

Xerotherme Laufkäfer in Deutschland - Verbreitung und Gefährdung

Gerd MÜLLER-MOTZFELD

Abstract: Xerothermic ground-beetles (Coleoptera: Carabidae) in Germany – their distribution and threat. From the checklist of German Carabidae (TRAUTNER & MÜLLER-MOTZFELD 1995) all species were selected that were considered to be „xerothermic“ in the widest sense (xerophilic, thermophilic, psammophilic). For these xerothermic species of ground beetle some data on their distribution, hibernation, daily activity and their degree of threat according to the German Red List of ground-beetles (TRAUTNER et al. 1997) are presented. Some reasons for habitat preference and, in particular, the adaptation strategies of carabids in xerothermic habitats are discussed. In the group of thermophilic species the percentage of a ‚southern area-type‘ (pontic, mediterranean) is very high (43%). There are also many species with a ‚northern area-type‘ (boreo-montane, atlanto-baltic) within the group of xerothermic and tyrphophilic species (*Miscodera arctica*, *Bembidion nigricorne*). Within the ‚spring breeders‘ group (with hibernation as an imago) the percentage of species showing day-time activity is very high (70%), whereas in the group of ‚autumn breeders‘ (with hibernation at the larval stage) those species with nocturnal activity are dominant (52%). From 163 carabid species classified as xerothermic 102 (62,5%) are included in the German Red List of endangered ground beetles (TRAUTNER et al. 1997). Within these red-list species the percentage of those seen as being on the extreme outpost of their Middle European range is very high (57 %). The highest priority for the nature protection must be given to those species whose spatial occurrence in Germany is considered to be proportionally high in relation to their total range (e.g., Central-European endemic and Atlanto-Baltic species). From a list of such species of ‚high territorial importance‘ in Germany one species (*Calosoma reticulatum*) is proposed as a priority species for the Habitat Convention of the EU (European Network Natura 2000).

1 Einleitung

Im allgemeinen Sprachgebrauch der Ökologen, wie z.B. in lexikalischen Werken (SEDLAG & WEINERT 1987), kommt die Bezeichnung „xerotherm“ sowohl für trockenwarme Standorte, als auch für die dort lebende Flora und Fauna zur Anwendung. Dabei wird meist nicht feiner unterschieden, ob die betreffenden Arten nun im Sinne von „Präferenz“ diese Standorte bevorzugen, also „xerothermophil“ sind, oder ob sie diese Standortbedingungen im Vergleich zu anderen Arten besser tolerieren und dort eine verhältnismäßig konkurrenzarme Nische zur Verfügung haben. Zwischen der Bevorzugung der einzelnen Teilkomponenten Trockenheit (Xerophilie), erhöhte Sonnenstrahlung (Heliophilie) und höhere Temperatur (Thermophilie) wird meist ebenfalls nicht unterschieden.

Da die Laufkäfer phylogenetisch nach den Vorstellungen von ERWIN (1979) aus tropischen Feuchtgebieten stammen sollen und aufgrund

ihrer vorwiegend epedaphischen Lebensweise ganz wesentlich durch das „hygrothermische Regime“ der Bodenoberfläche bestimmt werden (GHILAROV 1960), ist es zweifelsohne interessant, der Frage nachzugehen, ob diese Tiergruppe wirklich Spezialisten hervorgebracht hat, die extreme Trockenheit und hohe Temperaturen bevorzugen oder gar für die Realisierung ihres Lebenszyklus benötigen. Dazu sollen zunächst einige allgemeine Ausführungen zu den Lebensbedingungen auf xerothermen Standorten gemacht werden, um dann die auf diesen Standorten anzutreffenden Laufkäfer danach zu beurteilen, ob sie wirklich diese extremen Bedingungen präferieren bzw. sogar als exklusive Elemente an solche Standorte gebunden sind oder ob die Xerothermie durch andere Standortbedingungen flankiert und damit gemäßig oder verstärkt wird. Die im Anhang befindliche Liste (Tabelle 3) ist als ein Diskussionsbeitrag zu verstehen, in dem die aus der Literatur bekannten Daten zu den Ursachen der Standortbindung bei

Laufkäfern (BURMEISTER 1939, KOCH 1989 u.a.) zusammengefaßt und kritisch bewertet wurden. Diese Daten wurden ergänzt durch Angaben zur Verbreitung (HORION 1941; KRYZHANOVSKIJ et al. 1995; TURIN 2000 u. a.), zur diurnalen Aktivität (THIELE & WEBER 1968), zum Überwintertyp (LARSSON 1939, TURIN 2001) und zum Gefährdungsgrad nach der Roten Liste der BRD (TRAUTNER et al. 1997). Der Verbreitungstyp einer Art ist als ein integraler Ausdruck aller das Leben dieser Art bestimmenden Faktoren anzusehen und soll hier in Kombination mit Aktivitäts- und Überwintertyp dazu genutzt werden, Ursachen für die Habitatbindung in Deutschland verständlich zu machen. So soll die weit verbreitete Ansicht, wonach die Laufkäfer xerothermer Standorte alle aus mediterranen oder pontischen Ursprungsgebieten stammen hinterfragt werden, wobei zu überprüfen ist, ob die Laufkäferfauna auch unter den Bedingungen in der gemäßigten und der borealen Zone "xerotherme" Elemente herausbilden konnte.

2 Lebensbedingungen für Laufkäfer auf xerothermen Standorten

In Abhängigkeit von Makro-, Öko- u. Mikroklima wird der für Laufkäfer wichtigste abiotische Faktorenkomplex meist mit dem vereinfachenden Begriff "hygrothermisches Regime der Bodenoberfläche" (GHILAROV 1960) umschrieben. Weitere Faktoren kommen hinzu, wie Raumwiderstand, Nahrung, Eignung für die Eiablage u.a. Eine Zusammenstellung des komplexen Zusammenwirkens von Standortfaktoren an der Bodenoberfläche und im Oberboden speziell für die Einnischungsverhältnisse bei Laufkäfern gibt MÜLLER-MOTZFELD (1989).

Extrem xerotherme Verhältnisse entstehen dann, wenn bereits durch entsprechende klimatische Rahmenbedingungen gekennzeichnete Standorte (z.B.: niederschlagsarme, trockenwarme Gebiete mit grundwasserfernen Böden und entsprechenden Substraten mit geringem Wasserhaltevermögen) auch noch hohen Strahlungs-Intensitäten ausgesetzt sind (Besonnung und Rückstrahlung), die durch entsprechende Exposition (Himmelsrichtung) und Inklinatation (Hangneigung) des Standorts noch verstärkt werden können, wie dies PERNER (1993) für xerotherme Standorte des Thüringer Saaletales nachwies. Die Trockenheit dieser Gebiete kann dann noch durch entsprechende Luftzirkulation verstärkt werden, während gleichzeitig die Temperaturen an der Bodenoberfläche (z.B. bei Starkwind) erheblich reduziert werden können. Als weitere Faktoren, die den Grad der "Xerothermie" steigern, sind zu nennen: Geringer Bedeckungsgrad oder Fehlen jeglicher Vegetation, großer Grundwasser-Flur-Abstand, substratbedingte Trockenheit im Oberboden. Sand- und Kiesböden können Wasser kaum halten und sind oft gleichzeitig nährstoffarm (Ca-, C-, N-, P-Mangel). In Kalkböden, die ebenfalls nur geringes Wasserhaltevermögen besitzen, ist zumindest die Kalkversorgung kein Problem, Mangel an den anderen o. g. Nährstoffen kann aber ebenfalls auftreten (PERNER 1993). Im Vergleich zu Waldstandorten weisen gehölzfreie Offenlandstandorte und noch deutlicher vegetationsfreie Standorte in Mitteleuropa viel stärkere tages- und jahresperiodische Schwankungen des hygrothermischen Regimes an der Bodenoberfläche und im Oberboden auf (THIELE, 1964, 1973; LAUTERBACH 1964).

In der folgenden Tabelle 1 sind die wichtigsten "Xerothermie" bestimmenden Umweltgrößen zusammengefaßt.

In Mitteleuropa sind xerotherme Standorte

Makroklima → Ökoklima → Mikroklima

"hygrothermisches Regime" der Bodenoberfläche (n. GHILAROV 1964)

- * **Temperatur / Luftfeuchte**
- * **Besonnung (Insolation) und Rückstrahlung**
 - Himmelsrichtung (Exposition)
 - Hangneigung (Inklation)
- * **Bedeckungsgrad**
- * **Grundwasser-Flur-Abstand**
- * **Substratbedingte Trockenheit**
 - (geringes Wasserhaltevermögen im A-Horizont bei Sand- u. Kalkböden)

Tab. 1: Xerothermie bestimmende Umweltgrößen "xerotherm": xerophil / heliophil / thermophil.

als ausgesprochene Extrembiotope anzusehen und sehr ungleich verteilt. Im Küstenraum sind es vor allem die Küstendünen und uferferne Abschnitte von Sand- und Kiesstränden, aber auch vegetationsarme Küstenheiden, sowie atlantische Magerrasen, die als "natürliche" Trockenstandorte angesehen werden können. Anthropogenen Ursprungs sind dagegen Kies- und Sandgruben, sowie Müll- und Bauschutt-Deponien. Im norddeutschen Tiefland kommen dann Binnendünen (z.B. in Urstromtälern), Fluß- und Seestrände, aber auch Kalkmagerrasen im Bereich der Moränenlandschaft bei entsprechender Exposition als potentiell natürliche oder durch exentive Nutzung offen gehaltene Standorte hinzu. In den Mittelgebirgen sind als primäre Trockenstandorte eigentlich nur Felsenheiden und Hangschutthalden zu nennen, sowie die wasserfernen und vegetationsarmen Bereiche der Flußtäler (Sand-, Kies- und Geröllbänke). Die Mehrzahl der heute klassischen xerothermen Standorte ist aber anthropogenen Ursprungs. Für das Thüringer Becken führt PERNER (1993) als Ursachen für die Entstehung xerothermer Standorte Rodung, Weinbau, Schaf- und Ziegenhaltung an. Ganz ähnlich wird dies auch für andere typische Xerotherm-Gebiete wie die Fränkische Schweiz, die Schwäbische Alb, den Kaiserstuhl u.a. gesehen (NIEDLING 2003). Ein Großteil dieser Gebiete gehört heute zu den primär schützenswerten Lebensräumen im Sinne der FFH-Richtlinie der EU (SSYMANK et al. 1998). THIELE (1977) unterscheidet einmal Laufkäfer von Heide- und Sandgebieten (incl. Torfstandorte, Corynepforeten, Dünen) und Laufkäfer der Steppen, trockener Grasländer und Savannen.

Konkrete Messungen zu Klimafaktoren an xerothermen Standorten (z.B. HEITJOHANN 1974) geben Auskunft über den Tagesverlauf von Luftfeuchte und Temperatur an der Bodenoberfläche und in verschiedenen Höhen über dem Boden, dabei werden Standorte unterschiedlichen Bedeckungsgrades verglichen und Sonderbedingungen (z.B. Schattenwurf durch einzelstehende Bäume) berücksichtigt. Dies dient dann zur Erklärung der Verteilungsmuster von Laufkäfern, oft in Kombination mit dem Jahresgang von Temperatur- und Niederschlagswerten (BECKER 1975, PERNER 1993, u. a.). Aber Präferenzversuche in Klimaorgeln (z. B. BECKER 1975) sind für xerotherme Arten eher die Ausnahme. Auch in den umfangreichen Untersuchungen von THIELE (1964), der eine große

Zahl von Laufkäfern in Temperatur-, Feuchte- und Helligkeits-"Orgeln" testete und Aussagen zur Trockenheitspräferenz traf, sind zwar einige "Offenland-Arten" (=Ackerarten) enthalten, aber außer *Brosicus cephalotes* fehlen jene ausgesprochen xerothermen Arten.

Während es noch bis in die 70er Jahre des 20. Jahrhunderts zur guten fachlichen Praxis gehörte, wenigstens zu versuchen, Habitatbindung und Verteilungsmuster von Laufkäfern auf physikalisch-chemische Meßwerte von Umweltgrößen zu gründen, findet dies in den letzten Jahren kaum noch statt, obwohl gerade die moderne Sonden-technik völlig neue Meßmöglichkeiten bis in den Infrabereich hinein bietet. Ganz offenbar ist es schwer, auf diesem experimentellen Wege wirklich kausale Abhängigkeiten deutlich zu machen. Gründe dafür liegen einmal in der hohen Vagilität der Laufkäfer, den unterschiedlichen Präferenzen und Toleranzen der einzelnen Stadien gegenüber den verschiedenen Standortfaktoren, sowie in der außerordentlich hohen zeitlich/räumlichen Variabilität und der Periodizität dieser Umweltgrößen. Dem entsprechend zeigten auch Vergleiche von Präferenzuntersuchungen unter kontrollierten Laborbedingungen mit den Verteilungsmustern im Freiland aufgrund der Überlagerung durch andere Phänomene (z.B. Konkurrenz mit anderen Arten im Freiland, unterschiedlicher physiologischer Ausgangs-Zustand der Versuchstiere u.a.) bei vordergründiger Betrachtung wenig Übereinstimmung (SOWIG 1986, MOSSAKOWSKI 1970).

