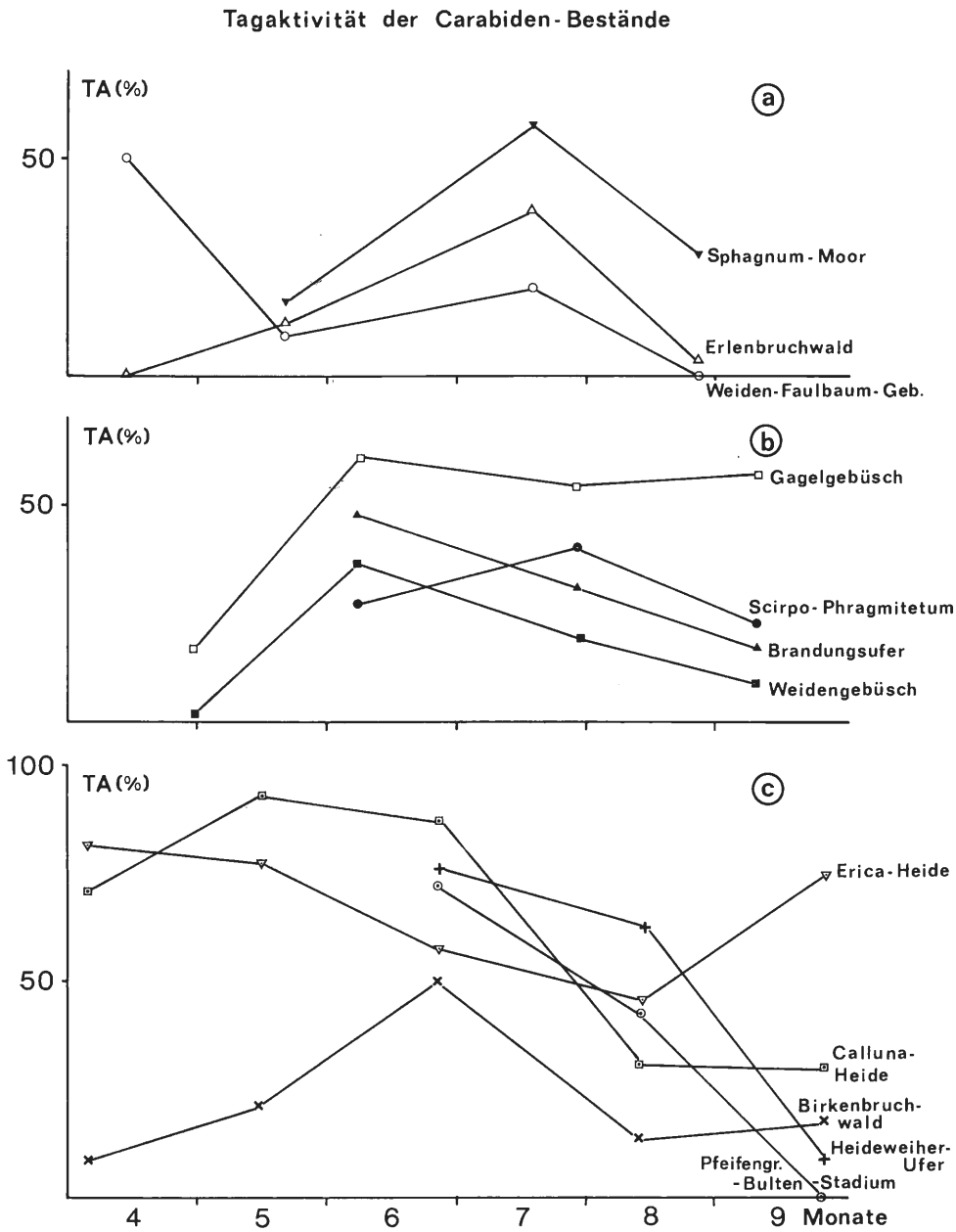


Abb. 1 a, b, c
Prozentualer Anteil der Tagaktivität (TA) an der Gesamtaktivität der Carabidenbestände in den verschiedenen Habitaten in Abhängigkeit von der Jahreszeit.

Tab. 3: Jahreszeitliche Fortpflanzung (nach LARSSON, 1939), Habitatbindung und Tagaktivität (TA, in % der Gesamtaktivität = Anzahl der gefangenen Individuen) der häufigen Carabiden des NSG „Heiliges Meer".
FB = Frühlingsbrüter mit Sommerlarven;
HB = Herbstbrüter mit Winterlarven;
F = stenöke Freilandarten;
(F) = Arten mit Verbreitungsschwerpunkt im Freiland;
S = stenöke Arten der Schatten- oder Halbschattenhabitate;
(S) = Arten mit Verbreitungsschwerpunkt in Schatten- oder Halbschattenhabitaten;
E = euryöke Arten.

Sofern die Tagaktivität variiert (rechte Spalte), ist in der Spalte „TA" der Mittelpunkt der Varianzbreite angegeben.

Fort-pflanzung	Habitate	Art	TA (%)	Varianz d. TA
FB	F (1)	*Agonum marginatum*	10	
		Agonum viduum	12,5	0—25
		Bradycellus collaris	20	
		Metabletus foveatus	45	
		Bembidion rupestre	55	
		Harpalus rufitarsis	72,5	55—90
		Agonum sexpunctatum	87,5	75—100
		Acupalpus dorsalis	90	
		Acupalpus mixtus	90	
		Elaphrus riparius	92,5	85—100
		Bembidion nigricorne	95	90—100
		Pterostichus coerulescens	97,5	95—100
		Bembidion lampros	97,5	95—100
		Amara famelica	100	100
	(F) (2)	*Dyschirius globosus*	72,5	55—90
		Elaphrus cupreus	95	90—100
	S (3)	*Carabus granulatus*	0	
		Agonum moestum	10	
		Pterostichus nigrita	30	0—60
		Pterostichus diligens	30	0—60
		Pterostichus minor	35	0—70
		Lorocera pilicornis	40	0—80
	S (4)	*Pterostichus oblongopunctatus*	10	0—20
		Trichocellus cognatus	15	0—30
		Agonum thoreyi	17,5	10—25
		Agonum assimile	20	0—40
		Agonum obscurum	30	0—60
		Agonum fuliginosum	30	0—60
		Notiophilus biguttatus	92,5	85—100
HB	F (1)	*Bradycellus harpalinus*	0	
		Calathus erratus	0	
		Calathus melanocephalus	0	
		Harpalus pubescens	0	
		Calathus fuscipes	20	
		Pterostichus lepidus	95	90—100
		Notiophilus aquaticus	100	
	(S) (3)	*Carabus problematicus*	0	
	(S) (4)	*Calathus micropterus*	0	
		Leistus rufescens	0	
		Patrobus atrorufus	5	0—10
		Amara brunnea	20	
		Trechus quadristriatus	32,5	25—40
	E	*Pterostichus niger*	7,5	0—15
		Nebria brevicollis	0	

hoch, während sie zu dieser Zeit in den Schatten- und Halbschatten-Habitaten niedrig ist. Im Sommer nimmt aber in allen Schatten- und Halbschatten-Habitaten die Tagaktivität auffällig zu, um im Spätsommer/Herbst wieder abzunehmen. In der *Calluna*-Heide ist im Spätsommer/Herbst die Tagaktivität bemerkenswert gering, während sie gleichzeitig in der *Erica*-Heide groß ist.

3. Korrelation zwischen dem Tagesmuster der Aktivität der Carabiden und ihrer Habitatbindung.

Einige Carabidenarten zeigten eine erhebliche Varianz der Tagaktivität, auf die unten noch ausführlich eingegangen werden soll. Bei diesen Arten gilt in dieser Betrachtung als Tagaktivität der Mittelpunkt des Varianzspektrums.

In Tab. 3 sind die Carabiden nach Fortpflanzungstyp, Habitatbindung und Tagaktivität geordnet. Unter den Frühlingsbrütern der Freiland-Habitate ist ein höherer Prozentsatz tagaktiver Arten vertreten als unter den Schatten- und Halbschatten-Bewohnern. Ordnet man den stenöken Freilandarten die Zahl 1 zu, den Arten mit Verbreitungsschwerpunkt im Freiland die Zahl 2, den Arten mit Verbreitungsschwerpunkt in Schatten- und Halbschatten-Habitaten die Zahl 3 und den stenöken Schatten- und Halbschatten-Bewohnern die Zahl 4, so kann die Korrelation zwischen Habitatbindung und Tagaktivität berechnet werden. Der Korrelationskoeffizient beträgt $r = -0{,}55$. Dies bedeutet, daß bei Frühlingsbrütern auf dem Signifikanzniveau von 1 % Bindung an Freiland-Habitate und hohe Tagaktivität positiv miteinander korreliert sind (vgl. SACHS, 1969, S. 415). Eine entsprechende Korrelation für Herbstbrüter läßt sich an den vorhandenen Daten nicht erkennen.

4. Arten mit variierender Tagaktivität.

Von besonderer Bedeutung ist, daß intraspezifische Musterunterschiede ermittelt wurden, die bis zu 80 % betragen können (Tab. 3). Kleinere Varianzen (bis zu schätzungsweise 20 %) könnten durch methodische Fehler vorgetäuscht worden sein. Wenn z. B. die Tagfalle einer Falleneinheit abends nicht rechtzeitig zugedeckt wurde, könnte sie noch Nachttiere gefangen haben, die schon in der Dämmerung aktiv waren. Es ist aber schwer vorstellbar, daß auch größere Varianzen methodisch bedingt sein sollten. Große Varianzen wurden vor allem bei Bewohnern von feuchten Schatten- und Halbschatten-Habitaten ermittelt (bei *Lorocera pilicornis, Pterostichus minor, nigrita* und *diligens, Agonum obscurum* und *fuliginosum*). Unter den Freilandarten weisen nur 2 (*Harpalus rufitarsis* und *Dyschirius globosus*), unter den Bewohnern des bodentrockenen Erlenbruchs nur eine (*Trichocellus cognatus*) größere Varianzen auf.

Über ein besonders plastisches Aktivitätsmuster verfügt *Lorocera pilicornis* (Abb. 2). Im Sommer im Gagelgebüsch und Erlenbruch tagaktiv, ist er zur gleichen Zeit im Weiden- und Weiden-Faulbaum-Gebüsch überwiegend nachtaktiv. Im Frühjahr und Herbst ist seine Tagaktivität in allen Habitaten relativ gering. Ein möglicher methodischer Fehler (unzureichender Verschluß der Tagfallen in der Nacht) kann ausgeschlossen werden, da z. B. im Erlenbruch der im Juli gefangene *Patrobus atrorufus* rein nachtaktiv war. Gleiches trifft im Gagelgebüsch für *Agonum obscurum* zu.

