

**SUPPLEMENT**  
zu Faunistisch-Ökologische  
Mitteilungen

**Funktionen und Interaktionen  
der Fauna in einer Wald-Agrar-Landschaft  
Schleswig-Holsteins**



**Faunistisch-Ökologische Mitteilungen**  
**Supplement 22**

Herausgegeben im Auftrage der Faunistisch-Ökologischen Arbeitsgemeinschaft  
von B. Heydemann, W. Hofmann und U. Irmeler  
Zoologisches Institut und Museum der Universität Kiel

Kiel, 1996



# Funktionen und Interaktionen der Fauna in einer Wald-Agrar-Landschaft Schleswig-Holsteins

Redaktion  
Detlef Kolligs

Kiel 1996

**Titelbild:** Luftaufnahme des Hauptforschungsraumes des Forschungsprojektes  
„Ökosystemforschung im Bereich der Bornhöveder Seenkette“  
(Aufnahme: Ökologie-Zentrum, Kiel)

BIO I 90.168/22  
OO. Landesmuseum  
Biologiezentrum  
Inw. 1998/3448

Herausgegeben im Auftrage der  
Faunistisch-ökologischen Arbeitsgemeinschaft  
von B. Heydemann, W. Hofmann und U. Irmiler  
Zoologisches Institut und Museum  
der Universität Kiel

Zu beziehen durch:  
Faunistisch-ökologische Arbeitsgemeinschaft  
Biologiezentrum, Universität  
Olshausenstraße 40  
D-24098 Kiel

Wachholtz Druck, Neumünster, 1996

This publication is included in the abstracting and indexing coverage of the  
Bio Sciences Service of Biological Abstracts.

ISSN 0430-1285

Gedruckt auf chlorfrei gebleichtem Recycling-Papier

## Inhalt

EINLEITUNG .....	5
Untersuchungsraum .....	5
Geographische Lage .....	5
Böden .....	7
Klima und Witterung .....	7
Beschreibung der Untersuchungsflächen .....	7
Literatur .....	9

### DIE TERRICOLE TESTACEA-FAUNA IN EINEM WALD-AGRAR-ÖKOSYSTEMKOMPLEX

von Dagmar Matthiesen

1. Einleitung .....	11
2. Allgemeine Bemerkungen zur Biologie der Testacea .....	12
3. Standorte und Methoden .....	12
3.1. Beprobungs- und Aufbereitungsverfahren .....	12
3.2. Mikroskopgestützte Auswerteverfahren .....	13
3.3. Erfassung der abiotischen Bodenfaktoren und Bestimmung von Umrechnungsfaktoren .....	15
4. Ergebnisse .....	17
4.1. Abundanz der Testacea .....	17
4.2. Das Arteninventar der Testacea .....	23
4.3. Kalkulation der Biomasse der Testacea .....	27
4.4. Produktion der Testacea .....	31
5. Diskussion .....	33
6. Zusammenfassung .....	36
7. Summary .....	36
8. Literatur .....	37

### VERGLEICHENDE BIOZÖNOTISCHE UND PRODUKTIONS BIOLOGISCHE UNTER- SUCHUNGEN AN TERRICOL-DETRITOPHAGEN NEMATOCERA IN EINEM WALD- AGRAR-ÖKOSYSTEMKOMPLEX

Von Kai Heller

1. Einleitung .....	41
2. Auswahl der taxonomischen Gruppen .....	41
3. Material und Methodik .....	42
4. Ergebnisse .....	49
4.1. Arteninventar .....	49
4.2. Populationsdynamik der Imagines .....	49

4.2.1. Buchenwald .....	49
4.2.2. Erlenwald .....	55
4.2.3. Fichtenwald .....	56
4.2.4. Feuchtgrünland .....	57
4.2.5. Intensivgrünland .....	59
4.2.6. Acker .....	61
4.3. Vergleich der Nematocerenocenosen .....	62
4.4. Biotopverbund .....	65
4.5. Populationsdynamik .....	66
4.5.1. Buchenwald .....	66
4.6. Stoff- und Energieumsatz .....	69
4.6.1. Produktion im Buchenwald .....	69
4.6.2. Vergleich der Produktion in allen Biotopen .....	76
4.2.3. Respiration .....	76
5. Diskussion .....	77
6. Zusammenfassung .....	80
7. Summary .....	81
8. Literatur .....	82

## HETEROGENITÄTEN DER BESIEDLUNG DURCH LAUFKÄFER (COL: CARABIDAE) IN EINEM BUCHENWALD

von Imke Bortmann

1. Einleitung .....	87
2. Erfassungsmethoden .....	88
3. Auswertungsmethoden .....	90
4. Ergebnisse .....	94
4.1. Arteninventar .....	94
4.2. Heterogenitäten der Laufaktivitätsdichten .....	95
4.3. Heterogenitäten der Besiedlungsdichten .....	99
4.4. Einfluß einzelner Umweltfaktoren .....	103
4.5. Zusammenwirken mehrerer Umweltfaktoren .....	106
4.6. Räumliche Modellierung der Carabidenverteilung .....	109
4.7. Methodische Aspekte .....	113
5. Diskussion .....	117
6. Zusammenfassung .....	122
7. Summary .....	123
8. Literatur .....	124

# **Funktionen und Interaktionen der Fauna in einer Wald-Agrar-Landschaft Schleswig-Holsteins**

## **1. Einleitung**

Ökosysteme sind offene Systeme, die vielfältig in ihre Umgebung eingebunden sind. Insbesondere die mobile Fauna ist nicht nur von der Umwelt in einem Ökosystem, sondern auch von dem landschaftlichen Konnex geprägt. Die wissenschaftliche Beschäftigung mit der Landschaft hat allgemein und vor allem in der Zoologie nur eine geringe Tradition (TREPPEL 1996). In jüngster Zeit sind die Auswirkungen der Eingriffe in die Landschaft aber von der ökologischen Zoologie verstärkt beachtet worden, da die zunehmende Fragmentierung der Landschaft zur Isolation von Biotopen und der darin lebenden Tierpopulationen geführt hat (z. B. DÜLGE 1994, HOPKINS & WEBB 1984, KRUESS & TSCHARNTKE 1994).

Verschiedene Buchenwälder waren ursprünglich in Norddeutschland die am meisten verbreiteten Ökosysteme. Mit nur 9% Flächenanteil weisen die Wälder in Schleswig-Holstein heute aber einen hohen Grad von Isolation auf. Als relativ naturnahe Systeme sind sie meist kleinflächig in eine weite Kulturlandschaft eingebettet. Die hohe landschaftliche Variation des Untersuchungsgebietes hat mit zu seiner Auswahl beigetragen. Neben unterschiedlich agrarisch genutzten Flächen sind starke standörtliche Gradienten in dem untersuchten Naturraum vorhanden, der dadurch eine hohe Repräsentanz für große Teile des norddeutschen Flachlandes besitzt (FRÄNZLE et al. 1987).

