©Gesellschaft für Angewandte Carabidologie e.V. download www.laufkaefer.de

# Die Entwicklung der Carabidengemeinschaften während der Sukzession von Heide zu Wald

**Ulrich IRMLER**

**Abstract:** The development of Carabid beetle communities during the succession from heathland to forest - In 1991 and 1992 the ground beetle fauna of four heath areas and one forest area were investigated using pitfall traps. Within the different areas were plots characterised by differential timing of vegetation removal. In total, areas representing the original forest stand and sandy sites cleared 1, 3, 5, 9, 15, 30, 50, and 150 years ago were investigated. Four successional assemblages were differentiated and the main successional occurrences were calculated for abundant species. A general trend of decreasing species richness and diversity was observed from sandy plots to forest habitats. Species turnover was highest during the change from sandy plots to heath and from the pre-forest stage to forest stage.

## 1 Einleitung

Heiden entstanden in Norddeutschland auf armen, sandigen Böden zumeist unter dem Einfluß extrem devastierender menschlicher Nutzung, die heute in dieser Form nicht mehr durchgeführt wird. In Schleswig-Holstein waren noch vor 150 Jahren 17 % der Landesfläche mit Heiden bedeckt, von denen heute nur noch 0,2 % übrig sind (HEYDEMANN 1997). Zusätzlich handelt es sich um kleine Flächen, die sich vielfach bereits in einem degenerierten Zustand befinden. Wurden im 19. Jahrhundert viele Heidegebiete aufgeforstet, stehen heute Heiden zwar unter Naturschutz, leiden aber aufgrund der starken Stickstoffimmisson unter zunehmender Eutrophierung und können nur unter großen Mühen und mit hohem Kostenaufwand als Heiden erhalten werden.

Die Sukzession der Sandheiden geht von offenen Sandflächen aus, die nach dem Entfernen der Vegetation und des Oberbodens, z.B. durch Plaggen oder Brennen entstanden. Sie verläuft über die Entwicklung von grasarmen *Calluna*-Beständen mit moos- und flechtenreichem Unterwuchs zur Drahtschmielen-Vegetation (*Avenella flexuosa*), in der noch teilweise *Calluna*-Relikte bestehen können. Die Heide (*Calluna vulgaris*) überaltert natürlicherweise nach einem Zeitraum von ca. 15 bis 20 Jahren. Der Bestand bricht dann zusammen, wenn nicht durch Brand, Beweidung oder Plaggen ein frühes Sukzessionsstadium wiederhergestellt wird. Die weitere Sukzession führt zu offenen Birken-Grasheiden oder Birkenwäldern und endet in der typischen Klimaxvegetation auf sandigen Böden Norddeutschlands, dem Eichen-Birken- oder Eichen-Buchenwald (DOLMAN & SUTHERLAND 1992, MARRS & BRITTON 2000). Die einzelnen Stadien der Sukzession werden als Pionierphase (bis zum 3. oder 6. Jahr), Aufbauphase (bis zum 15. Jahr), Reifephase (bis zum 20. oder 25. Jahr) und als Degenerationsphase (bis zum 33. Jahr) bezeichnet (GIMINGHAM 1972, GIMINGHAM et al. 1979).

In der vorliegenden Arbeit wird diese Sukzession anhand der Änderungen in der Laufkäfergemeinschaft untersucht, wobei eine Beschränkung auf die binnenländischen Heiden erfolgte, da sie sich deutlich von den Heiden der Nordseeinseln unterscheiden (IRMLER et al. 1994). Folgende Fragen sollen hierbei untersucht werden: 1) Welche Carabidengemeinschaften treten auf, 2) wie lange dauern die einzelnen Sukzessionsstadien, 3) in welchen Zeiträumen siedeln die einzelnen Arten, 4) wann treten deutliche Artenwechsel auf und wie verändert sich die Diversität während der Sukzession?

## 2 Standorte und Methoden

Es wurden insgesamt 5 Gebiete untersucht, in denen teilweise mehrere Sukzessionsstadien vorhanden waren (Abb. 1). Dieses waren die Naturschutzgebiete Süderlügumer Binnendünen, Lütjenholmer Sandberge, Heide bei Sorgwohld und die Barker Heide. Als Endstadium der Heidesukzession wurden die Ergebnisse aus einem

©Gesellschaft für Angewandte Carabidologie e.V. download www.laufkaefer.de

**Abb. 1**: Lage der untersuchten Sandheiden und des Waldes in Schleswig-Holstein.

Eichen-Birkenwald des Segebergerforstes herangezogen. Dieser Wald war vor ca. 150 Jahren Teil der großen Segeberger Heide, von der fast nur noch der kleine Bereich der Barker Heide übrig geblieben ist. In den Heidegebieten wurden folgende Sukzessionsstadien untersucht: geplaggte Flächen, *Calluna*-Heiden, *Avenella*-Bestände und Vorwaldstadien. Die *Calluna*-Heiden konnten nach ihrem Alter in 1 Jahr, 3 Jahre, 5 Jahre und 9 Jahre alte Bestände differenziert werden, da der Zeitpunkt des Plaggens bekannt war. Damit waren folgende Altersstadien vorhanden: 2 Standorte mit geplaggter Sandfläche (0 Jahre), 1 Standort mit 1 Jahr altem *Calluna*-Bestand, 1 Standort mit 3 Jahre altem *Calluna*-Bestand, 1 Standort mit 5 Jahre altem *Calluna*-Bestand, 2 Standorte mit 9 Jahre altem *Calluna*-Bestand, 2 Standorte mit ca. 15 Jahre altem *Avenella*-Bestand, 1 Standort mit ca. 30 Jahre altem Vorwaldstadium mit Pappeln, 1 Standort mit ca. 50 Jahre altem Vorwaldstadium mit Eichen und 1 Standort mit ca. 150 Jahre altem Eichen-Birkenwald.