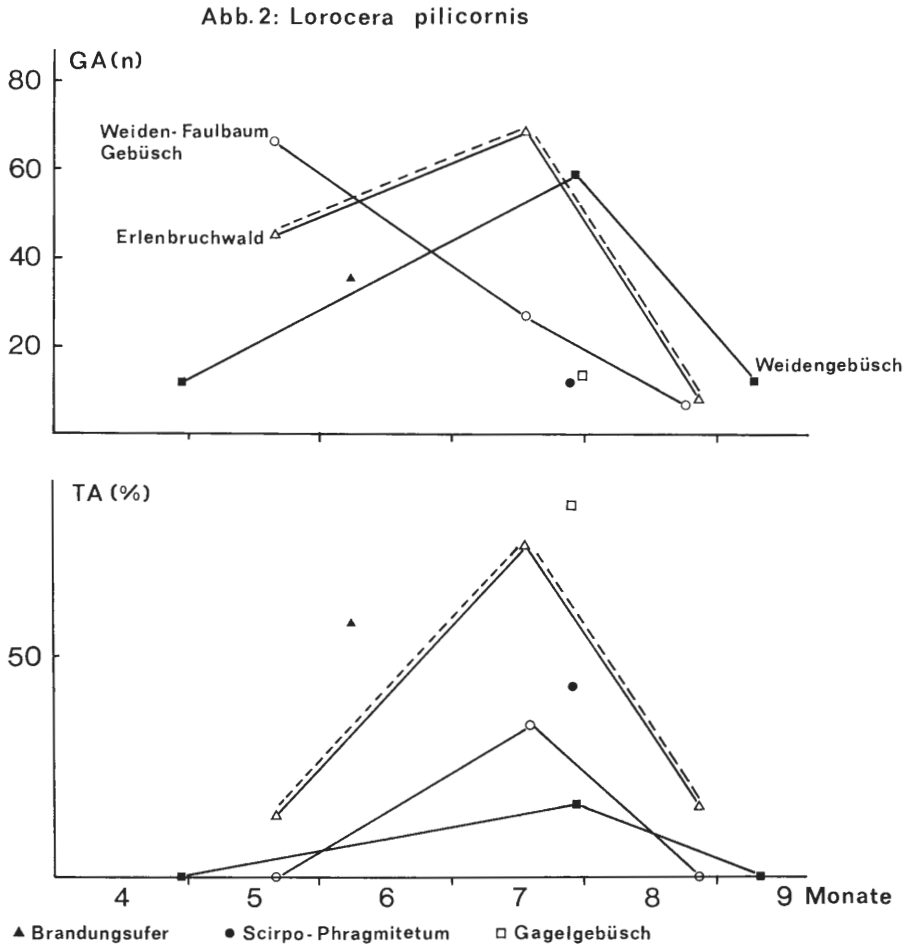
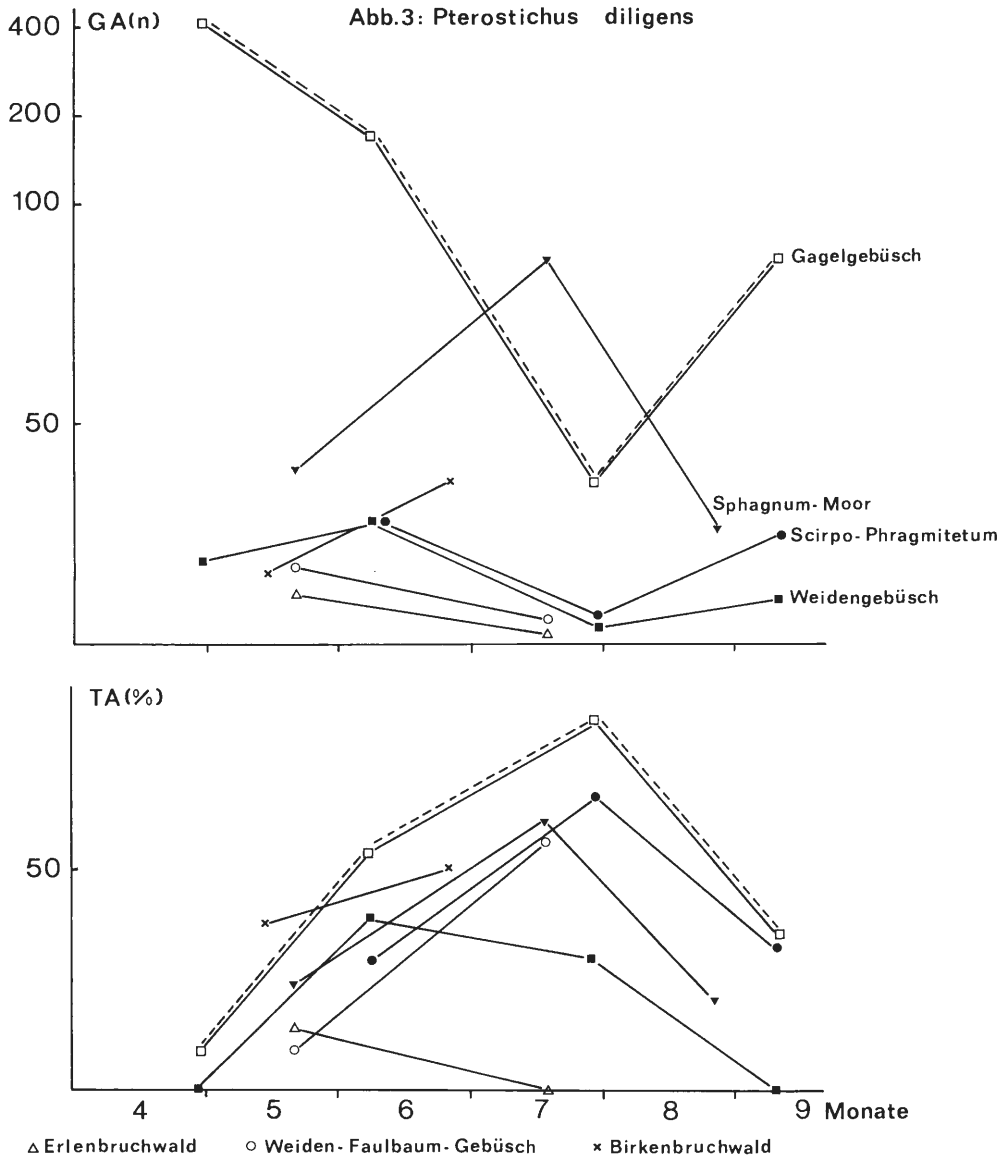


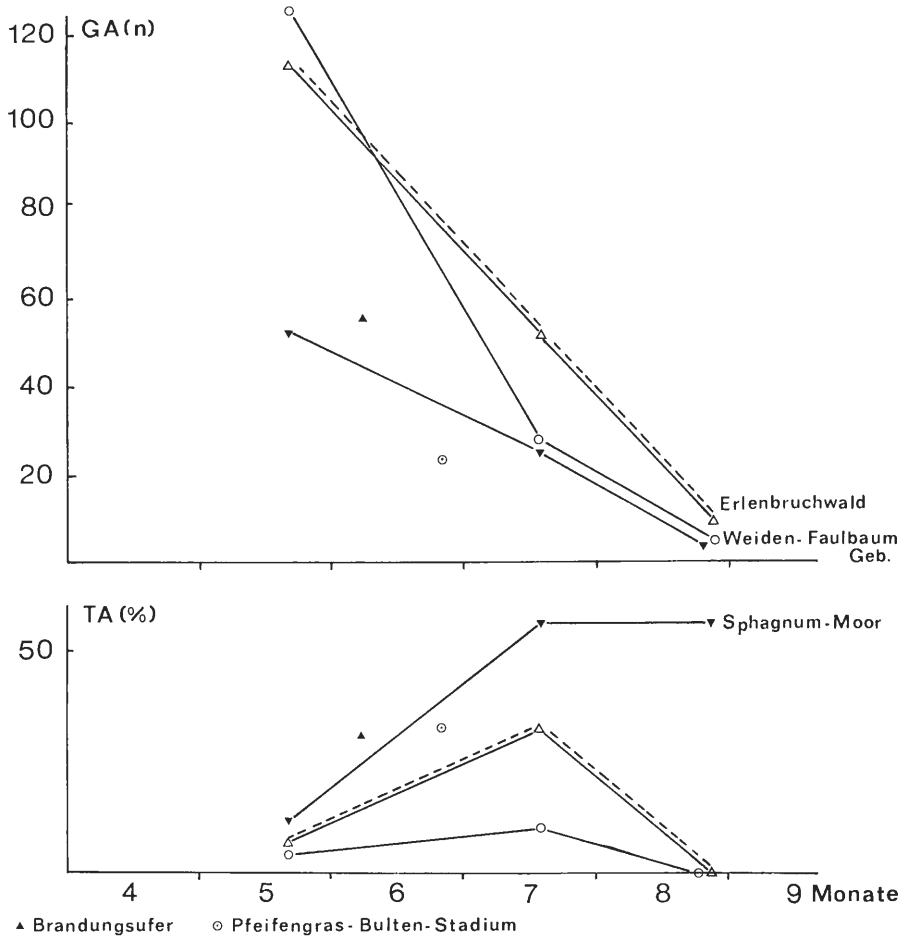
Abb. 2—8.
Prozentuale Anteile variierender Tagaktivität (TA) an der Gesamtaktivität (GA) bei einigen Carabidenarten in verschiedenen Habitaten und zu verschiedenen Jahreszeiten. Die Gesamtaktivität ist die Anzahl der in 10 Fallen-Einheiten und 10 Tagen gefangenen Individuen. Das jeweilige Vorzugshabitat (definiert als dasjenige, in dem — summiert über den gesamten Untersuchungszeitraum — die meisten Individuen gefangen wurden) ist durch eine gestrichelte Linie gekennzeichnet.

Bei *Pterostichus diligens* sind die jahreszeitlichen Musterveränderungen im *Sphagnum*-Moor, Scirpo-Phragmitetum und Gagelgebüsch besonders groß. Aber auch im Weiden- und Weiden-Faulbaum-Gebüsch ist im Sommer seine Tagaktivität gegenüber dem Frühjahr und Herbst erhöht (Abb. 3).



Habitatabhängige und jahreszeitliche Veränderungen des Aktivitätsmusters zeigt auch *Pterostichus nigrita* (Abb. 4). So steigt im Erlenbruch seine Tagaktivität von 7 % im Frühjahr auf 33 % im Sommer, im *Sphagnum*-Moor von 12 % sogar auf 57 % an. Im Weiden-Faulbaum-Gebüsch war ein solches Ansteigen der Tagaktivität nicht zu beobachten.

Abb.4: Pterostichus nigrita



Ein fast identisches Verhalten wie *Lorocera pilicornis* zeigt *Agonum fuliginosum* im Erlenbruch (Abb. 5). Auch hier steht einer eindeutigen Nachtaktivität im Frühjahr eine überwiegende Tagaktivität im Sommer gegenüber. Ähnlich verhält sich die Art im Gagelgebüsch und Scirpo-Phragmitetum während sie im Weiden- und Weiden-Faulbaum-Gebüsch keine wesentlichen Veränderungen des Aktivitätsmusters zeigt.

Bei *Pterostichus minor* treten ebenfalls klare habitatbedingte Unterschiede in der Tagaktivität auf, die auch bei ihm im Weiden- und Weidenfaulbaum-Gebüsch relativ gering, in den anderen Habitaten aber erheblich sind (Abb. 6).

Einen bemerkenswerten Anstieg der Tagaktivität im Sommer zeigt auch *Agonum assimile* im Erlenbruch (Abb. 7). Im Frühjahr hier rein nachtaktiv, beträgt die Tagaktivität im Sommer 40 %. Hingegen ist er im Weidengebüsch sowohl im Frühjahr als auch im Sommer ausschließlich nachtaktiv.

Bei *Agonum obscurum* werden im Birkenbruch und Gagelgebüsch keine deutlichen jahreszeitlichen Veränderungen beobachtet. Nur im Weidengebüsch fällt eine sehr hohe Tagaktivität von 40 % im Frühsommer auf (Abb. 8).

