

Sukzessionsentwicklung in Buchenwäldern des Ruhr-tals (NRW) am Beispiel epigäischer Carabiden (Coleoptera: Carabidae)¹

Armin SCHREINER

¹ Mitteilung Nr. 453 des Labors zur Evaluierung und Bewertung natürlicher Ressourcen, Universität der Biowissenschaften, Warschau, Polen – SGGW.

Abstract: Succession development in beech forests of the Ruhr valley (North Rhine-Westphalia) using epigaeic carabids (Coleoptera: Carabidae) as model organisms. – Successional processes are an important element of forest ecosystems. Alterations over time occur, e.g., in productivity functions and related species composition. Using epigaeic ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as model organisms their mean individual biomasses (MIB) were analyzed in 14 North Rhine-Westphalian beech stands of increasing age (chronosequence: 1–166 years) over the vegetation periods 2009 and 2010. As an additional parameter, the dominance of large carabids (genus *Carabus*) was determined. In order to find out about possible causes for carabid-dominance variation, canonical correspondence analysis (CCA) was employed. In total, 10,333 carabid individuals (thereof 6,680 or 64.65 % *Carabus* individuals) were pitfall-trapped, which revealed a significant increase over forest age of MIB (2009: 156.88 mg–733.63 mg; 2010: 178.23 mg–722.70 mg) as well as *Carabus* dominance (2009: 12.23 %–91.29 %; 2010: 16.22 %–92.31 %). The increase followed a logistic growth function. Due to incomplete degradation of the stands (secondary succession after a history of forestry) there are high baseline values and an immediate onset of succession. The curves' gradients are steep and MIB as well as *Carabus* dominance reach high values in old stands. This may be explained by the good quality of loam soils in this part of North Rhine-Westphalia. As CCA disclosed, especially the litter thickness exerts enormous influence on carabid coenoses, even more than forest age (although both are strongly correlated). In conclusion, a logistic function was calculated that describes beech succession on rich soil and may help foresters to identify areas of disturbed succession more effectively. The underlying mathematical model regresses ecological field data and supplies information on, e.g., the initial degradation, the onset and speed of succession, and the carrying capacity of a certain geographical region.

1 Einleitung

Buchenwälder sind in Deutschland und in ganz Mitteleuropa häufig anzutreffen. In den meisten Fällen hat man es mit Wirtschaftswäldern zu tun, die sekundäre Sukzessionsprozesse durchlaufen. Dabei ändert sich nicht nur das äußere Erscheinungsbild der Wälder stark, sondern gleichermaßen die Produktivitätsfunktionen und Artenzusammensetzungen (SZYSZKO 1990, SCHWERK 2014a, 2014b).

Carabiden (Coleoptera: Carabidae) reagieren auf Veränderungen ihrer Umweltbedingungen in vielfältiger Weise, zum Beispiel hinsichtlich der vorkommenden Arten, ihrer Abundanzen und Aktivitätsmuster. Daher eignen sie sich gut als Bioindikatoren für pedobiologische Fragestellungen, den Zustand

der Wälder und nicht zuletzt seiner Sukzessionsstadien (MÜLLER-MOTZFELD 1989, SZYSZKO 1990, IRMLER 2003, RAINIO & NIEMELÄ 2003, MÜLLER-MOTZFELD 2004b, SCHWERK 2008, KOIVULA 2011, KOTZE et al. 2011).

Das Artenspektrum der Carabiden und sein Wandel im Laufe der Sukzession wurde bereits eingehend am Beispiel kommerziell genutzter Nadelwälder in vielen Teilen der nördlichen Hemisphäre untersucht (SZYSZKO 1990, KOIVULA & NIEMELÄ 2002, PHILLIPS et al. 2006, POHL et al. 2007, SCHWERK 2008, KOTZE et al. 2011). Auch liegen bereits erste Daten zu den hier vorgestellten Buchenstandorten vor (SCHREINER 2011). Die mittlere individuelle Biomasse (MIB) der Carabiden erwies sich als nützlicher

Parameter, da sie mit dem Voranschreiten der Sukzession positiv korreliert (SERRANO & GALLEG0 2004, CÁRDENAS & HIDALGO 2007, SCHWERK & SZYSZKO 2007, SCHWERK 2008, SCHWERK & SZYSZKO 2009, KOTZE et al. 2011, ŠERÍČ JELASKA et al. 2011), mit Ausnahmen bei extremen Umweltbedingungen, wie zum Beispiel hohen Niederschlagsmengen und Staunässe, was möglicherweise bedeutet, dass durch solche Ereignisse der Sukzessionsverlauf des gesamten Ökosystems verändert wird (KWIATKOWSKI 2011).

In der vorliegenden Studie wurden nordrhein-westfälische Buchenstandorte steigenden Alters im Hinblick auf Abundanz- und Größenverteilungsmuster der dort lebenden Carabiden mittels Berechnung der MIB, der Dominanz von Großcarabiden der Gattung *Carabus* sowie kanonischer Gradientenanalyse charakterisiert. So sollte eine einfache Möglichkeit geschaffen werden, unterschiedliche Waldökosysteme ökologisch zu beschreiben (beispielsweise ihre jeweilige initiale Degradation, Sukzessionsgeschwindigkeit und Klimaxkapazität) und miteinander zu vergleichen, um Vorhersagen zum Schutz zum Beispiel vor Schädlingsbefall zu optimieren (SZYSZKO 1990). Folgende Fragen sollten beantwortet werden: 1) Lässt sich der Sukzessionsverlauf an den Buchenstandorten mit einer logistischen Wachstumfunktion regressieren? 2) Welche Aussagen über das Ökosystem ließe die Regressionskurve zu? 3) Welche Parameter des Ökosystems (Streuschichtdicke, Bestandsalter, Flächengröße) korrelieren mit Veränderungen in der Artenzusammensetzung?