Inzwischen erlauben moderne statistische Verfahren (JONGMAN et al. 1987) Häufigkeitsverteilungen von Organismenarten und Standortbedingungen zu ordinieren und so Verteilungsmuster entlang mehrerer Intensitätsachsen (Faktoren-Gradienten) darzustellen. Für Laufkäfer wurde diese Methode vor allem durch die Arbeit von PLATEN (1992) publik gemacht, die Anwendung auf xerotherme Laufkäferarten demonstriert die Arbeit von TROST (2003) am Beispiel des Bundeslandes Sachsen-Anhalt.

3 Anpassungen an Xerothermie

Für die Mehrzahl der heute lebenden Laufkäfer gilt, daß sie feuchtigkeitsliebend sind, groß ist die Zahl der an Wassernähe gebundenen "semiterrestrischen" Ufer-, Moor- oder Feuchtgebiets-Arten. Die durch Untersuchungen zur Eireife und Gonaden-

dormanz (PAARMANN 1979) untermauerten Vorstellungen ERWINS (1979), wonach die Laufkäfer aus tropischen Feuchtgebieten entstammen, fügt sich vermeintlich gut in unser heutiges Bild. Kritisch sollte dagegen stimmen, daß die laufkäferähnlichen *Trachypachidae* (Schwestergruppe der *Caraboidae* oder aller anderen *Adephaga*), die wahrscheinlich seit der unteren Trias durch Fossilien belegt und heute nur noch durch wenige Arten vertreten sind, ganz andere Lebensräume besiedeln. So lebt *Trachypachus holmbergi* in Nordamerika in ausgesprochen trockenen Standorten unter Nadelstreu (BEUTEL 1997). Der palaearktische *Trachypachus zetterstedtii* wird ebenfalls in der Streu borealer Wälder (nicht im Orcotundral!) gefunden (LINDROTH 1985). Lediglich der nearktische *Trachypachus gibbsii* gilt als Ufertier, eine Lebensweise, die BEUTEL (1997) für die der Stammart der *Adephaga* nahekommend hält. Über die Lebensweise der auf die *Notofagus*-Wälder Südamerikas beschränkten Schwesstergattung *Systolosoma* ist wenig bekannt. Auch im Hinblick auf die übrige *Adephaga*-Verwandtschaft der Laufkäfer, die aus zum größten Teil aquatisch lebenden Familien besteht, wird die Annahme einer ursprünglich "uferlebenden Ausgangsgruppe" immer wieder favorisiert, zumal die in Alt- und Totholz lebenden *Rhysodini* neuerdings als hochspezialisierte *Carabidae* (Verwandtschaft der *Scaritini*) angesehen werden (BELL 1998). Es stellt sich damit die Frage, wie die Laufkäfer als eine eher feuchtigkeitsliebende Tiergruppe diese extrem trockenen und warmen Standorte nutzen können.

Als entscheidend für die Nutzung xerothemer Standorte durch Laufkäfer gilt die Wasserbilanz des

Körpers (siehe Tabelle 2). Laufkäfer müssen "Dürre und Hitze" nicht lieben, sondern in der Lage sein, ihren Wasserbedarf auch auf xerothemen Standorten, trotz der dort herrschenden extremen Bedingungen, zu decken. Zumindest von Schwarzkäfern (*Coleoptera: Tenebrionidae*) ist bekannt, daß diese in der Lage sind, ihren gesamten Wasserbedarf ausschließlich über den Energiestoffwechsel zu decken, ohne Wasser in flüssiger oder anderer Form (Wasserdampf, Feuchte) aufzunehmen.

So liefern 100g Fett bei Verbrennung 107 g Wasser (SCHWERTFEGER 1963). Für die in Tabelle 2 genannten Prinzipien lassen sich unter den einheimischen Laufkäfern zahlreiche Beispiele finden. So ist *Brosicus cephalotes* nach KIRCHNER (1960) photophob und nachtaktiv; nach THIELE (1964) oligostenophot und polystenotherm. Wo bei alle photophoben Arten gleichzeitig nachtaktiv sind, während photophile Arten durchaus auch nachtaktiv sein können (z.B. der Ubiquist *Loricera pilicornis*). Interspezifische Konkurrenz beeinflusst hier nur die Häufigkeits-Verhältnisse, nicht aber die Exklusivität (THIELE 1964). Durch Hunger kann bei sonst nachtaktiven Tieren die diurnale Rhythmik umgestellt werden, indem eine sonst offenbar vorhandene "Lichthemmung" wegfällt (GRÜM 1966). Von besonderer Bedeutung dürften die sogenannten "Vermeidungs-Strategien" sein. Als ausgesprochen vagile Elemente sind Laufkäfer in der Lage, entsprechend geeignete Mikrohabitate zu wählen, Nachbarschafts-Angebote zu nutzen, sich Wasser über die Nahrungsaufnahme zu beschaffen und auch tages- bzw. jahreszeitlich bedingt die Nutzung einzuschränken, um klimatische Extreme zu meiden. So wird *Olisthopus rotundatus* häufig

entscheidend: **Wasserbilanz** (Wassergewinnung ↔ Wasserverluste)

* **genügend Nahrung → genügend Wasser**

(Verbrennung von 100g Fett ergibt 107 g Wasser)

* **Verdunstungsschutz:**

Elytren als Reflektorflächen (mit Metallglanz)

Wasserundurchlässige Kutikula (Stigmenverschlüsse, Wachsauflagerungen)

* **Vermeidungs-Strategien:**

versteckte, unterirdische Lebensweise

Nachtaktivität

aktive Stadien meiden extreme Trockenperioden (Dormanz, Hie-malaktivität)

nur temporärer Aufenthalt in xerothemen Habitaten (z.B. in Gewässernähe)

Laufkäfer lieben nicht die "Dürre" – sie haben aber gelernt mit ihr zu leben!

Tab. 2: Wasserhaushalt.

auf extrem xerothermen Standorten angetroffen, aber gewöhnlich in der Nähe von Kleingewässern oder in Verbindung mit bindigen, wasserhaltigen Böden.

THIELE (1977) gibt einen Überblick über die spezifischen Ansprüche der Laufkäfer xerothermer Standorte. So sind Offenlandarten vorwiegend tagaktiv, dies wird von WILLIAMS (1959) damit begründet, daß im Offenland das Nahrungsangebot geringer als im Wald und somit zusätzliche Tagaktivität nötig sei. Offenlandarten sind einem stärkeren täglichen Temperaturwechsel ausgesetzt (SCHILLER & WEBER 1975). Im Gegensatz zu Waldarten wurden aber bei Arten des Offenlandes jahreszeitlich bedingte Musteränderungen der diurnalen Aktivität seltener beobachtet. Für bestimmte Habitate ist ein klarer Zusammenhang zwischen Habitatbindung und Entwicklungstyp zu erkennen (SCHILLER & WEBER 1975). So sind 60 % der Larvenüberwinterer trockenheitsliebende Arten und nur 10 % feuchteliebend (MURDOCH 1967), dem entspricht auch die Aussage von MLETZKO (1972), wonach das Verhältnis von "Frühjahrs"- zu "Herbst"-Arten in Feuchtgebieten 3:1, in Trockengebieten aber 1:1 sei. Auch SCHILLER & WEBER (1975) stellen fest, daß bodentrockene Habitate einen höheren Anteil an Herbsttieren aufweisen. Grundlage für die Ausprägung dieser beiden Larval-Entwicklungstypen bildet die Steuerung der Ovarial-Dormanz der Weibchen, die durch den Wechsel von Lang- zu Kurz-Tag ausgelöst wird und zu zwei unterscheidbaren Typen führte: "Langtags-Diapause" und "Kurztags-Diapause" (THIELE 1968). Dabei wird die Habitatbindung natürlich über die unterschiedliche Sensivität der einzelnen Semaphoronten (z. B. Stadien) geregelt. So gelten Laufkäferlarven als empfindlicher gegenüber Austrocknung im Vergleich zu den Imagines (THIELE 1968). Andererseits werden Larven auch durch Überstauungen und Überflutungen stärker betroffen, woraus sich ein Mangel an Larvenüberwinterern in Feuchthabitaten und Ufern ergibt (SCHILLER & WEBER 1975). Diese aus Freilandbeobachtungen gezogenen Schlußfolgerungen müssen im Einzelnen noch kritisch überdacht werden, da auf xerothermen Standorten durchaus nicht nur exklusive Elemente dieses Habitatpräferenztyps (xerotherm) vorkommen und außerdem die Verteilungsmuster von Arten- und Individuenmengen aus Barberfallenuntersuchungen nicht unbedingt zu gleichartigen Ergebnissen führen. So konnte PERNER (1993) 540 Käferarten

in mehrjährigen Untersuchungen auf xerothermen Standorten im Leutental (Thüringen) nachweisen, davon waren 22 % stenotope xerotherme und 18 % eurytope xerotherm / thermophile Arten (zusammen 40 %), ganz ähnlich betrug auch bei den Laufkäfern der Anteil der im weiteren Sinn xerothermen Arten (Artendominanz) 38,2 %, ihr Anteil an der Individuenzahl (Individuendominanz) aber sogar 42 %. Wobei ein Massenaufreten von *Brachinus crepitans* allein schon 34 % der Aktivitäts-Individuen-Dominanz erzielte.

Eine Analyse aller in der Tabelle 3 aufgeführten Arten hinsichtlich der Ausbildung von als Reflektorflächen geeigneten metallischen Elytren zeigt, daß dies bei 31 % der Arten zutrifft. Von diesen 50 Arten mit metallisch reflektierenden Elytren sind 37 (74 %) tagaktiv und nur 6 (12 %) nachtaktiv. Unter den 6 ausgesprochen hiemalaktiven Arten besitzen 4 ebenfalls reflektorisch wirksame Elytren, aber nur zwei dieser Arten sind tagaktiv (*Bembidion nigricorne* und *Amara ingenua*), *Amara infima* ist tag- u. nachtaktiv und *Amara equestris* nachtaktiv. Zwei weitere häufig auch hiemalaktive Arten (*Bradycellus caucasicus* und *ruficollis*) sind tagaktiv aber besitzen keine "Reflektor-Elytren".

4 Die xerothermen Laufkäfer Deutschlands

Ein sauberes Verfahren zur definitiven Abgrenzung von "Xerothermie" gegenüber anderen Habitatanforderungen ist bisher nicht bekannt. Allgemein üblich ist die Definition xerothermer Arten über die Strenge ihrer Bindung an xerotherme Standorte. Wie in den vorausgehenden Abschnitten 2 und 3 gezeigt werden konnte, ist das damit umrissene Spektrum von Standorten aber auch nicht ohne eine gewisse Unschärfe zu fassen. Zumindest auf den weniger extremen xerothermen Standorten erlauben die dort herrschenden Umweltbedingungen auch die Existenz einer Reihe von ubiquitären Offenlandarten.

In die Tabelle 3 (siehe Anhang) wurden 163 Laufkäferarten aufgenommen, die aus der Literatur und aus eigenen Untersuchungen als im weitesten Sinne "xerotherm" eingestuft werden konnten. Die Aufnahme weiterer Arten, wie die ubiquitären Arten *Calathus fuscipes*, *Anchomenus dorsalis* oder den im norddeutschen Tiefland eher synanthropen *Laemostenus terricola*, den tyrphobionten *Trichocellus cognatus* oder die auch im Ufer-Genist an-

zutreffenden *Dromius linearis* und *Dromius melanocephalus*, wäre zu diskutieren, siehe dazu auch TROST (2003), der die Daten für Mitteldeutschland auswertete. Von 65 Laufkäferarten, die THIELE (1977) für Heide- und Sandgebiete, bzw. für Steppen, trockene Grasländer und Savannen aufführt, sind 44 in der Tabelle 3 enthalten, weitere 21 Arten sind eher ubiquitäre Offenlandarten, wie *Amara familiaris*, *Bembidion lampros*, *Calathus melanocephalus* u.a., die nicht aufgenommen wurden. Von den 26 Laufkäferarten, die als "Zeigerarten" für jene als "xerotherm" einzustufenden Habitate des zu errichtenden Schutzgebietssystems "Natura 2000" im Handbuch des Bundesamtes für Naturschutz genannt werden (SSYMANK et al. 1998) sind mit Ausnahme von zwei Arten (*Calathus melanocephalus* und *Dromius notatus*) alle in der Tabelle 3 enthalten.