Die jahreszeitlichen Umverteilungen der Aktivität betreffen ♂♂ und ♀♀ in fast gleicher Weise (Abb. 9).

Es ist auffällig, daß sich die jahreszeitlichen Musterveränderungen der Aktivität in besonderem Maße bei gewissen feuchtigkeitsliebenden, relativ euryöken Arten abspielen, die bevorzugt Schatten- und Halbschatten-Habitate besiedeln.

Abb. 5: Agonum fuliginosum

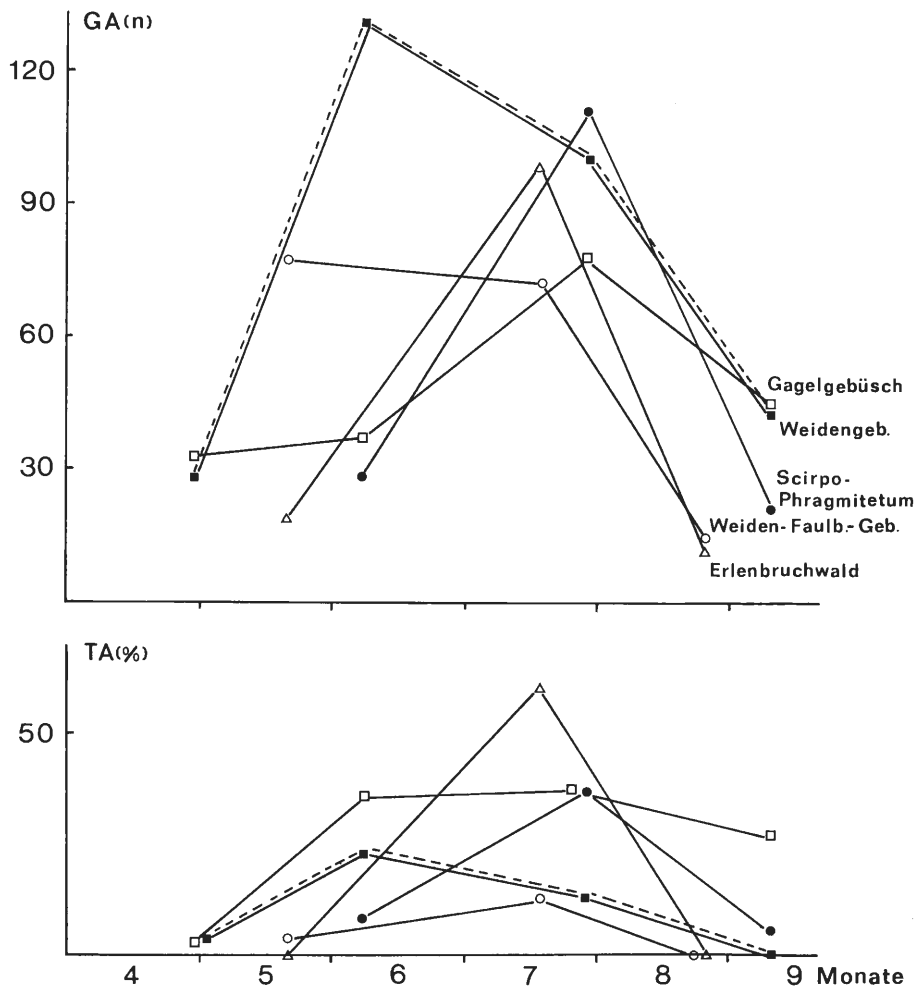
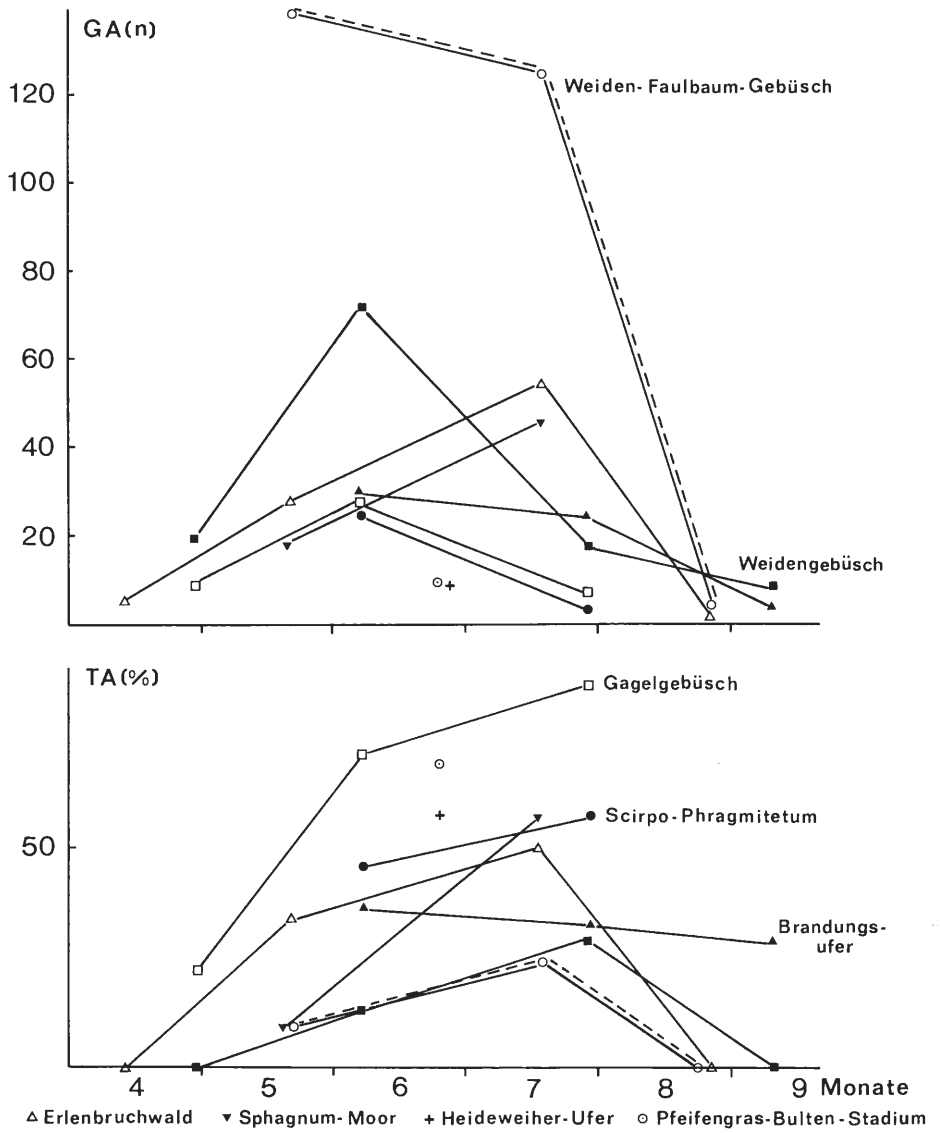


Abb.6: Pterostichus minor



Besonders eindrucksvoll sind die Musterveränderungen im Erlenbruch, Gagelgebüsch, Scirpo-Phragmitetum und auf dem *Sphagnum*-Moor, während sie im Weiden- und Weiden-Faulbaum-Gebüsch deutlich geringer sind. Da methodische Fehler nicht im Spiele sein können (s. oben), sind die Musterveränderungen aller Wahrscheinlichkeit nach eine Folge von jahreszeitlichen Umweltveränderungen, die sich besonders drastisch im Erlenbruch, Gagelgebüsch, Teichröhricht und auf dem *Sphagnum*-Moor, in geringem Maße aber im Weiden- und Weiden-Faulbaumgebüsch abzuspielen scheinen.