Auf den einzelnen Untersuchungsflächen in den Heiden und Vorwaldstadien waren durchgehend jeweils 2 Bodenfallen vom 1.9.1991 bis zum 31.8.1992 installiert. Eine höhere Anzahl von Parallelfallen war wegen der kleinen Fläche der geplaggten Bereiche nicht sinnvoll. Aus Vergleichsgründen wurde diese Anzahl auch auf den übrigen Standorten beibehalten. In dem Eichen-Birkenwald waren 4 Bodenfallen vom April 1984 bis zum Oktober 1985 ganzjährig aufgestellt. Bei den Bodenfallen handelt es sich um handelsübliche Marmeladengläser mit einem Öffungungsdurchmesser von 5,6 cm, die mit 4 % Formalin und dem Detergenzmittel Agepon gefüllt waren.

Die Sukzession der Laufkäfergemeinschaften wurde mit Cluster-Analysen vorgenommen. Zum einen wurde die TWINSPAN-Analyse durchgeführt (HILL 1979), die auch Indikatorarten definiert. Bei der TWINSPAN-Analyse werden die Standorte ohne Ähnlichkeitsangaben in Cluster eingeteilt. Daher wurde zusätzlich eine Average-Cluster-Analyse der Dominanzidentitäten (RENKONEN 1938) vorgenommen. Hierbei wurde im Programm Statistika (STATSOFT 1996) die Fusionsregel ‚Unweighted Pair Group Average' und das Distanzmaß Prozent-Übereinstimmung gewählt. Für die Berechnung

©Gesellschaft für Angewandte Carabidologie e.V. download www.laufkaefer.de

**Tab. 1**: Liste der Arten, die mit mehr als 3 Individuen gefunden wurden nach dem Sukzessionsindex (S.i.) geordnet (R.L. S.-H.: Status in der Roten Liste Schleswig-Holsteins, S.a.: Standardabweichung des Sukzessionsindex).

| Art | R.L. S.-H. | Gesamt-anzahl | S.i. (Jahre) | S.a. |
|---|---|---|---|---|
| *Amara consularis* | - | 4 | 1.2 | 1.5 |
| *Cicindela hybrida* | - | 140 | 2.1 | 1.4 |
| *Bembidion lampros* | - | 29 | 2.3 | 2.4 |
| *Nebria salina* | 2 | 29 | 2.7 | 0.9 |
| *Amara equestris* | 3 | 7 | 3.0 | 4.5 |
| *Calathus erratus* | - | 229 | 3.2 | 4.2 |
| *Syntomus truncatellus* | - | 6 | 4.0 | 3.2 |
| *Syntomus foveatus* | - | 25 | 4.1 | 3.9 |
| *Carabus cancellatus* | 3 | 4 | 4.2 | 3.0 |
| *Cicindela campestris* | 3 | 100 | 4.3 | 2.6 |
| *Harpalus affinis* | - | 29 | 4.8 | 4.1 |
| *Poecilus lepidus* | - | 714 | 5.1 | 3.3 |
| *Carabus arvensis* | 3 | 4 | 5.2 | 5.9 |
| *Broscus cephalotes* | - | 31 | 6.1 | 3.3 |
| *Bradycellus harpalinus* | - | 196 | 6.3 | 5.5 |
| *Harpalus rubripes* | - | 15 | 6.9 | 4.9 |
| *Notiophilus aquaticus* | - | 18 | 7.0 | 2.4 |
| *Poecilus versicolor* | - | 215 | 7.1 | 6.1 |
| *Calathus melanocephalus* | - | 30 | 8.7 | 2.5 |
| *Bradycellus csikii* | - | 32 | 8.7 | 1.9 |
| *Carabus nemoralis* | - | 12 | 8.8 | 3.9 |
| *Bradycellus ruficollis* | 3 | 11 | 9.0 | 0.0 |
| *Notiophilus germinyi* | 3 | 6 | 9.0 | 0.0 |
| *Harpalus latus* | - | 12 | 9.2 | 2.6 |
| *Pseudoophonus rufipes* | - | 6 | 11.4 | 29.6 |
| *Pterostichus melanarius* | - | 28 | 12.5 | 13.8 |
| *Amara lunicollis* | - | 174 | 14.7 | 9.2 |
| *Calathus fuscipes* | - | 165 | 15.3 | 15.1 |
| *Harpalus tardus* | - | 6 | 17.7 | 12.1 |
| *Amara aenea* | - | 6 | 19.6 | 40.5 |
| *Pterostichus diligens* | - | 28 | 28.6 | 18.3 |
| *Amara communis* | - | 59 | 38.5 | 20.0 |
| *Pterostichus niger* | - | 32 | 71.8 | 52.9 |
| *Carabus hortensis* | - | 163 | 87.8 | 51.9 |
| *Carabus violaceus* | - | 30 | 146.6 | 21.7 |
| *Pterostichus oblongopunctatus* | - | 84 | 148.3 | 13.0 |

©Gesellschaft für Angewandte Carabidologie e.V. download www.laufkaefer.de

$$S_i = \sum_{i=0}^{150} n_i \cdot m_i / N \qquad s.a. = \sqrt{\sum_{i=0}^{150} n_i (m_i - S_i)^2 / N}$$

der Sukzessionsindices wurde folgende Formel verwendet:

Hierbei ist $S_i$ der Sukzessionsindex, der den mittleren Zeitpunkt des Auftretens in Jahren wiedergibt, $n_i$ die Abundanz im Jahr i, $m_i$ die Anzahl der Jahre nach dem Plaggen im Jahr i, N die Gesamtabundanz der Art für den gesamten Zeitraum und s.a. die Standardabweichung vom mittleren Auftreten $S_i$.