Die vorliegenden Untersuchungen beschreiben zunächst die Variationen der Tiergemeinschaften entlang der Standorts- und Nutzungsgradienten und gehen dann auf Ursachen und verschiedene Funktionen der Tiere in den einzelnen Systemen ein. D. Matthiesen analysiert die Einflüsse der Nutzungsgradienten anhand der Schalenamöben (Testacea), K. Heller anhand verschiedener Mückenfamilien (hauptsächlich Sciaridae und Mycetophilidae). I. Bortmann untersucht die Wirkung kleinräumiger Standortsgradienten auf die Laufkäfergemeinschaft am Beispiel eines kleinflächigen Buchenwaldes, der an einen Acker grenzt. In dieser Arbeit wird auch die Verwendbarkeit eines Geographischen Informationssystems für die Auswertung räumlicher Verteilungsmuster von Tierarten untersucht. Alle untersuchten Tiergruppen besitzen eine große Bedeutung im Stoffkreislauf der Ökosysteme, da sie erheblich am Recycling der Stoffe beteiligt sind.

## **Untersuchungsraum**

### **Geographische Lage**

Der Hauptforschungsraum des FE-Vorhabens „Ökosystemforschung im Bereich der Bornhöveder Seenkette“ liegt in Schleswig-Holstein, etwa 30 km südlich von Kiel. Er umfaßt mit einer Fläche von 52 km<sup>2</sup> das Einzugsgebiet der Bornhöveder Seenkette, welches von der Alten Schwentine und ihren Zuflüssen entwässert wird.

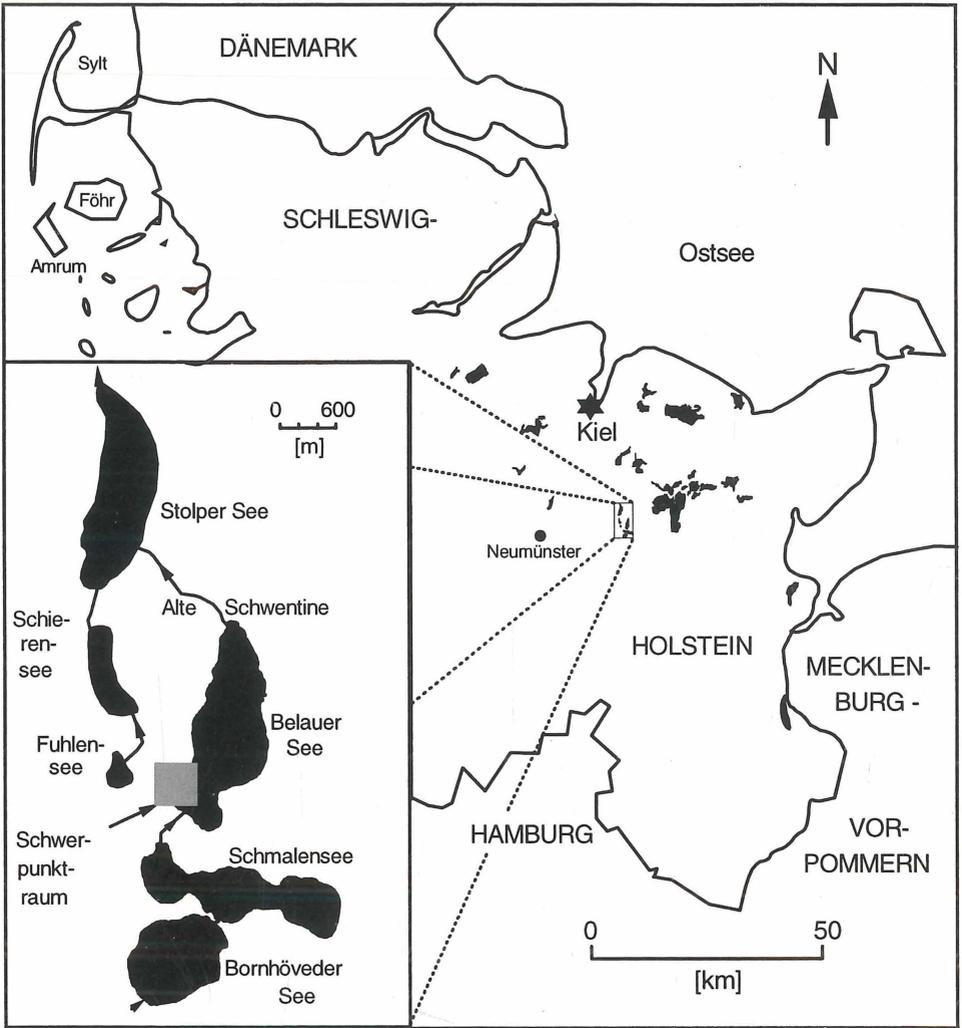


Abb. 1: Geographische Einordnung des Hauptforschungsraumes

Entwicklungsgeschichtlich fällt das Gebiet in den Übergangsbereich von weichselzeitlichen Moränen und angrenzenden Sanderflächen. Entsprechend seiner glazialen Prägung werden zwei wesentliche naturräumliche Einheiten unterschieden: die Holsteinische Vor-geest als Bereich der Sanderzone, und das nördlich daran anschließende Ostholsteinische Seen- und Hügelland. Hier wurde bereits mit dem ersten Elstervorstoß durch subglaziale Schmelzwassererosion ein Tunneltal und damit die Grundstruktur der späteren Seenkette angelegt (PIOTROWSKI 1991). In dieser „Bornhöveder Rinne“ wechselten im Verlauf der folgenden Vereisungsphasen wiederholt Akkumulations- und Erosionsvorgänge ab. Nach den Vorstößen der Weichsel-Eiszeit blieben große Toteisblöcke zurück. Sie wurden wäh-

rend der Rückzugsphase des Gletschers von mächtigen Sanderablagerungen überdeckt und schützten damit die bereits angelegte Rinne vor einer erneuten Verfüllung durch Sedimentation. Dagegen konnten sich zwischen den Toteisblöcken glazifluviale Sedimente anreichern, die mit dem beginnenden Tieftauen des Eises im Spät- und Postglazial als Akkumulationskörper (Kames) zurückblieben und zu einer Reliefumkehr führten. Im Bornhöveder Raum sind diese Strukturen in einigen höher gelegenen Gebieten entlang der Seen erhalten (GARNIEL 1988). In ihrer weiteren Genese wurde die Landschaft durch Verlandungsprozesse und anthropogene Einflüsse geprägt.

## **Böden**

Entsprechend der kleinräumigen Struktur sowie dem lebhaften Relief des Naturraumes „Ostholsteinisches Seen- und Hügelland“ ist dort eine Vielzahl verschiedener Böden vertreten. Im nördlichen Teil des Forschungsraumes dominieren Geschiebemergel und lehmige Substrate als Ausgangsmaterial. Aus ihnen sind überwiegend sandig-lehmige bis tonig-lehmige Parabraunerden mit Übergängen zu sekundären Pseudogleyen hervorgegangen. Im südlichen Teil herrscht sandiges Ausgangsmaterial (Geschiebesand, glazifluvialer Sand) vor. Als Böden sind hier sandige Braunerden in Übergängen zu Rostbraunerden entwickelt. An den Unterhängen treten sandige Kolluvisol-Braunerden in Vergesellschaftung mit mächtigen Typischen Kolluvisolen auf, in den Senken sind Kolluvisol-Gleye, Gleye, Kolluvisol-Niedermoore sowie Niedermoore entwickelt (SCHLEUSS 1992).

Die Böden des untersuchten Buchenwaldes entstanden vorwiegend aus Geschiebe- über Schmelzwassersanden, so daß sich meist sandig- bis tonig-lehmige Braunerden, Rostbraunerden und Parabraunerden entwickelten. Insgesamt sind die Böden als mittel-basisch einzuordnen. Die Böden weisen einen mächtigen Ah-Horizont mit beginnender Podsolierung auf. Die stark entwickelte Auflage besteht aus einem mullartigen Moderhumus. Die Böden des Buchenwaldes sind stark versauert (pH(CaCl<sub>2</sub>)-Werte von 3,2 bis 4,1) (SCHLEUSS 1992).