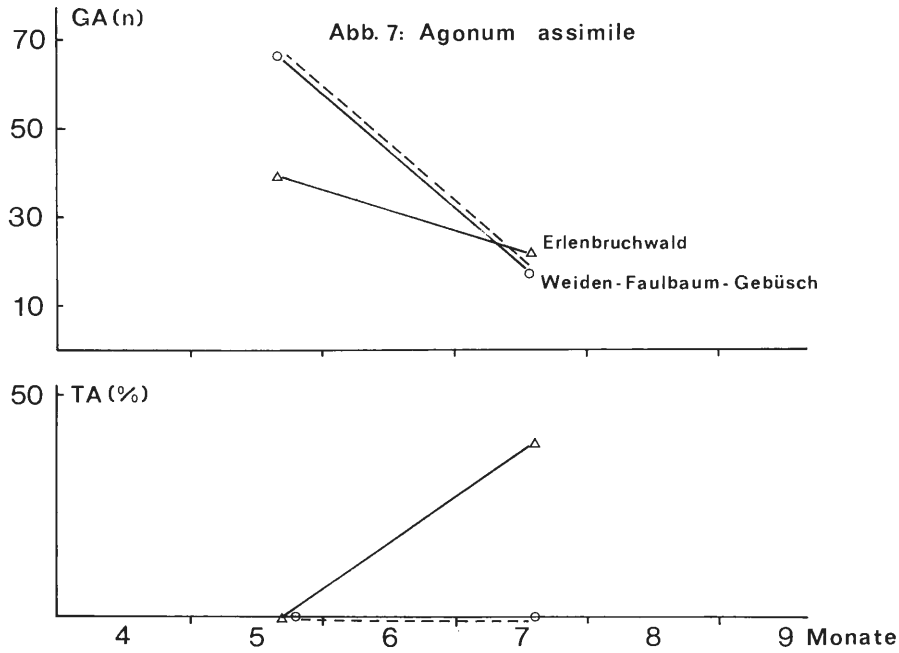


Abb. 7: Agonum assimile

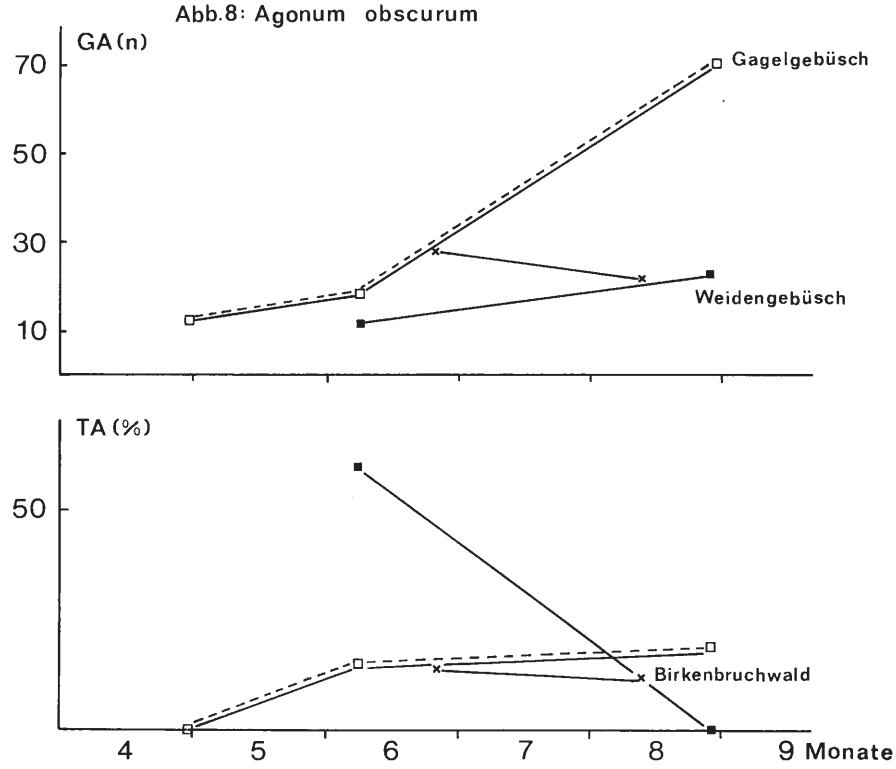


Abb.8: Agonum obscurum

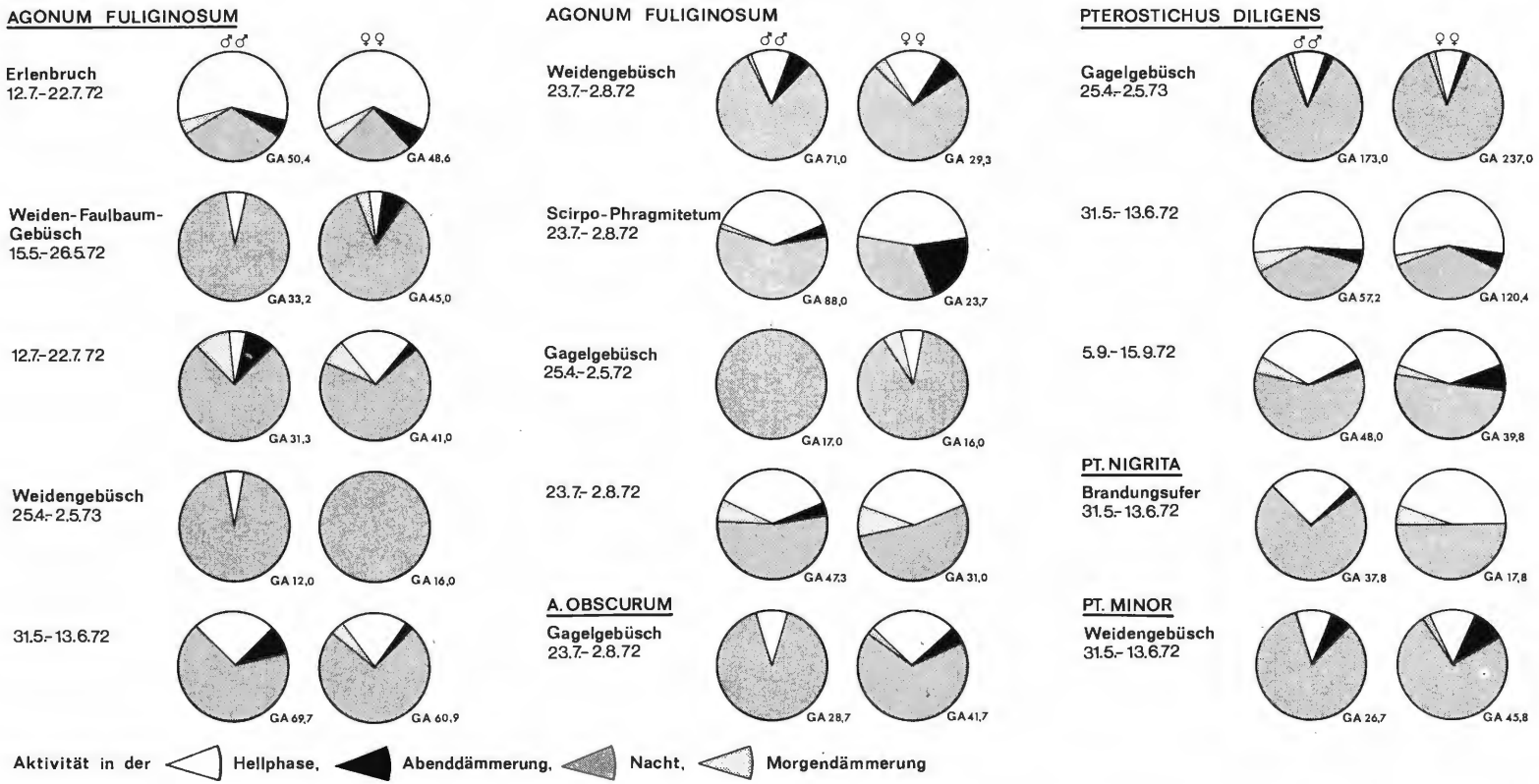


Abb. 9.
Beispiele für tageszeitliche Aktivitätsverteilungen von ♂♂ und ♀♀. Die Kreissektoren geben die Anteile der in den 4 Tageszeiten herrschenden Aktivität an der Gesamtaktivität (GA) an. GA = Anzahl der in 10 Fallen-Einheiten und 10 Tagen gefangenen Individuen.

5. Jahresrhythmik und Biotopbindung

Der Anteil von Frühlingsbrütern mit Sommerlarven und Herbstbrütern mit Winterlarven ist in den einzelnen Habitaten unterschiedlich groß (Tab. 4). Berücksichtigt man nur jeweils die habitattypischen Arten (die in Tab. 2 eingerahmten), so ergeben sich Anteile von Frühlingsbrütern, die zwischen 45 % und 100 % variieren. Ordnet man die untersuchten Habitate (mit Ausnahme des artenarmen Pfeifengras-Bulten-Stadiums) nach Bodenfeuchte bzw. Überschwemmungsgefahr in 4 Klassen (Tab. 4) und errechnet die Korrelation zwischen dem Prozentsatz an Frühlingsbrütern und der Klassenzahl, so ergibt sich ein Koeffizient von $r = 0{,}87$. Die positive Korrelation zwischen Bodenfeuchte und Prozentsatz von Frühlingsbrütern ist damit mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 0,1 % signifikant (vgl. SACHS, 1969, S. 415).

Tab. 4: Die Korrelation zwischen dem Prozentsatz an habitattypischen Frühlingsbrütern und der Bodenfeuchte bzw. Überschwemmungsgefahr. Der letztere Parameter wurde geschätzt, indem dem trockensten Habitat die Zahl 1 und den feuchtesten die Zahl 4 zugeordnet wurde.

Habitat	Bodenfeuchte	% Frühlingsbrüter
Calluna-Heide	1	45 %
Erica-Heide	2	50 %
Birkenbruch	2	60 %
Gagelgebüsch	3	85 %
Weidengebüsch	3	85 %
Erlenbruch	3	70 %
Weiden-Faulbaum-Gebüsch	3	75 %
Sphagnum-Moor	3	60 %
Brandungsufer	4	80 %
Heideweiher-Ufer	4	90 %
Scirpo-Phragmitetum	4	100 %

IV. Diskussion

1. Habitatbindung und tageszeitliches Aktivitätsmuster

Die für die Habitatbindung wichtigen abiotischen Faktoren Licht, Temperatur und Feuchtigkeit zeigen einen ausgeprägten Tagesgang, dessen Amplitude sehr viel breiter sein kann als die Vorzugsbereiche der einzelnen Carabiden-Arten. Erdoberflächen-aktive Tiere haben aber die Möglichkeit, tag- oder nachtaktiv zu sein, um so unter optimalen Bedingungen Nahrung und Fortpflanzungspartner zu suchen. Durch Nachtaktivität können die Tiere den hohen Temperaturen und der Trockenheit der Hellphase ausweichen, durch Tagaktivität sind sie in der Lage, die Kühle und Feuchtigkeit der Nacht zu meiden.

Zur Frage, ob die tageszeitliche Aktivitätsrhythmik der Carabiden rein exogen bedingt ist oder ob eine durch zyklische Umweltfaktoren synchronisierbare endogene Circadian-Oszillation vorliegt, wurden experimentelle Untersuchungen von KIRCHNER (1964), WEBER (1966), THIELE u. WEBER (1968) und LAMPRECHT u. WEBER (1972) durchgeführt. Dabei erwies sich der tägliche Lichtzyklus als wesentlicher Zeitgeber, der die Endogenperiodik synchronisiert, indem er die Aktivitätsphase einer bestimmten Tageszeit zuordnet. Auch Temperaturzyklen haben schwach synchronisierende Wirkung. Im Konkurrenzexperiment unterliegt jedoch in der Zeitgeberwirkung die Temperatur dem Licht (KIRCHNER, 1964). Durch die Synchronisation durch den Licht-Dunkel-Wechsel wird die tageszeitliche Aktivi-

tätsverteilung nicht nur dem Tagesgang der Belichtung, sondern auch dem mit diesem korrelierten Tagesgang der Temperatur und Feuchtigkeit angepaßt.

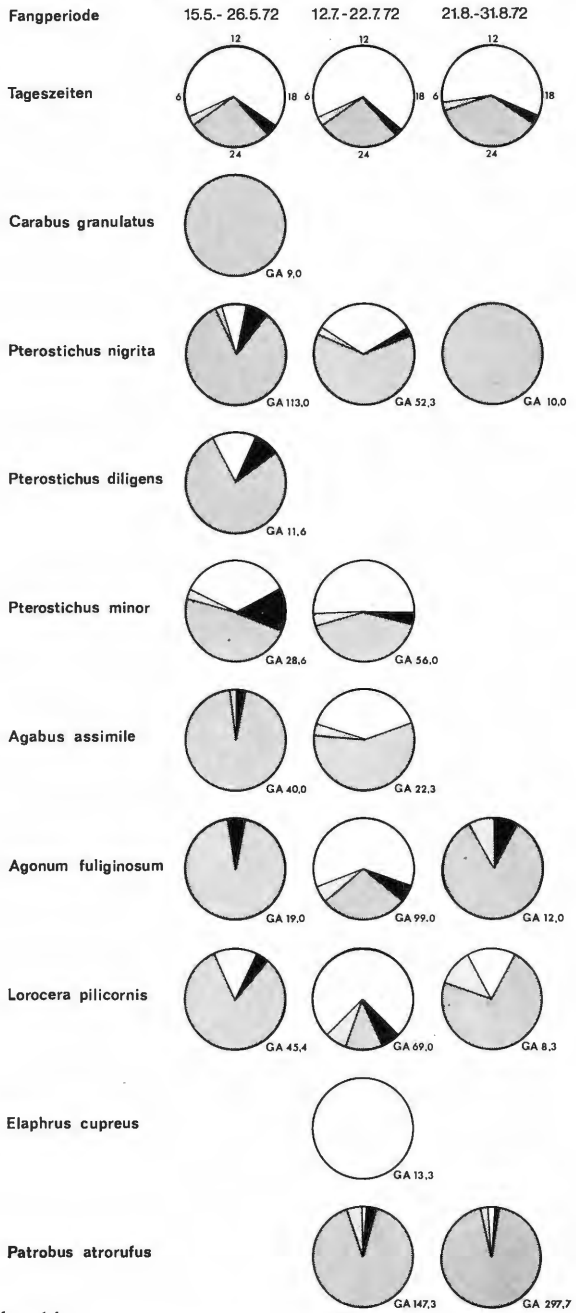


Abb. 10: Erlenbruchwald

Abb. 10, 11, 12.
Beispiele für mit Hilfe der Fallen-Einheiten ermittelte Aktivitätsverteilungen auf Tag, Abenddämmerung, Nacht und Morgendämmerung. In der Reihe „Tageszeiten" sind Beginn und Ende der 4 unterschiedenen Tageszeiten dargestellt. Weitere Erläuterungen in Abb. 9.