Der Arten turnover während der Sukzession wurde folgendermaßen bestimmt:

(Artenverlust + Artengewinn) / ($A_x + A_{x+1}$)

Hierbei ist Artenverlust die Anzahl der Arten die im Jahr x+1 im Vergleich zum Jahr x nicht nachgewiesen wurden, Artengewinn die Anzahl der Arten, die im selben Zeitraum hinzukommen, $A_x$: die Anzahl der Arten im Jahr x und $A_{x+1}$: die Anzahl der Arten im folgenden untersuchten Jahr x+1.

Die Diversität wurde nach SHANNON & WEAVER (1963) berechnet.

# 3 Ergebnisse

## 3.1 Die Carabidengemeinschaften der Sukzessionsstadien

Die Average-Cluster- und die TWINSPAN-Analyse der Laufkäferbestände kommen zu ähnlichen Ergebnissen (Abb. 2). Danach ist nach beiden statistischen Methoden eine Pionierphase erkenntlich, die bis zwei Jahre nach dem Plaggen anhält. Von der TWINSPAN-Analyse wird für diese Phase *Cicindela hybrida* als Indikatorart ausgewählt. Auch die folgende Phase bis zum Jahr 9 nach dem Plaggen wird von beiden Methoden gleich eingeordnet, wobei die Jahre 5 bis 9 durch höhere Ähnlichkeit von der Artenzusammensetzung im Jahr 3 abgetrennt wird. Diese Phase kann als Aufbau und Reifephase gekennzeichnet werden, da sie durch die Dominanz von *Calluna* geprägt wird. Möglicherweise repräsentiert die Artenzusammensetzung der Carabiden im Jahr 3 die Aufbauphase und die in den Jahren 5 und 9 die Reifephase der Heideentwicklung. Während nach der Dominanzidentität die Senescensphase mit einem Vorherrschen von *Avenella* höhere Ähnlichkeit mit den Vorwald- und Waldstadien aufweist, verknüpft die TWINSPAN-Analyse dieses Stadium noch eng mit der Aufbau- und Reifephase. Für beide Phasen wird *Harpalus rufipalpis* als Indikatorart genannt, während für die eigentliche Aufbau- und Reifephase *Poecilus lepidus* angeführt wird. Als gemeinsamer Indikator für Pionier-, Aufbau und Reifephase sowie die Senescensphase mit *Avenella* gibt die TWINSPAN-Analyse *Syntomus foveatus* als Indikatorart an. Auch für die Vorwaldstadien differieren die Ergebnisse nach der Dominanzidentität und der TWINSPAN-Analyse. Nach der Dominanzidentität bilden Vorwald- und Waldstadien ein Cluster, das sich als Klimaxphase bezeichnen läßt, während nach der TWINSPAN-Analyse die Vorwaldstadien eine höhere Ähnlichkeit mit den Heiden aufweisen. Trotzdem lassen beide Analysen sowohl die Senescensphase mit *Avenella* und die Vorwaldstadien deutlich als Übergang zur eigentlichen Klimaxphase des Eichen-Birkenwaldes erkennen. Für dieses Stadium der Sukzession wird *Abax parallelepipedus* als Indikatorart genannt.

In Abb. 3 ist das zeitliche Vorkommen einiger repräsentativer Laufkäferarten dargestellt. Es läßt sich erkennen, daß die meisten Arten nicht ausschließlich auf eine der vier Sukzessionsstadien beschränkt sind, aber doch Präferenzen für bestimmte Zeitabschnitte der Sukzession besitzen. Von den drei Arten der frühen Phase sind *Cicindela hybrida* und *Nebria salina* auf die ersten drei Jahre der Heideentwicklung beschränkt, während *Cicindela campestris* noch bis zum Jahr 9 vorkommt und im Jahr 5 die optimalen Lebensbedingungen vorfindet. Die für die Aufbau- und Reifephase typische Arten *Poecilus lepidus*, *Calathus erratus* und *Bradycellus harpalinus* treten deutlich später auf, sind aber bereits im Jahr 15 nach dem Plaggen nicht mehr vorhanden. Von diesen drei Arten scheint *Calathus erratus* am frühesten zu erscheinen, da die höchsten Abundanzen im Jahr 3 nach dem Plaggen gemessen wurden. *Poecilus lepidus* besitzt dagegen vom Jahr 1 bis zum Jahr 9 eine gleich hohe Abundanz. Die folgenden drei Arten, *Bradycellus csikii*, *Broscus cephalothes* und *Syntomus foveatus*, nehmen insgesamt eine weitere Zeitspanne in der Heideentwicklung ein. Insbesondere *Syntomus foveatus* und *Bradycellus csikii* treten vom Jahr 0 bis zum Jahr 15 auf. Während *Syntomus foveatus* aber anscheinend in der frühen Phase bessere Lebensbedingungen vorfindet, erreicht *Bradycellus csikii* in der Reifephase der Heideentwicklung die höchsten Abundanzen. Die Arten der Senescensphase, *Amara lunicollis*, *A. communis* und *Calathus fuscipes*, kommen mit