2 Material und Methoden

In den beiden Vegetationsperioden 2009 und 2010 wurden 14 Buchenstandorte unterschiedlichen Alters (Chronosequenz: 1–166 Jahre) im Ruhrtal (Nordrhein-Westfalen) carabidologisch untersucht (Tabelle 1). Weitere Einzelheiten zur Charakterisierung der Buchenstandorte sind SCHREINER (2011) zu entnehmen. Zur Bestimmung der Dicke der Laubstreu wurden jeweils im Mai, Juli und September 2009 und 2010 an jedem Standort (wenn möglich) 10 unabhängige Messungen an zufällig ausgewählten Stellen vorgenommen. Die Mittelwerte und Standardabweichungen wurden pro Standort und Jahr berechnet.

Carabiden (Coleoptera: Carabidae) wurden in Bodenfallen gefangen und bis zur Art bestimmt. Jeweils 3 Fallen pro Standort kamen analog der bei SCHREINER (2011) beschriebenen Methode zum Einsatz. Der Fang wurde vor der Bestimmung in handelsüblichem EtOH 70 % v/v gelagert.

Zur Bestimmung der individuellen Biomasse wurden entweder die artspezifischen Werte von SZYSZKO (1990) übernommen oder die Formel von SZYSZKO (1983) auf die artspezifischen Längenangaben von MÜLLER-MOTZFELD (2004a) angewandt.

Der Spearman-Rang-Korrelationstest (SACHS 1984) diente zur Untersuchung der Beziehungen zwischen der mittleren individuellen Biomasse (MIB) bzw. der Dominanz der Gattung *Carabus* und dem Bestandsalter. Hierzu wurde das Softwarepaket IBM SPSS 19.0 verwendet. Nicht-lineare Regressionsfunk-

Tab. 1: Buchenstandorte und Fangergebnisse für a) alle Carabiden sowie b) *Carabus spec.* (*Carabus*-Dominanz) über die Vegetationsperioden 2009 und 2010.

Standort	Alter 2009 (Jahre)	Fläche (ha)	Messtischblatt	a) Anzahl Carabiden 2009	b) davon <i>Carabus spec.</i> 2009 (%)	a) Anzahl Carabiden 2010	b) davon <i>Carabus spec.</i> 2010 (%)
1	1	0,5	4609/1	744	91 (12,23)	376	61 (16,22)
2	1	0,9	4609/1	129	91 (70,54)	206	83 (40,29)
3	3	0,5	4510/3	163	49 (30,06)	205	58 (28,29)
4	4	0,4	4609/1	139	56 (40,29)	42	18 (42,86)
5	13	1,6	4510/3	125	65 (52,00)	78	23 (29,49)
6*	20	0,8	4609/1	866	276 (31,87)	589	133 (22,58)
7	26	1,8	4609/1	352	307 (87,22)	292	260 (89,04)
8	28	0,6	4609/1	699	579 (82,83)	494	402 (81,38)
9**	52	2,2	4609/1	277	256 (92,42)	353	340 (96,32)
10	78	2,5	4609/1	477	344 (72,12)	373	330 (88,47)
11	146	1,0	4609/1	586	501 (85,49)	862	794 (92,11)
12	146	4,0	4609/1	442	375 (84,84)	476	439 (92,23)
13	152	3,5	4609/1	273	125 (45,79)	321	263 (81,93)
14	165	3,1	4609/1	264	241 (91,29)	130	120 (92,31)
Summe				5.536	3.356 (60,62)	4.797	3.324 (69,29)
2009 + 2010						10.333	6.680 (64,65)

* 2010 / ** 2009: Vandalismus

tionen für MIB und *Carabus*-Dominanz (basierend auf DRAPER & SMITH 1998, BRITTON 2005) wurden mit Hilfe des Solver-Programms unter Microsoft Excel berechnet.

Die Gradientenanalyse (Ordination) dient zum Erkennen von Veränderungsmustern der Fauna und ihrer ursächlichen Faktoren (TER BRAAK 1987, TER BRAAK & ŠMILAUER 2002); hier wurde das Softwarepaket CANOCO für Windows, Version 4.5, verwendet. Zunächst wurde mittels trendbereinigter Korrespondenzanalyse (detrended correspondence analysis, DCA) das geeignete statistische Modell ausgewählt (TER BRAAK & PRENTICE 1988), in diesem Fall die kanonische Korrespondenzanalyse (canonical correspondence analysis, CCA). Mit Hilfe der auf die Standorte und Artenzusammensetzung angewandten CCA wurde sodann der Einfluss der Dicke der Laubstreu (mm), des Bestandsalters (Jahre) sowie der Fläche (ha) auf die Varianz der Carabiden-dominanz ermittelt (Triplot). Allen Analysen lagen die folgenden Skalierungen zu Grunde: Inter-sample distances sowie Hill's scaling. Die Dominanzwerte wurden nicht transformiert, weder Standorte noch Arten wurden entfernt oder gewichtet.

Die Korrelation der drei per CCA untersuchten Standortfaktoren wurde mittels des Monte-Carlo-Permutationstests (ohne Einschränkungen, 1999 Permutationen) überprüft. Zuerst wurde jeder der Faktoren einzeln getestet und danach die automatische Vorwärtsselektion (reduziertes Modell) der Faktoren eingesetzt (TER BRAAK & ŠMILAUER 2002).

