

# Laufkäfer in Wäldern Deutschlands

Gerd MÜLLER-MOTZFELD

**Abstract:** Ground beetles in the forests of Germany. - 116 species of ground beetles, whose preferred habitats are the woodland and forests of Germany, are presented. The links between the habitat patterns of ground beetles and the micro-climatic, edaphical and ecological particularities of forests are discussed. An analysis of the actual situation regarding species numbers is attached together with data on threatened species. The vertical distribution, the habitat preference and the chorology of all species is discussed. The list of ground beetles found in German forests include 11 endemic species occurring only in the higher mountains of Central Europe, and 25 species that are extremely rare or very rare in Germany. 45,7 % of the forest carabids are vulnerable, endangered, threatened or rare in Germany.

## 1 Einleitung

Ab wann bildet ein Baumbestand einen Wald, ab wann ist ein im Wald (Forst) lebender Käfer ein "Waldkäfer"? Eine aktuelle Checkliste der Laufkäfer Deutschlands (TRAUTNER & MÜLLER-MOTZFELD 1995) umfaßte 548 Arten und 6 Rassen. Wieviele dieser Arten nun wirklich "Waldarten" sind, also eine strenge Bindung an den Lebensraum Wald (Forst) aufweisen (stenöke/euryöke Waldtiere), hängt nicht nur von den Habitatansprüchen der betreffenden Laufkäfer ab, sondern ist eng mit der Definition des Standortkomplexes Wald verknüpft. In der Praxis ist es dem lokalen Untersucher noch relativ leicht möglich zu unterscheiden, ob eine Art:

- "typisch" für Wälder ist, aber auch im Offenland vorkommt,
- die Mehrzahl ihrer Fundnachweise in Wäldern hat (Waldstandorte bevorzugt),
- überhaupt nur in Wäldern angetroffen wird (exklusive Waldart).

Fraglich bleibt dann oft, ob Ufer in Wäldern, Kahlschläge oder Waldränder mit dazu gerechnet werden. Für eine das gesamte Territorium Deutschlands umfassende Liste wird solche Klassifizierung viel schwieriger, da sowohl die großklimatische Lage der einzelnen Vorkommen, als auch lokale Klimausprägungen zumindest quantitative Unterschiede in der Habitatpräferenz zwischen Wäldern und benachbarten Offenlandstrukturen erwarten lassen.

Insgesamt wurde die auf der GAC-Tagung (Bad

Herrenalb 1999) vorgestellte Artenliste (Tabelle 1) unverändert gelassen, die wenigen Korrekturvorschläge, die gemacht wurden, bezogen sich alle auf jene Arten, die gebietsweise durchaus typisch für Wälder sein können, in anderen Gebieten Deutschlands aber in der Mehrzahl der Fälle als "Offenland"-Arten eingestuft wurden (z.B. *Carabus granulatus*, *Bembidion guttula*, *Pterostichus anthracinus*, *Pt. diligens*, *Pt. strenuus*, *Pt. rbaeticus* u.a.). An dieser Stelle soll allen Kollegen gedankt werden, die durch Hinweise zur Fertigstellung der Tabelle beigetragen haben, dies waren insbesondere die Herren J. Trautner, K. Handke, S. Gürlich, W. Lorenz, T. Huk, H. Terlutter und V. Trost.

Eine erste "Waldlaufkäfer"-Liste mit einer sehr weit gefaßten Auswahl umfaßte 172 Arten (31,4%) der Laufkäferfauna Deutschlands. In die engere Wahl kamen dann 157 Arten (28,6%), hier war vor allem noch eine große Zahl ubiquitärer Arten enthalten. Die Einschränkung auf "echte Waldarten" (s. Tabelle 1) ergab dann 116 Arten (21,2%). Diese Arten wurden in Anlehnung an die Skalierungsvorschläge für die Bearbeiter der Roten Listen (MÜLLER-MOTZFELD & TRAUTNER 1995; TRAUTNER et al. 1997) hinsichtlich ihrer Bestandsentwicklung, ihres Gefährdungsgrades nach der Roten Liste der BRD, der besonderen Verantwortung Deutschlands für den Schutz dieser Arten und ihres Arealtyps charakterisiert. Eine Einschätzung der Präferenz für einen bestimmten Waldtyp erfolgte in Anlehnung an die Gliederung der Lebensraumtypen in TRAUTNER et al. (1997), dies wurde ergänzt durch eine Einstufung in vertikale Zonierungstypen (planar, collin, montan, hochmontan, subalpin).

**Tab. 1 (links und rechts):** Liste und Charakterisierung der Waldlaufkäfer Deutschlands.

A: arboricol, F: Feucht- u. Auenwälder, W: Wald (mesophil), T: Trockenwälder, G: Grenzart, U: Ubiquist, c: collin, m: montan, hm: hochmontan, sa: subalpin, bm: boreomontan, sh: sehr häufig, h: häufig, mh: mäßig häufig, s: selten, ss: sehr selten, es: extrem selten;

Kategorien der Roten Liste Deutschland (RLD): 0: verschollen/ausgestorben, 1: vom Aussterben bedroht, 2: stark gefährdet, R: selten (potentiell gefährdet), D: Datenlage unklar, V: Vorwarnliste, !: besondere Schutzverantwortung