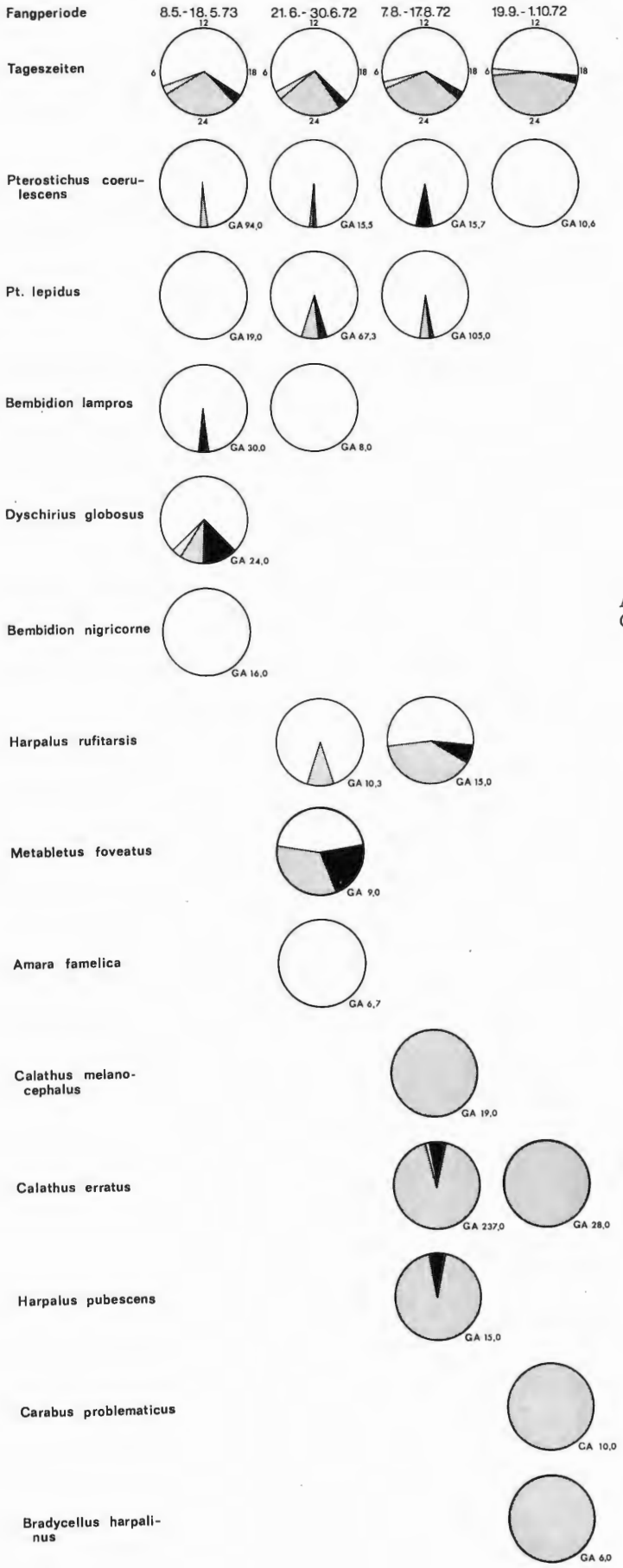


Abb. 11:
Calluna-Heide

Tab. 3 zeigt, daß frühlingsbrütende Carabiden des NSG „Heiliges Meer" in Strahlungshabitaten häufiger tagaktiv sind als Frühlingsbrüter in Schatten- und Halbschatten-Habitaten (vgl. auch Abb. 10, 11, 12). Eine entsprechende Korrelation läßt sich bei den Herbstbrütern nicht nachweisen. Auf Beziehungen zwischen dem Muster der Tagaktivität und der Habitatbindung weisen auch andere Autoren hin. Doch wird die Betrachtung meist nicht für Frühlings- und Herbstbrüter getrennt durchgeführt.

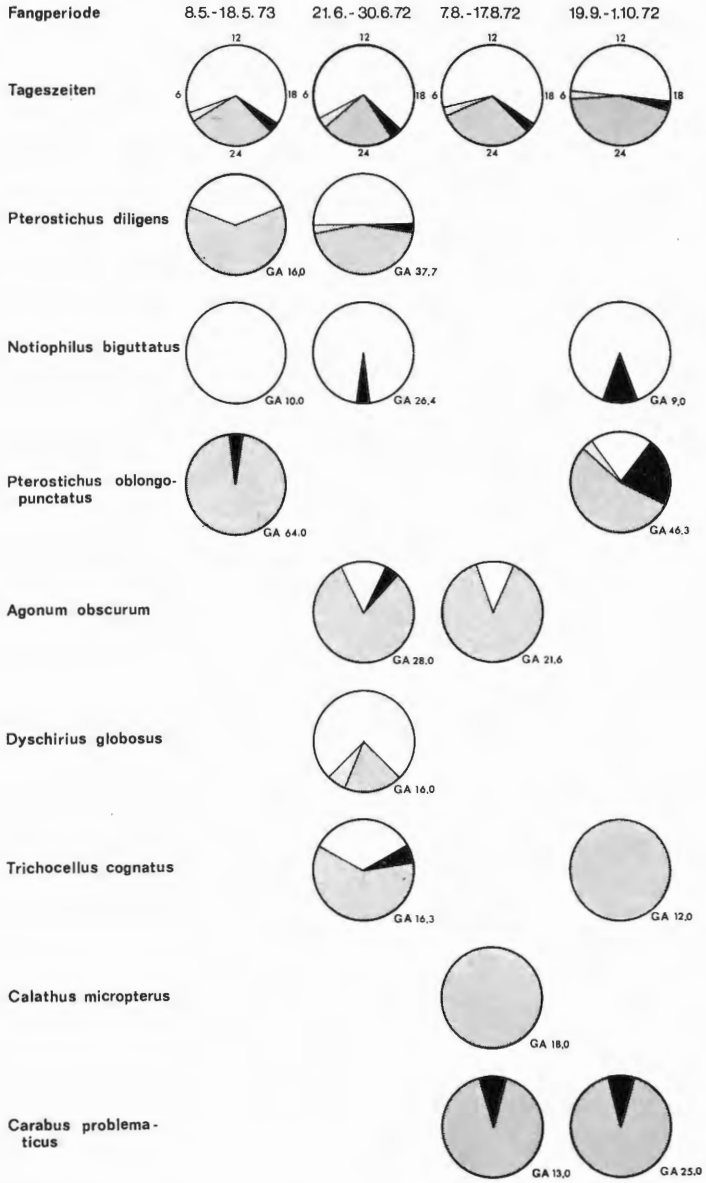


Abb. 12: Birkenbruchwald

Nach LAUTERBACH (1964) sind typische Waldcarabiden nacht-, typische Lichtungstiere hingegen tagaktiv. In einer Douglasienschonung stellte er eine Tagak-

tivität von 27 % gegenüber einer Tagaktivität von 8 % in einem Eichen-Hainbuchen-Bestand fest. THIELE (1964) fand unter 12 Waldcarabiden 11 Arten mit fast ausschließlicher Nachtaktivität. Dagegen waren von 10 Feldcarabiden 6 auch erheblich tagaktiv. Ähnliche Verhältnisse gibt GREENSLADE (1963) an. Unter 15 Waldarten fand er 12 mit überwiegender Nachtaktivität, nur 3 Arten waren tagaktiv. Im offenen Habitat hingegen waren von 17 Arten 9 tagaktiv. THIELE u. WEBER zogen 1968 an Hand von eigenen und Literaturbefunden ein erstes Resümee: „60 % der Waldarten haben eine TA von $<$ 15 %; nur 1 Waldart hat eine solche von $>$ 45 %. Dagegen haben neben allerdings auch zahlreichen dunkelaktiven Feldbewohnern 42 % der Carabiden-Arten der offenen Landschaft eine hohe TA von $>$ 45 %."

Der signifikante Musterunterschied bei Frühlingsbrütern in Schatten- und Strahlungshabitaten läßt darauf schließen, daß der Tag- und Nachtaktivität eine hohe Bedeutung für die adaptive Einnischung der Carabiden-Arten in ihrem jeweiligen Lebensraum zukommt.

Für die unvoreingenommene Betrachtung ist es zunächst überraschend, daß gerade Freilandarten bevorzugt lichtaktiv, Waldarten aber dunkelaktiv sind. Durch die experimentell begründete Kenntnis der Umweltansprüche der Carabiden (THIELE, 1964; LAUTERBACH, 1964; THIELE, 1967; THIELE u. LEHMANN, 1967) lassen sich nun aber schon gewisse Rückschlüsse auf die Bedeutung der tageszeitlichen Aktivitätsverteilung ziehen.

THIELE (1964) hält die Helligkeitspräferenz für sehr bedeutend, da die meisten der von ihm untersuchten Arten im Helligkeitspräferenzversuch biotopgemäß reagierten. 12 von 13 Waldarten waren dunkelpräferent, hingegen 6 von 10 Feldtieren euryphot bis poly-euryphot. Daß Photophobie und Dunkelaktivität, Photophilie und Lichtaktivität miteinander korreliert sind, ist nicht überraschend. Die Kenntnis der Helligkeitspräferenz kann deshalb nur dann das angeschnittene Problem erhellen, wenn nachzuweisen ist, daß die Helligkeitspräferenz primär andere Wirkungen hat als zur tageszeitlichen Festlegung der Aktivität beizutragen. So soll die Photophobie der Waldcarabiden nach THIELE u. WEBER (1968) primär für das Zurückfinden zu Waldstandorten, d. h. vor allem in den optimalen Feuchtigkeitsbereich, von großer Bedeutung sein, also eine Orientierungsreaktion erlauben. LAUTERBACH (1964) und NEUMANN (1971) wiesen für Waldcarabiden nach, daß sie einen Wald zielgerichtet aufsuchen, sobald sie sich in einer Mindestentfernung von ihm befinden. Die Käfer orientieren sich dabei nach Horizontsilhouetten. Sekundär erst soll dann die Dunkelpräferenz die Aktivität in die Dunkelstunden „zwingen".

Während das Präferenzverhalten der Waldarten überwiegend durch die Faktoren Licht und Feuchtigkeit bestimmt wird, spielt bei Freilandtieren der Temperaturfaktor eine wesentliche Rolle (THIELE, 1964). THIELE u. LEHMANN (1967) fanden, daß sich im Kombinationsversuch mit Licht- und Temperaturgradient 5 von 7 Waldarten gemäß ihrer Helligkeitspräferenz, 5 von 8 Freilandarten gemäß ihrer Temperaturpräferenz orientierten. Da sich Freilandarten im Experiment oft als thermo- und xerophil erweisen, ist es naheliegend, daß ihre Ansprüche an Temperatur und Feuchtigkeit Tagaktivität begünstigen.

Tagaktivität in offenen Habitaten erfordert besondere physiologische Anpassungen. Schon HERTER (1943) stellte bei Feldtieren hohe Temperaturpräferenda fest. Nach WEBER (1965 b) reagieren Freilandcaraben luftfeuchtigkeitsindifferenter als Waldarten, die im Vergleichsexperiment schneller Bereiche hoher Feuchte aufsuchen.