60 Laufkäfer-Arten werden als xerotherm im strengeren Sinn eingestuft (z.B. *Amara tibialis*, *Harpalus politus*, *Syntomus foveatus*). Als fraglich erscheint die Xerophilie bei acht weiteren Arten, darunter die ubiquitären Offenlandarten *Harpalus affinis* und *Pseudoophonus rufipes*. Bei weiteren 24 Arten ist die Xerophilie immer mit dem Vorkommen auf sandigem Boden (Psammophilie) gekoppelt (z.B. *Amara equestris*, *Harpalus picipennis*, *Cicindela sylvatica* u.a.). Eine Vorliebe für Salzstandorte zeigen *Amara ingenua* und *Ophonus subsinuatus*, während *Harpalus cephalotes* als halobiont gelten muß. Fünf weitere Arten sind gleichzeitig an Rohhumus gebunden (Heidearten): *Amara famelica*, *Bembidion nigricorne*, *Bradycellus caucasicus*, *Bradycellus ruficollis* und *Carabus nitens*. Gerade die letzteren beiden Arten sind sicher nicht "xerotherm" im strengeren Sinn. Wer es selbst beobachten konnte, wie *Carabus nitens* im Frühling auf wassergesättigten ehemaligen Torfabauflächen herumwatscht oder *Bradycellus ruficollis* sich flink in dem mehr als erdfeuchten Rohhumus tief unter Callunabüschen bewegt, dem wird die Breite des Spektrums ökologischer Bedingungen auf diesen Standorten deutlich. Auch vier Arten trockener Waldstandorte (*Cymindis vaporariorum*, *Carabus arvensis*, *Carabus marginalis*, *Harpalus winkleri*) wurden mit in die Liste aufgenommen. Dann folgen drei psammophile Arten mit unsicherer Feuchtebindung (*Amara majuscula*, *Cicindela arenaria*, *Harpalus solitarius*) und drei Salz- und Küstenarten (*Anisodactylus poeciloides*, *Cicindela maritima*, *Harpalus melancholicus*), wobei zu-

mindest von *Harpalus melancholicus* auch eine Reihe von Funden auf Sandstandorten außerhalb von Salzstellen und Küsten existieren. 49 weitere Arten werden als thermophil eingestuft, hierher zählen vor allem auch jene "Grenz- und Vorposten-Arten, die nur hier an der Nordgrenze ihres Arels eine stärkere Bindung an trockenwarme Standorte zeigen (z.B. *Amara anthobia*, *Drypta dentata*, *Harpalus zabroides*, *Ophonus subquadratus*), sowie auch zehn Arten mit Bindung an Waldstandorte (z.B. *Carabus intricatus*, *Notiophilus rufipes*) oder an Pflanzen bzw. phytophage Chrysomeliden (z.B. die Arten der Gattung *Lebia*). Als Arten, die im Gegensatz zu den "psammophilen" und den "xerotherm/psammophilen" eher bindige oder Kalkböden bevorzugen, gelten die xerothermen Arten: *Amara eurynota*, *Amara nitida*, *Bembidion pygmaeum*, *Cymindis angularis*, *Cymindis axillaris*, *Ophonus azureus*, *Ophonus cordatus*, *Ophonus puncticollis* und *Panagaeus bipustulatus*, aber auch die thermophilen Arten: *Brachinus crepitans*, *Callistus lunatus*, *Licinus cassideus*, *Olisthopus rotundatus*, *Ophonus stictus*, sowie die "Waldart" *Notiophilus rufipes*.

Insgesamt ergibt das folgende Bilanz: 163 Arten (30,2% der Laufkäferfauna Deutschlands) sind im weitesten Sinn als xerotherme/thermophile Arten anzusehen, wovon 90 Arten (16,7%) im strengeren Sinne xerotherm sind.

5 Verbreitung, Überwinterung und diurnale Aktivität xerothermer Laufkäferarten

Als Grundlage für den zu überprüfenden Artenbestand diente die aktualisierte Checkliste der Laufkäfer Deutschlands (TRAUTNER & MÜLLER-MOTZFELD 1995). Jene als xerotherm im weiteren Sinn eingestufenen Arten wurden in die Tabelle 3 überführt und mit Angaben zur Verbreitung u.a. versehen. Mit Hilfe dieser Angaben sollte es möglich sein, Rückschlüsse auf die Habitatpräferenz einzelner Arten zu ziehen, während der Typ der Überwinterung und die diurnale Aktivität eventuell Hinweise für mögliche Vermeidungsstrategien liefern könnten.

5.1 Verbreitung

In der Tabelle 3 (siehe Anhang) werden neben

den Angaben zur Xerothermie in zwei getrennten Spalten Verbreitungsangaben mitgeteilt. Einmal werden die Areale der einzelnen Arten nach einem einfachen enkaptischen System beschrieben: holarktisch → paläarktisch → westpaläarktisch → europäisch → zentraleuropäisch; sowie weitere Einschränkungen angegeben, wie sibirisch (zentral-, west-, süd-sibirisch) oder atlantisch, baltisch, mediterran, pontisch, caucasisch, caspisch, iranisch, turanisch, pamirisch, kazakhisch. Die Charakterisierung der Verbreitung anhand der "Kernareale" erfolgte in Anlehnung an MEUSEL et al. (1965). Eine von Zentral-Europa bis Südwest-Sibirien verbreitete Art würde mit "z-euro-sw-sib" in der Tabelle ausgewiesen werden; eine mehr im Süden der Paläarktis verbreitete Art würde mit "pal (s)" angegeben. In der folgenden Spalte der Tabelle 3 werden dann jene Arten genauer gekennzeichnet, die in Mitteleuropa ihre Arealgrenze (G) erreichen, bzw. hier nur aus isolierten Vorpostenvorkommen (V) bekannt sind. Je nachdem, ob es sich um die Ost- (o), West- (w), Nord-(n) oder Süd-(s) Grenze des Areals handelt, wird dies entsprechend angegeben, sowie mit einer Ergänzung versehen, in welchem Bundesland diese Grenze erreicht wird. So reicht die Nordostgrenze des Verbreitungsgebietes von *Amara anthobia* bis Thüringen und Sachsen-Anhalt: Gno: ST,TH. Von *Lebia humeralis* war ein Vorpostenvorkommen in Thüringen bekannt: Vn: (TH). Ist die genaue Grenze nicht bekannt oder liegen anderweitig unsichere Angaben zugrunde, erscheint an entsprechender Stelle ein "?". Zur Einschätzung der Verbreitung außerhalb Deutschlands dienten neben eigenen Aufzeichnungen vor allem die Arbeiten von BURMEISTER (1939), HORION (1941), LINDROTH (1945/1949, 1985), KRZYZHANOVSKIJ et al. (1995) und TURIN (1981, 2000).

Danach haben fünf Arten ausgesprochene Vorpostenvorkommen in Deutschland: *Carabus marginalis* in Sachsen-Anhalt, *Harpalus albanicus* in Bayern und Sachsen-Anhalt, *Harpalus sulphuripes* in Hessen und Thüringen, *Lebia humeralis* in Thüringen und *Ophonus subsinuatus* in Sachsen-Anhalt. Dabei handelt es sich bei *Carabus marginalis*, *Harpalus sulphuripes* in Thüringen und *Lebia humeralis* um historische Belege, es sind keine aktuellen Nachweise nach 1980 bekannt geworden. Weitere 73 Arten erreichen in Mitteleuropa ihre Arealgrenze, hierher wurden auch einzelne Arten mit ausgesprochen disjunktem Areal (z.B. *Harpalus melancholicus*, *Harpalus neglectus*) ge-

rechnet, sowie die nordischen und teilweise boreomontanen Arten *Bembidion nigricorne*, *Cymindis angularis*, *Cymindis macularis*, *Amara quenseli*, *Cymindis vaporariorum* und *Miscodera arctica*. Diese insgesamt 78 "Grenz- und Vorpostenarten" stellen 48% der Gesamtzahl der xerothermen Arten im weitesten Sinn. 36 dieser Arten erreichen hier die Nordgrenze ihres Areals, 16 Arten die Nordwestgrenze, 5 Arten die Nordostgrenze, 4 Arten die Ostgrenze, je 3 Arten die West- bzw. Südgrenze und 1 Art die Südwestgrenze. Fünf weitere Arten sind Gebirgstiere, deren mitteleuropäische Verbreitung sehr unregelmäßig bzw. disjunkt ist.

Eine generelle Zusammenfassung der Anteile der einzelnen Arealtypen, jener weiter verbreiteten (paläarktisch, westpaläarktisch und anderweitig über Europa hinaus vorkommenden) Arten im Vergleich zu den zentraleuropäischen Arten oder jenen Arten mit Arealgrenzen in Mitteleuropa, deren Kernareale im Bezug auf Mitteleuropa eher nord/nordöstlich, ost/südöstlich, südlich, west/südwestlich liegen, zeigt Abbildung 1.

Der Gruppe der zentraleuropäischen Arten wurden auch die o.g. montanen Arten mit unregelmäßiger Verbreitung zugerechnet. Auffallend ist der hohe Anteil (43 %) "südlicher" Arten in der Gruppe der "thermophilen" Arten, während dieser Anteil bei den im weiteren Sinne xerothermen Arten und bei den psammophilen Arten bei 5% liegt. Arten mit nördlichem Verbreitungsschwerpunkt fehlen bei den psammophilen und thermophilen Arten völlig.

5.2 Überwinterungstyp

Die auf LARSSON (1939) basierende Einteilung der Laufkäfer in Herbstbrüter (= Larvenüberwinterer) und Frühjahrsbrüter (= Imagoüberwinterer), sowie jene Frühjahrstiere mit Herbstbestand, bei denen nach der Larvalentwicklung während der Sommermonate dann im Spätsommer/Herbst bereits die neue Generation schlüpft und aktiv wird, ohne aber dabei die Geschlechtsreife zu erlangen (Gonaden-Dormanz), muß heute etwas stärker differenziert werden (TURIN 2000). Angaben zur Entwicklung finden sich auch bei BURMEISTER (1939). Inzwischen liegen von zahlreichen Laufkäferarten sichere Nachweise von Mehrjährigkeit vor, nicht nur von *Carabus*- und *Calosoma*-Arten, von denen das bereits seit langem bekannt war.

Neben den o.g. Literaturangaben flossen hier

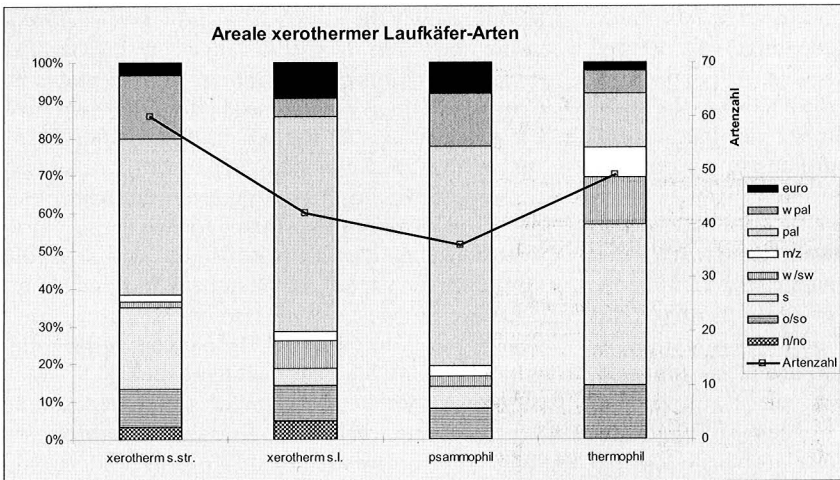


Abb. 1: Relative Häufigkeit (in %) der verschiedenen Arealtypen (Definition siehe Text) bei xerothermen s. str. (im engeren Sinn), xerothermen s. l. im weiteren Sinn (incl. allen weiteren als xerotherm eingestuften, auch xerotherm psammophilen), aller psammophilen (incl. auch der xerotherm/psammophilen) und thermophilen Laufkäferarten. Die weiter verbreiteten (paläarktisch, westpaläarktisch, europäisch) Arten wurden den Arten gegenübergestellt, deren Kernareale in Relation zu Mitteleuropa westlich/südwestlich, südlich, östlich/südöstlich, nördlich/nordöstlich oder in Mitteleuropa (m/z) liegen.

eine ganze Reihe weiterer Informationen zu den einzelnen Arten ein, für die den Kollegen E. Arndt (Bernburg), S. Gürlich (Buchholz), F. Hieke (Berlin), J. Schmidt (Rostock), J. Trautner (Filderstadt), M. Trost (Halle) und D. Wrase (Berlin) herzlich zu danken ist. Den Hinweisen von E. Arndt folgend, wurde die Einteilung in der Tabelle 3 dahingehend präzisiert, daß für die Einteilung in Larven- und Imagoüberwinterer nur die Erstüberwinterung gerechnet wurde, da bei mehrjährigen Arten alle weiteren Überwinterungen zwangsläufig Imagoüberwinterungen sind. Bei einigen Arten, z.B. in Hochgebirgen oder in Jahren mit ungünstigem Witterungsverlauf, können beide Formen der Überwinterung (als Larve oder als Imago) von Jahr zu Jahr wechseln oder nebeneinander auftreten. Jene Arten, von denen das bekannt geworden ist, wurden in die Gruppe der Larven/Imago-Überwinterer eingeordnet. Wie aus der Abbildung 2 hervorgeht,

ist der Anteil der Imagoüberwinterer (33 %) in der Gruppe der xerotherm/psammophilen Laufkäfer am geringsten, 50 % der Arten dieser Gruppe sind Larvenüberwinterer. Die Gruppe der thermophilen Arten weicht davon am stärksten ab, 68 % sind Imagoüberwinterer und nur 12 % Larvenüberwinterer. Einen Vergleich der Arealtypen dieser Arten zeigt Abbildung 3. Die weit verbreiteten Arten stellen überall den größten Anteil, bei den Larvenüberwinterern (62 %), den Imagoüberwinterern (49 %) und bei den restlichen Arten mit gemischtem Überwinterungstyp (43 %). Der Anteil der "Grenz- und Vorpostenarten", die vom Ost/Südosten und vom Süden her Mitteleuropa erreichen, ist mit 41 % bei den Imagoüberwinterern am größten, bei den anderen Überwinterungstypen liegt dieser Anteil nur bei 26-28 %. Auffallend ist der hohe Anteil der zentraleuropäischen Arten (20 %) bei den Arten mit gemischtem Überwinterungstyp, während die-

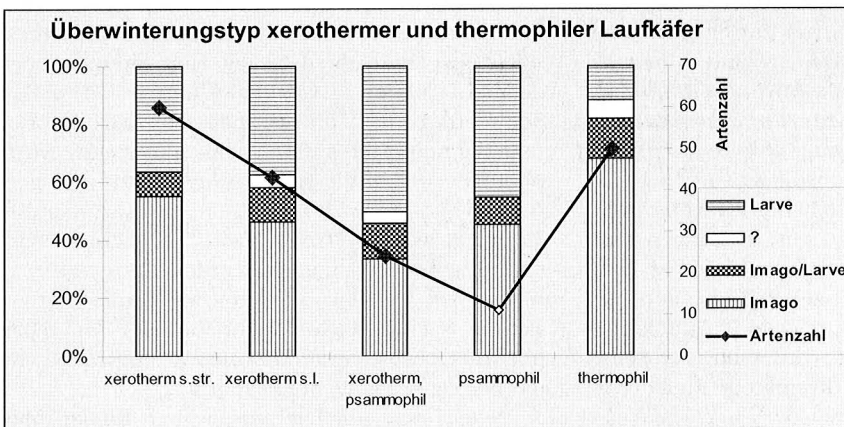


Abb. 2: Prozent-Anteil des jeweiligen Überwinterungstyps xerothermer Laufkäferarten im Vergleich zur Gesamtartenzahl der jeweiligen "Xerothermie-Gruppe". Im Gegensatz zu Abb. 1 wurde hier die Gruppe der Sandarten in die "xerotherm psammophilen" und die ("übrigen") psammophilen Arten getrennt.