Nr	Gattung	Art	Autor & Jahr	RLD	V	Best	Walddtyp	Verbreitung	
1	Cicindela	sylvatica	Linné, 1758	2		s	T	eurosib	
2	Cicindela	sylvicola	Dejean, 1822	V	!	mh	Tm	z-euro	G
3	Calosoma	inquisitor	(Linné, 1758)	3		mh	A	eurocauc	
4	Calosoma	sycophanta	(Linné, 1758)	2		ss	T	euro-z-sib	
5	Carabus	coriaceus	Linné, 1758			h	W	z-euro-pont	
6	Carabus	irregularis	Fabricius, 1792	V*		mh	Wm/hm	z-alp-carp	G
7	Carabus	violaceus	Linné, 1758			h	W	euro	
8	Carabus	purpurascens	Fabricius, 1787			mh	W	w-euro	G
9	Carabus	germari	Sturm, 1815	R		es	Wm/hm	alp-dinar	G
10	Carabus	intricatus	Linné, 1761	3		mh	W	z/s-euro	
11	Carabus	auronitens	Fabricius, 1792			h	Wc/hm	pyr-carp	G
12	Carabus	problematicus	Herbst, 1786			h	Wc/hm	nw/z-euro	
13	Carabus	granulatus	Linné, 1758			h	F	eurosib	
14	Carabus	convexus	Fabricius, 1775	3		mh	W	eurosib	
15	Carabus	nodulosus	Creutzer, 1799	1	!	ss	Fm	z-euro	
16	Carabus	arcensis	Herbst, 1784	V		h	W	eurosib	
17	Carabus	nemorialis	O.F. Müller, 1764			h	U	z-euro-w-sib	
18	Carabus	hortensis	Linné, 1758			h	W	n/z-euro	
19	Carabus	glabratus	Paykull, 1790			mh	W	euro	
20	Carabus	linnei	Panzer, 1810		!	s	Wm/sa	z/s-euro	G
21	Carabus	sylvestris	Panzer, 1796		!	s	Wm/sa	z/s-euro	G
22	Cychrus	angustatus	Hoppe & Hornschuch, 1825	R		es	Whm/sa	alp-dinar	G
23	Cychrus	caraboides	(Linné, 1758)			h	W	euro (n)	
24	Cychrus	attenuatus	(Fabricius, 1792)			mh	Wm	pyr-carp	G
25	Leistus	rufomarginatus	(Duftschmid, 1812)			mh	W	eurocauc	
26	Leistus	nitidus	(Duftschmid, 1812)			ss	Wm	w/z-euro	G
27	Leistus	piccus	Froelich, 1799			s	Wm	alp-carp	G
28	Nebria	brevicollis	(Fabricius, 1792)			sh	U	w-pal	
29	Notiophilus	rufipes	Curtis, 1829			mh	W	eurocauc	
30	Notiophilus	biguttatus	(Fabricius, 1779)			h	W	euro-w-sib	
31	Trechus	rubens	(Fabricius, 1792)	3		s	F	n/z-euro	
32	Trechus	montanellus	Gemminger & Harold, 1868	R	!	es	Wm	sudet-carp	G
33	Trechus	alpicola	Sturm, 1825	R	!	es	Whm	o-alp-boh	G
34	Trechus	pinkeri	Ganglbauer, 1892	R	!	es	Wsa	o-alp	G
35	Trechus	rotundipennis	(Duftschmid, 1812)	R	!	es	Whm	o-alp	G
36	Trechus	pilisensis	Csiki, 1918	V*	!	s	Wm	sudet-carp	G
37	Trechus	pulchellus	Putzeys, 1846	R	!	es	Wm/sa	sudet-carp	G
38	Tachyta	nana	(Gyllenhal, 1810)			h	Abm	eurosib	
39	Bembidion	dentellum	(Thunberg, 1787)			h	F	eurosib	
40	Bembidion	biguttatum	(Fabricius, 1779)			h	F	euro-z-sib	
41	Asaphidion	austriacum	Schweiger, 1975	2		s	F	z-euro (?)	
42	Asaphidion	curtum	(Heyden, 1870)			mh	F	z-euro (?)	
43	Patrobus	australis	J. Sahlberg, 1875	2	!	s	Fbm	n/z-euro	
44	Patrobus	atorrufus	(Stroem, 1768)			h	F	euro-w-sib	
45	Trichotichnus	laevicollis	(Duftschmid, 1812)			h	Wm	z-euro	G
46	Trichotichnus	nitens	(Heer, 1838)		!	h	Wm	z-euro (s)	G
47	Harpalus	xanthopus winkleri	Schauberger, 1923	D	?	T		eurosib	
48	Harpalus	progrediens	Schauberger, 1922	2	!	s	F	euro-w-sib	G
49	Harpalus	latus	(Linné, 1758)			h	W	eurosib	
50	Harpalus	luteicornis	(Duftschmid, 1812)	V		mh	W	z/o-euro	
51	Harpalus	laevipes	Zetterstedt, 1828	V		mh	W(L)	eurosib	
52	Harpalus	marginellus	Dejean, 1829	D	?	Tm		alp-carp	G
53	Bradycellus	sharpi	Joy, 1912	2	!	ss	W	nw-euro	G
54	Stomis	pumicatus	(Panzer, 1796)			h	W	eurocauc	
55	Pterostichus	unctulatus	(Duftschmid, 1812)			s	Wm/sa	alp-sudet-carp	G
56	Pterostichus	subsinuatus	(Dejean, 1828)	R	!	es	Wsa	z/o-alp	G
57	Pterostichus	pumilio	(Dejean, 1828)			mh	Wm	w/z-euro	G
58	Pterostichus	strenuus	(Panzer, 1797)			sh	F	eurosib	
59	Pterostichus	diligens	(Sturm, 1824)	V		h	F	eurosib	
60	Pterostichus	nigrita	(Paykull, 1790)			sh	F	eurosib	
61	Pterostichus	rhaeticus	Heer, 1838			h	F	eurosib (?)	
62	Pterostichus	anthracinus	(Illiger, 1798)			h	F	euro-w-sib	
63	Pterostichus	oblongopunctatus	(Fabricius, 1787)			sh	W	eurosib	
64	Pterostichus	quadrifoveolatus	Letzner, 1852	V		mh	W	euro-w-sib	

Auf den Lebensraum Wald konzentriert sich in Mitteleuropa die Vorstellung von schutzwürdiger Natur in besonderer Weise: Nischenreichtum, Stabilität, Langfristigkeit. Die Problemlage ist am besten dadurch zu charakterisieren, daß die landläufige Vorstellung vom Wald, sowohl den "Urwald" als auch den "Fichtenacker" einschließt. Ist diese als Wald zu charakterisierende Habitatgruppe auch wirklich der Lebensraum für jene raumbedeutsamen Laufkäferarten (MÜLLER-MOTZFELD et al. 1997), für deren Schutz Deutschland eine besondere Verantwortung trägt?

## 2 Was bindet Laufkäfer an den Lebensraum "Wald"

An erster Stelle sind hier auch für Wälder und Forsten die Bedingungen des sogenannten "Hygrothermischen Regimes der Bodenoberfläche" zu nennen (GHILAROV 1960), die den für Laufkäfer-Imagines typischen Faktorenkomplex aus Feuchte und Temperatur umschreiben, den "Hauptklimafaktoren" im Sinne von SCHEURIG et al. (1996). Hinzu kommen Verdunstungs- und Strahlungsschutz durch Bedeckung und Beschattung (LAUTERBACH 1964), der spezifische Raumwiderstand an der Bodenoberfläche (HEYDEMANN 1957) und die Strukturvielfalt in

Wäldern, die für das Aufsuchen geeigneter Orte für Überwinterung, Eiablage, Schutz vor Feinden etc. ein großes Angebot bereitstellen. Zur Bedeutung von Qualität, Dichte und Verteilung von Mikrostruktur-Elementen an der Bodenoberfläche liegen experimentelle Untersuchungen von MEISSNER (1998) vor. Auch spezielle Substratfaktoren des edaphischen Untergrundes (Kalk, Lehm; pH-Wert) spielen eine Rolle (MÜLLER-MOTZFELD 1989), bzw. beeinflussen im Zusammenhang mit feuchten mikroklimatischen Bedingungen die Gesamtartenzahl. So ist nach KNOPF (1962) die Artenzahl der Laufkäfer auf Muschelkalk-Standorten deutlich höher als auf Buntsandstein.

Diese Besonderheiten des Lebensraums führen im Komplex zu typischen Präferenz-Mustern bei Laufkäfern und zu einer speziellen Aktivitäts-Rhythmik, sowohl diurnal als auch saisonal (WEBER 1965a, THIELE & WEBER 1968, THIELE 1973, SCHILLER & WEBER 1975). Zu einzelnen Faktoren liegen eine ganze Reihe von Untersuchungen vor, die sowohl Versuche mit Klimaorgeln (WEBER 1965b, THIELE 1968, LAUTERBACH 1964) als auch vergleichende Freilandhebungen (LAUTERBACH 1964, THIELE 1964a, KOTH 1974, ROTH 1986, IRLMER 1995, SCHEURIG et al. 1996, BÜCKING 1998) umfassen.