## **Klima und Witterung**

Das insgesamt ozeanisch-gemäßigte Klima Schleswig-Holsteins zeigt eine Abnahme des atlantischen Einflusses von den nordwestlichen zu den südöstlichen Landesteilen. Das Untersuchungsgebiet ist dem gemäßigten Waldklima (Zone Cfb der Klimaklassifikation nach KÖPPEN und GEIGER) zuzuordnen (BEINHAEUER 1988). Das langjährige Mittel (1961 – 1990) des Niederschlags liegt bei 780 mm und die mittlere relative Luftfeuchte bei 83 % (Station Ruhwinkel). Die Temperatur des langjährigen Mittels beträgt 8,3°C, die mittlere Maximumtemperatur 11,9°C und die Minimumtemperatur 5,0°C.

## **Beschreibung der Untersuchungsflächen**

Die Erfassung der landlebenden Insektenfauna beschränkt sich auf das Kerngebiet am westlichen Ufer des Belauer Sees. Es liegen hier kleinräumig Flächen unterschiedlicher Nutzung und Geomorphologie beieinander.

Die Untersuchungsflächen sind unterteilt in zwei „Catenae“, die von den höhergelegenen Bereichen bis zum Seeufer reichen. Eine Catena umfaßt die Waldökosysteme, die andere die Agrarökosysteme.

In der Nomenklatur des Projektes wurden die Flächen mit einem Buchstaben- und Zahlencode versehen, dem in den vorgestellten Arbeiten gefolgt wird. Die mit „W“ gekennzeichneten Flächen sind Waldbiotope und solche mit „A“ unterliegen vorwiegend agrarischer Nutzung.

Der untersuchte Buchenwald (Asperulo-Fagetum) ist ein ca. 94jähriger Buchenreinbestand mit nur spärlicher Naturverjüngung. Die Krautschicht ist schwach ausgebildet. Es dominieren hier *Milium effusum* und *Oxalis acetosella*. Stellenweise zeigen *Urtica dioica* und *Rubus idaeus* eine Stickstoffanreicherung im Boden an.

Bodentyp ist eine basenarme Braunerde mit schwach lehmigem Sand. Der Boden ist sehr karbonatarm mit einem pH-Wert von 4 in der Laubstreu und 3,1 in der oberen Bodenschicht. Als Humusform ist ein Moderhumus ausgebildet. Die Streuschicht unterteilt sich in eine L-Schicht (Förna) von etwa 2 cm Dicke und in eine F-Schicht (Vermoderungsschicht) von ca. 4 cm Dicke. Der anschließende Hangmischwald weist ebenfalls einen sandigen Boden und ungünstige Nährstoffverhältnisse auf. Er wurde vor etwa 20 – 30 Jahren aufgeforstet und besteht neben Laubbäumen aus verschiedenen Nadelbaumarten. Vegetationskundlich ist der Bestand nicht einzuordnen. Hinsichtlich seiner bodenkundlichen und hydrologischen Merkmale ist der Erlenbruch sehr heterogen. Je nach Seenähe und Höhe des Seespiegels schwankt der Grundwasserspiegel zwischen 0 und 24 cm in den feuchteren und um 40 cm in den höher gelegenen Bereichen. Der Bodentyp ist ein basenreicher Niedermoortorf (pH um 5) und die Humusform ein Feuchtmull.

Im Laufe des Sommers wird die Laubstreu fast vollständig abgebaut. In der Baumschicht kommen vor allem *Alnus glutinosa*, *Corylus avellana* und *Betula pubescens* vor. Die Krautschicht ist in den trockenen und feuchten Bereichen unterschiedlich ausgeprägt. In den trockenen Bereichen dominieren Buchenwaldarten, wie *Dryopteris dilatata*, *Oxalis acetosella* oder *Millium effusum*. Der Deckungsgrad der Krautschicht ist insgesamt niedrig (unter 50%).

Der Fichtenwald ist eine etwa 40 Jahre alte Monokultur. Eine Krautschicht fehlt fast vollständig. Dem mineralischen Boden liegt eine 8 cm mächtige Schicht aus Fichtennadeln auf, die in den oberen 3 cm nur schwach skelettiert und zerkleinert ist. Erst 2 cm über dem A<sub>h</sub>-Horizont ist der Zersetzungsgrad höher. Der pH-Wert ist mit 2,9 bis 3,2 in der Streuauflage extrem niedrig.

Auf einem der zwei untersuchten Äcker (A3.3) fand ein Fruchtwechsel statt, wobei 1989 Mais und 1990 Hafer angebaut wurde. Folgende Bewirtschaftungsmaßnahmen wurden im Untersuchungszeitraum vorgenommen:

- 31. 03. 89 – Stallmist (18 Fuder/ha) untergepflügt
- 05. 05. 89 – Saatbettbereitung
- 07. 05. 89 – Maisaussaat; Unterlaßdüngung mit Diammonphosphat (2 dt/ha)
- 20. 05. 89 – Stallmist ausgebracht (135 dt/ha)
- 23. 06. 89 – Düngung mit KAS (2,5 dt/ha)
- 09. 10. 89 – Maisernte
- 02. 03. 90 – Stallmist ausgebracht (300 dt/ha)
- 12. 03. 90 – Pflügen (25 cm) und Saatbettbereitung
- 15. 03. 90 – Haferaussaat
- 20. 04. 90 – Düngung mit KAS

Der andere Acker (A1.1 = intensiv bewirtschafteter Acker) wurde als Deponie für Rindergülle genutzt und deshalb nur mit Mais angebaut. Folgende Maßnahmen wurden 1989 durchgeführt:

- 20. 04. 89 – Begüllung mit 98 m<sup>3</sup> Rindergülle
- 26. 04. 89 – Pflügen (22 cm) mit Gülleearbeitung
- 05. 05. 89 – Maisaussaart; Reihendüngung mit Diammonphosphat (2,5 dt/ha)
- 20. 06. 89 – Düngung mit KAS (2,5 dt/ha)
- 24. 10. 89 – Maisernte

Bodentypen sind eine pseudovergleite Braunerde (A3.3) und eine Kolluvisol-Braunerde (A6.1). Der pH-Wert liegt bei 5,2 – 5,4 und beide Böden sind als mittelhumos einzordnen.

Auf einem östlich exponierten Hanggrünland wurde intensive Weidenutzung betrieben. Am 4. 4. 89 wurde Volldünger (5dt/ha) ausgebracht, am 21. 2. 90 verrottetes Stroh und am 20. 4. 90 eine weitere Gabe Volldünger (183 kg/ha).

Die Vegetation der Hangbereiche wurde als *Lolio-Cynosuretum* klassifiziert. Wichtigste Gräser sind *Lolium perenne*, *Agropyron repens* und *Poa pratensis*. Häufigste Kräuter sind *Taraxacum officinale* und *Achillea millefolium*.

Der pH-Wert liegt bei einem schwach schluffigem Sand. Der Boden ist mittelhumos

Durch langjährige Beweidung haben die seewärts gelegenen Feuchtgrünlandflächen eine starke Verdichtung und eine allgemeine Sackung erfahren. Dadurch ist der Feuchtwiesencharakter der Flächen weitgehend verloren gegangen. Es dominieren Arten des *Ranunculo-Alopecuretum geniculeti* (Knickfuchsschwanzrasen).