©Gesellschaft für Angewandte Carabidologie e.V. download www.laufkaefer.de

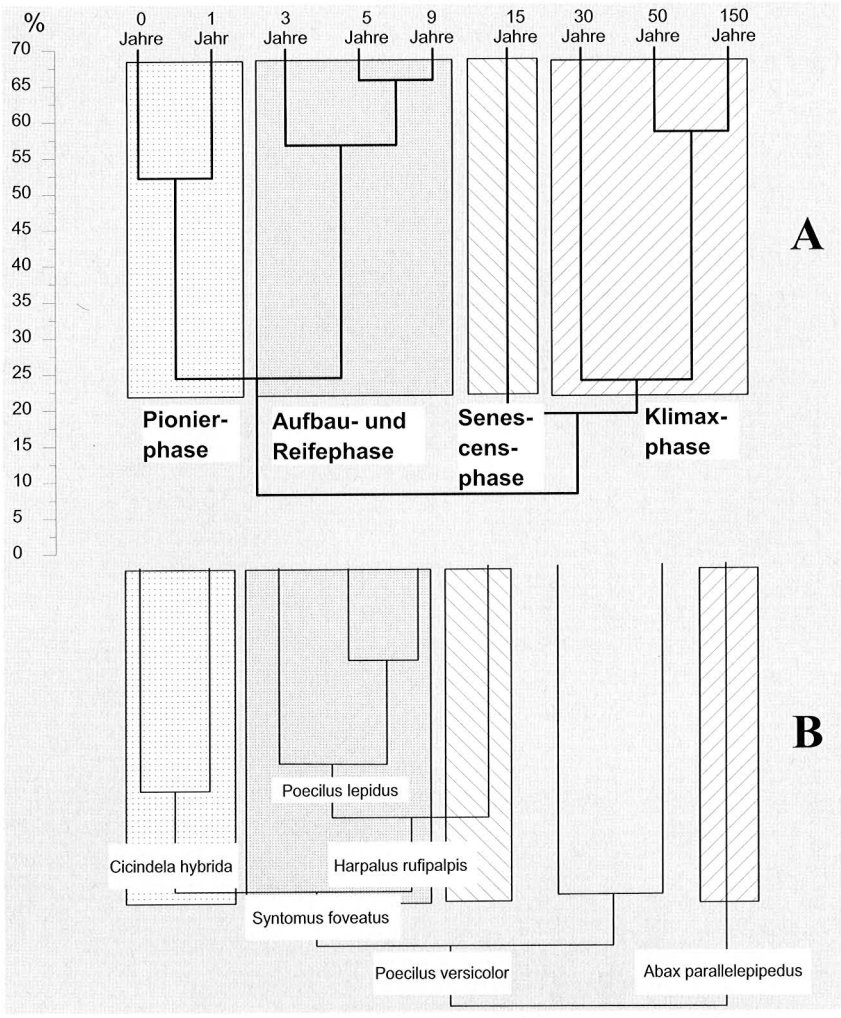


**Abb. 2**: Average-Cluster Diagramm der Dominanzidentitäten (A) und TWINSPAN-Analyse (B) der untersuchten Standorte. In Diagramm B sind die Indikator-Arten nach der TWINSPAN-Analyse eingetragen.

höchsten Abundanzen erst ab dem Jahr 15 vor. Sie besiedeln insgesamt mehr Sukzessionphasen als die vorgenannten Arten. Dies trennt sie auch von den Arten der Vorwald- und Waldstadien, *Carabus hortensis, Pterostichus niger* und *P. oblongopunctatus*, die zwar eine längere Zeitspanne der Sukzession zur Verfügung haben, aber doch im wesentlichen auf die Klimaxphase beschränkt bleiben. Insbesondere *Pterostichus oblongopunctatus* ist ebenso wie *Abax parallelepipedus* sehr eng an die eigentliche Waldphase gebunden, während *Carabus hortensis* auch in den Vorwaldstadien noch häufig vorkommt.

Von den 41 Arten, die häufig genug waren, um den Sukzessionsindex zu bestimmen, liegt nur *Amara consularis* mit einem mittleren Wert von 1,2 im ersten Stadium der Heidenentwicklung (Tabelle 1). Selbst *Cicindela hybrida* weist einen Wert von über 2 aus. Insgesamt besitzen 26 Arten einen Sukzessionsindex, der in die Zeitperiode der Aufbau- und Reifephase der Heide fällt. Bis auf die vier eurytopen Arten, *Pseudoophonus rufipes*, *Pterostichus melanarius*, *Amara lunicollis* und *Calathus fuscipes* ist die Standardabweichung dieser Arten auffallend gering und reicht nicht bis in die Senescensphase mit *Avenella*-Dominanz hinein. Dies liegt in deutlichem Gegensatz zu den in der Sukzession folgenden Arten der Senescens- und Vorwaldphase. Diese Arten zeichnen sich alle durch sehr hohe Standardabweichung des mittleren Sukzessionsindex ab. Nur in der Waldphase treten dann wieder Arten auf, z.B. *Pterostichus*