So gibt es zwischen

Nr	Gattung	Art	Autor & Jahr	RLD	V	Best	Waldtyp	Verbreitung
65	Pterostichus	niger	(Schaller, 1783)			sh	U	eurosib
66	Pterostichus	madidus	(Fabricius, 1775)			mh	W	w-euro
67	Pterostichus	aethiops	(Panzer, 1797)			mh	Wm	euro
68	Pterostichus	burmeisteri	Heer, 1838		!	mh	Wm	z-euro
69	Pterostichus	transversalis	(Duftschmid, 1812)	1	!	es	Whm	o-alp
70	Pterostichus	selmanni roubali	Schauberger, 1927	1	!	es	Wm	pyr-alp-boh
71	Pterostichus	multipunctatus	(Dejean, 1828)		!	ss	Whm/sa	w/z-alp
72	Pterostichus	jurinei	(Panzer, 1805)	R		s	Whm/sa	z-alp-carp
73	Pterostichus	cristatus	(Dufour, 1820)			s	Wm	w-euro
74	Pterostichus	hagenbachii	(Sturm, 1824)	R	!	es	Wm	w-alp
75	Molops	elatus	(Fabricius, 1801)		!	mh	Wm	z-euro
76	Molops	piceus	(Panzer, 1793)			mh	Wc	z/so-euro
77	Molops	austriacus	Ganglbauer, 1889	R		es	Wm/hm	o-alp-balc
78	Abax	parallelepipedus	(Piller & Mitterpacher, 1783)			h	W	euro
79	Abax	parallelus	(Duftschmid, 1812)			mh	Wm	z-euro
80	Abax	ovalis	(Duftschmid, 1812)			mh	Wc/hm	z-euro
81	Abax	carinatus porcatus	(Duftschmid, 1812)	3	!	s	Wm	G z/so-euro
82	Synuchus	vivialis	(Illiger, 1798)			h	U	eurosib
83	Calathus	micropterus	(Duftschmid, 1812)	V*		mh	W	eurosib
84	Calathus	rotundicollis	Dejean, 1828			mh	W	atl-w-med
85	Agonum	afrum	(Duftschmid, 1812)			h	F	z-euro (?)
86	Agonum	duftschmidii	Schmidt, 1994	2		s	F	euro-w-sib
87	Agonum	fuliginosum	(Panzer, 1809)			h	F	eurosib
88	Sericoda	quadripunctata	(De Geer, 1774)	2		es	W	eurosib (o)
89	Platynus	scrobiculatus	(Fabricius, 1801)	1		es	Fhm	z/so-euro
90	Platynus	livens	(Gyllenhal, 1810)	3		s	F	europauc
91	Platynus	assimilis	(Paykull, 1790)			sh	F	eurosib
92	Platynus	krynickyi	(Sperk, 1835)	1		es	F	z-euro-w-sib
93	Oxypselaphus	obscurus	(Herbst, 1784)			h	F	euro-w-sib
94	Amara	brunnea	(Gyllenhal, 1810)			mh	W	eurosib
95	Licinus	hoffmannseggii	(Panzer, 1797)	3	!	ss	Wm/sa	z/so-euro
96	Licinus	depressus	(Paykull, 1790)	3		s	T (?)	euro-w-sib
97	Badister	lacertosus	Sturm, 1815			mh	F	eurosib
98	Badister	sodalis	(Duftschmid, 1812)			mh	W	euro-w-sib
99	Badister	dorsiger	(Duftschmid, 1812)	3		ss	F	euro-w-sib
100	Badister	dilatatus	Chaudoir, 1837	3		mh	F	eurosib
101	Badister	peltatus	(Panzer, 1797)	2		s	F	euro
102	Badister	collaris	Motschulsky, 1844	3		s	F (?)	euro (s)
103	Panagaeus	bipustulatus	(Fabricius, 1775)			mh	T	europauc
104	Lebia	chlorocephala	(Hoffmann et al., 1803)	V		mh	T	euro-z-sib
105	Lebia	cyancephala	(Linné, 1758)	1		es	Tm	euro-w-sib
106	Dromius	agilis	(Fabricius, 1787)			h	A	euro-z-sib
107	Dromius	angustus	Brullé, 1834		!	mh	A	w/z-euro
108	Dromius	quadraticollis	Morawitz, 1862	R		es	A	eurosib
109	Dromius	meridionalis	Dejean, 1825	R		es	A	w/z-euro
110	Dromius	schneideri	Crotch, 1871			s	A	euro-w-sib
111	Dromius	fenestratus	(Fabricius, 1794)			mh	A	euro
112	Dromius	quadrimaculatus	(Linné, 1758)			sh	A	europauc
113	Calodromius	spilotus	(Illiger, 1798)			sh	A	euro
114	Philorhizus	sigma	(P. Rossi, 1790)	V*		mh	F	eurosib
115	Syntomus	truncatellus	(Linné, 1761)			h	T	euro-z-sib
116	Aptinus	bombarda	(Illiger, 1800)	R		es	Wm	z/so-euro

Legende zu Tab. 1:

**Arealtypen (Verbreitung)**

eurosibirisch		europäisch		osteuropäisch	
europ.-sibirisch	25	europäisch	8	europ.-kaukasisch	7
europ.-zentralsibirisch	5	zentraleuropäisch	11	zentraleurop.-pontisch	1
europ.-westsibirisch	12	nord/zentraleuropäisch	3	zentral/osteuropäisch	1
zentraleurop.-westsibirisch	2	europäisch (nördl.)	1	zentral/südeuropäisch	7
westpaläarktisch	1	zentral/südeuropäisch	1		
<b>Summe</b>	<b>45</b>		<b>24</b>		<b>16</b>
<b>westeuropäisch</b>		<b>ostalpisch-carpatisch (E)</b>		<b>westalpisch-pyrenäisch</b>	
w-europäisch	3	ostalpisch	3	pyrenäisch-alpisch-bohemisch	1
west/zentraleuropäisch	4	ostalpisch-bohemisch	1	pyrenäisch-carpatisch	2
nord/westeuropäisch	1	ostalpisch-balcansisch	1	westalpisch	1
nordwest/zentraleuropäisch	1	zentral/ostalpisch	1	west/zentralalpisch	1
atlantisch/westmediterran	1	zentralalpisch-carpatisch	2		
		alpisch-dinarisch	2		
		alpisch-carpatisch	2		
		sudetisch-carpatisch	3		
		alpisch-sudet.-carpatisch	1		
<b>Summe</b>	<b>10</b>		<b>16</b>		<b>5</b>

Kahlschlägen (BROEN 1965), Waldrändern (THIELE 1973), Jungkulturen, Nadel- und Laubwaldstandorten (LAUTERBACH 1964) erhebliche Unterschiede in der Zusammensetzung der Laufkäferfauna. Entsprechende vergleichende Messungen von Witterungsfaktoren (Temperatur, Luftfeuchte, Niederschlag) im Tages- und Jahresgang (THIELE 1968, LAUTERBACH 1964) innerhalb der verschiedenen Forsten (Fichtenaltbestand, Schonungen, Eichen-Birken-Bestand; süd- und nordexponierte Hänge etc.) lassen die Ursachen für die Verteilungs-Unterschiede bei Laufkäfern erkennen. Wie LAUTERBACH (1964) zeigen konnte, orientieren sich Laufkäfer offenbar auch optisch an der Silhouette der Umgebung. Aus "Enclosure- und Telemetry-Experimenten" geht hervor, daß die Dispersalaktivität der einzelnen Individuen einer Art sehr verschieden sein kann und auch saisonal unterschiedlich verteilt ist (HOCKMANN et al. 1989, RIECKEN & RIES 1992).

Ein zusammenfassendes Schema der möglichen Wirkungen von Umweltgrößen auf die verschiedenen Semaphoronten eines Laufkäfer-Biozyklus, bezogen auf die speziellen Bedingungen an der Bodenoberfläche und im Oberboden, gibt MÜLLER-MOTZFELD (1989).

Zur klimatischen Situation in sauerländischen Wäldern stellte LAUTERBACH (1964) zusammenfassend fest, daß die Temperaturen im Höhengradienten im Jahresmittel um 0,6 °C pro 100 m abnehmen, während die Niederschläge um 70/80 mm pro 100 m zunehmen. Insgesamt ist das Ökoklima in Wäldern im Tages- und Jahresgang ausgeglichener als im Offenland, d.h. im Sommer ist es relativ kühler und feuchter, im Winter wärmer und geschützter (Wind!).