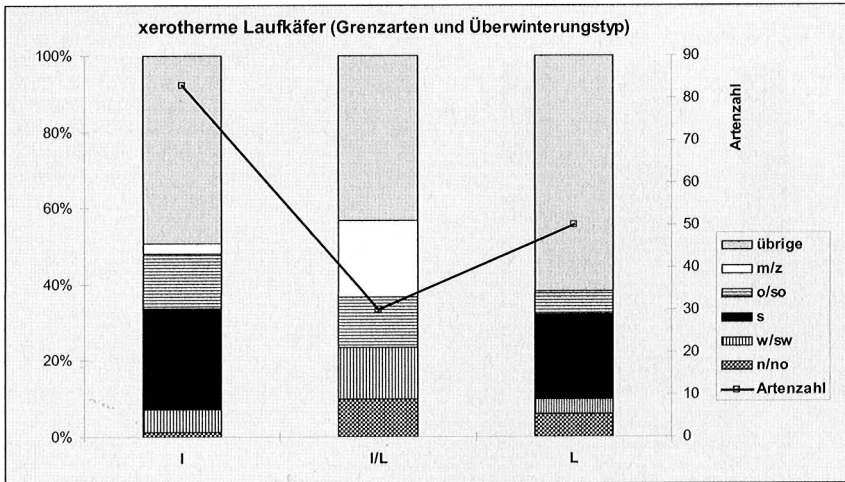


Abb. 3: Vergleich der Prozent-Anteile des angegebenen Arealtyps bei Imago- und Larvenüberwinterern, sowie den Arten, bei denen beide Überwinterungstypen nebeneinander auftreten können. Neben den "Grenz- und Vorpostenarten", die von ost/südost, süd, west/südwest oder nord/nordost Mitteleuropa erreichen, werden die Anteile der zentraleuropäischen und der übrigen (weiter verbreiteten) Arten angegeben.

ser Verbreitungstyp bei den Larvenüberwinterern völlig fehlt.

5.3 Diurnale Aktivität

Neben Literaturangaben zur Tag/Nacht-Aktivität (z.B. KIRCHNER 1960; TURIN 2000) wurden auch hier eigene Aufzeichnungen und Hinweise zu einzelnen Arten von den im vorangehenden Abschnitt genannten Kollegen eingearbeitet. Die getroffene Einteilung in tagaktive, nachtaktive und tag/nachtaktive Arten wird dem wirklichen diurnalen Verteilungsmuster der lokomotorischen Aktivität vieler Arten nicht gerecht. Die Lauf- und Flug-Aktivität der einzelnen Arten unterliegt nicht nur individuellen Schwankungen, sondern weist auch im jahreszeitlichen Verlauf und in Abhängigkeit vom physiologischen Zustand (Hunger, Wassermangel, Geschlechtsreife, Eiablage u. a.) der einzelnen Individuen enorme Unterschiede auf. Störungen, Lockwirkungen, extreme Witterung, Licht als äußerer Zeitgeber haben Einfluß auf die diurnale Aktivität. Eine ganze Reihe von xerothermen Laufkäferarten (z.B. *Amara majuscula*, *Lebia chlorocephala*, *Pseudoophonus rufipes*) fliegen nachts an UV-Lampen, andere Arten haben während ihrer Hauptaktivitätsperiode (meist identisch mit der Kopulations- und Eiablageperiode) eine zweiphasische Dämmerungsaktivität (morgens und abends), bzw. sind nur während dieser Zeit auch tagaktiv. Von *Calosoma reticulatum* ist bekannt, daß diese Art während ihres Aktivitätsmaximums im Juni in Abhängigkeit von der Witterung (warme, milde Juni-Nächte, keine Niederschläge) erst unmittelbar

beim Übergang von der Abenddämmerung zur Nacht aktiv wird. Reste der Tiere finden sich z.B. in Speiballen von Eulen. Die Art besitzt schöne metallglänzende "Reflektorflächen-Elytren" und kann in Terrarien auch morgens auf Futtersuche beobachtet werden, sie ist also offenbar auch für Tagaktivität "ausgerüstet". Andere Arten (z.B. *Amara aenea*, *Harpalus affinis*, *Syntomus foveatus*) können am Tag als flinke Läufer beobachtet werden oder sind aktive Flieger (z.B. *Cicindela*-Arten).

In Abbildung 4 werden die %-Anteile der jeweiligen Aktivitätstypen der verschiedenen Gruppen xerothermer Laufkäferarten vergleichend gegenüber gestellt. Erwartungsgemäß ist der Anteil der nachtaktiven Arten (66,7 %) bei den xerotherm/psammophilen Arten, die wohl als die "Extremisten" unter den xerothermen Arten anzusehen sind, am höchsten (Vermeidungsstrategie !), während er bei den thermophilen Arten (26,5 %) am geringsten ist. Insgesamt überwiegt im Durchschnitt aller xerothermen Arten der Anteil der tagaktiven Arten (47,8 %) gegenüber den nachtaktiven (35,5 %).

Der Vergleich der Areale der Laufkäfer der verschiedenen Klassen diurnaler Aktivität ergibt eigentlich keine aufregenden Unterschiede (siehe Abbildung 5). Der sonst erwartungsgemäß hohe Anteil der Arten mit weiter Verbreitung (tagaktive: 56,4 %, nachtaktive: 55,7 %) ist bei den tag- und nachtaktiven Arten (zu denen auch einige seltenere Arten gerechnet wurden, deren Aktivitätstyp unbekannt ist) deutlich geringer (29,2 %). Der Anteil der westlich/südwestlichen Grenzarten (*Harpalus attenuatus*, *Ophonus subsinuatus*, *Ophonus parallelus*) ist hier am höchsten (12,5 %), während

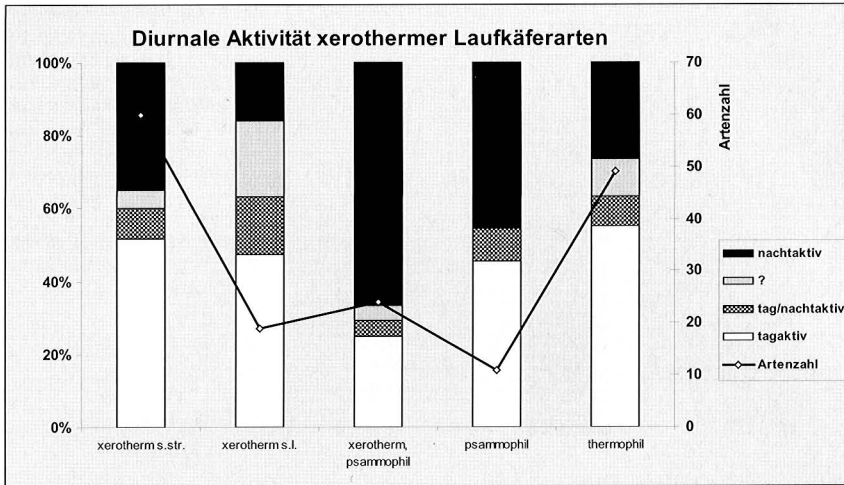


Abb. 4: Vergleich der Prozentanteile nacht- und tagaktiver Laufkäferarten an der Gesamtartenzahl der verschiedenen "Xerothermie-Gruppen" der deutschen Laufkäferfauna. Unter den "xerothermen s.l."-Arten wurden hier die "xerotherm psammophilen" nicht mit gezählt.

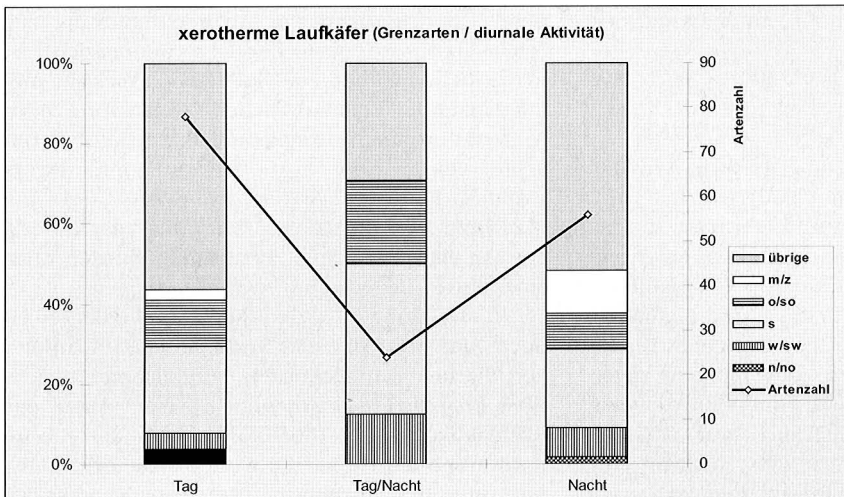


Abb. 5: Vergleich der Prozentanteile der weit verbreiteten Laufkäferarten und der "Vorposten- und Grenzarten" xerothermer Laufkäfer mit Tag-, Tag + Nacht- und Nacht-Aktivität.

die Gruppe der zentraleuropäisch disjunkten / montanen Arten ("zdm") hier völlig fehlt. Mit sechs Arten (*Leistus montanus*, *Leistus spinibarbis*, *Licinus cassideus*, *Harpalus modestus*, *Harpalus melancholicus*, *Harpalus neglectus*) erreicht diese "zdm"-Gruppe ihren höchsten Wert (11 %) bei den nachaktiven Arten. Ökologisch repräsentieren diese Arten zumindest zwei ganz verschiedene Habitatgruppen: Felsenheiden und Sanddünen. In der Gruppe der "nordischen Arten" (*Bembidion nigricorne*, *Cymindis macularis*, *Cymindis angularis*) ist die Mehrzahl tagaktiv, nur *Miscodera arctica* ist nachaktiv.

Einen Vergleich des Überwinterungstyps xerothermer Laufkäferarten mit dem jeweiligen Typ der

diurnalen Aktivität dieser Arten zeigt Abbildung 6. Bei den tagaktiven Arten ist der Anteil der Larvenüberwinterer (19,2 %) sehr gering, während er bei den nachaktiven Arten (44 %) am höchsten ist. Für die Arten, bei denen Kenntnislücke bezüglich des Überwinterungstyps bestehen, ließen sich auch keine Angaben zur diurnalen Aktivität in Deutschland finden (z.B. *Amara sabulosa*, *Harpalus subcylindricus*, *Ophonus parallelus*, *Ophonus subsinuatus*). Bei den Imagoüberwinterern beträgt der Anteil der tagaktiven Arten 70% und der der nachaktiven Arten 21 %, dagegen ist bei den Larvenüberwinterern der Anteil der tagaktiven Arten mit nur 30 % deutlich geringer als der der nachaktiven 52 % Arten. Die Gruppe der Arten mit gemischtem Überwinte-

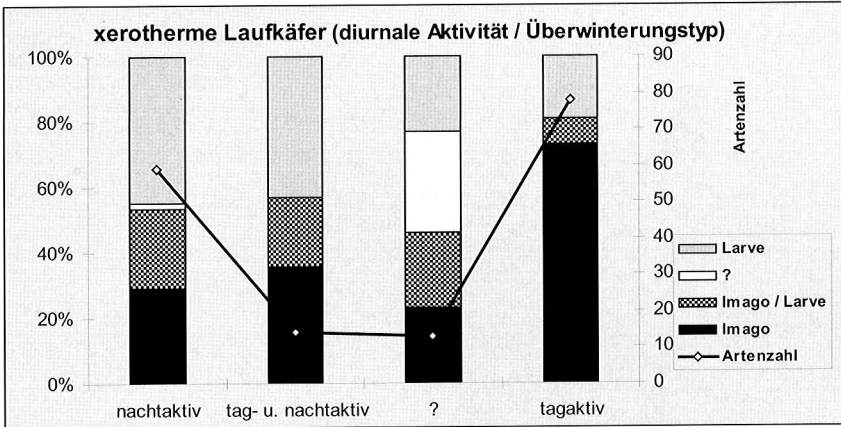


Abb. 6: Vergleich von diurnalem Aktivitätstyp und Überwintertyp der xerothermen Laufkäferarten Deutschlands, unter ? wurden jene Arten aufgeführt, deren Überwintertyp- bzw. Aktivitätstyp unzureichend bekannt ist.