©Gesellschaft für Angewandte Carabidologie e.V. download www.laufkaefer.de

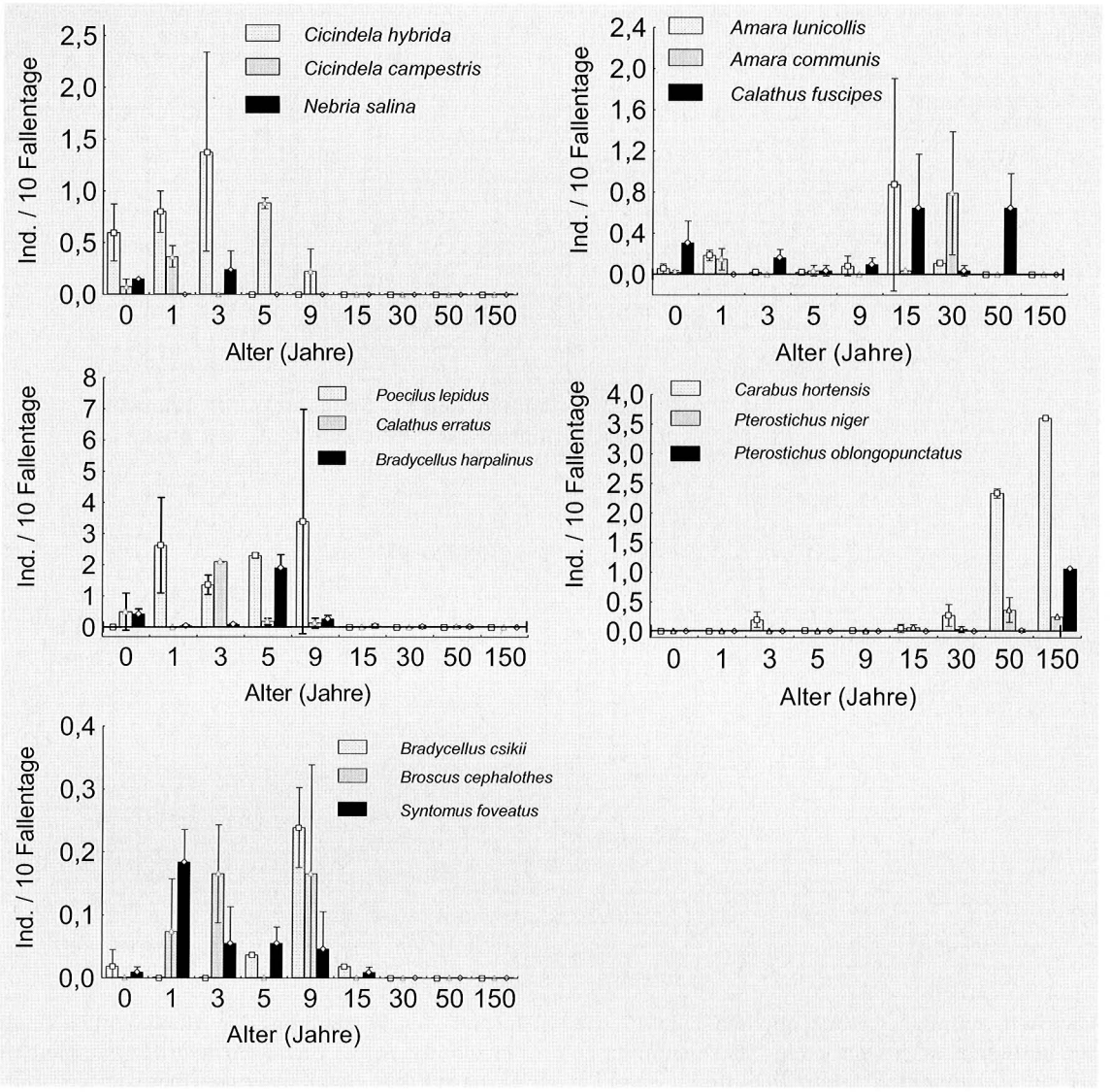


**Abb. 3**: Anzahl (Ind. / 10 Fallentage) einiger häufiger Laufkäferarten während der Sukzession.

*oblongopunctatus*, die sich durch eine geringe Varianz im zeitlichen Vorkommen auszeichnen.

## 3.2 Entwicklung der Artenvielfalt während der Sukzession

Sowohl die Artenzahl je Falle als auch die Diversität scheinen im Laufe der Heideentwicklung einem abnehmenden Trend zu folgen (Abb. 4). Dieser Trend ist allerdings statistisch nicht abgesichert. Die höchste Diversität liegt im Jahr 0, die höchste Artenzahl je Falle im Jahr 1 nach dem Plaggen. Die niedrigsten Artenzahlen und die geringste Diversität ist während der Vorwaldstadien zu beobachten.

Eine ähnliche Tendenz ist auch aus der kumulativen Artenzahl und dem Arten-turnover abzuleiten (Abb. 5). Nach der kumulativen Artenzahl steigt die Kurve in den ersten Jahren der Heideentwicklung stark an, flacht dann in der Reifephase und besonders in der Senescensphase ab, um in der Klimaxphase nochmals etwas anzusteigen. Der