3 Ergebnisse

Insgesamt wurden 10.333 Carabiden in Bodenfallen gefangen, wovon 6.680 zur Gattung *Carabus* zählten (64,65 %); aufgrund beschädigter Fallen ist die Aussagekraft der Daten zweier Standorte eingeschränkt (Tabelle 1).

Die gefangenen Carabiden verteilten sich auf insgesamt 52 Arten. Zusätzlich zu den 42 bei SCHREINER (2011) aufgelisteten Arten fanden sich in 2010 *Cychnus caraboides*, *Clivina collaris*, *Pterostichus nigrita*, *Anchomenus dorsalis*, *Agonum muelleri*, *Synuchus vivalis*, *Anara communis* (nicht weiter det.), *Harpalus latus*, *Bradycellus harpalinus* sowie *Badister lacertosus*.

Sowohl die MIB (2009: 156,88 mg–733,63 mg; 2010: 178,23 mg–722,70 mg) als auch die *Carabus*-Dominanz (2009: 12,23 %–91,29 %; 2010: 16,22 %–92,31 %) stieg mit zunehmendem Waldalter signifikant an (Tabelle 2, Abbildungen 1 und 2). Die

Tab. 2: Mittlere individuelle Biomasse (MIB) der Carabiden der Buchenstandorte in 2009 und 2010.

Standort	Alter 2009 (Jahre)	MIB 2009 (mg)	MIB 2010 (mg)
1	1	156,88	178,23
2	1	512,40	283,02
3	3	265,18	242,03
4	4	402,37	372,83
5	13	428,34	241,12
6*	20	317,90	269,24
7	26	697,41	788,10
8	28	666,67	663,55
9**	52	708,53	776,67
10	78	622,06	721,09
11	146	654,30	683,01
12	146	700,24	737,95
13	152	426,19	648,13
14	165	733,63	722,70

* 2010 / ** 2009: Vandalismus

Tab. 3: Mittlere Dicke ± SD (mm) der Laubstreuauflage der Buchenstandorte in 2009 und 2010.

Standort	Alter 2009 (Jahre)	Mittlere Streudicke ± SD 2009 (mm)	Mittlere Streudicke ± SD 2010 (mm)
1	1	0	0
2	1	60,93 ± 17,86	35,07 ± 18,76
3	3	27,10 ± 10,86	1,93 ± 0,99
4	4	8,80 ± 4,04	22,00 ± 9,97
5	13	29,07 ± 15,98	51,63 ± 17,70
6*	20	2,80 ± 1,51	4,80 ± 3,83
7	26	35,80 ± 13,58	38,87 ± 10,35
8	28	25,53 ± 10,96	39,40 ± 14,80
9**	52	39,67 ± 10,85	48,97 ± 13,70
10	78	43,03 ± 15,12	51,97 ± 19,39
11	146	56,63 ± 12,99	63,77 ± 16,81
12	146	69,73 ± 15,21	73,93 ± 26,54
13	152	65,73 ± 21,34	69,48 ± 27,03
14	165	35,60 ± 14,64	43,93 ± 19,63

* 2010 / ** 2009: Vandalismus

Tab. 4: Monte-Carlo-Permutationstest der 3 Standortfaktoren Streuschichtdicke, Bestandsalter und Flächengröße, a) einzeln getestet (Varianz λ-1) und b) nach automatischer Vorwärtsselektion (reduziertes Modell, zusätzliche Varianz λ-A).

Standortfaktor	a)			b)		
	λ-1	F	p	λ-A	F	p
Streuschichtdicke	0,31	3,80	0,001	0,31	3,80	0,001
Alter	0,24	2,82	0,003	0,09	1,19	0,305
Fläche	0,21	2,48	0,008	0,04	0,41	0,919

sich ergebenden nicht-linearen Regressionskurven („liegende Parabeln“) folgen dabei in beiden Fällen mit hoher Wahrscheinlichkeit einer logistischen Wachstumsfunktion, die auf der folgenden

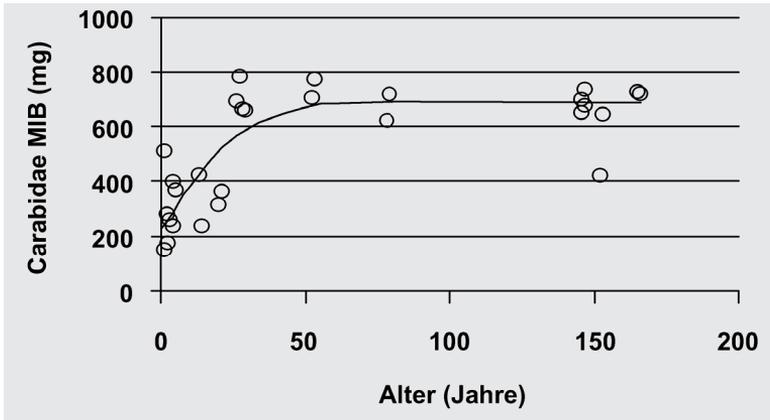


Abb. 1: Verhältnis zwischen Bestandsalter Buche und mittlerer individueller Biomasse (MIB) der Carabiden (mg) in 2009 plus 2010; $r = 0,715$; $p < 0,001$.