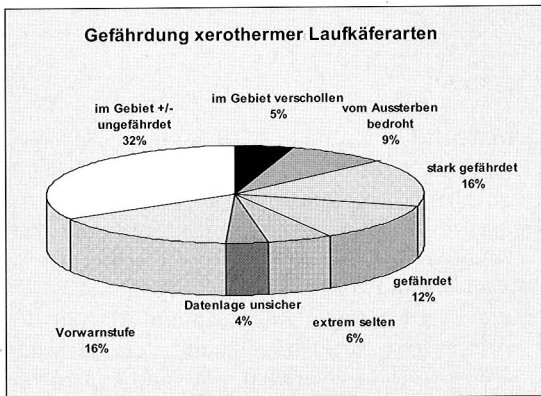


Abb. 7: Gefährdungssituation von 163 als xerotherm/thermophil eingestuftem Laufkäferarten nach der Roten Liste von TRAUTNER et al. (1997).

ergibt zunächst formal eine bedeutend stärkere Gefährdung für die Arten dieser Habitatpräferenz-Gruppe der "xerothermen Arten" im Vergleich etwa mit den "Waldarten", bei denen eine Gefährdung von 45,7 % der Arten konstatiert wurde (MÜLLER-MOTZFELD 2002). Hinzu kommen noch 12 weitere seltene und zwei bei uns extrem seltene Arten (*Harpalus attenuatus*, *Leistus fulvibarbis*), die zumindest auch als potentiell "gefährdbar" in die Kategorie R aufgenommen werden könnten.

In Deutschland als verschollen (Kategorie 0) gelten *Carabus marginalis* (V), *Cicindina arenaria arenaria*, *Harpalus cephalotes* (G), *Harpalus flavicornis* (G), *Harpalus sulphuripes* (V), *Lebia humeralis* (V), *Licinus punctatulus* (G) und *Poecilus sericeus* (G). Mit Ausnahme der Nominatrasse von *Cicindina arenaria* sind dies alles "Vorposten- oder Grenzarten" (VG), woraus sich nicht ohne weiteres eine besondere Schutzverantwortung für diese Arten in Deutschland ableiten lässt (MÜLLER-MOTZFELD & TRAUTNER 1994, MÜLLER-MOTZFELD et al. 1997). Zu jenen Grenz- und Vorpostenarten gehören 57 % der insgesamt in irgendeine Gefährdungskategorie der Roten Liste eingestuftem xerothermen Laufkäferarten. Besonders hoch ist der Anteil der Vorposten- und Grenzarten in den höheren Gefährdungskategorien (0,1,2), so sind neben den bereits erwähnten in Deutschland "verschollenen Arten" alle Arten der Kategorien 1 (vom Aussterben bedroht) und R (extrem selten) Vorposten- oder Grenzarten. Selbst unter den 25 Arten der Kategorie 2 (stark gefährdet) sind 14 (56 %) Grenzarten, bei den Arten der "Vorwarnstufe" (V) sind es 70 % und in der Kategorie 3 (gefährdet) 25 % der Arten.

Das "xerotherme" Element unter den Laufkä-

rungstyp (Larven- und Imaginal-Überwinterung) stimmt weitgehend mit den Verhältnissen bei den Larvenüberwinterern überein.

6 Gefährdung und Raumbedeutsamkeit xerothermer und thermophiler Laufkäferarten

Als Bewertungsgrundlage diente hier die Rote Liste der Laufkäfer Deutschlands (TRAUTNER et al. 1997), zusätzlich wurden die Angaben zur Bestandssituation mit in die Tabelle 3 (siehe Anhang) aufgenommen. Von den 163 in der Tabelle 3 aufgeführten Laufkäferarten stehen 102 (62,5 %) in der o.g. Roten Liste Deutschlands, bei sechs weiteren Arten (3,7 %) ist die Datenlage für eine Einstufung nicht ausreichend (Abbildung 7). Das

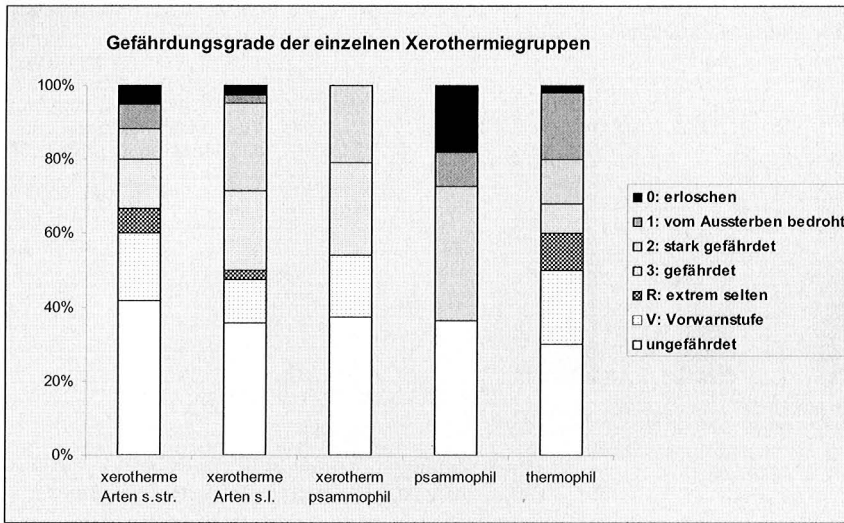


Abb. 8: Anteil gefährdeter Laufkäferarten in den einzelnen Xerothermie-Gruppen (Gruppeneinteilung gemäß Abb. 2); Gefährdungskategorien der Roten Liste Deutschlands (TRAUTNER et al. 1997) .

fern Deutschlands galt offenbar schon immer als etwas Besonderes und daher Schützenswertes, weil es eben nur an Sonderstandorten zu finden ist. Nüchtern betrachtet ist der große Anteil der Vorposten- und Grenzarten Ausdruck der Tatsache, daß für die Mehrzahl dieser Arten Deutschland nicht zum Kernareal gehört; von einer Gefährdung der Vorkommen in Deutschland sind daher auch nicht unbedingt Rückwirkungen auf das Gesamtareal zu erwarten. Die "Raumbedeutsamkeit" (MÜLLER-MOTZFELD et al. 1997) der deutschen Vorkommen dieser Arten ist in vielen Fällen nur gering (lokal). Dies bedeutet nicht, daß diese Vorkommen nicht schützenswert sind, es sind oft die einzigen bekannten Fundstätten im Kreis, im Bundesland oder gar in Mitteleuropa. Gemessen am Gesamtareal kommt diesen Vorkommen aber in der Regel nur eine geringe Bedeutung für den Erhalt dieser Arten im globalen Sinn zu. Die spezielle Verantwortung für den Schutz einer Art ist dann besonders hoch, wenn die Vorkommen einen beträchtlichen Teil des Gesamtareals stellen, wie etwa im Falle von mitteleuropäischen lokalen Endemiten oder von Arten mit einem zentraleuropäischen oder nordatlantisch-baltischen Areal. Für den Schutz dieser Arten kommt Deutschland eine besondere Verantwortung zu, weil sie eben nur hier und eventuell noch in einigen Nachbarländern geschützt und für die Nachwelt dauerhaft erhalten werden können. Als raumbedeutsam in diesem Sinn sind die Vorkommen in Deutschland von folgenden xerothermen Arten anzusehen:

Cicindela sylvicola: eingeschränkte zentraleuropäische Verbreitung, Bestand in Deutschland rückläufig, Vorwarnstufe (V).

Cicindina arenaria viennensis: zentraleuropäische Grenz-Rasse einer eurosibirischen Art, in Deutschland vom Aussterben bedroht (1).

Cylindera germanica: im gesamten Westteil des Areals stark rückläufig, kaum aktuelle Nachweise, in Deutschland vom Aussterben bedroht (1).

Calosoma reticulatum: aktuelle Funde (nach 1980) dieser eurosibirischen Art im europäischen Arealteil nur aus Deutschland bekannt, überall vom Aussterben bedroht (1).

Carabus monilis: im gesamten west-/zentraleuropäischen Areal rückläufig, Vorwarnstufe (V).

Carabus nitens: aufgrund von Lebensraumverlust im gesamten west- und zentraleuropäischen Arealteil stark gefährdet (2).

Carabus ullrichii: von SO-Europa bis ins südliche Mitteleuropa verbreitete Art, gefährdet (3).

Carabus intricatus: disjunkte süd- bis zentraleuropäische Verbreitung, im gesamten Areal gefährdet (3).

Nebria salina: nordatlantisch-baltisch verbreitete Art, in mehreren Bundesländern gefährdet.

Dyschirius angustatus: eingeschränkte zentraleuropäische Verbreitung, gefährdet (3).

Bembidion nigricorne: nordatlantisch-baltische Art, in gefährdetem Lebensraum (Calluna-Heiden), hiemalaktiv, in Deutschland stark gefährdet.

det (2).

Bembidion pygmaeum: Art mit eingeschränkter west-/zentraleuropäischer Verbreitung, in Deutschland Vorwarnstufe (V).

Bradycellus ruficollis: Art mit Verbreitungsschwerpunkt in Westeuropa, in gefährdetem Lebensraum (Heide), in Deutschland gefährdet (3).

Harpalus picipennis: extrem xerotherme und psammophile Art Südost- und Zentraleuropas, in Deutschland gefährdet (3).

Ophonus sabulicola: disjunktes Areal von Südost- bis Zentraleuropa, in Deutschland vom Aussterben bedroht (1).

Ophonus schaubergerianus: genaue Verbreitung (Südost/Zentraleuropa) ungenügend bekannt, erreicht in Nord-Deutschland seine Arealgrenze, nicht gefährdet.

Poecilus kugelanni: südosteuropäische Art, in Zentraleuropa kaum aktuelle Funde, in Deutschland vom Aussterben bedroht (1).

Cymindis macularis: extrem disjunktes nord/zentraleuropäisches und zentralsibirisches Areal im gesamten europäischen Arealteil stark gefährdet (2).

Licinus punctatulus: süd- und westeuropäische Art, die bis ins südliche Mitteleuropa hinein reicht, in Deutschland nur wenige aktuelle Nachweise ($R \rightarrow 0$).

Eine Erweiterung dieser Liste durch die xerothermen Arten der Dünen, Küsten- und Salzstandorte wäre überlegenswert, da diese Arten in der Regel stark disjunkte Areale besitzen, bzw. nur punktuell vorkommen und trotz weiter Verbreitung eben nicht flächendeckend vertreten sind.

Bei der Mehrzahl der anderen in Deutschland in irgendeiner Weise als gefährdet eingestuft xerothermen Laufkäferarten scheint z. Z. keine unmittelbare Gefahr des Erlöschens im Gesamtareal zu bestehen. Die Gefährdung der einzelnen "Xerothermie"-Gruppen ist dabei durchaus etwas unterschiedlich (siehe Abbildung 8). So ist erfreulicherweise in der Gruppe der xerotherm/psammophilen Arten keine Art in Deutschland ausgestorben (Kategorie 0) oder extrem selten (Kategorie R). Der Anteil der Arten mit höheren Gefährdungsstufen (0,1,2) ist bei den psammophilen Arten am höchsten, hier fehlen dagegen die Arten der Kategorien 3 (gefährdet), R (extrem selten) und der Vorwarnstufe (V).

Von den hier insgesamt besprochenen xerother-

men Laufkäfer-Arten im weitesten Sinn hat nur eine Art (*Carabus intricatus*) Eingang in internationale Rote Listen der gefährdeten Tierarten gefunden. *Carabus intricatus* ist sowohl in der Roten Liste der IUCN (1996) als auch in der Europäischen Liste der global gefährdeten Tiere und Pflanzen (1991) enthalten, kritische Bemerkungen dazu, sowie der Vorschlag, die Steppenart *Calosoma reticulatum* als prioritäre Art in die Anhangslisten der FFH-Richtlinie aufzunehmen, siehe MÜLLER-MOTZFELD (2000).

7 Zusammenfassung

Das Ziel der vorliegenden Arbeit war es, eine möglichst vollständige Übersicht über die im weitesten Sinne xerothermen Laufkäferarten Deutschlands zu geben und zu diesen Arten Informationen zur Verbreitung, zur Biologie (Überwinterungstyp, diurnale Aktivität), zur Bestandssituation und Gefährdung in Deutschland mitzuteilen. Mit Hilfe dieser Informationen sollte es möglich sein, eine möglichst genaue Klassifizierung der Habitatpräferenz einzelner Arten vorzunehmen und projektbezogen und anwendungsgerecht zu modifizieren. Dies schließt gleichzeitig auch eine kritische Sichtung und Korrektur der Tabelle 3 aufgrund einer verbesserten Datenlage ein. Alle Fachkollegen sollen hiermit ausdrücklich aufgefordert werden, zur Verbesserung, Ergänzung und Korrektur der mitgeteilten Daten beizutragen.