©Gesellschaft für Angewandte Carabidologie e.V. download www.laufkaefer.de

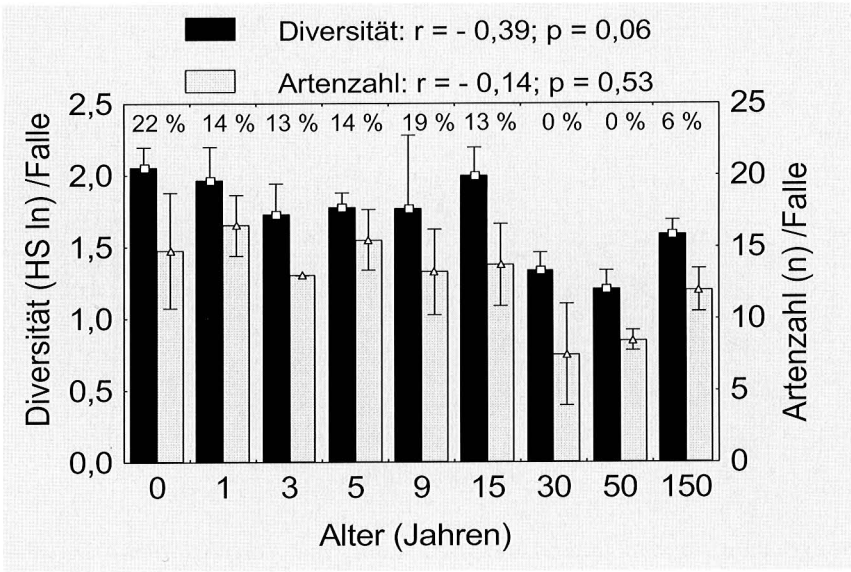


**Abb. 4**: Diversität und Artenzahl der Laufkäferarten während der Sukzession (die mittleren Striche in den Balken geben die Standardabweichung, die Zahlen im oberen Bereich den Anteil der gefährdeten Arten nach der Roten Liste Schleswig-Holstein an).

Arten-turnover ist dem entsprechend vor allem in den ersten Jahren der Heideentwicklung sehr hoch, fällt danach bis zum Jahr 9 nach dem Plaggen und bleibt von diesem Jahr, einschließlich der Vorwaldstadien, bis zum Beginn der Waldphase konstant auf niedrigem Niveau. Erst in der eigentlichen Waldphase tritt wieder ein deutlicher Artenwechsel in Erscheinung. Demnach lassen sich für die Laufkäferentwicklung zwei sensible Phasen unterscheiden. Eine Entwicklungsphase, die etwa die ersten 5 Jahre umfaßt, eine Konsolidierungsphase bis etwa 30 bis 50 Jahre nach dem Plaggen und eine Waldphase.

## 4 Diskussion

Untersuchungen von Heiden Schleswig-Holstein haben gezeigt, daß sich die einzelnen Gebiete durch hohe Individualität auszeichnen (IRMLER et al. 1994). Schon aufgrund der Vegetation lassen sich mindestens vier großräumige Varianten unterscheiden, die Küstenheiden der Nord- und Ostsee, die Wärmeheiden im Südosten Schleswig-Holsteins, die *Calluna-Empetrum*-Heiden der nordwestlichen Geest und die *Calluna-Genista*-Heiden der südöstlichen Geest (VAN DER ENDE 1993). Aus den Niederlanden und Großbritannien ist außerdem bekannt, daß die Flächengröße sowie die Umgebung der Heiden einen großen Einfluß ausüben. Kleine Heideflächen zeichnen sich durch Artenarmut heidetypischer Laufkäferarten aus (DE VRIES et al. 1996). Keine heidetypische Laufkäferart kleiner Heideflächen fehlte in großflächigen Heiden, während zahlreiche Laufkäferarten großflächiger Heiden in kleinen Heidegebieten nicht vorhanden waren. Die Variation der Käfergemeinschaften in Heiden hängt außerdem stark mit der Flächengröße zusammen (HOPKINS & WEBB 1984). Nach WEBB & HOPKINS (1984) war der Artenreichtum von Käfern einer Untersuchungsfläche mit der gesamten Heidefläche und der Heiden im Umkreis von 2 Kilometern negativ korreliert. Dies bedeutet, daß auf kleinen Heideflächen mehr Käferarten vorhanden sind als auf großen Flächen. Kleine Heiden werden stark durch die umgebenden Habitate geprägt, so daß „edge species" in solchen Gebieten eine große Rolle spielen.

WEBB & HOPKINS (1984) vermuten außerdem, daß die Sukzession in kleinen Heidegebieten schneller als in großen verläuft. Von einigen westeuropäischen Heiden sind zyklische Alterungsprozesse bekannt, die etwa einen Zeitraum von 25 bis 30 Jahren umfassen (GIMINGHAM 1975). Der Alterungsprozess hängt aber stark von der Nährstoffzufuhr ab. Experimentelle Untersuchungen ergaben, daß Nährstoff- und Streuzufuhr die Degeneration von Heide beschleunigt und Grasarten fördert (BERENDSE et al. 1994).

Aus diesen Gründen wurden nur solche Heiden für die Untersuchung ausgewählt, die gleichartige Voraussetzungen mitbringen. Alle drei Heiden gehören zu den Trockenheiden, wobei diejenigen bei

©Gesellschaft für Angewandte Carabidologie e.V. download www.laufkaefer.de

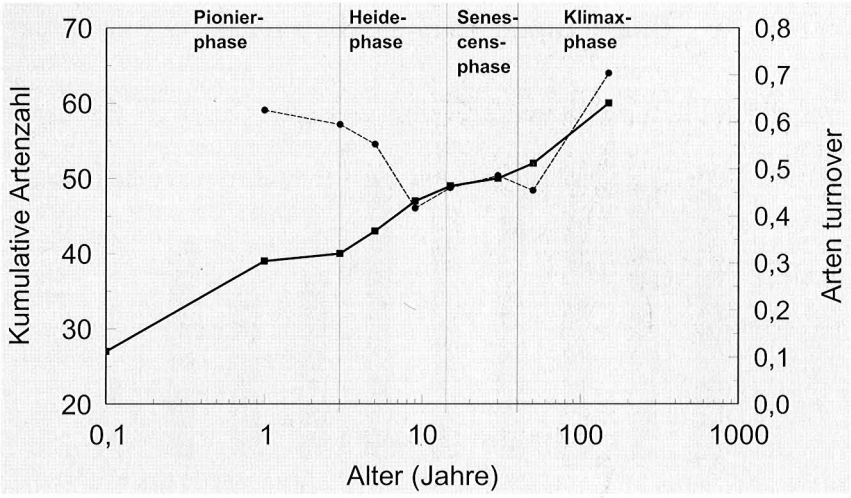


**Abb. 5**: Verlauf der kumulativen Artenzahl (durchgezogene Linie) und des Arten-turnover (gestrichelte Linie) der Laufkäfer während der Sukzession.