Die durchschnittliche Körpergröße einzelner Arten (*Pterostichus vulgaris*, *Pt. madidus*, *Abax ater*) nimmt mit zunehmender Höhenlage bereits in der montanen Stufe ab, andere Arten (z.B. *Agonum assimile*) zeigen erst im Vergleich zu höheren Gebirgslagen (hochmontan, subalpin) diesen Effekt (THIELE & KIRCHNER 1958). In enger Verbindung damit steht auch die höhenbedingte Veränderung der Habitatbindung bei Laufkäfern, für die BALKENOHL & GROSSESCHALLAU (1985) eine Reihe von Beispielen anführen: *Carabus problematicus*, *Pterostichus oblongopunctatus*, *Calathus micropterus*, *Carabus auronitens*, *Pterostichus aethiops* u.a. Diese großklimatisch bedingte Form sogenannten "Biotopwechsels", die auch beim

Vergleich zwischen den mehr ozeanisch geprägten Bereichen des norddeutschen Tieflands und dem stärker kontinentalen Mitteleuropa zu beobachten ist, unterstreicht die Bedeutung der Hauptfaktoren Temperatur/Feuchte für Laufkäfer. So unterscheiden sich die Wälder Nord- und Süddeutschlands faunistisch stärker als die Offenlandbereiche (TOPP 1982). Aus diesen Effekten erklärt sich auch ein Teil der Meinungsverschiedenheiten der Fachwelt bei der Einstufung einer Art als "Waldtier".

Der Anteil von nachtaktiven Arten ist bei Waldcarabiden (80%) gegenüber Freilandarten (55%) höher (THIELE 1973). Ähnlich ist auch der Anteil von Herbstentwicklern (Larvenüberwinterung) im Wald höher als im Offenland. Ein weiteres allgemeines ökofaunistisches Phänomen ist, daß die Aktivitäts-Artendichte der Laufkäfer in Wäldern in Relation zur Gesamtzahl der dort vorkommenden Arten ebenfalls sehr hoch ist (MÜLLER-MOTZFELD 1987). Die direkte Bindung an den Baum als Habitat ist dagegen bei Laufkäfern seltener, hier wären als Beispiele aus der einheimischen Fauna vor allem die Puppenräuber *Calosoma inquisitor* und *C. sycophanta* zu nennen, die Schmetterlingslarven bis in die Kronenschicht nachstellen. An und unter der Borke leben *Dromius*- und *Calodromius*-Arten, sowie *Tachyta nana*. Zum Klettern auf Bäumen befähigt sind aber auch andere Arten, so werden *Platynus assimilis*, *Nebria brevicollis* und auch *Carabus granulatus* häufiger auch in Höhen über 2 m an Bäumen (Astgabeln, anbrüchige Stellen, lose Borke u.a.) gefunden. Selbst Uferarten, wie *Agonum afrum* fingen sich an Leimringen an Obstbäumen zusammen mit *Platynus dorsalis* und *Bembidion femoratum*. Über Untersuchungen zum Kletterverhalten von Käfern an Mikrostrukturen der Krautschicht und den damit verbundenen Anpassungen berichtete MEISSNER (1998). Besondere Konzentrationsstellen für diverse Laufkäfer sind liegendes Totholz (größerer Mächtigkeit) und verrottende Baumstubben, hier finden sich *Pterostichus niger*, *Pt. oblongopunctatus*, *Carabus granulatus*, *C. hortensis* u.a. oft in Anzahl. Im rotfaulen Holz der Birken-Erlenbrüche überwintern z.B. *Platynus krynickii*, *Batenus livens* und *Trechus rubens*.

Daß Waldcarabiden nach den Tabellen von MOSSAKOWSKI & STIER (1983) zu den "Hochgeschwindigkeitsläufern" zählen, ist wohl ihrer meist bedeutenden Körpergröße geschuldet, doch selbst innerhalb der Gattung *Carabus* lag die

Durchschnittsgeschwindigkeit der Waldarten mit  $9,2 \pm 3,0$  cm pro Sekunde leicht über den Werten der beiden Offenlandarten *Carabus auratus* und *C. cancellatus* ( $8,2 \pm 1,1$ ).

Die generellen Schwierigkeiten bei der Übertragung der Ergebnisse aus Präferenzversuchen im Labor auf die Freiland-Situation verringerten ganz offenbar die Bemühungen um die weitere Präzisierung ökologischer Befunde in den letzten Jahren drastisch. Dafür konnten mit der Verbesserung der computertechnischen Möglichkeiten neue statistische Verfahren in die Ökofaunistik übertragen werden, mit deren Hilfe Habitatpräferenz-Gruppen über Cluster-Analysen (JONGMAN et al. 1987) oder über Ordinationsverfahren (z.B. Canonical Correspondence Analysis) für den spezifischen Anwendungsfall herausgearbeitet werden konnten (PLATEN 1992, IRMLER 1995). So gelang STEGNER (1999) mit Hilfe von Ordinationsverfahren die Differenzierung der Habitatsprüche der Laufkäfer von Bruch- und Naßwaldstandorten und damit ein Beitrag zur feineren Typisierung dieser Habitate. Daß die Habitatpräferenz nichts Konstantes ist, sondern im Sinne einer Konkurrenz-Meidungs-Strategie auch für phylogenetische Prozesse zu beachten ist, zeigte MOSSAKOWSKI (1980) am Beispiel des Subgenus *Chrysocarabus* in Mitteleuropa.

Eine generalisierende Darstellung der Habitatbindung von Laufkäfern (inclusive der "Waldarten") in Abhängigkeit von der naturräumlichen Gliederung Deutschlands (SSYMANK & HAUCK 1998) befindet sich unter Federführung der Gesellschaft für angewandte Carabidologie (GAC) in Vorbereitung.

### 3 Die zur Charakterisierung der Waldcarabiden genutzten Kriterien

Insgesamt werden in Tabelle 1 folgende Zusatzinformationen gegeben:

- der Gefährdungsgrad aus der Roten Liste der Laufkäfer Deutschlands (TRAUTNER et al. 1997),
- die Arten (!), für deren Schutz Deutschland eine besondere Verantwortung zukommt, z.B. Endemiten/Subendemiten, bzw. Arten mit hoher Raumbedeutsamkeit (MÜLLER-MOTZFELD et al. 1997),
- eine grobe Bestandseinschätzung (Kombinati-

on von Bestandsdichte und Verbreitung als "Häufigkeit"),

- der Typ der präferierten Waldformation, kombiniert mit einer Analyse zum Spektrum der vertikalen Verteilung (Höhenstufung),
- eine grobe Typisierung des Areals,
- die Angabe, ob es sich um eine Art handelt, die in Deutschland ihre natürliche Verbreitungsgrenze erreicht (Grenzart).

Während die ersten drei Kriterien einfach aus der Roten Liste entnommen werden konnten (TRAUTNER et al. 1997), liegen den Angaben zur Habitatpräferenz, zur Höhenstufung und zum Arealtyp eigene Recherchen zugrunde.

#### 3.1 Typisierung der Laufkäfer-Habitatsprüche

Grundlage für die Typisierung bildete die Gliederung der Lebensraumtypen für Laufkäfer (TRAUTNER et al. 1997). In dieser Liste werden zwei Großkategorien ausgewiesen: Feucht- und Naßwälder und "sonstige" Wälder. Zu den Feucht- und Naßwäldern rechnen: Sumpf- und Bruchwald, Weidengebüsche nasser Standorte, Vorwaldstadien in Mooren und Auwäldern. Alle übrigen Waldformationen werden in fünf feinere Untereinheiten gegliedert: Trockenwarmwälder und Gebüsch, sowie offenere historische Waldnutzungsformen; montane/subalpine Wälder; mesophile Fallaub- und Nadelwälder und Forsten; azidophile Laub- und Nadelwälder und Forsten; Vorwälder und offene Strukturen. Diese Gliederung wurde etwas vereinfacht und von der großen Zahl mehr oder weniger undifferenzierter Waldarten (W) die Gruppe der Arten von Feucht- und Auwäldern (F) und die trockenere Waldstandorte (T) präferierenden Arten abgetrennt. Hinzu kamen einige ubiquitäre Arten (U), die aber doch zu den Waldarten zu rechnen sind, wie *Carabus nemoralis*, *Nebria brevicollis*, *Pterostichus niger* und *Synuchus vitalis*, und arboricole Arten, die auch außerhalb geschlossener Wälder an einzelstehenden Bäumen zu finden sind.