Auch SCHMIDT (1954/55, 1956, 1957) weist ausdrücklich auf die ökologische Bedeutung des Wasserhaushaltes und damit der Transpiration bei *Carabus*-Arten hin. Nach ihm soll die optimale Transpiration für die Caraben der verbreitungsbestimmende Faktor sein. Die Tiere scheinen artcharakteristische Regulationsbereiche zu besitzen, bei denen zur Erhaltung einer bestimmten „optimalen" Transpirationsrate die Transpiration aktiv beeinflußt werden kann. Nach SCHMIDT liegen die Regulationsbereiche der Transpiration in Abhängigkeit von der Luftfeuchtigkeit (bei 20° C) für *Carabus granulatus* (70—55 %) und *Carabus cancellatus* (60—50 %) bei tieferen Luftfeuchtigkeiten als für *Carabus nemoralis* (75—65 %), *auronitens* (75—60 %) und *problematicus* (75—70 %). Waldtieren scheint also bei konstanter Temperatur optimale Transpiration (Regulationsbereich) bei höheren relativen Luftfeuchtigkeiten möglich zu sein. Dagegen können Bewohner des offenen Landes die Transpiration bei geringeren Luftfeuchtigkeiten regulieren. Bei Waldarten würde demnach ein optimaler Wasserhaushalt (eine regulierte Transpiration) durch Nachtaktivität, bei Freilandarten durch Tagaktivität gesichert. Auch die Wahl der Vorzugstemperaturen soll von der optimalen Transpiration des Tieres bestimmt werden. Die Regulationsbereiche in Abhängigkeit von der Temperatur (bei 70 % relativer Luftfeuchte) liegen für Feldarten bei höheren Temperaturen als für Waldarten (SCHMIDT, 1954/55).

Für den Zusammenhang zwischen tageszeitlichem Aktivitätsmuster und Habitatbindung bietet sich danach folgende Deutungsmöglichkeit an. Carabiden sind primär hygrophil, an mäßig hohe Temperaturen adaptiert und dunkelaktiv. Strahlungshabitate kühlen in Mitteleuropa besonders im Frühjahr in hellen Nächten relativ stark aus, wie auch unsere mikroklimatischen Messungen für das NSG „Heiliges Meer" beweisen. Dies dürfte der Selektionsdruck sein, der bei Frühlingsbrütern in offenen Habitaten Tagaktivität der Imagines fördert. Einem entsprechenden Selektionsdruck unterliegende Carabiden verändern im Laufe ihrer Evolution nun aber nicht nur ihre Reaktion auf den Licht-Dunkel-Wechsel, sondern sie erwerben noch weitere physiologische Adaptationen, z. B. erhöhte Thermophilie, Trockenheitsresistenz, veränderte Regulationsbereiche der Transpiration. Denkbar ist auch, daß tagaktive Carabiden in Strahlungshabitaten Temperatur-Adaptations-Mechanismen erworben haben. Nachtaktive Arten, besonders solche des Waldes, leben, da sie sich tagsüber im kühlen Substrat verstecken, unter mehr oder weniger ausgeprägter Temperaturkonstanz. Tagaktive Arten, besonders solche des offenen Landes, haben andererseits nicht die Möglichkeit, dem nächtlichen Temperaturabfall auszuweichen. Sie sind einem starken tageszeitlichen Temperaturwechsel ausgesetzt.

Bei den meisten Carabiden scheint die Zuordnung der Aktivität zur Licht- bzw. Dunkelphase genetisch fixiert zu sein. Damit wäre auch die durch das Aktivitätsmuster gegebene Anpassung an die Umwelt genetisch gesichert. Bei einigen Arten kann sich aber das Aktivitätsmuster den jeweiligen Umweltbedingungen modifikatorisch anpassen. So wies PAARMANN (1966) durch Laborexperimente bei *Pterostichus oblongopunctatus* nach, daß die Lichtintensität auf das Verhältnis von Tag- zu Nachtaktivität einwirkt. Die Verschiebung der Aktivität bei niedrigen Luxwerten in den Tag hinein stellt für *Pterostichus oblongopunctatus* eine Möglichkeit dar, in kühl-feuchten Wäldern die für ihn günstigeren Klimaverhältnisse am Tage zu nutzen, während er in warm-trockenen (lichteren) Wäldern nachtaktiv ist.

WILLIAMS (1959) sieht die gegenüber den Waldarten erhöhte Tagaktivität von Feldcarabiden darin begründet, daß in offenen Habitaten gegenüber Waldhabitaten ein geringeres Beuteangebot besteht. Die Käfer müssen daher zur Deckung

ihres Nahrungsbedarfes auch tagsüber aktiv sein, wie der Autor für die euryöke Art *Pterostichus madidus* experimentell nachweisen konnte. Durch Hunger wird die hemmende Wirkung des Lichtes aufgehoben. GRÜM (1966) induzierte ebenfalls durch Hunger einen Wechsel der diurnalen Aktivitätsrhythmik ansonsten dunkelaktiver Tiere. Hungernde Tiere dehnten ihre Aktivitätsperiode auf die Tages-Stunden aus.

NOVAK (1972, 1973) hat andererseits nachgewiesen, daß in Mähren einige euryöke Carabiden-Arten im Wald stärker tagaktiv sind als im Feld. Nach Ansicht des Autors ist das ausgeglichenere Lokalklima des Waldes die Ursache dafür, daß die Käfer die Aktivität auf die Hellphase ausdehnen.

Intraspezifische Unterschiede konnte LAUTERBACH (1964) bei *Abax ovalis, Abax parallelus, Carabus nemoralis* und *Pterostichus cristatus* beobachten. Die auf Lichtungen lebenden Tiere wiesen eine größere Tagaktivität auf als die aus Waldbeständen. Nach LAUTERBACH ist die auf Waldlichtungen höhere Tagaktivität dieser Tiere eine Folge von Fluchtreaktionen auf stärkere Wärme- und Lichteinstrahlung.

Auch in vorliegender Untersuchung weisen einige Arten habitatbedingte und/oder jahreszeitliche Veränderungen der Aktivitätsmuster auf (Abb. 2—8): *Lorocera pilicornis, Pterostichus diligens, Pterostichus minor, Pterostichus nigrita, Agonum fuliginosum, Agonum assimile, Agonum obscurum, Harpalus rufitarsis, Dyschirius globosus* und *Trichocellus cognatus.* Eine eindeutige Bevorzugung der Dunkelphase wird hingegen bei *Agonum thoreyi, Patrobus atrorufus, Nebria brevicollis, Pterostichus niger, Carabus problematicus, Calathus erratus, Calathus melanocephalus, Calathus micropterus, Harpalus pubescens,* und *Agonum marginatum* festgestellt. Ebenso scheint das Aktivitätsmuster der meisten tagaktiven Arten fixiert zu sein.

Die Carabiden mit habitatmäßig und/oder jahreszeitlich variablem Aktivitätsmuster lassen sich in verschiedener Hinsicht differenzieren. Zunächst fällt auf, daß bei 5 Arten *(Pterostichus nigrita, minor, Agonum fuliginosum, assimile* und *obscurum)* die Aktivität am Tage zwar absolut größer werden kann als während der Nacht, die Aktivität pro Nachtstunde dabei aber nicht kleiner wird als die Aktivität pro Tagstunde. Bei diesen Arten ist die Aktivität am Tage akzessorische Aktivität, von der die Nachtaktivität weitgehend unbeeinflußt zu bleiben scheint. Akzessorische Tagaktivität dieser Art wurde in Laborversuchen bei einigen *Carabus*-Arten beobachtet (WEBER, 1965 a; THIELE u. WEBER, 1968).

Anders verhalten sich *Lorocera pilicornis* und *Pterostichus diligens,* bei denen die Aktivität pro Tagstunde im jeweiligen Vorzugshabitat (Erlenbruch bzw. Gagelgebüsch) vorübergehend größer wird als die Aktivität pro Nachtstunde. Aber auch diese beiden Arten unterscheiden sich noch bemerkenswert voneinander: *Lorocera* erreicht im Vorzugshabitat seine größte Tagaktivität zur Zeit der höchsten Abundanz (Abb. 2), während *Pterostichus diligens* erst nach dem Jahresmaximum der Abundanz tagaktiv wird (Abb. 3).

Die 5 oben genannten Arten haben im Gegensatz zu *Lorocera pilicornis* und *Pterostichus diligens* eine relativ niedrige Tagaktivität in ihrem jeweiligen Vorzugshabitat. Als Vorzugshabitat wird dasjenige angesehen, in dem — summiert über die gesamte Untersuchungszeit — die meisten Tiere pro Falleneinheit gefangen wurden. Diese Arten scheinen bei der Besiedlung anderer Habitate zu versuchen, durch akzessorische Tagaktivität suboptimale Bedingungen während der Dunkelphase wenigstens teilweise zu kompensieren (Abb. 4—8).

Lorocera pilicornis und *Pterostichus diligens* sind in ihrem jeweiligen Vorzugshabitat besonders stark tagaktiv. Wir dürfen auch bei ihnen in der jahreszeitlichen

Umverteilung der Aktivität einen Regelmechanismus vermuten, der eine effektivere Ausnutzung der Resourcen des Vorzugshabitates erlaubt. Da die genannten Arten mit plastischem Aktivitätsmuster vor allem im Sommer stärker tagaktiv sind, dürfte bei ihnen der Selektions-Adaptations-Mechanismus, der oben für tagaktive Arten in Freilandhabitaten diskutiert wurde, keine Rolle spielen. Welche Gründe es sind, die besonders bei einigen hygrophilen Arten aus Schatten- und Halbschatten-Habitaten zu einem Ansteigen der Tagaktivität im Sommer führen, ist noch ganz unbekannt.

2. Habitatbindung und Jahresrhythmik

LARSSON (1939) teilte die Carabiden entsprechend ihrer jahreszeitlichen Fortpflanzungsaktivität in zwei Hauptgruppen ein:

a) Frühlingsarten (mit Sommerlarven): Hierzu werden alle die Arten gezählt, deren Fortpflanzung in den Frühling und Frühsommer fällt und deren Larven sich in den Sommermonaten entwickeln. Die Überwinterung erfolgt im Imaginalstadium.

b) Herbstarten (mit Winterlarven): Hierzu zählen alle Arten, deren Larven sich während der Wintermonate entwickeln und bei denen die Imagines im Frühjahr schlüpfen. Die Fortpflanzungsaktivität der Imagines liegt im Hochsommer bis Herbst. Bei manchen Arten (z. B. *Calathus melanocephalus, Carabus problematicus)* stirbt nur ein Teil der Imaginalgeneration im Herbst ab, der andere überwintert ebenfalls und kann u. U. an der nächstfolgenden Fortpflanzung noch einmal teilnehmen.

In diesem Zusammenhang sei erwähnt, daß die Faktoren, die die zeitliche Lage des Fortpflanzungstermins und damit die gesamte Jahresrhythmik der Entwicklung bestimmen, von KREHAN (1970) und THIELE (1971) untersucht worden sind. Es werden von ihnen folgende Haupttypen unterschieden:

a) Frühlingstiere mit Dormanz der Imagines, die eine obligatorische photoperiodische Parapause darstellt. Die Überwindung der Parapause erfolgt durch Übergang vom winterlichen Kurztag zum sommerlichen Langtag. Die Larven sind dormanzfrei.

b) Herbsttiere mit thermischer Hibernationsparapause der Larven und dormanzfreier bzw. photoperiodischer Parapause der imaginalen Aktivität. Die Überwindung der thermischen Parapause erfolgt durch Einwirkung der winterlichen Kälte, die der photoperiodischen Parapause der Imagines durch Kürzerwerden der Tage im Spätsommer/Herbst.

c) Arten, die weder als Larven noch als Imagines eine obligatorische Dormanz zeigen, sondern lediglich eine fakultative thermische Ouieszenz.