Die Fläche A8.3 wurde brach liegengelassen, die Teilfläche A8.4 nur 1990 schwach beweidet. Die Fläche A9.1 wurde am 19. 7. 89 und am 13. 7. 90 gemäht. Das Pflanzenmaterial wurde jeweils abtransportiert.

## Literatur

- BEINHAEUER, R. (1988): Klimatologische Einordnung des Untersuchungsraumes. Int. Mitt. Ökosystemforsch. Bornhöveder Seenkette 2, 53-62.
- DÜLGE, R. (1994): Zum Einfluß von Flächengröße und Isolation auf die Besiedlung nordwest-deutscher Nadelforsten durch Carabiden (Coleoptera: Carabidae). Mitt.dtsch.Ges.allg.angew. Ent. 9, 305-312.
- GARNIEL, A. (1988): Morphogenetische Entwicklung im Bereich der Bornhöveder Seenkette. Int. Mitt. Ökosystemforsch. Bornhövd. Seenkette 2, 40-52.
- HOPKINS, P. J. & WEBB, N. R. (1984): The composition of the beetle and spider faunas on fragmented heathlands. J. appl. Ecol. 21, 935-946.
- FRÄNZLE, O., KUHN, D., KUHN, G. & ZÖLITZ, R. (1987): Auswahl der Hauptforschungsräume für das Ökosystemforschungsprogramm der Bundesrepublik Deutschland (Abschlußbericht). BMNUR.
- KRUESS, A. & TSCHARNTKE, T. (1994): Habitat fragmentation, species loss, and biological control. Science 264, 1581-1584.
- PIOTROWSKI, J. (1991): Quartär- und hydrologische Untersuchungen im Bereich der Bornhöveder Seenkette. Dissertation, Kiel.
- SCHLEUSS, U. (1992): Böden und Bodenschaften einer Norddeutschen Moränenlandschaft – Ökologische Eigenschaften, Vergesellschaftung und Funktion der Böden im Bereich der Bornhöveder Seenkette. EcoSys Suppl. 2, 1-185.
- TREPEL, L. (1996): Die Landschaft und die Wissenschaft. In: KONOLD (Hrsg.). Naturlandschaft Kulturlandschaft. Die Veränderung der Landschaften nach der Nutzbarmachung durch den Menschen. ecomed verlag, Landsberg, 13-26.



# Die terricole Testacea-Fauna in einem Wald-Agrar-Ökosystemkomplex

von Dagmar Matthiesen

## 1. Einleitung

Zur im Wasserfilm des Bodens lebenden Microfauna gehören Protozoa, Gastrotricha, Rotatoria und Nematoda. Unter den Protozoen wiederum gehören die Schalenamöben (Testacea) zu den wichtigsten Gruppen.

Das Mikrohabitat der beschalteten Amöben wird im wesentlichen durch Bodenfeuchte, Temperatur, pH-Wert, Sauerstoff- bzw. Kohlendioxid-Partialdruck gesteuert (SCHÖNBORN 1966, FOISSNER 1987a). Die Zunahme der Bodenfeuchtigkeit führt primär zu einem Auffüllen ausgetrockneter großer Bodenporen, so daß encystierte Organismen die Verharrung im Stadium latenten Lebens aufgeben können (LOUSIER 1974). Über längere Feuchteperioden steigt die Abundanz aktiver Schalenamöben auch aufgrund eines verbesserten Nahrungsangebotes an (SCHÖNBORN 1982). LAMINGER (1978) konnte bei *Trinema encheleys* EHRENBERG eine stärkere Präferenz bei der Aufnahme von Bakterien und kleinen Protozoen mit gleichzeitiger Vergrößerung des Gehäuses in feuchten Perioden feststellen. Während Zeiten geringer Feuchte ernährten sie sich dagegen vorwiegend von Detritus.

Die Mikrofauna wird im Rahmen ökologischer Forschungsprojekte relativ selten untersucht, da methodische Erfassungsschwierigkeiten die Bearbeitung bislang erschwerten. Erstmals wurde in einem Moderhumus-Buchenwald des Solling eine genauere Betrachtung der Testacea von MEISTERFELD (1980) durchgeführt. SCHÖNBORN (1978) berechnete für eine Testaceagemeinschaft eines Buchenwaldes eine Verzehrmenge von 234 mg Detritus/ m<sup>2</sup> innerhalb von 3 Monaten. Die geringe Energieausbeute bei der Umwandlung von pflanzlichem Bestandesabfall hat ein kleineres Biomassenwachstum der Testacea zur Folge. Hieraus läßt sich die im Vergleich zu anderen Protozoa geringe Fortpflanzungsrate mit Generationszeiten von 4-22 Tagen und das niedrige Populationswachstum der beschalteten Amöben erklären (STOUT 1973, LOUSIER & PARKINSON 1984, SCHÖNBORN 1977).

Im Rahmen des Ökosystemforschungsprojektes 'Bornhöveder Seenkette' wurden die Testacea exemplarisch für die Gruppe der Protozoa an verschiedenen Standorten beider Cantenae untersucht. Der Schwerpunkt der vorliegenden Untersuchung liegt auf der Erfassung mengen- und massenbezogener populationsökologischer Parameter. Ein weiteres Anliegen dieser Arbeit ist die Beurteilung der Eignung der Testacea als Bioindikatoren.

## 2. Allgemeine Bemerkungen zur Biologie der Testacea

Taxonomisch gehören die Testacea zur Oberklasse der Rhizopodea (Wechseltierchen) und teilen sich in die Klassen Lobosea und Filosea auf (LEVINE et al. 1980). Das Hauptcharakteristikum der beschalteten Amöben stellt ihr Gehäuse (Theka) dar.

Die Testacea entstammen ursprünglich dem limnischen Milieu, wo sie im Aufwuchs submerser Pflanzen, auf dem Sediment und in der Unterwasserförna zahlreich verbreitet sind. Jeder dieser drei genannten Lebensräume weist seine eigenen Lebensformtypen auf (SCHÖNBORN 1964). Die Tiere besitzen morphologische als auch physiologische Präadaptationen für das Überleben an wechselfeuchten Lebensstätten. Es läßt sich z.B. feststellen, daß die Spezies der Unterwasserförna im besonderen Maße an die Raumstrukturen der Förna des Waldbodens angepaßt scheinen. Es finden sich hier diskusförmige Schalen (z.B. *Pyxidicula*) als auch keilförmige Gehäuse, die unter anderem bei der Gattung *Trinema* auftreten. Kleine Formen sind ebenfalls typisch für diesen Lebensraum. Hier wären Vertreter der Gattung *Euglypha* zu nennen.

Die aktiven Testacea sind immer auf Wasser angewiesen. Zur Überdauerung bzw. Vermeidung ungünstiger Umweltbedingungen entstanden morphologische und physiologische Adaptationen, die zum einen in der Ausbildung von Überdauerungsstadien, sogenannten Cysten, zum anderen in der Verminderung des dem äußeren Milieu ausgesetzten Cytoplasmas bestehen. Es werden verschiedenartige Cystenausbildungen unterschieden. Die eigentlichen Überdauerungsstadien, welche in der Lage sind langfristig zu existieren, werden durch Wasserentzug des Cytoplasmas gebildet.