Aus der Kombination mit dem vertikalen Verteilungsprofil ergibt sich dann z.B. die Beschränkung des Vorkommens auf subalpine oder hochmontane Waldstandorte (sa/hm) oder der Hinweis, daß es sich um boreomontane Arten handelt (bm). Der arktisch-alpine Verbreitungstyp wurde hier

definitiv ausgeschlossen, da er ja waldfreie Zonen voraussetzt. Dabei ist es durchaus nicht ungewöhnlich, daß subalpine Waldarten auch in die alpine Stufe eindringen (sog. "Biotopwechsel"), genauso wie Waldarten im ozeanischen Bereich der planaren Stufe auch im Offenland anzutreffen sind (z.B. *Nebria brevicollis*, *Carabus granulatus*). Eine wesentliche Grundlage für die Einstufung bildeten die zusammenfassenden Werke von BURMEISTER (1939), HORION (1941), LINDROTH (1945), CSIKI (1946), FREUDE (1976), KOCH (1989), MARGGI (1992), sowie zahlreiche Einzelpublikationen, die hier nicht alle aufgeführt werden sollen.

Die Verteilung der Arten auf die ausgewiesenen fünf Kategorien zeigt Abb. 1. Von 116 Arten gehören 63 (54,3%) zum "generalisierten Waldtyp" (mesophile Wälder); 29 (25%) zum Feuchtwaldtyp und jeweils 10 (8,6%) zum Trockenwaldtyp und zu den arboricolen Arten. Die Anzahl der hier genannten 4 (3,4%) ubiquitären Arten ist wenig aussagefähig, da eine größere Zahl weiterer ubiquitärer Arten noch hinzugefügt werden könnte. Auffallend ist, daß der prozentuale Anteil der seltenen Arten (es, ss, s) in den Trockenwäldern am höchsten ist und die arborikolen Arten einen ähnlich hohen Anteil von häufigen und sehr häufigen Arten aufweisen wie die Feuchtwälder (Abb.1).

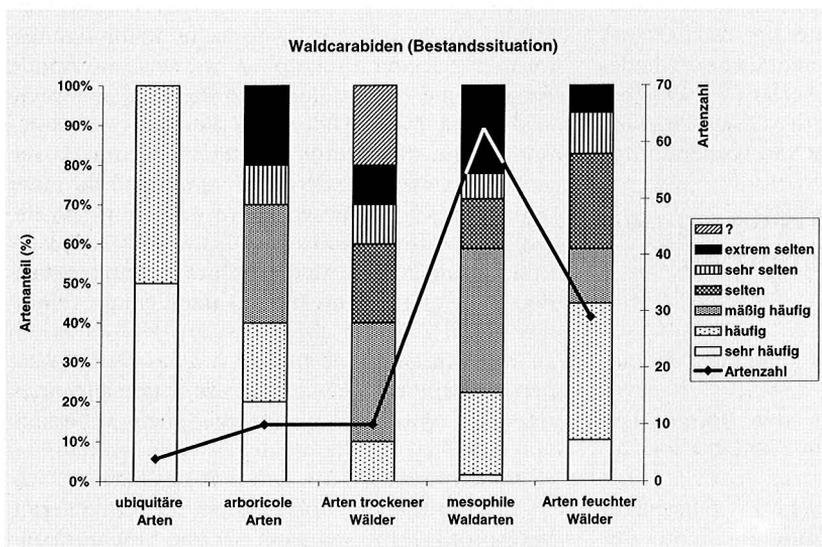


Abb. 1: Verteilung der Häufigkeitsklassen der Waldlaufkäfer Deutschlands auf die verschiedenen Waldpräferenztypen für trockene, mesophile (Standard) und feuchte Wälder; sowie bei den arborikalen und ubiquitären Arten.

### 3.2 Arealtypen der Waldlaufkäfer

Die hier ausgewiesenen Arealtypen beschreiben lediglich die aktuelle Verbreitung, sie enthalten keine phylogenetische oder paläontologisch/geologische Interpretation der Verbreitungsursachen (z.B. postglaziale Wiederbesiedlung aus einem Refugium heraus etc.), wie dies etwa durch die Verwendung des Begriffs "Faunenelement" (DE LATTIN 1967) induziert würde.

In Tabelle 1 werden 32 verschiedene Arealtypen für Waldlaufkäfer unterschieden, die zu 6 großen Klassen zusammengefaßt werden können (s. Abb. 2 bis 5). Grundlage der chorologischen Typisierung bildeten die Florenregionen/Florenprovinzen der zentral-europäischen Flora (MEUSEL et al. 1965, 1978, 1992), notwendige Abweichungen und Präzisierungen ergaben sich vor allem bei den Gebirgsarten. Basisdaten für die Verbreitung der einzelnen Laufkäferarten wurden den Arbeiten von BURMEISTER (1939), HORION (1941), CSIKI (1946), LINDROTH (1945), FREUDE (1976), TURIN et al. (1977), TURIN (1981), TRAUTNER & GEIGENMÜLLER (1987), FOREL & LEPLAT (1995), ZABALLOS & JEANNE (1994), BANGSHOLT (1983), HABERMAN (1968), KRYZHANOVSKIJ et al. (1995), HURKA (1996), MARGGI (1992), GUEORGUIEV & GUEORGUIEV (1995) sowie zahlreichen Einzelpublikationen entnommen.

Als Beispiel für den eurosibirischen Arealtyp (Abb. 2) können *Pterostichus oblongopunctatus* und *Carabus granulatus* genannt werden, *Patrobus atrorufus* ist dagegen nur bis Westsibirien bekannt (euro-west-sibirisch) und *Carabus nemoralis* noch enger (zentraleuropäisch-west-sibirisch) verbreitet. Ähnlich wie die eurosibirischen Arten sind auch die westpalaäarktischen Arten in ihrer Verbreitung nicht auf Europa beschränkt, sie überschreiten aber im Osten nicht die "Johannsen-Linie" und den sich anschließenden westlichen Teil der Reinig-Linie", die als Grenze zwischen West- und Ost-Palaäktis angesehen werden



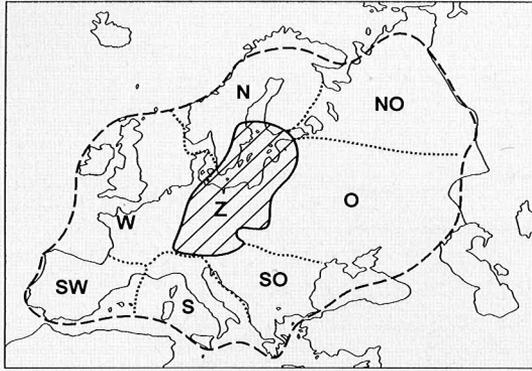


Abb. 3: Beispiele für Arealtypen zentraleuropäischer und europäischer Laufkäferarten.