Ausgehend von der Checkliste der Laufkäfer Deutschlands (TRAUTNER & MÜLLER-MOTZFELD 1995) wurde der Versuch unternommen, exklusive "xerotherme" Elemente der Laufkäferfauna über ihre Habitat-Präferenz zu charakterisieren und von ähnlichen Anspruchslagen (thermophil, psammophil, halophil) zu differenzieren. Eingedenk des bekannten ökologischen Phänomens, daß sich oft erst am Rand des Verbreitungsgebietes einer Art solche "exklusive" Bindung an entsprechende Standortbedingungen erkennen läßt, erfolgte eine grobe Analyse der Arealtypen aller in Deutschland als xerotherm einzustufender Laufkäfer-Arten. Dabei zeigte sich, daß das Gesamtareal einer Art, als eine integrative Zusammenfassung aller die Verbreitung bestimmenden Faktoren, sehr gut mit der Habitatwahl in Deutschland zu korrelieren ist. Bei jenen in der Paläarktis weit verbreiteten Arten ist aber aufgrund des unterschiedlichen Kenntnisstands über die Verbreitung in der Ostpaläarktis

und auch der zu erwartenden Unterschiede in der Habitatpräferenz zwischen verschiedenen geographischen Rassen ein entsprechend genauer Bezug auf Mitteleuropa hinsichtlich der ökologischen Deutung der Habitatwahl schon schwieriger. Die Vorstellung, daß alle xerothermen Arten pontischen oder mediterranen Ursprungs sind, muß durch ein differenzierteres Bild ersetzt werden. So gibt es auch "nordische" (boreomontane oder atlantobaltische) Laufkäferarten, die in ihrem Vorkommen in Mitteleuropa auf xerotherme Standorte beschränkt sind. Auch unter den tyrphophilen Moor- und Heide-Arten existieren xerotherme Elemente. Schwierig wird die Deutung bei Waldarten, da nach bisheriger Vorstellung Gehölzbedeckung automatisch eine höhere Humidität der betreffenden Standorte suggeriert. Die Trennung zwischen thermophilen, psammophilen und xerothermen Arten gelingt dann, wenn z.B. andere Faktoren, wie Grundwasserflur-Abstand, Bedeckungsgrad, Substratbindung u.a. hinlänglich bekannt sind und zur Differenzierung genutzt werden können. Die möglichen Ursachen der Habitatwahl und der Bindung von Laufkäfern an xerotherme Standorte sowie entsprechende Anpassungsstrategien werden vor allem anhand von Daten zur diurnalen Aktivität und zur Form der Überwinterung diskutiert.

Eine Analyse der Gefährdungsgrade dieser Arten zeigt, daß in Deutschland ein hoher Anteil von xerothermen Arten in der Roten Liste steht. Ob dies im Sinne der Raumbedeutsamkeit der betreffenden Vorkommen wirklich gerechtfertigt ist, wird an konkreten Beispielen diskutiert und eine Liste der in Deutschland raumbedeutsamen xerothermen Laufkäferarten mitgeteilt.

Literatur

- BECKER, J. (1975): Art und Ursachen der Habitatbindung von Bodenarthropoden (Carabidae [Coleoptera], Diplopoda, Isopoda) xerothermer Standorte in der Eifel. - Beitr. Landschaftspfl. Rhld.-Pfalz Beiheft 4: 89-140.
- BELL, R.T. (1998): Where do the Rhyssodini (Coleoptera) belong? - Proc. Symp. Phyl. and Classific. of Carabidae (Firenze, Italy), Mus. Reg. Sci. Nat. Torino: 261-272.
- BEUTEL, R. (1997): Über Phylogenie und Evolution der Coleoptera (Insecta), insbesondere der Adephaga. - Abh. Naturwiss. Ver. Hamburg NF 31: 3-164.
- BURMEISTER, F. (1939): Biologie, Ökologie und Verbreitung der europäischen Käfer. I. Carabidae. - Krefeld, 307 S.
- ERWIN, T.L. (1979): Through an evolutionary history of ground beetles: Hypotheses generated from comparative faunal analysis of lowland forest sites in temperate and tropical regions. - In ERWIN, T.L.; BALL, G.E.; WHITEHEAD, D.R. & A.L. HALPERN: Carabid beetles, their evolution, natural history and classification. - W. Junk-Publ., The Hague, 539-593.
- GHILAROV, M. S. (1960): Die Veränderungen der Steppenbodenfauna unter dem Einfluß der künstlichen Bewaldung. - Konf. über wiss. Probl. des Pflanzenschutzes, Budapest, 229-239.
- GRÜM, L. (1966): Diurnal activity rhythm of starved Carabidae. - Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. Biol. 14: 404-411.
- HEITJOHANN, H. (1974): Faunistische und ökologische Untersuchungen zur Sukzession der Carabidenfauna (Coleoptera, Insecta) in den Sandgebieten der Senne. - Abh. Landesmus. f. Naturkd. Münster 36 (4): 3-27.
- HORION, A. (1941): Faunistik der deutschen Käfer. Bd. I: Adephaga - Caraboidea. - Krefeld, 463 S.
- JONGMAN, R. H. G.; TER BRAAK, C. J. F. & O. F. R. TONGEREN (1987): Data analysis in community and landscape ecology. - Pudoc Wageningen, 299 S.
- KIRCHNER, H. (1960): Untersuchungen zur Ökologie feldbewohnender Carabiden. - Inaugural-Diss. Univ. Köln, 59 S.
- KOCH, K. (1989): Die Käfer Mitteleuropas - Ökologie Bd. 1. - Goecke & Evers-Verl. Krefeld, 440 S.
- KRYZHANOVSKIY, O. L.; BELOUSOV, I. A.; KABAK, I. I.; KATAEV, B. M.; MAKAROV, K. V. & V. G. SHILENKOV (1995): A checklist of the ground-beetles of Russia and Adjacent Lands (Insecta, Coleoptera, Carabidae). - Pensoft Publ. Sofia/Moscow, Ser. Faunistica No. 3, 271 S.
- LARSSON, S.G. (1939): Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden. - Ent. Medd. 20: 276-560.
- LAUTERBACH, A.-W. (1964): Verbreitungs- und aktivitätsbestimmende Faktoren bei Carabiden in sauerländischen Wäldern. - Abh. Landesmus. Naturk. Münster/Westf. 26 (4): 3-103.
- LINDROTH, C. H. (1945 & 1949): Die fennoskandischen Carabiden Teil I-III. - Medd. Göteborgs Mus.Zool. Avdel. 109: 1-710; 110: 1-277; 112: 1-911 (3 Bände).
- LINDROTH, C. H. (1985): The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. - Fauna Entomologica Scandinavica Vol. 15, part 1 + 2, E.J.Brill / Scandinavian Science Press Ltd., Leiden / Copenhagen, 500 S.
- MEUSEL, H.; JÄGER, E. & E. WEINERT (1965): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora Bd. I: Text, 583 S.; Bd. II: Karten, 258 S. - Gustav-Fischer-Verl. Jena.
- MLETZKO, G. (1972): Ökologische Valenzen von Carabidenpopulationen im Fraxino-Ulmetum. - Beitr. Entomol. 22: 471-485.
- MOSSAKOWSKI, D. (1970): Ökologische Untersuchungen an epigäischen Coleopteren atlantischer Moor- und Heidestandorte. - Z. Wiss. Zool. 181: 233-316.
- MÜLLER-MOTZFELD, G. (1989): Laufkäfer (Coleoptera: Carabidae) als pedobiologische Indikatoren. - Pedobiologia 33: 145-153.
- MÜLLER-MOTZFELD, G. (2000): Schützt die FFH-Richtlinie die "richtigen" Arten? - Schr.-R. f. Landschaftspfl. & Natursch. 68: 43-55.
- MÜLLER-MOTZFELD, G. (2001): Laufkäfer in Wäldern Deutschlands. - Angew. Carabidol. Suppl.II: 9-20.
- MÜLLER-MOTZFELD, G.; SCHMIDT, J. & BERG, C. (1997): Zur Raumbedeutsamkeit der Vorkommen gefährdeter Tier- und Pflanzenarten in Mecklenburg-Vorpommern. - Natur und Naturschutz in Mecklbg.-Vorpom. 33: 42-70.
- MÜLLER-MOTZFELD, G. & J. TRAUTNER (1994): Skalierungsvorschläge für die Rote Liste der Laufkäfer Deutschlands. - Insecta (Berlin) 3: 66-77 (ausgegeben 1995).
- MURDOCH, W.W. (1967): Life history patterns of some British Carabi-

- dae (Coleoptera) and their ecological significance.- *Oikos* 18: 25-32
- NIEDLING, A. (2003): Die Sandachse Franken - ein Naturschutzprojekt zum Schutz und zur Entwicklung von Sandlebensräumen im Regnitzgebiet. - *Angewandte Carabidologie Supplement III*, x-y.
- PAARMANN, W. (1979): Ideas about the evolution of the various annual reproduction rhythms in carabid beetles of different climatic zones. - *Miscellaneous Pap. (Wageningen)* 18: 119-132.
- PERNER, J. (1993): Zur räumlichen und zeitlichen Variabilität ausgewählter Arthropodengemeinschaften in Trockenrasen des Mittleren Saaletals.- Diss. Friedrich-Schiller-Univ. Jena, 149 S. + Anhang.
- PLATEN, R. (1992): Die Entwicklung eines Zeigerwertsystems für Laufkäfer (Coleoptera, Carabidae) mit Hilfe einer "Canonical Correspondence Analysis" (CCA). - *Verh. Ges. f. Ökol.* 21: 321-326.
- SCHILLER, W. & F. WEBER (1975): Die Zeitstruktur der ökologischen Nische der Carabiden. (Untersuchungen in Schatten- und Strahlungshabitaten des NSG "Heiliges Meer" bei Hopsten). - *Abh. Landesmus. Naturk. Münster/Westf.* 37 (3): 3-34.
- SCHWERTFEGGER, F. (1963): *Ökologie der Tiere, Bd.I: Autökologie.* - Parey-Verl. Hamburg u. Berlin, 461 S.
- SEDLAG, U. & E. WEINERT (1987): *Wörterbücher der Biologie - Biogeographie, Artbildung und Evolution.* - Fischer-Verl. Jena, 333 S.
- SOWIG, P. (1986): Experimente zur Substratpräferenz und zur Frage der Konkurrenzuminderung uferbewohnender Laufkäfer (Coleoptera, Carabidae). - *Zool. Jb. Syst.* 113: 55-77.
- SSYMAN, A.; HAUKE, U.; RÜCKRIEM, C. & E. SCHRÖDER (1998): Das europäische Schutzgebietssystem NATURA 2000. - *Schriftenr. f. Landschaftspf. u. Natursch.* 53: 1-560 + Anhang.
- THIELE, H.-U. (1964): Experimentelle Untersuchungen über die Ursachen der Biotopbindung bei Carabiden. - *Z. Morph. Ökol. Tiere* 53: 387-452
- THIELE, H.-U. (1968): Was bindet Laufkäfer an ihre Lebensräume? - *Naturw. Rdsch.* 21: (2) 57-65
- THIELE, H.-U. (1973): Physiologisch-ökologische Studien an Laufkäfern zur Kausalanalyse ihrer Habitatbindung. - *Verh. Ges. f. Ökol. Saarbrücken*, 39-54
- THIELE, H.-U. (1977): *Carabid Beetles in Their Environments.*- Springer-Verl. Berlin/Heidelberg/New York, 369 S.
- THIELE, H.-U. & F. WEBER (1968): Tagesrhythmik und Aktivität bei Carabiden. - *Oecologia (Berlin)* 1: 315-355
- TRAUTNER, J. u. G. MÜLLER-MOTZFELD (1995): Faunistisch-ökologischer Bearbeitungsstand, Gefährdungssituation und Checkliste der Laufkäfer Deutschlands (Coleoptera, Carabidae).- *Naturschutz u. Landschaftsplanung* 27,(3) 96-105 + Anhang Checkliste.
- TRAUTNER, J.; MÜLLER-MOTZFELD, G. & M. BRÄUNICKE (1997): Rote Liste der Sandlaufkäfer und Laufkäfer Deutschlands (Coleoptera: Cicindelidae et Carabidae). - *Naturschutz & Landschaftsplanung* 29: (9) 261-273.
- TROST, V. (2004): Differenzierung der Carabidenfauna von mitteldeutschen Xerothermhabitaten mit besonderer Berücksichtigung Sachsen-Anhalts. - *Angewandte Carabidologie Supplement III*, 95-114.
- TURIN, H. (1981): Provisional Checklist of the European Ground-Beetles (Coleoptera, Cicindelidae & Carabidae). - *Monograf. Nederlandse Entomol. Ver. No. 9*: 250 S.
- TURIN, H. (2000): *De Nederlandse Loopkevers. Verspreiding en Oecologie (Coleoptera: Carabidae).* - *Nederlandse Fauna 3, Natuurhist. Mus. Nat., KNNV Uitgeverij & EIS-Nederland, Leiden*, 666 S.
- WILLIAMS, G. (1959): Seasonal and diurnal activity of Carabidae, with particular reference to *Nebria*, *Notiophilus* and *Feronia*. - *J. Animal Ecol.* 28: 309-330.

Anschrift des Verfassers

Prof. Dr. Gerd MÜLLER-MOTZFELD
 Zoologisches Institut & Museum
 Ernst-Moritz-Arndt-Universität
 Bachstraße 11/12
 D-17489 Greifswald

Tab. 3: Xerotherme/thermophile Laufkäferarten in Deutschland (weitere Erläuterungen im Text, Legende siehe am Ende der Tabelle).