Die ökologische Bedeutung dieser Steuerungsmechanismen liegt darin, daß durch sie die auch vom Jahresrhythmus der Entwicklung abhängige Einnischung der Arten gesichert wird. Vor allem die Larven scheinen sich nur unter definierten hygrischen und thermischen Bedingungen entwickeln zu können. Die Bedeutung der Ansprüche der Larvenstadien für die Habitatbindung wird von vielen Autoren betont (HEYDEMANN 1962, THIELE 1964, PAARMANN 1966). Während die Imagines zum größten Teil ausgesprochene Oberflächentiere sind, zeigen ihre Larven eine vorwiegend endogäische Lebensweise. PAARMANN (1966) konnte die Bedeutung der Ansprüche der Larven für die Habitatbindung der Arten experimentell bei *Pterostichus oblongopunctatus* und *angustatus* nachweisen. Es ist also anzunehmen, daß zwischen der Verbreitung der Arten und dem jahreszeitlichen Auftreten der Larven enge Zusammenhänge bestehen (THIELE, 1964).

Die in Tab. 4 enthaltenen Anteile frühlings- und herbstaktiver Arten in den einzelnen Habitaten des NSG „Heiliges Meer" bestätigen den Zusammenhang zwischen Habitatbindung und Entwicklungstyp. In den überflutungsgefährdeten bodenfeuchten Habitaten dominieren die Frühlingsbrüter gegenüber den Herbstbrütern. An den trockeneren Standorten ist hingegen der Unterschied zwischen den Anteilen der sich im Frühling und Herbst fortpflanzenden Arten deutlich weniger groß.

Es ist anzunehmen, daß die Überlebenschancen von Winter-Larven in den oft überfluteten Habitaten relativ gering sein dürften. Carabiden-Larven sind anscheinend an Standorte mit feuchtigkeitsgesättigtem, kaltem Boden weniger gut adaptiert. Hingegen besteht in den trockenen Standorten im Sommer und Spätsommer die Gefahr des Austrocknens, der relativ viele Arten durch Larvalentwicklung im Winterhalbjahr entgehen. Das Vorkommen relativ vieler Frühlingsarten an den feuchten Standorten ermöglicht den Larven eine Sommerentwicklung unter erträglich-feuchten Bedingungen. Die Imagines der an Feucht-Standorten lebenden Arten nehmen wahrscheinlich in größerem Ausmaß die Gegelenheit wahr, in höher gelegenen Stellen im Habitat (Baumstämmen und Pflanzenstengeln) oder in trockenen Nachbarhabitaten zu überwintern.

Diese Zusammenhänge zwischen Habitatbindung und Entwicklungstyp werden von vielen Autoren hervorgehoben. In den Grundsätzen stimmen die Ergebnisse dieser Autoren weitgehend mit den unserigen überein. Im Folgenden sei kurz auf ihre Befunde eingegangen.

Schon LARSSON (1939) erkannte die Beziehungen zwischen Habitatbindung und Entwicklungstyp. Seine Befunde zeigen eine Zunahme der Herbsttiere von Sumpf- und Uferstandorten über Ufergelände, Wald, lichte und schattige Wälder zu Nadelwaldanpflanzungen (Abb. 13).

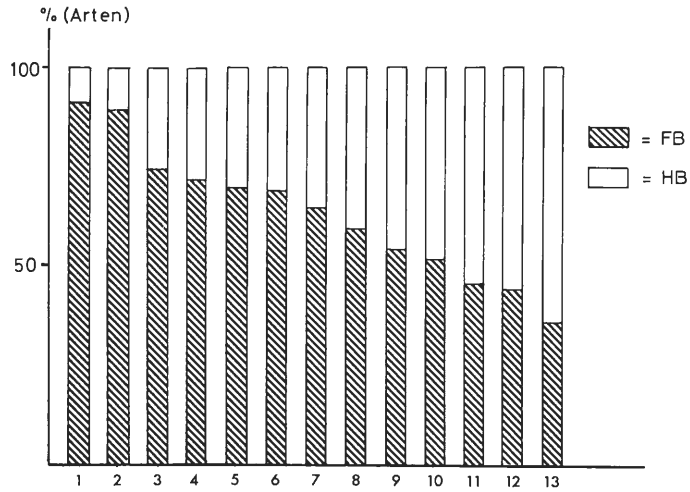


Abb. 13.
Anteile von Frühlings- und Herbstbrütern in verschiedenen Habitaten Dänemarks nach LARSSON (1939). 1 = Sumpf, 2 = Ufergelände mit reichem Pflanzenbewuchs, 3 = Sumpfwald, 4 = Ufer mit spärlichem Bewuchs, 5 = Heidemoor, 6 = Ufergelände mit Wald (keine andauernde Feuchtigkeit), 7 = Ackerboden, 8 = Sandboden ohne Heidekraut, 9 = lichter Wald, 10 = Sandboden mit Heidekraut, 11 = schattiger Wald, 12 = Waldmoor, 13 = Nadelwaldpflanzungen.

Auch THIELE (1964) weist daraufhin, daß die Habitatbindung von frühjahrs- und herbstaktiven Carabidenarten von den Feuchtigkeitsverhältnissen des Habitats abhängt. Er findet in den kühlfeuchten Wäldern aus der pflanzensoziologischen Ordnung der Fagetalia einen höheren Anteil von Frühlingstieren als in vergleichsweise wärmeren und trockeneren Waldgesellschaften. Dies interpretiert er dahingehend, daß die Sommerlarven nur an Stellen mit einem kühlen und feuchten Mikroklima existenzfähig sind.

Zu einem ähnlichen Ergebnis kommt MURDOCH (1967), der feststellt, daß in England 60 % der Larvalüberwinterer trockenheitsliebende Arten, hingegen weniger als 10 % feuchtigkeitsliebende Arten sind. Er selbst fand bei seiner Untersuchung unter 21 Arten von feuchten Habitaten 20 Frühjahrsbrüter, unter 12 trockenheitsliebenden Arten dagegen 9 Herbstbrüter. Demnach haben fast alle „Feucht-Arten" Sommerlarven, während ein großer Teil der „Trocken-Arten" Winterlarven besitzt. Die Unterschiede resultieren nach MURDOCH aus den besonderen Eigentümlichkeiten eines nassen Standortes, wo durch die steigende Wasserhöhe im Herbst und Winter Eiablage und Entwicklung der meisten Arten verhindert werden.

HAECK und REIMERINK (1971) fanden in Holland unter 45 Arten von trockenen Habitaten 8 Arten mit Larvalentwicklung im Winter. Von 30 Arten an feuchten Habitaten gehörte jedoch nur 1 Art zu diesem Typ.

Klare Unterschiede zwischen feuchten und trockenen Standorten hinsichtlich der Verteilung der Entwicklungstypen stellte auch MLETZKO (1972) fest. Das Verhältnis der Frühlingsbrüter zu Herbstbrütern betrug an den von ihm untersuchten feuchtesten Standorten 3 : 1, an den trockenen Standorten hingegen nur 1 : 1. Die Individuenzahlen verhielten sich wie 1 : 1.

Ähnliche Verhältnisse fanden wir auch bei unseren Untersuchungen vor. So betrug das Verhältnis Frühjahrsarten zu Herbstarten im Erlenbruchwald 6 : 3, das von frühjahrsaktiven zu herbstaktiven Individuen aber 1,5 : 1. Als dominante Herbstart kam hier *Patrobus atrorufus* vor. Die von ihm erreichte hohe Aktivitätsabundanz läßt darauf schließen, daß seine Larven an die Feuchteverhältnisse dieses Habitats speziell angepaßt sind, es sei denn, daß die Larven ein anderes Habitat besiedeln (GRÜM, 1962).

VAN DIJK (1972) schreibt der Zusammensetzung einer Population aus „alter" und „neuer" Generation, wie er sie bei *Calathus melanocephalus* fand, einen wichtigen Einfluß auf die Überlebenschance in verschiedenen Räumen zu. Er stellte fest, daß die überwinternde Imaginal-Generation von *C. melanocephalus* an einem sehr nassen Standort eine viel größere Bedeutung für die Fortpflanzung im darauffolgenden Spätsommer gewann als die junge Generation. Die im Boden lebenden Larven scheinen die Überschwemmungen im Frühjahr und Herbst an diesem Standort nur in geringem Ausmaß zu überleben, während sich die Imagines leicht auf trockene Stellen retten können.

Eine Extremsituation für Carabiden untersuchte LEHMANN (1965) am Rheinufer. Er fand in den hochwasserbeeinflußten Uferzonen des Rheins fast ausschließlich Frühlingstiere. Das regelmäßig auftretende Sommerhochwasser vernichtet ihre Larven und erschwert die Besiedlung durch Herbsttiere. Die lang anhaltende winterliche Überflutung verhindert die Aktivität von Winterlarven. Das Rheinufer besitzt also keine autochthone Carabidenfauna, sondern wird in jedem Jahr neu besiedelt.

Andere Verhältnisse als LEHMANN am Rheinufer fand ANDERSEN (1968) an Flüssen in Nordnorwegen vor. Hier treten Überschwemmungen im Frühling

und Frühsommer auf. Die Coleopteren werden aber durch die Überschwemmungen nicht vernichtet, sondern sie können sie als Imagines, Puppen, Larven und Eier überstehen. Die Imagines retten sich an nicht überflutete Uferpartien, wobei ihnen ein gutes Schwimmvermögen und eine Orientierung nach Horizontsilhouetten zugute kommen.

Nach PALMEN (1945, 1949) weichen die Imagines den ungünstigen Bedingungen einerseits durch Quartierwechsel aus. Zum anderen scheinen manche Tiere die Fähigkeit zu besitzen, auch recht lange Zeit im Wasser untergetaucht zu verbringen. Besondere Bedeutung kommt dabei den *Phragmites*-Stengel-Stückchen zu, in die die Käfer hineinkriechen und die ihnen als Überwinterungsstätte dienen. PALMEN konnte durch Feldversuche zeigen, daß Uferkäfer 20—70 Tage lang in Wasser von 0—4 °C leben können. So waren z. B. *Agonum thoreyi* und *Agonum fuliginosum* noch nach 60 Tagen Submersion erholungsfähig. Die Atmung der untergetauchten Tiere soll mittels der „physikalischen Kieme" erfolgen.

Hohe Bodenfeuchtigkeit und damit verbundene Bodenkälte scheinen sich also auf die Herbstfortpflanzung hemmend, auf die Sommerfortpflanzung fördernd auzuwirken.

Fast alle angeführten Autoren stellen ein klares Dominieren der Frühlingstiere gegenüber den Herbsttieren an feuchten Standorten fest. Wie aus Tab. 4 ersichtlich, stehen unsere Befunde damit in gutem Einklang: mit abnehmender Bodenfeuchtigkeit nimmt der Anteil herbstaktiver Arten mit Winterlarven zu.