Als Kapselstadien bzw. Präcysten werden kurzzeitige Ruhestadien bezeichnet (VOLZ 1929). Die Encystierung wird wahrscheinlich durch Nahrungsmangel oder Austrocknung des Substrats, aber auch durch endogene Rhythmen ausgelöst.

Durch Veränderung der Schalenform kann eine weitere Anpassung an Lebensstätten geringer Feuchte vorkommen. Flacht sich z.B. die Ventralseite der Schale ab, so hat dies ein „Anschmiegen“ des Tieres an den Wasserfilm zur Folge. Die Besiedelung sehr trockener Standorte geht zumeist mit starker Verkleinerung des Pseudostoms einher, was auch als Stenostomie bezeichnet wird.

## 3. Standorte und Methoden

Es wurden drei Standorte auf der Waldkatena (Buchenwald, Mischwald und Erlenwald) sowie drei auf der Ackerkatena (Acker A 3.3, Hangweide und Uferweide A 9.1) untersucht. Die Probenentnahme im Erlenwald erfolgte entlang eines Transektes, wobei die Proben aus dem seenahen Bereich mit ' 1 ', aus einer nassen Senke mit ' 2 ' und ' 3 ' und aus dem trockeneren Hangfußbereich mit ' 4 ' gekennzeichnet wurden.

### 3.1. Beprobungs- und Aufbereitungsverfahren

Der Untersuchungszeitraum erstreckte sich über 10 Monate von Mitte September 1988 bis Ende Mai 1989, wobei die Proben aus den Monaten September 88, Dezember 88 sowie März 89 und Ende Mai 89 (i.e. Juni 89) stammen.

Die Probenzahl umfaßt auf den Flächen im Buchenwald, Erlenbruch, Maisacker (A.3.3.) und in der feuchten Uferweide (A.9.1.) je vier entnommene Parallelproben. Je zwei parallele Entnahmen pro Standort wurden für die am Hang liegende Weide und den Mischwald gewählt.

Die Bodenproben wurden mit einem metallenen Stechzylinder (Durchmesser 5,6 cm, Höhe 4,0 cm, Volumen 98.5 cm<sup>3</sup>) entnommen, da die Testacea quantitativ dominant in den oberen 4 cm des Bodens vertreten sind (LAMINGER 1980).

Die ausgestochenen Proben wurden mit passenden Metalldeckeln im Metallring eingeschlossen, um ein Herausfallen zu verhindern. Diese Bodenproben wurden in Kunststoffbeuteln verschlossen, um eine konstante Bodenfeuchte zu gewährleisten und gekühlt ins Labor gebracht, um die biologische Aktivität zwischen Probenahme und Bearbeitung der Proben gering zu halten (JANETSCHKEK 1982, LAMINGER 1980).

Für die weitere Bearbeitung wurden die Proben in einem Kühlschrank bei 4-5 °C aufbewahrt.

Die Testacea wurden nach dem Verfahren von LAMINGER (1980) untersucht, welches ein Aufweichen des Bodenmaterials sowie die Färbung und Fixierung der beschalteten Amöben einschließt. Jeder Bodenwürfel wurde zunächst in einer Schale durchmischt und die groben Wurzelteile und großen Steine entfernt. Die Bodenmenge für die spätere Fixierung und Färbung wurde gut durchmischt und in 20 Einzelmengen von je 0.5 g abgewogen, so daß sich insgesamt je 10 g Bodensubstanz (Frischgewicht) für den weiteren Arbeitsgang ergab. Durch diese Art des Einwiegens wird die geklumpte Verteilung der Testacea im Boden kompensiert (FOISSNER 1981). Anschließend erfolgte das Abfüllen des ausgewogenen Substrats in 200 ml Gläser, denen ein Fixiergemisch von 20 ml zugesetzt wurde, das auch ein Aufweichen des Materials bewirkt und für eine Ablösung der Testacea von anderen Bodenpartikeln sorgt. Dieses Medium setzt sich aus 50 ml 38 %igem Formol, 100 mg Bengalrosa und 40 ml aqua dest. zusammen (LAMINGER 1980).

Die so suspendierte Probe wurde 24 Stunden gelagert. In diesem Zeitraum wird die gesamte organische Substanz durch Formol fixiert und das Cytoplasma der Testacea mit Hilfe des Farbstoffes Bengalrosa gefärbt. Der mit dem Fixiergemisch behandelte Boden wurde während der 24 Stunden nicht geschüttelt, da aufgrund ausreichender Diffusion des Farbstoffes eine gleichmäßige Anfärbung der Probe erzielt werden konnte. Am folgendem Tag wurde die Bodensuspension mit aqua dest. durch ein Schlämmsieb aus Edelstahl mit 150 µm Porengröße gespült (die größten beobachteten Testacea waren kleiner als 120 µm). Der aufgefangene Bodensatz, der die Gesamtmenge der Testacea von 10 g des jeweiligen Probenentnehmens und Standortes enthält, wurde nochmals 3 Tage stehengelassen damit sich alle Partikel absetzen konnten. Einmal pro Tag erfolgt eine Dekantierung der überstehenden Flüssigkeit. Durch Zugabe von konzentriertem Formol wurde die extrahierte Probe abschließend fixiert (LAMINGER 1980). Die Proben wurden dann bis zur weiteren Untersuchung bei konstanter Temperatur und Dunkelheit gelagert.

### 3.2. Mikroskopgestützte Auswertverfahren

Die fixierte und gefärbte Probe wurde zur mikroskopischen Untersuchung mit aqua dest. so verdünnt, daß eine gute Durchsicht möglich war. Proben mit einem hohen Gehalt an organischem Material mußten stärker suspendiert werden als solche mit höherem mineralischen Anteil. Leider war es nicht möglich, die Volumina, die pro Entnahme und Zeitpunkt mikroskopisch untersucht wurden, konstant zu halten. Die anfänglich bearbeiteten Bodenprobenvolumina vom September 88 betragen im Durchschnitt bei der Ackercatena 150 ml und bei der Waldcatena 200 ml. Bei den Proben vom Dezember, März und Mai wurden 300 ml mikroskopiertes Volumen pro Bodensuspension untersucht. Die Bodenmenge, welche dabei bearbeitet wurde, wird in Tabelle 1 als Mittelwert je Standort und Probenentnahmetag angegeben.

Tab. 1: Durchschnittlich mikroskopierte Bodenmenge [mg Frischgewicht] der Untersuchungsflächen der 4 Entnahmetermine

Standort	September	Dezember	März	Juni	Σ [mg]
Maisacker	65.5	107.0	222.0	186.0	580.0
Hangweide	48.0	63.0	111.0	84.0	300.0
Uferweide	40.0	111.0	168.0	132.0	450.0
Buchenwald	63.0	102.0	156.0	156.0	480.0
Mischwald	45.0	54.0	78.0	78.0	250.0
Erlenwald:					
1.	74.0	27.0	39.0	34.0	
2.+3.	120.0	57.0	75.0	81.0	706.0
4.	83.0	30.0	39.0	42.0	

Als Präparatevolumen pro Objektträger wurde für die Bodensuspension konstant 50 ml gewählt. Dazu wurde eine variierende Menge aqua dest. gegeben, um die Durchsicht des Materials optimal zu gestalten. Das Volumen dieser Wassermenge spielt für eine spätere Umrechnung der Ergebnisse auf das Bodengewicht bzw. die Fläche keine Rolle. Hier geht nur die Verdünnungsstufe der 50 ml Bodensuspension ein.