Süderlügum, Lütjenholm und Sorgwohld zum Typ der *Calluna-Empetrum*-Heide und die bei Bark zu den *Calluna-Genista*-Heiden zu zählen sind. Von der Flächengröße sind alle vier Gebiete gleichartig, aber kleinflächig. Ihre Flächen betragen 40 ha (Süderlügum), 18 ha (Lütjenholm, 37 ha (Sorgwohld) und 44 ha (Bark). Allerdings liegen sie alle mehr oder weniger geschützt, da sie meist von Wald umgeben sind und nicht von Hauptverkehrswegen berührt werden.

Der Vergleich von Artenzahlen zwischen verschiedenen Heiden Norddeutschlands ist schwierig, da sie meist mit unterschiedlichen Methoden und über unterschiedliche Zeiträume untersucht wurden. MELBER (1993) fand in seinen 5jährigen Untersuchungen von *Calluna*-Heiden bei Gifhorn unter 18945 Individuen 75 Laufkäferarten, HEITJOHANN (1974) in den Heiden der Senne 99 Laufkäferarten, wobei in den einzelnen Fallen zwischen 20 und 55 Arten erfasst wurden. In Großbritannien waren in den Heiden der Hochlandregion von York auf 6336 Individuen 54 Arten gefunden worden (USHER 1992). In der vorliegenden Untersuchung kamen auf 1660 Individuen 73 Arten mit einer Artenzahl zwischen 13 und 15 Arten je Falle im Jahr. Die Gesamtzahl der gefundenen Arten scheint damit etwa dem anderer Heiden Norddeutschlands zu entsprechen, die Zahl in den einzelnen Fallen muss dagegen als gering gewertet werden.

Mehr Aufschluss über die Artenvielfalt der Laufkäfer in den untersuchten Heiden gibt der Vergleich mit heidetypischen Arten. Untersuchungen von TELFER & EVERSHAM (1996) in England ergaben, dass sich die Laufkäferfauna in Heiden aus Bewohnern von 4 Habitaten zusammensetzt. Dies sind Arten von sandigen Äckern, Sanddünen, *Calluna*-Heiden und Gras-Heiden. Als typische Arten der *Calluna*-Heiden werden von den beiden Autoren die Arten *Amara infima, Bradycellus caucasicus, B. ruficollis* und *Cymindis macularis* genannt. In den Untersuchungen von MELBER (1993) sind neben dem eurytopen *Poecilus versicolor* ebenfalls die Arten *Amara infima* (10 %), *Bradycellus caucasicus* (10 %) und *B. ruficollis* (9 %) als dominante Arten vertreten. *Bradycellus ruficollis* hatte dort die höchste Besiedlungsdichte aller Laufkäferarten. Diese Arten sind auch bei HEITJOHANN (1974) und bei RABELER (1947) unter anderen die dominanten Arten der *Calluna*-Heiden. In den untersuchten Heiden Schleswig-Holsteins war von den genannten Arten nur *Bradycellus ruficollis* vorhanden und auch nur in einer durchschnittlichen Dominanz von 0,7 % und einer Stetigkeit von 22 %. Allerdings kam an Stelle von *Bradycellus caucasicus* die Art *B. csikii* mit einer durchschnittlichen Dominanz von unter 2 % und einer Stetigkeit von 50 % vor. Trotzdem muß die Artenvielfalt typischer Arten von Heiden in den untersuchten Binnenland Heiden als äußerst gering bewertet werden. IRMLER et al. (1994) stellten bereits für Schleswig-Holstein fest, dass die Binnenland-Heiden deutlich geringere Artenzahlen aufweisen als die Küstenheiden.

Nach USHER (1992) hängt das Vorkommen von Laufkäferarten in Heiden hauptsächlich von zwei Umweltgradienten ab, dem Feuchtegradienten

©Gesellschaft für Angewandte Carabidologie e.V. download www.laufkaefer.de

und der Höhe der Vegetation. HEITJOHANN (1974) führt das Mikroklima der Standorte als bedeutsam an, wobei dies auch nach seinen Untersuchungen während der Sukzession von der Entwicklung der Vegetation bestimmt wird. Im Laufe der Entwicklung von Sandflächen über Heiden zum Wald findet HEITJOHANN (1974) einen allmählichen Wechsel von Feldcarabiden zu Waldcarabiden. Mit aufkommendem Gebüsch treten auch die ersten Laufkäfer aus Wäldern auf. Nach seinen Untersuchungen kann aber selbst nach 30 Jahren noch das Stadium der Gras-Heiden bestehen. Auf den bis zum Rohhumusboden abgeräumten *Calluna*-Heiden nahm der Anteil von heidetypischen Laufkäferarten von 20 % auf 60 % nach 5 Jahren zu (MELBER 1993), wobei der stärkste Anstieg vom 3. zum 4. Jahr erfolgte. In den untersuchten Binnenland Heiden Schleswig-Holsteins waren dagegen bereits 15 Jahre nach dem reinen Sandbodenstadium Gras-Heiden entwickelt und der stärkste Anstieg wurde im ersten Jahr nach dem Plaggen beobachtet. Eine sehr schnelle Entwicklung auf abgebrannten Heidenflächen wurde auch für Collembolen in Südost-England festgestellt, wo bereits nach 8 Wochen sehr hohe Populationsdichten bestimmt wurden (SHAW 1997). Außerdem läßt sich eine allmähliche Entwicklung zum Wald aus den hier dargestellten Ergebnissen nicht ableiten. Im Gegenteil scheinen in der Sukzession zwei tiefe Einschnitte mit jeweils deutlich schnellerer Artenumstellung zu bestehen. Dies ist einmal der Wechsel von reinen Sandflächen zur Heidefläche und vom Vorwaldstadium zum Waldstadium.