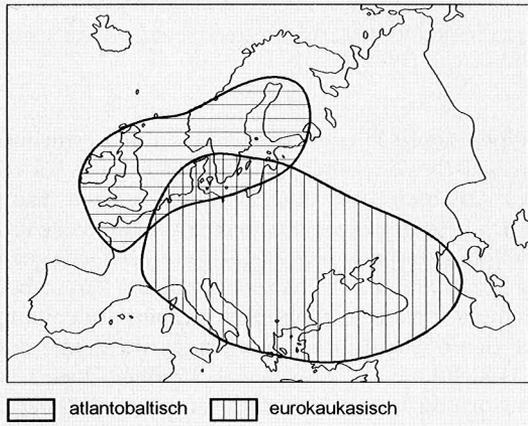


Abb. 4: Beispiele ozeanischer (atlantobaltisch) und kontinentaler (eurokaukasisch) Areale.

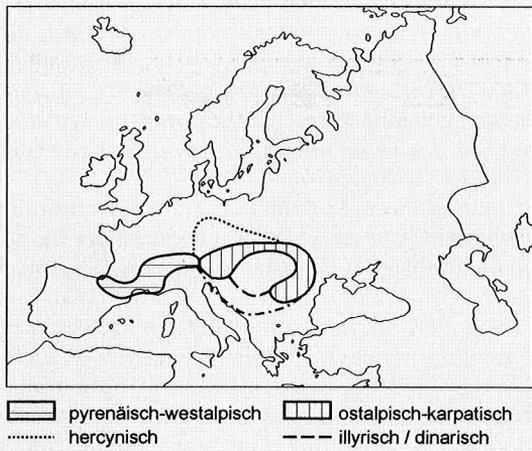


Abb. 5: Beispiele für die Areale pyrenäisch-westalpischer und ostalpinisch-karpatischer, -illyrischer und -hercynischer Arten.

Zum ostalpinischen Verbreitungstyp hinzuzurechnen wären ev. noch *Pterostichus selmanni* ssp. *roubali*, während die Art insgesamt von den Ostpyrenäen bis nach Böhmen (HURKA 1996) verbreitet ist. Aus den Zentral- und Westalpen sind nur zwei Arten in der Tabelle angeführt: *Pterostichus bagenbachii* und *P. multipunctatus*. Beide sind eigentlich keine echten Waldarten, nach MARGGI (1992) wird *P. bagenbachii* allenfalls an Waldrändern angetroffen und auch *P. multipunctatus* kommt nur selten in Wäldern vor.

Wie aus Abb. 6 ersichtlich ist, gehören 38% der Waldarten zum eurosibirischen und 21% zum europäischen Arealtyp. Die Arten mit mehr östlichen Verbreitungspunkten (osteuropäisch: 14%/ostalpinisch: 14%) stellen bedeutendere Anteile als die westlichen Arten (westalpinisch: 4%/westeuropäisch: 9%). Die ubiquitären Arten gehören alle zu den weiter verbreiteten (eurosibirischen oder westpaläarktischen) Arten (Abb. 7), auffallend ist weiterhin das Fehlen von Feuchtwaldarten mit westlichem Verbreitungstyp und bei den Gebirgsendemiten. Hochmontane und subalpine Arten erreichen ihren höchsten Anteil unter den ostalpinischen Arten, während bei dem (zentral-)europäischen Arealtyp die montanen Arten überwiegen; der Anteil der Grenzarten nimmt mit der Höhenstufe zu (Abb. 8).

Die Verbreitung einer Art ist als ein komplexer Ausdruck für eine über lange Zeiträume und über alle Umweltgrößen (Nischendimensionen) gemittelte Toleranz anzusehen. Dabei wird gerade an den Arealgrenzen die (limitierende) Wirkung einzelner Faktoren deutlich; so zeigt *Carabus irregularis* in Thüringen offenbar eine strenge Bindung an naturnahe Laubwälder auf Kalkuntergrund und bildet zwei getrennte Schwerpunktvorkommen in West- und in Südwestthüringen (HARTMANN 1998), eine ähnliche Abhängigkeit vom Kalk wird auch bei den norddeutschen Grenzvorkommen von *Carabus intricatus* vermutet. *Carabus linnei* und *C. sylvestris* zeigen dagegen in Thüringen eine strenge Bindung an Nadel- und Nadelmischwälder. *C. linnei* ist die weniger weit verbreitete Art, beide Arten haben ihren Verbreitungsschwerpunkt in der Höhenstufe oberhalb 500 m, wobei *Carabus sylvestris* auch in tieferen Lagen (300 m) angetroffen wird (HARTMANN 1998).

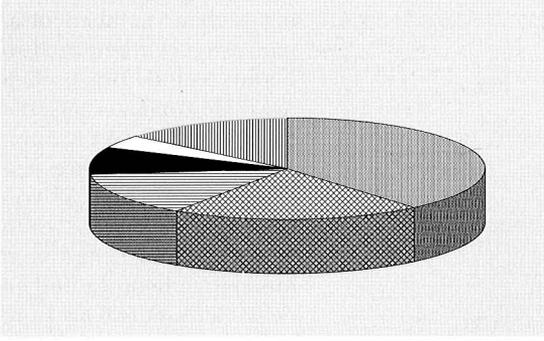


Abb. 6: Häufigkeitsverteilung der Arealtypenklassen der Waldläufkäfer Deutschlands.

### 3.3 Gefährdung

Die neue Rote Liste der Laufkäfer Deutschlands (TRAUTNER et al. 1997) beruht auf einer bundesweiten Analyse der Roten Listen und Checklisten der einzelnen Bundesländer. Eine Betrachtung der Waldarten (Abb. 9) zeigt, daß der Anteil gefährdeter Arten unter den "Standard"-Waldarten und den Feuchtwaldarten am höchsten ist, auch die Zahl der raumbedeutsamen Arten (MÜLLER-MOTZFELD et al. 1997), also jener Arten, für deren Schutz Deutschland eine besondere Verantwortung hat, ist hier am höchsten.

Zu den vom Aussterben bedrohten, höchsten Schutz bedürftigen Arten gehören *Carabus nodulosus*, *Pterostichus transversalis*, *Pt. selmanni roubali*, *Platynus scrobiculatus*, *Pl. krynickii* und *Lebia cyanocephala*. Doch die Arealanalyse zeigt, daß in deutschen Wäldern auch auf jene raumbedeutsamen Arten geachtet werden muß, deren Verbreitung auf Mitteleuropa (oder sogar nur auf einzelne Gebirge) beschränkt ist: Endemiten / Subendemiten / raumbedeutsame Arten (MÜLLER-MOTZFELD et al. 1997). Unter diesen

befinden sich Arten, denen bereits die Vorwarnstufe zuerkannt werden mußte, wie *Cicindela sylvicola* und *Trechus pilisensis*; aber auch Arten, die bisher nicht als gefährdet galten, wie *Carabus linnei*, *C. sylvestris*, *Trichotichnus nitens*, *Molops elatus*, *Pterostichus burmeisteri*, *Pt. multipunctatus* und *Dromius angustus*. *Carabus linnei* wurde in Thüringen (HARTMANN 1993) als "stark gefährdet" eingestuft, obwohl HARTMANN (1998) bezweifelt, daß die Art derzeit in Thüringen eine negative Bestandsentwicklung hat. Doch die Gesamtsituation der Art in Deutschland, wo außer den stabilen flächendeckenden Populationen in den Höhenlagen des Thüringer Waldes und des Zittauer Gebirges nur noch vereinzelte Vorkommen in Bayern und sehr fragliche (oft bereits erloschene) kleinere Vorkommen in den Nachbargebieten im Erzgebirge und im Harz bekannt geworden sind (HORION 1941), hat mit der Begründung der hohen Gesamtverantwortung Thüringens zu dieser "präventiven" Einordnung in eine hohe Gefährdungskategorie geführt.