3. Schlußbetrachtung

Die ökologische Nische, in der die Abundanz einer Carabidenart durch Umweltfaktoren langfristig einer Sollwert-Regulation unterliegt, ist räumlich und zeitlich strukturiert. Die räumliche Struktur ist durch die Bindung der Art an klimatisch und trophisch gekennzeichnete (pflanzensoziologisch charakterisierbare) Habitate gegeben. Die zeitliche Struktur der Nische betrifft die jahreszeitliche Fixierung des Individualzyklus und die tageszeitliche Festlegung von Ruhe und Aktivität. Erst durch Ausfüllen auch der zeitlichen Nische wird ein Habitat bewohnbar. Eine Realisation unterschiedlicher zeitlicher Bindungen kann ein- und derselben Art die Besiedlung verschiedenartig strukturierter Habitate erlauben. Dies hat die vorliegende Untersuchung in bezug auf die Tagesperiodik der Aktivität in einigen Fällen belegt. Die Muster der Tages- und Jahresperiodik sind nicht immer frei miteinander kombinierbar. Frühlingsbrüter in Strahlungshabitaten Mitteleuropas scheinen einem Selektionsdruck zu unterliegen, der Tagaktivität fördert.

V. Literatur

ANDERSEN, J. (1968): The effect of inundation and choice of hibernation sites of Coleoptera living on river banks. — Norsk entomol. Tidsskr. **15**, 115—133.

ASCHOFF, J. (1964): Die Tagesperiodik licht- und dunkelaktiver Tiere. — Rev. Suisse Zool. **81**, 525—558.

BARBER, H. S. (1931): Traps for cave-inhabiting insects. — J. Elish. Mitchell. Science Soc. **46**, 259—266.

DIJK, Th. S. van (1972): The Significance of the diversity in age composition of *Calathus melanocephalus* (Col. Carabidae) in space and time at Schiermonnikoog. — Oecologia (Berlin) **10**, 111—136.

GRAEBNER, P. (1930): Die Pflanzengesellschaften des Naturschutzgebietes „Heiliges Meer" bei Hopsten. — Abh. westf. Prov. Mus. Naturk. Münster (Westf.) **1**, 137—150.

GREENSLADE, P. J. M. (1963): Daily rhythmus of locomotory activity in some Carabidae (Coleoptera). — Entomol. exp. appl. **6**, 171—180.

GRÜM, L. (1962): Horizontal distribution of larvae and imagines of some species of Carabidae. — Ekologia Polska, Ser. A, **10** (4), 73—84.

—,— (1966): Diurnal activity rhythm of starved Carabidae. — Bull. Acad. Polon. Sci. Cl. II, **14**, 405—411.

HAECK, J. & H. C. A. REIMERINK (1972): Possibilities for hibernation of carabid beetles in Zuidelijk Flevoland. — Afd. Naturk., Tweede Reeks, **61** (3), 85—87.

HERTER, K. (1943): Die Beziehungen zwischen der Ökologie und der Thermotaxis der Tiere. — Biol. generalis (Wien) **17**, 243—309.

HEYDEMANN, B. (1956): Die Bedeutung der Formalinfallen für die zoologische Landesforschung. — Faun. Mitt. Norddeutschl. **6**, 19—24.

—,— (1962): Der Einfluß des Deichbaues an der Nordseeküste auf Larven und Imagines von Carabiden und Staphyliniden. — Ber. Wandervers. dt. Entomolog. **9**, 237—174.

HOLDHAUS, K. (1954): Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. — Innsbruck.

KIRCHNER, H. (1964): Tageszeitliche Aktivitätsperiodik bei Carabiden. — Z. vergl. Physiol. **48**, 385—399.

KREHAN, I. (1970): Die Steuerung der Jahresrhythmik und Diapause bei Larval- und Imagoüberwinterern der Gattung *Pterostichus* (Col. Carab.). — Oecologia (Berlin) **6**, 58—105.

LAMPRECHT, G. & F. WEBER (1972): Mitnahme, Frequenzdemultiplikation und Maskierung der Laufaktivität von *Carabus*-Arten (Coleoptera) durch Lichtzyklen. — J. Insect Physiol. **19**, 1579—1590.

LARSSON, S. G. (1939): Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden. — Etomol. Medd. **20**, 277—560.

LAUTERBACH, A. W. (1964): Verbreitungs- und aktivitätsbestimmende Faktoren bei Carabiden in sauerländischen Wäldern. — Abh. Landesmus. Naturk. Münster (Westf.) **26**, 1—103.

LEHMANN, H. (1965): Ökologische Untersuchungen über die Carabidenfauna des Rheinufers in der Umgebung von Köln. — Z. Morph. Ökol. Tiere **55**, 597—630.

LINDROTH, C. H. (1945, 1949): Die Fennoskandischen Carabidae. — Kungl. Vetensk. Vitterh. Samh. Handling., Ser. B 4; Nr. 1, Spezieller Teil, 1945, S. 1—709; Nr. 3, Allgemeiner Teil, 1949, S. 1—911.

MLETZKO, G. (1972): Ökologische Valenzen von Carabidenpopulationen im Fraxino-Ulmetum. — Beitr. Entomol. **22** (7/8), 471—485.

MURDOCH, W. W. (1967): Life history patterns of some British Carabidae (Coleoptera) and their ecological significance. — Oikos **18**, 25—32.

NEUDECKER, C. & H. U. THIELE (1974): Die jahreszeitliche Synchronisation der Gonadenreifung bei *Agonum assimile* PAYK. (Coleopt. Carab.) durch Temperatur und Photoperiode. — Oecologia (Berlin) **17**, 141—157.

NEUMANN, U. (1971): Die Sukzession der Bodenfauna (Carabidae [Coleoptera], Diplopoda u. Isopoda) in den forstlich rekultivierten Gebieten des Rheinischen Braunkohlenreviers. — Pedobiologia **11**, 193—226.

NOVAK, B. (1972): Saisondynamik der tageszeitlichen Aktivität bei Carabiden in einem Feldbiotop (Col. Carabidae). — Acta Uni. Pol. Ol. Fac. Rer. Nat. **39**, 59—97.

—,— (1973): Jahreszeitliche Dynamik der diurnalen Aktivität bei Carabiden in einem Waldbiotop (Col. Carabidae). — Acta Uni. Pol. Ol. Fac. Rer. Nat. **43**, 251—280.

PAARMANN, W. (1966): Vergleichende Untersuchungen über die Bindung zweier Carabidenarten (*P. angustatus* DFT. und *P. oblongopunctatus* F.) an ihre verschiedenen Lebensräume. — Z. wiss. Zool. **174** (1/2), 83—176.

PALMEN, E. (1945): Über Quartierwechsel und submerse Überwinterung einiger terrestrischer Uferkäfer. — Ann. entomol. fenn. **11**, 22—34.

—,— (1949): Felduntersuchungen und Experimente zur Kenntnis der Überwinterung einiger Uferarthropoden. — Ann. entomol. fenn. **14**, 169—179.

RUNGE, F. (1957): Die Flora des Naturschutzgebietes „Heiliges Meer" bei Hopsten und ihre Änderung in den letzten 60 Jahren. — Natur u. Heimat (Münster) **17**, 74—96.

—,— (1966): Schwankungen der Vegetation in nordwestdeutschen Moorkolken. — Ber. naturhist. Ges. Hannover **110**, 49—54.

—,— (1968): Ein Rundgang durch das Naturschutzgebiet Hl. Meer, Münster.

—,— (1969): Die Verlandungsvegetation in den Gewässern des Naturschutzgebietes „Heiliges Meer". — Naturk. Westf. **5**, 89—95.

—,— (1969): Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. — Verlag Aschendorff Münster. 3. Aufl.

SACHS, L. (1969): Statistische Auswertungsmethoden. — Springer. Berlin, Heidelberg, New York.

SCHILLER, W. (1973 a): Die diurnale Aktivitätsrhythmik der Bodenarthropoden in verschiedenen Pflanzengesellschaften (mit besonderer Berücksichtigung der Carabiden). — Staatsexamensarbeit Nr. 143 des Zoologischen Instituts Münster.

—,— (1973 b): Die Carabiden-Fauna des Naturschutzgebietes Hl. Meer, Kr. Tecklenburg. — Natur u. Heimat (Münster) **33**, 111—118.

SCHMIDT, G. (1954/55): Physiologische Untersuchungen zur Transpiration und zum Wassergehalt der Gattung *Carabus* (Ins. Coleopt.). — Zool. Jb. (Physiologie) **65**, 459—495.

—,— (1956): Untersuchungen über den Einfluß des Wasserhaushaltes und Stoffwechsels auf die Vorzugstemperatur der Insekten. — Biol. Zentralbl. **75**, 178—205.

—,— (1957): Die Bedeutung des Wasserhaushaltes für das ökologische Verhalten der Caraben. — Z. angew. Entomol. **40**, 390—399.

SCHROEDER, F.-G. (1956): Zur Vegetationsgeschichte des Hl. Meeres bei Hopsten (Westf.). — Abh. Landesmus. Naturk. Münster **18** (2), 30—38.

THIELE, H. U. (1964): Experimentelle Untersuchungen über die Ursachen der Biotopbindung bei Carabiden. — Z. Morph. Ökol. Tiere **53**, 387—452.

—,— (1967): Ein Beitrag zur experimentellen Analyse von Euryökie und Stenökie bei Carabiden. — Z. Morph. Ökol. Tiere **58**, 355—372.

—,— (1968): Was bindet Laufkäfer an ihre Lebensräume? — Naturwiss. Rundschau **21** (2), 57—65.

—,— (1969): Zusammenhänge zwischen Tagesrhythmik, Jahresrhythmik und Habitatbindung bei Carabiden. — Oecologie (Berlin)**3**, 227—229.

—,— (1971): Die Steuerung der Jahresthythmik von Carabiden durch exogene und endogene Faktoren. — Zool. Jb (Syst.) **98**, 341—371.

—,— & H. LEHMANN (1967): Analyse und Synthese im tierökologischen Experiment. — Z. Morph. Ökol. Tiere **58**, 373—380.

—,— & F. WEBER (1968): Tagesrhythmik und Aktivität bei Carabiden. — Oecologia (Berlin) **1**, 315—355.

WEBER, F. (1965 a): Zur Tagaktivität von *Carabus*-Arten. — Zool. Anz. **175**, 354—360.

—,— (1965 b): Vergleichende Untersuchungen über das Verhalten von *Carabus*-Arten in Luftfeuchtigkeitsgefällen. — Z. Morph. Ökol. Tiere **55**, 233—249.

—,— (1966): Zur tageszeitlichen Aktivitätsverteilung der *Carabus*-Arten. — Zool. Jb. (Physiologie) **72**, 136—156.

WILLIAMS, G. (1959): Seasonal und diurnal activity of Carabidae, with particulary reference to *Nebria*, *Notiophilus* and *Feronia*. — J. Animal Ecol. **28**, 309—330.

Anschriften der Verfasser: Werner Schiller, 4501 Wellendorf, Im Schlehdorn 1
Prof. Dr. Friedrich Weber, 44 Münster, Zoologisches Institut der Universität, Badestraße 9

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Abhandlungen aus dem Westfälischen Provinzial-Museum für Naturkunde

Jahr/Year: 1975

Band/Volume: 37_3_1975

Autor(en)/Author(s): Weber Friedrich, Schiller Werner

Artikel/Article: Die Zeitstruktur der ökologischen Nische der Carabiden Untersuchungen in Schatten- und Strahlungshabitaten des NSG "Heiliges Meer" bei Hopsten) 1-34