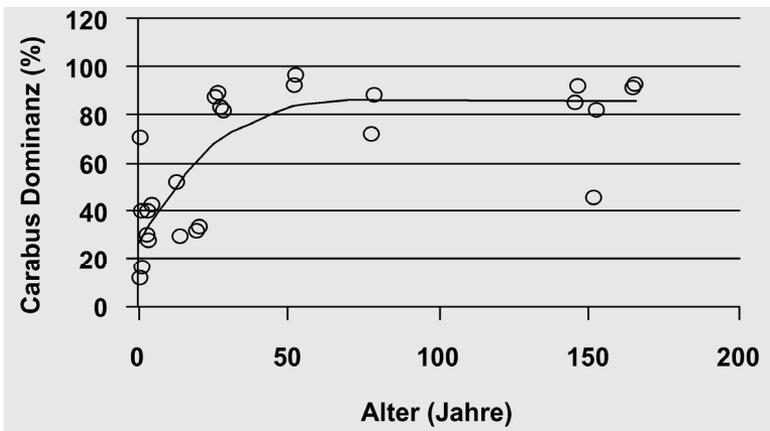


Abb. 2: Verhältnis zwischen Bestandsalter Buche und *Carabus*-Dominanz (%) in 2009 plus 2010; $r = 0,738$; $p < 0,001$.

Differentialgleichung beruht:

$$f'(t) = k \cdot f(t) \cdot (G - f(t)) \quad (\text{Gl. 1})$$

Die Lösung der Gleichung ergibt:

$$f(t) = G \cdot \frac{1}{1 + e^{-k \cdot G \cdot t} \left(\frac{G}{f(0)} - 1 \right)} \quad (\text{Gl. 2})$$

Hierbei steht G (mathematisch die Gesamtkapazität der Funktion) für die Klimaxkapazität (bzw. carrying capacity) des untersuchten Gebiets und k ist eine dimensionslose Konstante, die den Sukzessionsverlauf kennzeichnet. Konkret liegen die Zahlenwerte für G bei 687,9 mg (MIB) bzw. 85,7 % (*Carabus*-

Dominanz) und für k bei $1,242 \times 10^{-4}$ (MIB) bzw. $9,426 \times 10^{-4}$ (*Carabus*-Dominanz).

Beide Kurven weisen eine starke Steigung auf und beginnen bereits bei der Bestockung ($t = 0$) mit relativ hohen Werten. Weiterhin ist der Wendepunkt der Kurven bereits wenige Jahre nach $t = 0$ erreicht, was einem frühen Anstieg der MIB entspricht.

Tabelle 3 zeigt die Dicke der Laubstreuaufgabe der untersuchten Standorte.

Das Ergebnis der kanonischen Korrespondenzanalyse (CCA) zur Untersuchung des Einflusses von Streudicke, Bestandsalter sowie Fläche auf die Varianz der Carabidendominanz ist in Abbildung 3 dargestellt. An den Buchenstandorten erklärt die erste Ordinationsachse 13,0 % und die zweite Achse 3,7 % der gesamten Varianz. Insbesondere die Streudicke scheint einen sehr großen Einfluss auf die Zusammensetzung der Zönosen zu haben, der sogar den des Bestandsalters übertrifft (obgleich Streudicke und Bestandsalter stark korrelieren).

Entsprechend zeigen alle drei Standortfaktoren mittels des Monte-Carlo-Permutationstests

einzelnen getestet signifikante Ergebnisse, besonders deutlich die Streudicke, gefolgt von Alter und Fläche. Bei Verwendung automatischer Vorwärtsselektion sind Alter und Fläche nicht signifikant. Dies deutet darauf hin, dass die einzelnen Faktoren eine starke Korrelation aufweisen (Tabelle 4).

4 Diskussion

Buchenwälder entwickeln in Deutschland je nach Bodeneigenschaften ganz unterschiedliche Ausprägungen. Auf sauren Böden mit Moderhumus und eingeschränktem Streuabbau entstehen Wälder mit dicken Streuaufgaben, auf basischen Böden mit Mullhumus und schnellem Streuabbau ist die Streuaufgabe gering (SCHAEFER & SCHAUERMANN 1990). Nur im Typ der Buchenwälder auf Moderhumus entwi-

ckelt sich daher langfristig eine Streuakkumulation. An diesem Prozess sind ganz entscheidend Regenwürmer (Lumbricidae) beteiligt, die saure Bodenbedingungen nicht ertragen können (WOLTERS & SCHAEFER 1993). Nach VAHDER & IRMLER (2012) liegt die Grenze zwischen Streuakkumulation und ausgeglichener Streuabbau im Bereich von einem pH-Wert von ca. 3,5. Darunter findet mit absinkendem pH-Wert Streuakkumulation statt; darüber wird die jährlich anfallende Streu abgebaut. Für die vorliegende Untersuchung bedeutet dies, dass der Zusammenhang zwischen Alter der Wälder und Streudicke nur für Buchenwälder gilt, die auf Böden mit einem pH-Wert unter 3,5 liegen.