Die Durchsicht der Bodenproben erfolgte immer bei 320-facher Vergrößerung (Okular : 10 x Objektiv : 40 x, Tubusfaktor : 0.8).

Da zusätzlich zur mikroskopischen Auszählung eine umfassende Determination der Individuen nicht in allen Fällen möglich war, wurde zumindest eine Klassifizierung durchgeführt. Diese sollte zum einen Anhalt für Biomassenberechnungen geben, andererseits sollte auf diese Weise die Möglichkeit einer nachträglichen Zuordnung von Taxa gewahrt werden. Dazu werden die Tiere in 6 Größenklassen eingeteilt. Sie betragen 1-20 mm, 21-40 mm, 41-60 mm, 61-80 mm, 81-100 mm und größer als 100 mm.

Alle Tiere wurden anhand des Schalenmaterials und der geometrischen Form der Schale charakterisiert. Es sind dabei folgende Merkmalskombinationen berücksichtigt worden:

a) Arten mit Idiosomen:

- birnenförmig, im Durchmesser rund oder abgeplattet
- keilförmig
- andere Formen

b) Arten mit Xenosomen:

- halbkugelig
- birnenförmig, im Durchschnitt rund oder abgeplattet
- ellipsoid

Es wurden die belebten Gehäuse (aktive Tiere und Cysten) sowie unbelebte Gehäuse in der Auswertung getrennt berücksichtigt. Insgesamt ergeben sich also 6 (Größenklassen) x 6 (Schalenmerkmale) x 3 (Aktive Tiere, Cysten u. leere Gehäuse) = 108 Kombinationsmöglichkeiten. Jedes Tier wurde dabei nur einer Merkmalskombination zugeordnet und dies nur, wenn dies eindeutig möglich war.

Die Determination der Arten konnte nur in einigen Fällen erfolgen. Schwierigkeiten entstanden bei der Bestimmung durch die Verwendung von fixiertem Material, sowie einem Mangel an geeigneten Geräten für die detaillierte Beobachtung an den Tieren. In der Bestimmungsliteratur finden sich im besonderen Determinationsparameter, die nur an le-

benden Thekamöben beobachtet werden können und bei dem hier verwendeten fixierten Material nicht mehr nachvollziehbar waren. Auch wird zum Teil eine Kenntnis der inneren Schalenstruktur verlangt, welche nur mit speziellem Präparationsaufwand und Gerät erlangt werden kann (z.B. Gattung *Centropyxis*) (LÜFTENEGGER et al. 1988).

Folgende Werke und Artikel standen zur taxonomischen Einordnung zur Verfügung: BONNET (1964), DECILOITRE (1962, 1976 a+b, 1977 a+b, 1978, 1979, 1981, 1982, 1986), DEFLANDRE (1928, 1929), GROSPIETSCH (1965), HEAL (1963), HOOGENRAADT & DE GROOT (1940), JUNG (1942), LEE et. al (1985), LÜFTENEGGER et. al (1988), MEISTERFELD (1979), SCHÖNBORN (1964, 1966), SCHÖNBORN et. al (1983), STREBLE & KRAUTER (1981), THOMAS (1958), WANNER (1988), WANNER & FUNKE (1986)

Das Grundprinzip der Biomassenberechnung für Protozoen ist die Ermittlung der Formparameter idealisierter Geometrien (FOISSNER & ADAM 1981). Als geometrische Figuren zur Berechnung des Biovolumens wurden das Drehparaboloid und das Ellipsoid herangezogen. Ihre Volumina berechnen sich folgendermaßen:

Drehparaboloid :	Ellipsoid:
$V = \pi/2r^2 h$	$V = 4/3\pi a b c$
mit: V = Volumen, r = Radius, h = Höhe, a,b,c = Halbachsen	

Mittels Vermessung der Schalenparameter einzelner Individuen werden die Halbachsen bzw. der Radius und die Höhe bestimmt. Die Umrechnung auf die Masse ist durch die Voraussetzung, daß das Cytoplasma eine Dichte von ca. 1.0 g/cm<sup>3</sup> besitzt, möglich. Es kann daher der Volumenwert als Massenwert übernommen werden (HEAL 1971, FOISSNER & ADAM 1980). Normalerweise wird bei der Umrechnung auf die Gesamtbiomasse die Summe der einzelnen Spezies-Biomassen gebildet.

Die Proben vom März und Mai 1989 sind neben der normalen Auszählung möglichst kleinen taxonomischen Einheiten zugeordnet und vermessen worden. Hierbei fanden belebte und unlebte Schalen Berücksichtigung. Zur Auswertung kamen die Cysten und die aktiven Tiere. Es wurden dann den einzelnen Merkmalskombinationen die entsprechenden Taxa-Vertreter zugeteilt, deren Biomasse durch Volumenberechnung vorher ermittelt wurde. Waren mehrere Individuen in einer Merkmalsgruppe, so wurde die interne Verteilung abgeschätzt und die Biomasse der Gruppe durch prozentuale Aufteilung der Abundanzen wiederum durch Summation bestimmt. Bei der Gruppe der Centropyxidae wurde ein Gesamtmittelwert der Biomasse pro Merkmalskombination gebildet, sofern die Biomassen nicht zu stark differierten. Durch Multiplikation der Einzelbiomasse mit der verzeichneten Abundanz läßt sich eine Massenverteilung erstellen. Mittels Addition aller Gewichte kann dann die Gesamtbiomasse der Testacea pro Standort und Entnahmezeitpunkt festgestellt werden.

### 3.3. Erfassung der abiotischen Bodenfaktoren

#### Bodentemperatur

Bei einer Meßtiefe von ca. 2.5 cm ist eine relativ gute Pufferung kurzzeitiger Schwankungen der Wärmeeinstrahlung gewährleistet, so daß aufgrund der Bodenbedeckung und Exponierung der Flächen eine monatliche Bodentemperaturmessung an den Standorten ausreichend erschien, um den saisonalen Temperaturgang zu verfolgen. Hierzu diente ein gerät der Firma Testoterm (Pt 100-Meßfühler).

## Bodenwassergehalt und pH-Wert

Bei der Entnahme der Bodenproben für die Testaceauntersuchung wurde direkt neben der Entnahmestelle Substrat zur Ermittlung der Bodenfeuchte und des pH-Wertes entnommen.

Zur Bestimmung des Bodenwassergehaltes wurde das Frischgewicht ermittelt und der Boden anschließend bei 105 °C für mindestens 24 Stunden getrocknet (BODENKUNDLICHE KARTIERANLEITUNG 1982). Anschließend wurde das Trockengewicht ermittelt. Die Differenz zwischen Frisch- und Trockengewicht gibt den Anteil des Wassers am Gesamtbodengewicht an.

Der pH-Wert wurde aus 10 cm<sup>3</sup> Bodenprobe in aqua dest. gemessen (KCL-Elektrode, WTW).

## Bestimmung des spezifischen Bodengewichtes und Ermittlung der Flächenumrechnungsfaktoren

Das spezifische Bodengewicht wurde gravimetrisch bestimmt und die erhaltenen Daten auf die Fläche [m<sup>2</sup>] umgerechnet. Die Probennahme erfolgte mit Hilfe eines Stechrings. Bei der Entnahme wurde darauf geachtet, daß keine großen Steine enthalten waren. Nach der Bestimmung des Bodenwassergehaltes (s.o.) konnte der Anteil der Testacea, bezogen auf g Trockengewicht des Bodens durch Multiplikation mit dem Bodentrockengewicht pro m<sup>2</sup> auf die Fläche von 1 m<sup>2</sup> hochgerechnet werden. Dabei muß die jeweilige Ausstechtiefe berücksichtigt werden (FOISSNER 1981).