GATTUNG	ART	AUTOR,JAHR	Xero-		V: Vorposten-, G: Grenzart	Über- wint.	diur.	Akt.	Best.	RLD
			Typ	Verbreitungstyp						
<i>Acupalpus</i>	<i>brunnipes</i>	(Sturm, 1825)	t	euro-med-cauc	Gn: SH	I	TN	ss	2	
<i>Acupalpus</i>	<i>interstitialis</i>	Reitter, 1884	t	s-euro-cauc	Gnw: TH,HS	I	N	es	R	
<i>Acupalpus</i>	<i>luteatus</i>	(Duftschmid, 1812)	?xt	s-euro-turan	Gn: ?	I	?	es	R	
<i>Amara</i>	<i>aenea</i>	(De Geer, 1774)	xt	pal		I	T	sh		
<i>Amara</i>	<i>anthobia</i>	A. & J.B. Villa, 1833	t	w/s-euro-cauc	Gno: ST,TH	I	T	s		
<i>Amara</i>	<i>apricaria</i>	(Paykull, 1790)	ps	pal		L	NT	mh		
<i>Amara</i>	<i>bifrons</i>	(Gyllenhal, 1810)	ps	euro-sw-sib		L	N	h		
<i>Amara</i>	<i>brunnea</i>	(Gyllenhal, 1810)	t,silv	n/z-euro-n-sib		L	N	mh		
<i>Amara</i>	<i>consularis</i>	(Duftschmid, 1812)	ps	w-euro-z-sib		L	N	mh		
<i>Amara</i>	<i>crenata</i>	Dejean, 1828	t	s-euro-cauc	Gn: NI	I	?	es	1	
<i>Amara</i>	<i>cursitans</i>	Zimmermann, 1832	xt	z/so-euro-cauc		Lm	N	mh	V	
<i>Amara</i>	<i>curta</i>	Dejean, 1828	xt	euro-z-sib		I	T	mh	V	
<i>Amara</i>	<i>equestris</i>	(Duftschmid, 1812)	xt,ps	w-euro-z-sib		Lmh	N	mh		
<i>Amara</i>	<i>eurynota</i>	(Panzer, 1797)	xt	pal		Lm	T	mh	V	
<i>Amara</i>	<i>famelica</i>	Zimmermann, 1832	xt,tyr	z-euro-sib		I	T	ss	2	
<i>Amara</i>	<i>fulva</i>	(O.F. Müller, 1776)	xt,ps	euro-z-sib		L	NT	mh		
<i>Amara</i>	<i>fulvipes</i>	(Audinet-Serville, 1821)	xt	z/so-euro	Gn: HE,RP	L?	?	es	R	
<i>Amara</i>	<i>fusca</i>	Dejean, 1828	xt	w-med-z-euro-turan		Lm	N	s		
<i>Amara</i>	<i>infima</i>	(Duftschmid, 1812)	xt	z-euro-z-sib		Lh	TN	s	2	
<i>Amara</i>	<i>ingenua</i>	(Duftschmid, 1812)	xt,hp	n/z-euro-z-sib		lmh	T	s		
<i>Amara</i>	<i>littorea</i>	C.G. Thomson, 1857	?xt	o-euro-z-sib	Gw: RH	I?	?	s		
<i>Amara</i>	<i>lucida</i>	(Duftschmid, 1812)	xt	euro-cauc		I	T	s	V*	
<i>Amara</i>	<i>lunicollis</i>	Schödtte, 1837	?xt	n/w-euro-sib		I	T	h		
<i>Amara</i>	<i>majuscula</i>	(Chaudoir, 1850)	ps	z-euro-sib	Gw: NI(w)	L	N	s		
<i>Amara</i>	<i>montivaga</i>	Sturm, 1825	t	w/z-euro-cauc	Gm: NI	I(L)	T	mh	V	
<i>Amara</i>	<i>municipalis</i>	(Duftschmid, 1812)	xt,ps	euro-z-sib		I	N	mh	V	
<i>Amara</i>	<i>nitida</i>	Sturm, 1825	?xt	euro-sib		I	T	s	3	
<i>Amara</i>	<i>praetermissa</i>	(C.R. Sahlberg, 1827)	xt	n/w-euro-sib		L	?N	s	2	
<i>Amara</i>	<i>quensell</i>	(Schönherr, 1806)	xt,ps	n/z-euro-n-sib;bm		L	N	s	2	
<i>Amara</i>	<i>sabulosa</i>	(Audinet-Serville, 1821)	t	w/z-euro-pont	Gnw: NI	?	?	s		
<i>Amara</i>	<i>spreti</i>	Dejean, 1831	xt	w/z-euro-z-sib		I	T	mh		
<i>Amara</i>	<i>tibialis</i>	(Paykull, 1798)	xt	w/z-euro-sib		I	T	mh	V	
<i>Anisodactylus</i>	<i>poeciloides</i>	(Stephens, 1828)	ps,hb	w-euro-turan		I	T	ss	2	
<i>Aptinus</i>	<i>bombarda</i>	(Illiger, 1800)	t,silv	z/so-euro	Gn: BY	L	?	es	R	
<i>Bembidion</i>	<i>nigricorne</i>	Gyllenhal, 1827	xt,tyr	atl-balt	Gs: TH,RH	lh	T	s	2	
<i>Bembidion</i>	<i>pygmaeum</i>	(Fabricius, 1792)	xt	euro (w)		I	T	s	V*	
<i>Bembidion</i>	<i>quadrinaculatum</i>	(Linné, 1761)	xt	euro-z-sib		I	T	sh		
<i>Bembidion</i>	<i>quadripustulatum</i>	Audinet-Serville, 1821	t	eurosib (s)		I	T	s	V*	
<i>Brachinus</i>	<i>crepitans</i>	(Linné, 1758)	t	sw-euro-sw-sib	Gn: NI,BB	I	T	mh	V*	
<i>Brachinus</i>	<i>explorens</i>	Duftschmid, 1812	t	sw-euro-sw-sib	Gn: ST	I	T	mh		
<i>Bradycellus</i>	<i>causicus</i>	(Chaudoir, 1846)	xt,tyr	euro-z-sib		lh	T	s	3	
<i>Bradycellus</i>	<i>ruficollis</i>	(Stephens, 1828)	xt,tyr	euro (w)		lh	T	mh	3	
<i>Broscus</i>	<i>cephalotes</i>	(Linné, 1758)	xt,ps	w-euro-z-sib		L	N	mh	V*	
<i>Calathus</i>	<i>ambiguus</i>	(Paykull, 1790)	xt,ps	w-pal-sw-sib		L(I)	N	mh		
<i>Calathus</i>	<i>cinctus</i>	Motschulsky, 1850	xt	euro-med-cauc		L(I)	N	mh		
<i>Calathus</i>	<i>erratus</i>	(C.R. Sahlberg, 1827)	xt	pal		L(I)	N	mh		
<i>Calathus</i>	<i>mollis</i>	(Marshall, 1802)	xt,ps	atl-med	Go: MV	L	N	s		
<i>Callistus</i>	<i>lunatus</i>	(Fabricius, 1775)	t	s-euro-z-sib	Gn: NI	I	T	s	2	
<i>Calosoma</i>	<i>europunctatum</i>	(Herbst, 1784)	xt	eurotur		lm	T	s	3	
<i>Calosoma</i>	<i>reticulatum</i>	(Fabricius, 1787)	xt	z-euro-w-sib	Gnw: NI	lm	NT	es	1!	
<i>Carabus</i>	<i>arcensis</i>	Herbst, 1784	xt,silv	eurosib		I	TN	h	V	
<i>Carabus</i>	<i>intricatus</i>	Linné, 1761	t,silv	z/s-euro	Gnw: NI	lm	NT	mh	3	
<i>Carabus</i>	<i>marginalis</i>	Fabricius, 1794	ps,silv	o-euro-sw-sib	Vw: ST	I	N	ex	0	
<i>Carabus</i>	<i>monilis</i>	Fabricius, 1792	t	w/z-euro	Go: TH	Llm	N	mh	V!	
<i>Carabus</i>	<i>nitens</i>	Linné, 1758	xt,tyr	euro-w-sib		I	T	s	2!	
<i>Carabus</i>	<i>ulrichii</i>	Germar, 1824	t	z/so-euro	Gn: BB,RH	I	T	mh	3!	
<i>Cicindela</i>	<i>campestris</i>	Linné, 1758	xt	eurosib		Lm	T	h		
<i>Cicindela</i>	<i>hybrida</i>	Linné, 1758	xt,ps	eurosib		Lm	T	h		

Fortsetzung Tabelle 3

GATTUNG	ART	AUTOR,JAHR	Xero- Typ	Verbreitungstyp	V: Vorposten-, G: Grenzart	Über- wint.	diur. Akt.	Best.	RLD
<i>Cicindela</i>	<i>maritima</i>	Dej. in Latr. & Dej. 1822	ps, hp	euro-w-sib		Lm	T	ss	2
<i>Cicindela</i>	<i>sylvatica</i>	Linné, 1758	xt, ps	eurosib		Lm	T	s	2
<i>Cicindela</i>	<i>sylvicola</i>	Dejean, 1822	xt	z-euro	Gm: NI	I	T	mh	VI
<i>Cicindina</i>	<i>arenaria arenaria</i>	(Fuesslin, 1775)	ps	s/z-euro-z-sib		I	T	ex	0
<i>Cicindina</i>	<i>arenaria viennensis</i>	(Schränk, 1781)	ps	z-euro	Gn: BB	I	T	ss	1!
<i>Cylindera</i>	<i>germanica</i>	Linné, 1758	xt	euro-z-sib	Gn: NI	L	T	ss	1
<i>Cymindis</i>	<i>angularis</i>	Gyllenhal, 1810	xt	euro-z-sib	Gs: BY	L	T	ss	3
<i>Cymindis</i>	<i>axillaris</i>	(Fabricius, 1794)	xt	euro(s)-med-turan	Gn: BB	L(I)	TN	ss	2
<i>Cymindis</i>	<i>humeralis</i>	(Geoffr. in Fourc., 1785)	xt	w/z-euro-pont	Gn: SH, MV	L	T	s	3
<i>Cymindis</i>	<i>macularis</i>	Mannerh. in F.v. W., 1824	xt	w/no-eur+z-sib	Gsw: BW	L	T	ss	2
<i>Cymindis</i>	<i>vaporariorum</i>	(Linné, 1758)	xt, silv	n-euro-sib;bm	Gnw: WF	L	T	s	2
<i>Dolichus</i>	<i>halensis</i>	(Schaller, 1783)	t	z-euro-sib		L	T	ss	2
<i>Drypta</i>	<i>dentata</i>	(P. Rossi, 1790)	t	s-euro-cauc	Gn: RH	I	T	s	
<i>Dyschirius</i>	<i>angustatus</i>	(Ahrens, 1830)	t	euro (z)		I	T	s	3
<i>Dyschirius</i>	<i>bonellii</i>	Putzeys, 1846	t	s-euro-sw-sib	Gn: NI	I	T	ss	2
<i>Harpalus</i>	<i>affinis</i>	(Schränk, 1781)	?xt	eurosib		I(L)	NT	sh	
<i>Harpalus</i>	<i>albanicus</i>	Reitter, 1900	t	w/s/so-euro-cauc	Vn: ST, BW	?	N	es	R
<i>Harpalus</i>	<i>anxius</i>	(Duftschmid, 1812)	xt, ps	w-pal-z-sib		I(L)	N	mh	
<i>Harpalus</i>	<i>atratus</i>	Latreille, 1804	xt	w-euro-cauc	Gn: NI	I	N	mh	
<i>Harpalus</i>	<i>attenuatus</i>	Stephens, 1828	t, ps	w-euro-med-cauc	Gno: BW, RP	I	TN	es	
<i>Harpalus</i>	<i>autumnalis</i>	(Duftschmid, 1812)	xt, ps	w-euro-pont		L	N	s	3
<i>Harpalus</i>	<i>caspicus roukali</i>	Schauberger, 1928	xt	so-euro-cauc	Gnw: TH, HE	LI	N	es	1
<i>Harpalus</i>	<i>cephalotes</i>	(Fairm. & Laboulb., 1854)	xt, hb	w/z-euro-cauc	Gnw: ST, TH	L	?	ex	0
<i>Harpalus</i>	<i>dimidiatus</i>	(P. Rossi, 1790)	t	s-euro-cauc	Gn: ST, HE	Lm	N	mh	V
<i>Harpalus</i>	<i>distinguendus</i>	(Duftschmid, 1812)	xt	pal		L	T	mh	
<i>Harpalus</i>	<i>flavescens</i>	(Piller & Mitterp., 1783)	xt, ps	w/z-euro-casp		L	N	s	3
<i>Harpalus</i>	<i>flavicornis</i>	Dejean, 1829	xt	s/so-euro-cauc	Gn: BY	I	N	ex	0
<i>Harpalus</i>	<i>froelichii</i>	Sturm, 1818	xt, ps	w/z-euro-so-sib		I	N	s	
<i>Harpalus</i>	<i>hirtipes</i>	(Panzer, 1797)	xt	euro-z-sib	Gn: SH	I	N	ss	3
<i>Harpalus</i>	<i>honestus</i>	(Duftschmid, 1812)	xt	z/s-euro-pont	Gn: BB, NI	I	T	mh	
<i>Harpalus</i>	<i>laevipes</i>	Zetterstedt, 1828	t, silv	n/w-euro-sib		I	T	mh	V
<i>Harpalus</i>	<i>melancholicus</i>	Dejean, 1829	ps, hp	atl-balt-med-turan	disjunkt	LI	N	ss	2
<i>Harpalus</i>	<i>modestus</i>	Dejean, 1829	xt, ps	w/z-euro-sib	Gz: SH	I?	N	ss	2
<i>Harpalus</i>	<i>neglectus</i>	Audinet-Serville, 1821	xt, ps	w-med-atl-balt (?)	disjunkt	LI	N	s	2
<i>Harpalus</i>	<i>picipennis</i>	(Duftschmid, 1812)	xt, ps	z/so-euro		I	N	s	3
<i>Harpalus</i>	<i>politus</i>	Dejean, 1829	xt	z/so-euro-sw-sib	Gnw: ST, RH	I	T	es	R
<i>Harpalus</i>	<i>pumilus</i>	Sturm, 1818	xt, ps	w/z-euro-sw-sib		I?	N	mh	V
<i>Harpalus</i>	<i>rubripes</i>	(Duftschmid, 1812)	xt	eurosib		LI	NT	h	
<i>Harpalus</i>	<i>rufipalpis</i>	Sturm, 1818	xt	z/s-euro-cauc		I	T	mh	
<i>Harpalus</i>	<i>serripes</i>	(Quens. in Schönh., 1806)	xt	w-pal-sw-sib		I	N	mh	V□
<i>Harpalus</i>	<i>servus</i>	(Duftschmid, 1812)	xt, ps	z-euro-kazak		I	N	s	3
<i>Harpalus</i>	<i>signaticornis</i>	(Duftschmid, 1812)	xt	w/z-euro-sw-sib		I?	N	s	
<i>Harpalus</i>	<i>smaragdinus</i>	(Duftschmid, 1812)	xt	w-euro-z-sib		LI	N	mh	
<i>Harpalus</i>	<i>solitarius</i>	Dejean, 1829	ps	n/z-euro+sib		I	T	s	2
<i>Harpalus</i>	<i>subcylindricus</i>	Dejean, 1829	xt, ps	so-euro-pamir	Gn: ?	?	?	?	D
<i>Harpalus</i>	<i>sulphuripes</i>	Germar, 1824	xt	s-euro	Vn: (TH), HE	I	?	ex	0
<i>Harpalus</i>	<i>tardus</i>	(Panzer, 1797)	xt	euro-pamir		I	T	h	
<i>Harpalus</i>	<i>tenebrosus centralis</i>	Schauberger, 1929	xt	w-euro-pamir	Gnw: ST, RH	I	N	?	D
<i>Harpalus</i>	<i>xanthopus winkleri</i>	Schauberger, 1923	xt, silv	n/z-euro+sib		I?	N	?	D
<i>Harpalus</i>	<i>zabroides</i>	Dejean, 1829	t	euro-z-sib	Gn: BB, NI	I	N	ss	2
<i>Lebia</i>	<i>chlorocephala</i>	(Hoffmann et al., 1803)	t, plt	w/z-euro-z-sib		I	T	mh	V
<i>Lebia</i>	<i>cruxminor</i>	(Linné, 1758)	t, plt	pal (s)		I	T	s	3
<i>Lebia</i>	<i>cyancephala</i>	(Linné, 1758)	t, plt	euromed-sw-sib	Gn: NI	I	T	es	1
<i>Lebia</i>	<i>humeralis</i>	Dejean, 1825	t, plt	so-euro-cauc	Vn: (TH)	L	T	ex	0
<i>Lebia</i>	<i>marginata</i>	(Geoffr. in Fourcr., 1785)	t, plt	s-euro-iran	Gn: ST, NI	I	T	ss	1
<i>Leistus</i>	<i>fulvibarbis</i>	Dejean, 1826	t	atl-med	Go: RP	I	N?	es	
<i>Leistus</i>	<i>montanus</i>	Stephens, 1828	t	w/z-euro-cauc	Gm: BW	I?	N	es	R
<i>Leistus</i>	<i>spinibarbis</i>	(Fabricius, 1775)	t	w/z-euro-cauc	Gm: NI, RH	LI	N	mh	V□