Während die erste Publikation zu diesen Buchenstandorten (SCHREINER 2011) lediglich Daten aus 2009 umfasst, finden sich hier nicht nur analoge Ergebnisse aus einem weiteren Untersuchungs-jahr (2010), sondern auch ergänzende Ordinationsanalysen. Die Gesamtanzahl der in 2010 gefangenen Carabiden ist ähnlich hoch wie in 2009, wobei die Anzahl der großen (Wald-typischen) *Carabus*-Arten im Laufe der Sukzession über die Chronosequenz abermals stark anstieg. Obwohl vereinzelte Fänge durch Vandalismus in der bevölkerungsreichen Untersuchungsregion beeinträchtigt waren, stimmt dieser Befund, ebenso wie der Anstieg der MIB der Tiere, mit den allermeisten Literaturangaben überein (zum Beispiel SZYSZKO 1983, MAGURA et al. 2002, RAINIO & NIEMELÄ 2003, SCHWERK & SZYSZKO 2007, SCHWERK 2008, KOIVULA 2011, ŠERIC JELASKA et al. 2011, SCHWERK 2014a, 2014b). Weil unter anderem die individuelle Körpergröße während der Larvalentwicklung durch pedobiologische Faktoren wie die Nährstoffverfügbarkeit direkt beeinflusst wird, wurden vorab entsprechende Längenmessungen durchgeführt, die die Vergleichbarkeit der unterschiedlich alten Standorte belegen (SCHREINER et al. 2011). Möglicherweise setzen also die Bedingungen, die über eine veränderte Artenzusammensetzung zu einer Zunahme der Carabiden-MIB führen, hauptsächlich beim adulten Tier an, zumindest auf

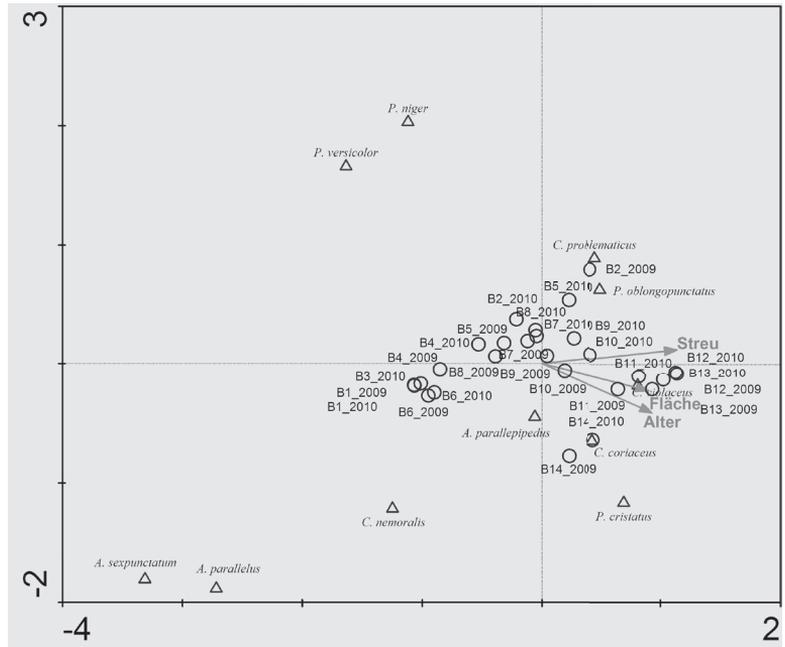


Abb. 3: Kanonische Korrespondenzanalyse (CCA): Einfluss der 3 Standortfaktoren Streuschichtdicke, Bestandsalter und Flächengröße auf die Varianz der Carabidendominanzen der jeweiligen Buchenstandorte (o) und Carabidenarten (Δ).

den reichhaltigen Lehmböden in diesem Teil Nordrhein-Westfalens.

In der vorliegenden Arbeit steht jedoch der Verlauf des MIB-Anstiegs im Vordergrund, der offenbar einer logistischen Wachstumsfunktion folgt, wie sie auch für viele andere biologische Systeme beschrieben ist (TURCHIN 2003).

Die zu Grunde liegenden MIB-Werte werden hier ohne Standardabweichungen angegeben, da diese bereits bei der Größenfluktuation innerhalb einzelner Arten nur schwer zu interpretieren sind (SCHREINER & SCHWERK 2011).

Die Funktionskurve weist eine starke Steigung auf und beginnt bereits bei der Bestockung ($t = 0$) mit relativ hohen Werten, was sich möglicherweise durch eine unvollständige Degradation der Standorte erklären lässt, auf denen bereits lange zuvor Forstwirtschaft betrieben wurde (Sekundärsukzession). Weiterhin ist der Wendepunkt der Kurve bereits wenige Jahre nach der aktuellen Bestockung ($t = 0$) erreicht, was einem frühen Einsetzen der Sukzession entspricht. Logistische MIB-Regressionsfunktionen erlauben die Ableitung ökologisch relevanter Sukzessionscharakteristika (Tabelle 5) und sind somit ein nützliches Werkzeug, um beispielsweise unterschiedliche geo-

Funktionseigenschaft	Entsprechender ökologischer Parameter	MIB	<i>Carabus</i> -Dominanz
Schnittpunkt mit der Y-Achse (MIB-Achse)	Initiale Degradation	240,0 mg	27,5 %
Steigung im Wendepunkt	Maximale Sukzessionsgeschwindigkeit	14,7 mg/Jahr	1,7 %/Jahr
X-Wert (t-Wert) des Wendepunktes	Dauer bis zur max. Geschwindigkeit	7,3 Jahre	9,3 Jahre
G-Wert der Funktion	Klimaxkapazität (Wald)	687,9 mg	85,7 %

Tab. 5: Eigenschaften von logistischen Regressionsfunktionen carabidologischer Freilanddaten aus Buchenwäldern (2009 plus 2010) sowie ihre ökologische Bedeutung.

graphische Regionen oder Waldarten miteinander zu vergleichen (SCHREINER & SCHWERK 2012). Als Fortführung eines früheren MIB-basierten Sukzessionsmodells (SCHWERK 2008) beschreibt das vorgestellte Modell primäre Sukzessionsverläufe (ausgehend von MIB = 0). Da wir es jedoch zumeist mit sekundärer Sukzession zu tun haben (Ausgangs-MIB > 0), beginnen die Kurven mathematisch bei negativen t-Werten und wir betrachten nur den positiven Teil ab $t = 0$. Es ist nicht auszuschließen, dass die wahre Situation zu Beginn einer Sekundärsukzession (je nach vorheriger Nutzung der Fläche) vom Modellverlauf abweicht, dieser (mutmaßlich geringe) Effekt wurde jedoch in der vorliegenden Untersuchung nicht erfasst.