Tab. 2: Das spezifische Bodengewicht der bearbeiteten Böden der Acker- und Waldcatena sowie der Erlenwaldbereich [Durchschnittsgewicht je Probe in g].

		Durchschnittsgewicht		% H <sub>2</sub> O	kg Tg/m <sup>2</sup> (0-4cm)
		Fg	Tg		
Acker	A.3.3.	146,6	136,4	8,7	55,4
Hangweide		96,7	92,6	10,9	37,6
Uferweide		101,4	45,4	51,0	18,5
Buchenwald		102,3	72,2	23,2	29,3
Mischwald		67,1	62,7	25,9	25,5
Erlenwald	1	117,3	69,4	78,3	28,2
	2	106,9	48,0	59,9	19,5
	3	93,3	42,8	59,9	17,4
	4	87,3	56,8	31,5	23,1
Erlenwald (Mittel)		101,2	54,2	57,5	22,1

(Fg = Frischgewicht, Tg = Trockengewicht).

## Grundwasserstand

Aufgrund der diskontinuierlichen Bodenwasserverhältnisse im Erlenwald wurde die Höhe des Grundwasserspiegels bei der monatlichen Entnahme der Bodenproben mit-erfaßt. Hierzu wurden PVC-Röhren (Länge: 50 cm, Durchmesser: 4 cm) senkrecht in den Boden getrieben. Insgesamt wurden über eine Entfernung von 12 m vom Seeufer fünf solcher Röhren installiert. Mit Hilfe von geeichten Schaumstoffschwimmern konnte der jeweilige Grundwasserstand abgelesen werden. Der erwähnten Aufteilung des Erlenbruch-Untersuchungsgebietes in 4 Bereiche wurde bei der Aufstellung der Röhren ebenfalls gefolgt: Rohr 1 = Bereich 1, Rohr 2 u. 3 = Bereich 2, Rohr 4 = Bereich 3, Rohr 5 = Bereich 4.

## 4. Ergebnisse

### 4.1. Abundanz der Testacea

Abb. 1 zeigt die Gesamtzahl belebter und unbelebter Gehäuse in den sechs Untersuchungsgebieten zu den vier Probenentnahmetermen. Dabei ist innerhalb der landwirtschaftlich genutzten Flächen eine Zunahme der Schalen vom Maisacker mit 2958

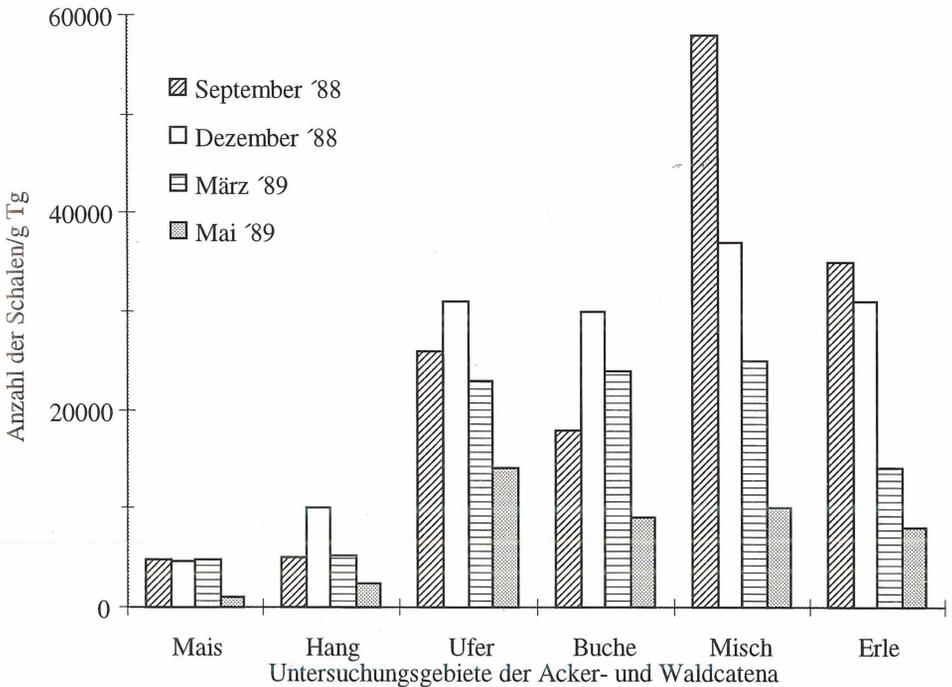


Abb. 1: Gesamtabundanz belebter und unbelebter Testaceaschalen pro g Tg Boden für die jeweiligen Probenahmetermine in den Untersuchungsflächen. Maisacker, Hangweide, Uferweide, Buchenwald, Mischwald, Erlenbruch.

Gehäusen/g Trockengewicht (im folgenden mit Tg abgekürzt) Boden über die Hangweide mit durchschnittlich 5600 Gehäusen/g Tg bis zur feuchten Uferweide zu verzeichnen. Dort findet man im Mittel 22965 Gehäusen/g Tg. Die Schwankungen dieser Gehäusezahlen ist mit 30 % um den Mittelwert in der Uferweide am geringsten. Die Ergebnisse vom Maisacker und von der Hangwiese streuen mit 57 % bzw. 60 % um den Mittelwert. Der Verlauf der Schalenwerte ist durch ein Maximum im Dezember '88 und ein Minimum im Mai '89 in den Böden der Hangweide und der Uferweide gekennzeichnet. Das mit Mais bebaute Feld zeigt im Gegensatz zu den anderen Landwirtschaftsflächen etwa gleiche Dichten bis zum März '89 (Maximum) und dann einen Abfall im Mai '89. Für die Ackercatena kann ein Gesamtmittelwert von 10508 Gehäusen/g Tg angegeben werden.

In der Waldcatena liegt eine mittlere Gehäuseabundanz von 24736 Gehäusen/g Tg vor. Der Buchenwald weist einen ähnlichen zeitlichen Verlauf der Schalenzahlen auf wie Ufer- und Hangweide. Das Maximum liegt im Dezember '88, das Minimum im Mai '89. Im Durchschnitt verzeichnet man 20033 Gehäusen/g Tg, die Streuung liegt bei 42 % .

Der Mischwald in Hanglage und der Erlenwald besitzen eine maximale Schalenabundanz im September '88. Die Gehäusezahlen gehen dann bis zum Mai '89 kontinuierlich zurück. Im Mittel ergibt sich eine Gehäusedichte im Mischwald von 32395 Gehäusen/g Tg und im Erlenwald von 12530 Gehäusen/g Tg.

Abb. 2 zeigt eine differenzierte Betrachtung des Erlenwaldes. Von Standort 1 bis 4 nimmt dabei die Streuung um den Mittelwert von 32 % bis 93 % zu, bei Schalenanzahlen von 22700 bis 28600/g Tg. Dies läßt auf eine Abnahme der Stabilität schließen. Die Abundanzverläufe der Entnahmestellen 1, 2 und 4 weisen ähnliche Trends auf. Mit einem Maximum im September '88 und einem Minimum im Mai '89 sind sie mit dem Hangwald vergleichbar. Die Beprobungsstelle 3 besitzt im März '89 ein Maximum der Gehäusezahl und ein Minimum im Mai '89, wobei im Mittel mit 28608 Schalen/g Tg die höchsten Abundanzen des Erlenwaldes erreicht werden.