Während sich das Vorkommen von *Carabus linnei* im Zittauer Gebirge direkt an das Hauptverbreitungsgebiet (Riesengebirge, Sudeten, Beskiden, Karpaten, Ost-Alpen) anschließt, liegen die Thüringer Vorkommen ziemlich isoliert, was auch aus evolutionsbiologischer Sicht zu beachten ist.

Von den 116 "Waldläufkäferarten" Deutsch-

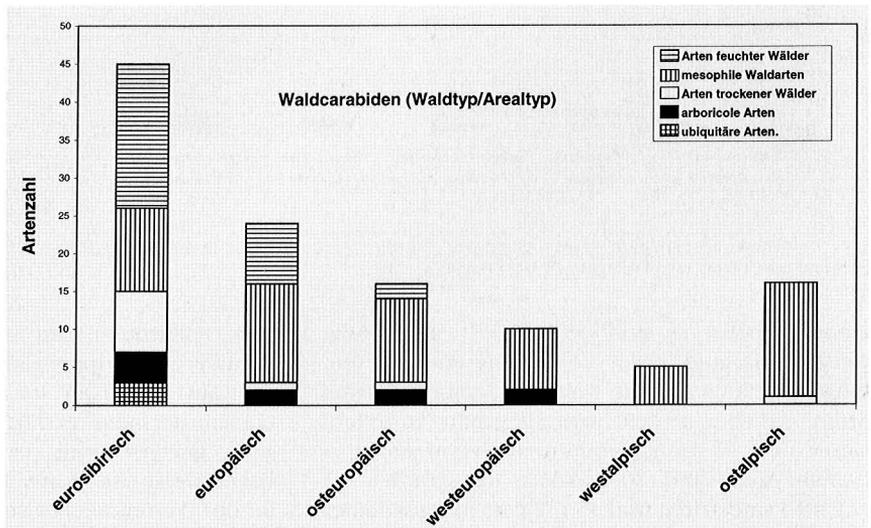


Abb. 7: Anteile der verschiedenen Habitatpräferenztypen der Waldläufkäfer Deutschlands bezogen auf die jeweilige Arealtypenklasse.

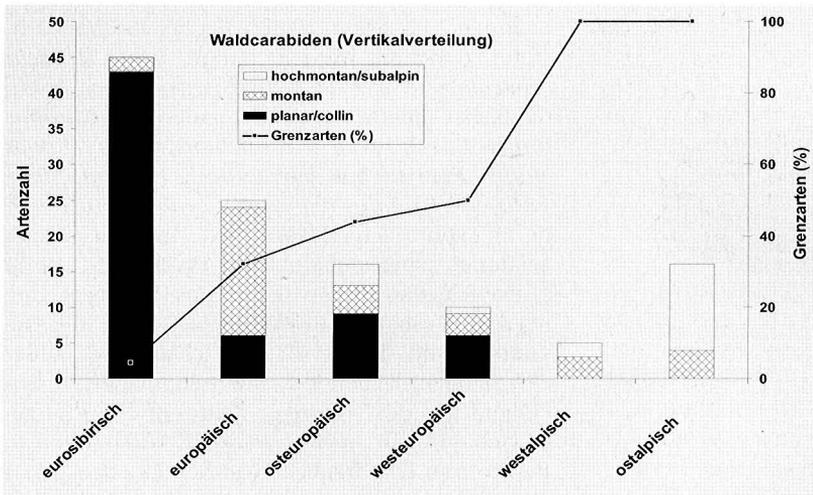


Abb. 8: Artenzahl der verschiedenen Arealtypenklassen deutscher Waldlaufkäfer mit den jeweiligen Anteilen der Klassen der Höhenstufung und dem %-Anteil der Grenzarten (Linie).

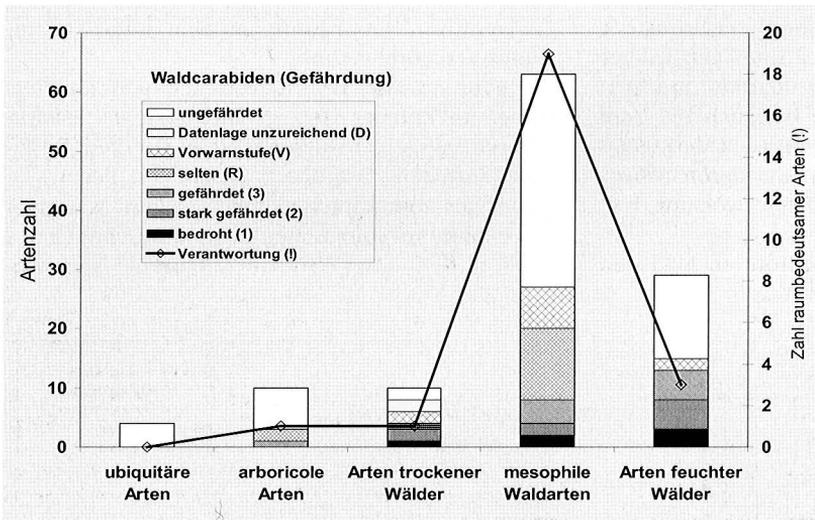


Abb. 9: Artenzahl der einzelnen "Waldpräferenztypen" mit dem Anteil der Gefährdungsgrade der Roten Liste und der Zahl der raumbedeutsamen Arten (Linie).

lands (Tabelle 1) sind 53 (45,7%) mit einem Gefährdungsgrad in der Roten Liste ausgewiesen, hinzu kommen sieben weitere raumbedeutsame Arten, die aber derzeit nicht als gefährdet gelten. Unter den 46 Laufkäferarten mit zentraleuropäischem Areal sind 20 (43,5%) ungefährdet, 11 (23,9%) sind selten und 15 (32,6%) in irgendeiner Weise gefährdet. Das bedeutet, daß die Zentraleuropäer insgesamt mit 56,5% noch stärker gefährdet sind als die Waldarten insgesamt, die

nen Gefährdungsgrad von 82% für diese "Habitatpräferenz-Gruppe", allerdings wurde hier die Auswahl der Arten sehr auf exklusive Elemente konzentriert, dies erklärt den hohen Gefährdungsgrad, der etwa mit dem der Gebirgsendemiten vergleichbar ist. Unterschiede liegen vor allem in der Verteilung zwischen extremer Seltenheit (im Sinne potentieller Gefährdung) und wirklicher durch drastischen Bestandsrückgang nachweisbarer Gefährdung; so liegt der Anteil der seltenen

o.g. sieben raumbedeutsamen Arten gehören auch alle zum zentraleuropäischen Arealtyp. Dramatisch ist die Situation bei den zentraleuropäischen Gebirgs-Endemiten (11 Arten), von diesen sind sieben Arten extrem selten, zwei vom Aussterben bedroht und eine weitere seltene Art steht in der Vorwarnliste, d.h. 91% sind extrem selten oder gefährdet, raumbedeutsam sind natürlich alle diese Arten.

An der generellen Situation würde sich auch durch die Ausgliederung jener Arten, wie *Pterostichus multipunctatus* und *Pt. hagenbachi*, deren Zugehörigkeit zum Lebensraum Wald sehr fraglich ist, nichts ändern, raumbedeutsam und schützenswert sind beide Arten auch außerhalb des Waldes.

Wie die Gefährdungssituation der Waldlaufkäfer in Deutschland zu gewichten ist, läßt sich erst durch den Vergleich mit anderen Habitatpräferenzgruppen ermitteln. Dazu liegen bisher kaum vergleichbare Werte vor, eine Teilanalyse der Küsten- und Salzlaufkäfer der deutschen Ostseeküste (MÜLLER-MOTZFELD & SUKAT 1996) ergab ein

Arten unter den Gebirgsendemiten bei 64%, bei den Salz- und Küstenarten bei nur 5% (MÜLLER-MOTZFELD & SUKAT 1996). Dies spricht für eine vergleichsweise höhere akute anthropogene Gefährdung der Küstenarten gegenüber den Waldarten.