Als Ersatzparameter eignet sich – zumindest in Habitaten, die auch Großcarabiden beherbergen – die *Carabus*-Dominanz, die hier Kurven ähnlich dem MIB-Verlauf erkennen ließ; die Betrachtung anderer Arthropodengruppen wie der Myriapoda als mögliche Sukzessionsbioindikatoren scheint weniger sinnvoll zu sein (SCHREINER et al. 2012).

Bezüglich der Ordinationsergebnisse deckt sich die deutliche Trennung der Bestandsaltersstufen entlang der ersten Ordinationsachse mit anderen Untersuchungen, in denen unter anderem ein starker Einfluss des Sukzessionsstadiums auf die Varianz der Carabidendominanz auf einer Bergehalde des Ruhrgebiets festgestellt wurde (SCHWERK et al. 2004). Im Gegensatz zur dortigen Situation wiesen die hier untersuchten Buchenstandorte die bereits erwähnte beträchtliche Streuschicht auf, die das Bestandsalter im Einfluss auf die Unterschiede der Carabidendominanz noch übertraf. Die Ergebnisse der Permutationstests deuten jedoch klar darauf hin, dass die beiden Faktoren korrelieren. Auch hier hat die Laubstreu den stärkeren Einfluss.

Auf die enorme Bedeutung der Laubstreu für Carabidenzönosen machten bereits KOIVULA et al. (1999) aufmerksam. Es ist davon auszugehen, dass

die Dicke der Streuschicht auch an der Entwicklung der Carabiden-MIB entscheidenden Anteil hat. Dies passt zwar zu der oben erwähnten Möglichkeit, dass die Parameter, die die Zunahme der Carabiden-MIB über die Zeit bedingen, hauptsächlich beim adulten Tier ansetzen könnten, widerspricht aber augenscheinlich den von VAHDER & IRMLER (2012) erhobenen Befunden zur reziproken Korrelation zwischen Streudicke und Lumbricidenbiomasse. Immerhin stellen Lumbriciden üblicherweise einen Teil der Diät von Großcarabiden. Wie die genauen Verhältnisse im Bereich der Streuschicht alter Buchenwälder sind bzw. warum sie die Ansiedlung größerer Laufkäfer möglicherweise begünstigen, wird in weiteren Untersuchungen zu klären sein.

5 Schlussfolgerung

Sukzessionsprozesse in nordrhein-westfälischen Buchenwäldern können mittels der Regression von Freilanddaten durch eine logistische Wachstumsfunktion beschrieben werden. Das entwickelte Modell liefert ökologisch relevante Informationen beispielsweise zur initialen Degradation, zu Sukzessionsbeginn und -geschwindigkeit sowie zur Klimaxkapazität einer bestimmten geographischen Region und kann somit zum Vergleich mit anderen Habitaten herangezogen werden. Auch können Gebiete mit gestörter Sukzession so noch effektiver identifiziert werden, was zum Forstbiotopschutz beiträgt.

Zusammenfassung

Sukzessionsprozesse sind ein wichtiger Bestandteil der Ökosysteme im Wald. Mit der Zeit zeigen sich beispielsweise Veränderungen der Produktivitätsfunktionen und der damit verbundenen Artenzusammensetzung. Epigäische Laufkäfer (Coleoptera: Carabidae) wurden als Modellorganismen genutzt. Analysiert wurden ihre mittleren individuellen Biomassen

(MIB) an 14 nordrhein-westfälischen Buchenstandorten zunehmenden Alters (Chronosequenz: 1–166 Jahre) über die Vegetationsperioden 2009 und 2010. Als zusätzlicher Parameter wurde die Dominanz der Großcarabiden (Gattung *Carabus*) bestimmt. Um etwas über die möglichen Ursachen der Varianz der Carabidendominanz zu erfahren, wurde die kanonische Korrespondenzanalyse (canonical correspondence analysis, CCA) angewandt. Insgesamt wurden 10.333 Carabiden (davon 6.680 Tiere der Gattung *Carabus* bzw. 64,65 %) in Bodenfallen gefangen, die mit zunehmendem Waldalter einen signifikanten Anstieg der MIB (2009: 156,88 mg–733,63 mg; 2010: 178,23 mg–722,70 mg) sowie der *Carabus*-Dominanz (2009: 12,23 %–91,29 %; 2010: 16,22 %–92,31 %) erkennen ließen. Der Anstieg folgte einer logistischen Wachstumsfunktion. Auf Grund unvollständiger Degradation der Standorte (sekundäre Sukzession nach langjähriger Forstnutzung) sind die Ausgangswerte hoch und die Sukzession beginnt umgehend. Die Kurven zeigen eine starke Steigung und sowohl MIB als auch *Carabus*-Dominanz erreichen in alten Beständen hohe Werte. Dies erklärt sich möglicherweise durch die gute Qualität der Lehmböden in diesem Teil Nordrhein-Westfalens. Die CCA-Ergebnisse weisen insbesondere der Streudicke einen sehr großen Einfluss auf Carabidenzönosen zu, der sogar den des Waldalters übertrifft (obgleich Beides stark korreliert). Schlussfolgernd wurde eine logistische Funktion berechnet, die Buchensukzession auf reichhaltigem Boden beschreibt und Förstern helfen kann, Gebiete mit gestörter Sukzession effektiver zu identifizieren. Das zu Grunde liegende mathematische Modell regressiert ökologische Freilanddaten und liefert beispielsweise Informationen zur initialen Degradation, zu Sukzessionsbeginn und -geschwindigkeit sowie zur Klimaxkapazität (carrying capacity) einer bestimmten geographischen Region.