Fortsetzung Tabelle 3

GATTUNG	ART	AUTOR,JAHR	Xero- Typ	Verbreitungstyp	V: Vorposten-, G: Grenzart	Über- wint.	diur. Akt.	Best.	RLD
<i>Licinus</i>	<i>cassideus</i>	(Fabricius, 1792)	t	s-euro-cauc	Gm: ST,RH	I	N	es	1
<i>Licinus</i>	<i>depressus</i>	(Paykull, 1790)	xt	w/z-euro-sw-sib		LI	N	s	3
<i>Licinus</i>	<i>punctatulus</i>	(Fabricius, 1792)	xt	s/w/z-euro	Gn: ST,NI	L	N	ex	(0),R
<i>Lionychus</i>	<i>quadrillum</i>	(Duftschmid, 1812)	xt	w/z-euro-cauc	Gn: NI,SH	I	T	mh	V
<i>Masoreus</i>	<i>wetterhallii</i>	(Gyllenhal, 1813)	xt,ps	pal (s)		L	T	s	3
<i>Microlestes</i>	<i>fissuralis</i>	Reitter, 1900	xt	z/so-euro-s-sib	Gnw: ?	I	T	es	R
<i>Microlestes</i>	<i>maurus</i>	(Sturm, 1827)	xt	euro(s)-pamir		I	T	mh	
<i>Microlestes</i>	<i>minutulus</i>	(Goeze, 1777)	xt	w/z-euro-z-sib		I	T	h	
<i>Miscodera</i>	<i>arctica</i>	(Paykull, 1798)	?xt	n-euro-sib	Gs: BB,NI	Lm	N?	ss	2
<i>Nebria</i>	<i>salina</i>	Fairm. & Laboulb., 1854	?xt	atl-balt	Go: MV,SN	Lm	N	mh	
<i>Notiophilus</i>	<i>aesthuans</i>	Motschulsky, 1864	xt	w-euro-cauc		LI	T	mh	V*
<i>Notiophilus</i>	<i>germyini</i>	Fauvel in Grenier, 1863	xt	euro-sw-sib		L	T	mh	3
<i>Notiophilus</i>	<i>laticollis</i>	Chaudoir, 1850	t	z-euro-pont	Gnw: ?	I?	T	es	D
<i>Notiophilus</i>	<i>rufipes</i>	Curtis, 1829	t,silv	w-euro-cauc		Im	T	mh	
<i>Notiophilus</i>	<i>substriatus</i>	Waterhouse, 1833	t	w/s-euro-w-cauc	Gno: NI	Im	T	s	
<i>Olisthopus</i>	<i>rotundatus</i>	(Paykull, 1798)	t	euro-cauc		L(I)	N	s	2
<i>Olisthopus</i>	<i>sturmi</i>	(Duftschmid, 1812)	t	s-euro-sib	Gn: ST,BB	L(I)	N	es	1
<i>Ophonus</i>	<i>ardosiacus</i>	(Lutshnik, 1922)	t	w-euro-cauc	Gn: RP,WF	I	T	mh	
<i>Ophonus</i>	<i>azureus</i>	(Fabricius, 1775)	xt	euro-med-pamir		I	T	s	
<i>Ophonus</i>	<i>cordatus</i>	(Duftschmid, 1812)	xt	euro-med-sw-sib	Gn: ST,NI	L	N	s	2
<i>Ophonus</i>	<i>diffinis</i>	(Dejean, 1829)	t,hp	s-euro-iran	Gn: ST,HE	I(L)	T	es	1
<i>Ophonus</i>	<i>melletii</i>	(Heer, 1837)	xt	w-euro-casp		I(L)	?	s	3
<i>Ophonus</i>	<i>nitidulus</i>	Stephens, 1828	t	w-euro-sw-sib		I(L)	T	mh	
<i>Ophonus</i>	<i>parallelus</i>	(Dejean, 1829)	t	w/sw-euro-cauc	Gno: BW,HE	?	?	es	R
<i>Ophonus</i>	<i>puncticeps</i>	Stephens, 1828	xt	w-euro-cauc		Im	T	mh	
<i>Ophonus</i>	<i>puncticollis</i>	(Paykull, 1798)	xt	w-pal-sw-sib		I?	N	mh	V
<i>Ophonus</i>	<i>rufibarbis</i>	(Fabricius, 1792)	xt	euro-med-sw-sib		L	N	h	
<i>Ophonus</i>	<i>rupicola</i>	(Sturm, 1818)	xt	euro-med-cauc		I	N	s	3
<i>Ophonus</i>	<i>sabulicola</i>	(Panzer, 1796)	t	euro(s)-o-med	Gn: ST,NI	I	T	es	1
<i>Ophonus</i>	<i>schaubergerianus</i>	Puel, 1937	xt	s/z-euro	Gn: ST,NI	L	N	mh	
<i>Ophonus</i>	<i>stictus</i>	Stephens, 1828	t	z/so-euro-w-sib	Gnw: TH	I	T	?	D
<i>Ophonus</i>	<i>subquadratus</i>	(Dejean, 1829)	t	s-euro-casp	Gn: BW,HE	L	?	?	D
<i>Ophonus</i>	<i>subsiniatus</i>	Rey, 1886	xt,hp	sw-med-z-euro	Vno: ST	?	?	es	1
<i>Panagaeus</i>	<i>bipustulatus</i>	(Fabricius, 1775)	xt	w/z-euro-pont		I	T	mh	
<i>Parophonus</i>	<i>maculicomis</i>	(Duftschmid, 1812)	t	sw-euro-turan	Gn: SN,HE	I	N	s	V
<i>Philorhizus</i>	<i>notatus</i>	(Stephens, 1828)	xt	euro(s)-sw-sib		I	N	mh	V*
<i>Poecilus</i>	<i>kugelanni</i>	(Panzer, 1797)	xt	sw/z-euro (?)	Gno: ST,HE	I	T	es	1
<i>Poecilus</i>	<i>lepidus</i>	(Leske, 1785)	xt,ps	euro-sw-sib		LI	T	mh	V*
<i>Poecilus</i>	<i>punctulatus</i>	(Schaller, 1783)	xt,ps	w-euro-pamir	Gw: NI(w)	I	T	s	2
<i>Poecilus</i>	<i>sericeus</i>	Fischer von Waldh., 1824	xt	w/z-euro-sw-sib	Gnw: (TH,ST)	I	T	ex	0
<i>Pseudoophonus</i>	<i>calceatus</i>	(Duftschmid, 1812)	xt,ps	eurosib		Lm	N	s	3
<i>Pseudoophonus</i>	<i>griseus</i>	(Panzer, 1797)	xt	pal		Lm	N	mh	
<i>Pseudoophonus</i>	<i>rufipes</i>	(De Geer, 1774)	?xt	pal		Lm	N	sh	
<i>Syntomus</i>	<i>foveatus</i>	(Geoffr. in Fourcr., 1785)	xt,ps	pal (s)		I	T	mh	
<i>Syntomus</i>	<i>obscurouguttatus</i>	(Duftschmid, 1812)	t	s-euro-turan	Gnw: BB,NI	I	T	es	1
<i>Syntomus</i>	<i>pallipes</i>	(Dejean, 1825)	t	so-euro-sib	Gnw: SN,(TH)	I	T	es	1
<i>Zabrus</i>	<i>tenebrioides</i>	(Goeze, 1777)	t	w/z-euro-cauc		Im	N	mh	

Xerothermie-Typ: **hb** halobiont, **hp** halophil, **plt** planticol, **ps** psammophil, **silv** silvicol, **t** thermophil, **tyr** tyrrophil **xt** xerotherm; **Überwinterungstyp:** **I** Imagoüberwinterer, **L** Larvenüberwinterer, **LI** Larven-u. Imago-Überwinterer, **L(I)** Larvenüberwinterung überwiegt, **I(L)** Imagoüberwinterung überwiegt, **h** winteraktiv m: mehrjährig; **diurnale Aktivität:** **T** tagaktiv, **TN** tag- u. nachtaktiv (zuerst genannte Aktivität überwiegt), **N** nachtaktiv, ? unzureichend bekannt; **Bestand:** **es** extrem selten, **ss** sehr selten, **s** selten, **mh** mäßig häufig, **h** häufig, **sh** sehr häufig, ? ungenau bekannt; **Verbreitung:** **atl** atlantisch, **balt** baltisch, **casp** kaspisch, **cauc** kaukasisch, **euro** europäisch, **iran** iranisch, **kazak** kazakhisch, **med** mediterran, **pal** paläarktisch, **pamir** pamirisch, **pont** pontisch, **sib** sibirisch, **turan** turanisch, **n** Nord, **no** Nordost, **o** Ost, **so** Südost, **s** Süd, **sw** Südwest, **w** West, **nw** Nordwest, **z** Zentral, **m** montan; **Bundesländer** (fett gedruckt: einziges Vorkommen in Deutschland): **BB** Brandenburg, **BW** Baden-Württemberg, **BY** Bayern **HE** Hessen, **MV** Mecklenburg-Vorpommern, **NI** Niedersachsen, **RH** Rheinland, **RP** Rheinland-Pfalz, **SH** Schleswig-Holstein, **SN** Sachsen, **ST** Sachsen-Anhalt, **TH** Thüringen, **WF** Westfalen; **Rote Liste:** **0** erloschen, **1** vom Aussterben bedroht, **2** stark gefährdet, **3** gefährdet, **R** extrem selten (gefährdbar), **V** Vorwarnstufe, **D** Datenlage unzureichend.

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): Müller-Motzfeld Gerd

Artikel/Article: [Xerotherme Laufkäfer in Deutschland - Verbreitung und Gefährdung 27-44](#)