#### 4 Zusammenfassung

Es wird eine Liste von 116 Laufkäferarten Deutschlands vorgestellt, die +/- Waldstandorte präferieren, bzw. eng an diese gebunden sind. Der Frage nach den Ursachen der Habitatbindung für Waldlaufkäfer wird anhand der Literatur über mikroklimatische, edaphische und andere ökologische Besonderheiten des Standortes Wald nachgegangen.

Eine Analyse der aktuellen Bestandssituation und des Gefährdungsgrades der aufgelisteten Laufkäferarten wird gekoppelt mit Angaben zur Höhenstufung, Habitatpräferenz und chorologischen Angaben.

Unter den Waldlaufkäfern Deutschlands gibt es 11 zentraleuropäische Gebirgsendemiten und 25 in ganz Deutschland extrem seltene oder sehr seltene Arten. Der Anteil der in irgendeiner Weise gefährdeten Arten (45,7%) ist bei Waldlaufkäfern vergleichsweise niedrig. Doch dass es sich beim Wald (Forst) um langfristig stabile Lebensräume handelt und Wälder seit Jahrzehnten Ziel von Schutzbemühungen waren und sind, läßt diese Zahlen in einem weniger günstigen Licht erscheinen.

#### Literatur

- BALKENOHL, M. & GROSSESCHALLAU, H. (1985): Höhenbedingte Veränderung der Habitatbindung bei Carabiden. - Mitt. Dtsch. Ges. allg. angew. Ent. 4: 219-222.
- BANGSHOLT, F. (1983): Sandspringernes og løbebillernes udbredelse og forekomst i Danmark ca. 1830 – 1981. - Dansk Faunistisk Bibliotek Bo 4: 1-271.
- BROEN, B. von (1965): Vergleichende Untersuchungen über die Laufkäferbesiedlung (Coleoptera, Carabidae) einiger norddeutscher Waldbestände und angrenzender Kahlschlagflächen. - Dtsch. Ent. Z., N. F. 12, H. I/II: 67-82.
- BÜCKING, W. (Koordinator) (1998): Faunistische Untersuchungen in Bannwäldern - Holzbewohnende Käfer, Laufkäfer, Vögel. - Mitt. Forstl. Versuchs- u. Forsch. Anst. Baden-Württemberg Heft 203: 1-271
- BURMEISTER, F. (1939): Biologie, Ökologie und Verbreitung der europäischen Käfer. 1. Carabidae. - Krefeld, 307 S.
- CSIKI, E. (1946): Die Käferfauna des Karpatenbeckens. 1. Bd. Carabidea. - Budapest, 798 S.
- DE LATTIN, G. (1967): Grundriß der Zoogeographie. - Fischer-Verlag Jena, 502 S.
- FOREL, J. & LEPLAT, J. (1995): Les Carabes de France. Tom I, Tom II. - Sciences Nat., Venette, 320 S.
- FREUDE, H. (1976): 1. Familie Carabidae in FREUDE/HARDE/LOHSE: Die Käfer Mitteleuropas. Bd. 2 - Krefeld, 302 S.
- GHLAROV, M. S. (1960): Die Veränderungen der Steppenbodenfauna unter dem Einfluß der künstlichen Bewaldung. - Konf. über wiss. Probl. des Pflanzenschutzes, Budapest: 229-239.
- GUEORGUIEV, V. B. & GUEORGUIEV, B. V. (1995): Catalogue of the ground-beetles of Bulgaria (Coleoptera: Carabidae). - Pensoft-Publishers, Sofia/Moscow, 279 S.
- HABERMAN, H. (1968): Eesti jooksiklased (Col., Carab.). - Kirgatus "Valgus" Tallinn, 598 S.
- HARTMANN, M. (1993): Rote Liste der Laufkäfer (Col. Carab.) Thüringens. In: Rote Liste ausgewählter Pflanzen- und Tierartengruppen sowie Pflanzengesellschaften des Landes Thüringen. - Naturschutz-report 5, Jena: 78-86.
- HARTMANN, M. (1998): Die Verbreitung von *Carabus irregularis* F., *C. linnei* Panzer und *C. sylvestris* Panzer in Thüringen (Coleoptera, Carabidae). - Thür. Faun. Abhandlungen V: 147-152.
- HARTMANN, M. (1998): 30. Gattung Asaphidion. In: LUCHT & KLAUSNITZER (1998): 43-44.
- HEYDEMANN, B. (1957): Die Biotopstruktur als Raumwiderstand und Rauffülle für die Tierwelt. - Verh. Dtsch. Zool. Ges. Hamburg (1956) 50: 332-347.
- HOCKMANN, P.; SCHLOMBERG, H. W. & WEBER, F. (1989): Bewegungsmuster und Orientierung des Laufkäfers *Carabus auronitens* in einem westfälischen Eichen-Hainbuchen-Wald (Radarbeobachtungen und Rückfangexperimente). - Abh. Westf. Museum f. Naturkunde 51, H. 1: 71 S.
- HORION, A. (1941): Faunistik der deutschen Käfer I. (Caraboidea). - Krefeld, 463 S.
- HURKA, K. (1996): Carabidae of the Czech and Slovak Republics. - Kabourek Verl. Zlin, 565 S.
- IRMLER, U. (1995): Die Stellung der Bodenfauna im Stoffhaushalt schleswig-holsteinischer Wälder. - Faun.-Ökol. Mitt. Suppl. 18: 1-200.
- JONGMAN, R. H. G.; TER BRAAK, C. J. F.; TONGEREN, O. F. R. (Eds.) (1987): Data analysis in community and landscape ecology, Wageningen, 299 S.
- KNOPE, H. E. (1962): Vergleichende ökologische Untersuchungen an Coleopteren aus Bodenoberflächenfängen in Waldstandorten auf verschiedenem Grundgestein. - Z. ang. Ent. 49, H. 4: 353-362.
- KOCH, K. (1989): Die Käfer Mitteleuropas - Ökologie Bd. 1. - Goecke & Evers-Verl. Krefeld, 440 S.
- KOTH, W. (1974): Vergesellschaftungen von Carabiden (Coleoptera, Insecta) bodennasser Habitate des Arnstberger Waldes verglichen mit Hilfe der Renkonen-Zahl. - Abh. Landesmus. Naturk. Münster/Westf. 36, H. 3, 1-43.
- KRYZHANOVSKIJ, O. L.; BELOUSOV, I. A.; KABAK, I. I.; KATAEV, B. M.; MAKAROV, K. V. & SHILENKOV, V. G. (1995): A checklist of the ground-beetles of Russia and Adjacent Lands (Insecta, Coleoptera, Carabidae). - Pensoft Publ. Sofia/ Moskow, -Ser. Faunistica No. 3: 271 S.
- LAUTERBACH, A.-W. (1964): Verbreitungs- und aktivitätsbestimmende Faktoren bei Carabiden in sauerländischen Wäldern. - Abh. Landesmus. Naturk. Münster/Westf. 26, H. 4: 3-103.
- LINDROTH, C. H. (1945 u. 1949): Die fennoskandischen Carabiden

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Angewandte Carabidologie](#)

Jahr/Year: 2001

Band/Volume: [Supp\\_2](#)

Autor(en)/Author(s): Müller-Motzfeld Gerd

Artikel/Article: [Laufkäfer in Wäldern Deutschlands 9-20](#)