## Literatur


BERENDSE, F., SCHMITZ, M., & W. DE VISSER (1994): Experimental manipulation of succession in heathland ecosystems. Oecologia 100, 38-44.

DE VRIES, H.H. (1996): Metapopulation structure of *Pterostichus lepidus* and *Olisthopus rotundatus* on heathland in the Netherlands: the result from transplant experiments. Ann. Zool. Fennici 33, 77-84.

DE VRIES, H.H., BOER DEN, P.J. & T.S. VAN DIJK (1996): Ground beetle species in heathland fragments in relation to survival, dispersal, and habitat preference. Oecologia 107, 332-342.

DOLMAN, P.M. & W.J. SUTHERLAND (1992): The ecological changes of breckland grass heaths and the consequences of management. Journal of Applied Ecology 29, 402-413.

GIMINGHAM, C.H. (1972): Ecology of heathlands. London, Chapman & Hall. 266 S.

GIMINGHAM, C.H. (1975): An introduction to heathland ecology. Edinburgh, Oliver & Boyd. 124 S.

GIMINGHAM, C.H., CHAPMAN, S.B., & N.R. WEBB (1979): European heathlands. In: SPECHT, R.L. (ed.) Ecosystems of the World. Vol 9. Heathlands and related shrublands. Elsevier, Amsterdam, 365-413.

HEITJOHANN, H. (1974): Faunistische und ökologische Untersuchungen zur Sukzession der Carabidenfauna (Col. Insecta) in den Sandgebieten der Senne. Abhandl. Landesmus. Naturk. Münster Westf. 4, 3-27.

HEYDEMANN, B. (1997): Neuer biologischer Atlas. Ökologie für Schleswig-Holstein und Hamburg. Wachholtz, Neumünster. 591 S.

HILL, M.O. (1979): TWINSPAN – A FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of individuals and attributes. Cornell University Ithaca, N.Y. 99 S.

HOPKINS, P.J. & N.R. WEBB (1984): The composition of the beetle and spider faunas on fragmented heathlands. J.appl.Ecol. 21, 935-946.

IRMLER, U., PAUSTIAN, D., RIEF, S., SIOLI, E., SIMON, J. & N. VOIGT (1994): Entwicklung von Tiergemeinschaften infolge von Pflegemaßnahmen in Trockenheide-Naturschutzgebieten. In: HEYDEMANN, B., HOFMANN, W.; IRMLER, U. (Hrsg.) Bedeutung von Heideökosystemen für die Wirbellosenfauna. Faun.-Ökol. Mitt. Suppl 16, 83-121.

MARRS, R. & A. BRITTON (2000): Conservation problems on breckland heaths: from theory to practice. Biological Conservation 95, 143-151.

MELBER, A. (1993): Mehrjährige Untersuchungen der Laufkäfer- und Wanzenfauna nach einer Pflegemaßnahme in einer *Calluna*-Heide (Insecta: Coleoptera, Carabidae und Heteroptera). NNA-Berichte 3, 39-45.

RABELER, W. (1947): Die Tiergesellschaften der trockenen Callunaheiden in Nordwestdeutschland. Festschr. Naturhist.Gesell.Hannov. 94-98, 357-375.

RENKONEN, O. (1938): Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore. Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn. 6, 1-231.

SHANNON, C.E. & W. WEAVER (1963): The mathematical theory of communication. Urbana: Univ.Illinois Press

SHAW, P.J.A. (1997): Post-fire successions of Collembola in lowland heaths in South-Eastern UK. Pedobiologia 41, 80-87.

STATSOFT (1996) Statistica für Windows (Computer-Programm-Handbuch). Tulsa StatSoft Inc.

TELFER, M.G. & B.C. EVERSHAM (1996): Ecology and conservation of heathland Carabidae in eastern England. Ann. Zool. Fennici 33, 133-138.

USHER, M.B. (1992): Management and diversity of arthropods in *Calluna* heathland. Biodiversity and Conservation 1, 63-79.

VAN DER ENDE, M. (1993): Heidemanagement in Schleswig-Holstein. NNA-Bericht 3, 53-62.

WEBB, N.R. & P.J. HOPKINS (1984): Invertebrate diversity on fragmented *Calluna* heathland. J.appl.Ecol. 21, 921-933.


## Anschrift des Verfassers


Prof. Dr. Ulrich IRMLER
Ökologie-Zentrum, Christian-Albrechts-Universität

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Angewandte Carabidologie

Jahr/Year: 2004

Band/Volume: Supp_3

Autor(en)/Author(s): Irmler Ulrich

Artikel/Article: Die Entwicklung der Carabidengemeinschaften während der Sukzession von Heide zu Wald 17-25