Danksagung

Herzlicher Dank gilt dem Betreuer meiner Dissertation, Axel Schwerk (Warschau, Polen), sowie Christian „Frodo“ Weis (Witten, Deutschland) insbesondere für ihre Unterstützung bei der statistischen Auswertung bzw. der nicht-linearen Regression. Weiterhin danke ich beiden Gutachtern der Gesellschaft für Angewandte Carabidologie für die fachliche Beratung.

Literatur

- BRITTON, N. F. (2005): Essential Mathematical Biology (3. Aufl.). Springer-Verlag, London.
- CÁRDENAS, A. M. & J. M. HIDALGO (2007): Application of the mean individual biomass (MIB) of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) to assess the recovery process of the Guadiamar Green Corridor (southern Iberian peninsula). – *Biodivers. Conserv.* 16: 4131–4146.
- DRAPER, N. R. & H. SMITH (1998): Applied Regression Analysis (3. Aufl.). Wiley Interscience, New York.
- IRMLER, U. (2003): The spatial and temporal pattern of carabid beetles on arable fields in northern Germany (Schleswig-Holstein) and their value as ecological indicators. – *Agriculture Ecosys. Environ.* 98: 141–151.
- KOIVULA, M. & J. NIEMELÄ (2002): Boreal carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in managed spruce forests – a summary of Finnish case studies. – *Silva Fennica* 36: 423–436.
- KOIVULA, M., PUNTTILA, P., HAILA, Y. & J. NIEMELÄ (1999): Leaf litter and the small scale distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in the boreal forest. – *Ecography* 22: 424–435.
- KOTZE, D. J., BRANDMAYR, P., CASALE, A., DAUFFY-RICHARD, E., DEKONINCK, W., KOIVULA, M. J., LÖVEI, G. L., MOSSAKOWSKI, D., NOORDIJK, J., PAARMANN, W., PIZZOLOTTO, R., SASKA, P., SCHWERK, A., SERRANO, J., SZYSZKO, J., TABOADA, A., TURIN, H., VENN, S., VERMEULEN, R. & T. ZETTO (2011): Forty years of carabid beetle research in Europe – from taxonomy, biology, ecology and population studies to bioindication, habitat assessment and conservation. In: KOTZE, D. J., ASSMANN, T., NOORDIJK, J., TURIN, H. & R. VERMEULEN (Hrsg.): Carabid beetles as bioindicators: biogeographical, ecological and environmental studies. – *ZooKeys* 100: 55–148.
- KWIATKOWSKI, A. (2011): Assemblages of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in humid forest habitats of different stages of succession in the Puszcza Knyszynska Forest (northeastern Poland). In: KOTZE, D. J., ASSMANN, T., NOORDIJK, J., TURIN, H. & R. VERMEULEN (Hrsg.): Carabid beetles as bioindicators: biogeographical, ecological and environmental studies. – *ZooKeys* 100: 447–459.
- MAGURA, T., ELEK, Z. & B. TOTHMERESZ (2002): Impacts of non-native spruce reforestation on ground beetles. – *Eur. J. Soil Biol.* 38: 291–295.
- MÜLLER-MOTZFELD, G. (1989): Laufkäfer (Coleoptera: Carabidae) als pedobiologische Indikatoren. – *Pedobiologia* 33: 145–153.
- MÜLLER-MOTZFELD, G. (2004A): Bd. 2 Adephaga 1: Carabidae. In: FREUDE, H., HARDE, K.-W., LOHSE, G. A. & B. KLAUSNITZER (Hrsg.): Die Käfer Mitteleuropas (2. Aufl.): 521 S.; Spektrum-Verlag, Heidelberg, Berlin.
- MÜLLER-MOTZFELD, G. (2004B): Xerotherme Laufkäfer in Deutschland. Verbreitung und Gefährdung. – *Angewandte Carabidologie Suppl. III*: 27–44.
- PHILLIPS, I. D., COBB, T. P., SPENCE, J. R. & R. M. BRIGHAM (2006): Salvage logging, edge effects, and carabid beetles: connections to conservation and sustainable forest management. – *Environ. Entomol.* 35: 950–957.
- POHL, G. R., LANGOR, D. W. & J. R. SPENCE (2007): Rove beetles and ground beetles (Coleoptera: Staphylinidae, Carabidae) as indicators of harvest and regeneration practices in western Canadian foothills forests. – *Biological Conservation* 137: 294–307.

- RAINIO, J. & J. NIEMELÄ (2003): Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. – *Biodiversity and Conservation* 12: 487–506.
- SACHS, L. (1984): *Angewandte Statistik: Anwendung statistischer Methoden* (6. Aufl.): 552 S.; Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokio.
- SCHAEFER, M. & J. SCHAUERMANN (1990): The soil fauna of beech forests: comparison between a mull and a modern soil. – *Pedobiologia* 34: 299–314.
- SCHREINER, A. (2011): Large carabids (Coleoptera: Carabidae) prevail in ageing forests: Mean Individual Biomass and *Carabus* dominance as indicators of succession in North Rhine-Westphalian beech forests. – *Angewandte Carabidologie* 9: 51–55.
- SCHREINER, A., SCHREINER, W. & A. SCHWERK (2011): Western German beech and Douglas fir stands in forest succession research: Focus on *Carabus violaceus*. In: SZYSZKO, J., BODZENTA, M., DYMITYRSZYN, I. & A. JOJCZYK (Hrsg.): Opportunity for economic growth and biodiversity protection in rural areas – spatial management and forestry: 63–68; WULS-SGGW Press, Warschau.
- SCHREINER, A., DECKER, P., HANNIG, K. & A. SCHWERK (2012): Millipede and centipede (Myriapoda: Diplopoda, Chilopoda) assemblages in secondary succession: variance and abundance in Western German beech and coniferous forests as compared to fallow ground. – *Web Ecol.* 12: 9–17.
- SCHREINER, A. & A. SCHWERK (2011): Standard deviation of carabid size in Western German forest succession – a complex picture. – *Baltic J. Coleopterol.* 11: 25–31.
- SCHREINER, A. & A. SCHWERK (2012): Does the Mean Individual Biomass (MIB) of carabids as a bioindicator of forest succession follow a logistic function? – Examples from Western German beech and Polish Scots pine forests. – *Baltic J. Coleopterol.* 12: 57–64.
- SCHWERK, A. (2008): Model of the rate of succession of epigeic carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) on degraded areas: 71 S.; Instytut Badańczy Leśnictwa, Sękocin Stary.
- SCHWERK, A. (2014a): Changes in carabid beetle fauna (Coleoptera: Carabidae) along successional gradients in post-industrial areas in Central Poland. – *Eur. J. Entomol.* 111: 677–685.
- SCHWERK, A. (2014b): Sukzessionsmuster der Laufkäferfauna in Bergbaufolgelandschaften. – *Insecta.* 14: 109–115.
- SCHWERK, A., GEISS, O., ERFMANN, M. & M. ABS (2004): Multivariate analysis of a long-term study on carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) on a colliery spoil heap in the Ruhr Valley Area. – *Baltic J. Coleopterol.* 4: 13–22.
- SCHWERK, A. & J. SZYSZKO (2007): Mittlere Individuen Biomasse (MIB) von epigäischen Laufkäfern (Coleoptera: Carabidae) als Indikator für Sukzessionsstadien. – *Angewandte Carabidologie* 8: 69–72.
- SCHWERK, A. & J. SZYSZKO (2009): Distribution and spatial preferences of carabid species (Coleoptera: Carabidae) in a forest-field landscape in Poland. – *Baltic J. Coleopterol.* 9: 5–15.
- ŠERIĆ JELASKA, L., DUMBOVIĆ, V. & M. KUČINIĆ (2011): Carabid beetle diversity and mean individual biomass in beech forests of various ages. In: KOTZE, D. J., ASSMANN, T., NOORDIJK, J., TURIN, H. & R. VERMEULEN (Hrsg.): Carabid beetles as bioindicators: biogeographical, ecological and environmental studies. – *ZooKeys* 100: 393–405.
- SERRANO, J. & D. GALLEGO (2004): Evaluation of regeneration process and status of pine forests from Sierra Espuña (Murcia) by analysis of mean individual biomass in ground beetles. – *J. Anales de Biologia* 26: 191–211.
- SZYSZKO, J. (1983): Methods of macrofauna investigations. In: SZUJECKI, A., MAZUR, S., PERLIŃSKI, S. & J. SZYSZKO (Hrsg.): The process of forest soil macrofauna formation after afforestation of farmland: 10–16; Warsaw Agricultural University Press, Warschau.
- SZYSZKO, J. (1990): Planning of prophylaxis in threatened pine forest biocoenoses based on an analysis of the fauna of epigeic Carabidae: 96 S.; Warsaw Agricultural University Press, Warschau.
- TER BRAAK, C. J. F. (1987): CANOCO – A FORTRAN program for canonical community ordination by [partial][detrended][canonical] correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (Version 2.1). DLO-Agricultural Mathematics Group, Wageningen.
- TER BRAAK, C. J. F. & I. C. PRENTICE (1988): A theory of gradient analysis. *Advances Ecol. Res.* 18: 271–317.
- TER BRAAK, C. J. F. & P. ŠMILAUER (2002): CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (Version 4.5). Microcomputer Power, Ithaca.
- TURCHIN, P. (2003): *Complex population dynamics: a theoretical/empirical synthesis.* Princeton University Press, Princeton.
- VAHDER, S. & U. IRMLER (2012): Effect of pure and multi-species beech (*Fagus sylvatica*) stands on soil characteristics and earthworms in two northern German forests. – *Eur. J. Soil Biol.* 51: 45–50.
- WOLTERS, V. & M. SCHAEFER (1993): Effects of borrowing by the earthworm *Aporrectodea caliginosa* (Savigny) on beech litter decomposition in an agricultural and in a forest soil. – *Geoderma* 56: 627–632.

Manuskripteingang: 28.12.2014

Adresse des Verfassers

Dr. Armin Schreiner
 Warsaw University of Life Sciences
 Laboratory of Evaluation and Assessment of Natural Resources
 Nowoursynowska Street 166
 02-787 Warsaw, Poland
 Email: tapferes.schreinerlein@yahoo.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Angewandte Carabidologie](#)

Jahr/Year: 2016

Band/Volume: [11](#)

Autor(en)/Author(s): Schreiner Armin

Artikel/Article: [Sukzessionsentwicklung in Buchenwäldern des Ruhrtals \(NRW\) am Beispiel epigäischer Carabiden 13-20](#)