Die belebten Gehäuse lassen sich in zwei Kategorien einteilen: die aktiven und die cystierten Tiere (Abb. 3).

Im Verlauf der Ackercatena haben der Maisacker und die Hangweide ein ähnliches Verhältnis von aktiven Tieren zu Cysten. Im Durchschnitt weist der Maisacker einen Anteil von 10,9 % Cysten und 41,1 % aktiver Tiere auf. Die Hangweide weist 6,8 % Cysten und 21,8 % aktive Tiere auf.

Die relative Menge aktiver Organismen in der feuchten Uferweide liegt bei 30,9 %. Die landwirtschaftlich genutzten Flächen lassen folgende durchschnittliche Aufteilung der Schalenzahlen erkennen: zu 8,2 % liegen cystierte Testacea vor, zu 31,3 % sind die Organismen aktiv, die restlichen 60,5 % der Gehäuse sind leer. Im Durchschnitt waren also  $\frac{2}{5}$  aller Gehäuse der Ackercatena besetzt.

Bei den Waldstandorten sind dagegen nur 3,8 % der Gesamtschalen als Cysten ausgebildet und lediglich 7,7 % befinden sich im aktiven Zustand, so daß nur  $\frac{1}{10}$  der Gehäuse belebt sind. Im Mittel sind im Erlenbruch die größten Anteile belebter Schalen gegenüber unbelebten Schalen (12,5 %) zu verzeichnen. Bei den anderen beiden Waldtypen liegt der Anteil um 10 % .

Innerhalb des Erlenwaldes ist in Zone 1 das in den anderen Flächen festgestellte Verhältnis von Cysten zu aktiven Organismen nicht festzustellen. Hier ist das Verhältnis ausgeglichen. Die Probenareale 3 und 4 weisen genau wie im Buchenwald und Mischwald einen Cystenanteil von über 50 % der Gesamtschalenzahl auf. In den Bereichen 1 und 2 übersteigt die Anzahl der Cysten nie die Menge der aktiven Testacea. Staffelt man die vier Probenahmestandorte des Erlenwaldes, so lassen sich die Standorte 1 und 4 mit durchschnittlich 2,5 % Cysten und 13,4 % aktiven Organismen und die Standorte 2 und 3 mit einem Anteil cystierter Thekamöben von 2,1 % und aktiver Tiere von 6,5 % gegenüberstellen.

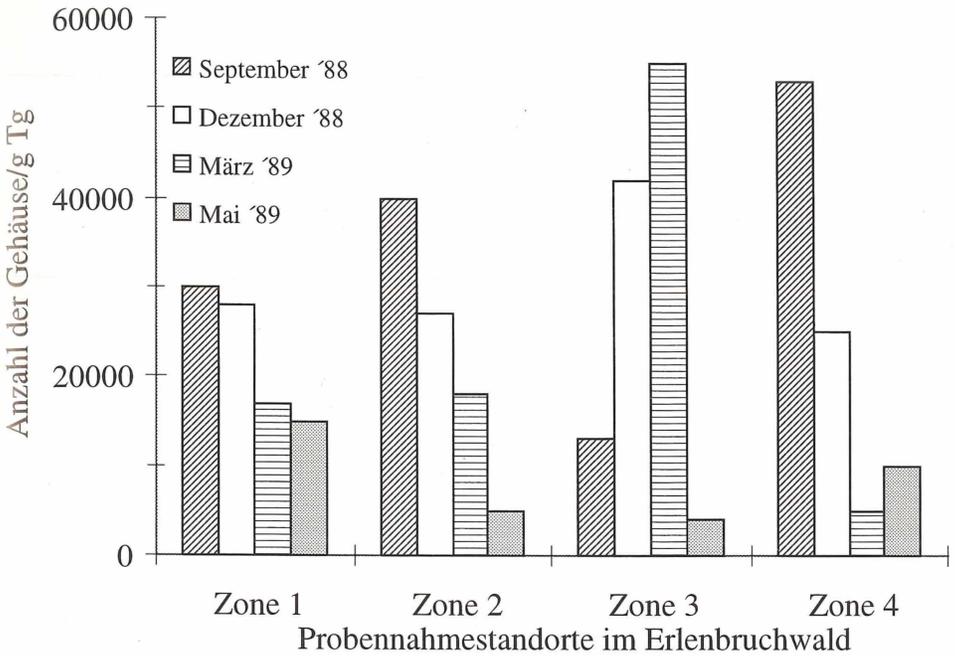


Abb. 2: Gesamtabundanz belebter und unbelebter Testaceaschalen pro g Tg/Boden für die jeweiligen Probenahmetermine bei den vier Zonen des Erlenwaldes.

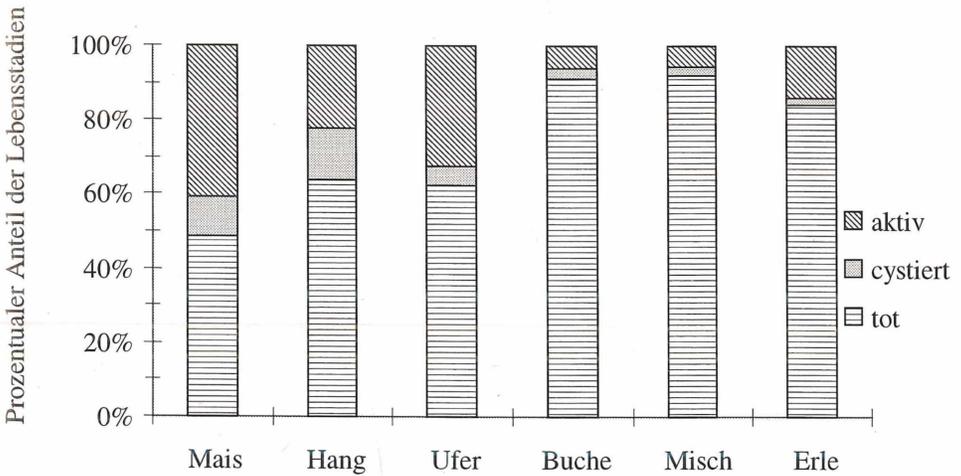


Abb. 3: Prozentualer Anteil der Lebensstadien der Testacea im Durchschnitt der vier Probenahmetermine in den Untersuchungsflächen der Ackercatena (Maisacker, Hangweide, Uferweide) und die Waldcatena (Buchenwald, Mischwald, Erlenwald)

Verglichen mit den anderen beiden Waldtypen weisen 1 und 4 einen höheren Anteil von lebenden Testacea als der Buchen- und Mischwald, 2 und 3 einen geringeren Anteil auf.

Der geringe Anteil leerer Gehäuse im Ackerbereich deutet auf einen schnellen Abbau des Schalenmaterials hin, während für die Wälder eine verzögerte Abbaurate anzunehmen ist. Der Erlenwald unterscheidet sich von den anderen beiden Waldstandorten durch wesentlich größere Unterschiede zwischen aktiven Individuen und Cysten. Im Buchen- und Mischwald liegt das Verhältnis zwischen Cysten und aktiven Tieren zwischen 0,8 und 0,7, im Erlenwald nur bei 0,3. An den Standorten 2 und 4 wurden ähnlich niedrige Cystenzahlen erreicht wie in der Hangweide. Die Abundanzen aktiver Tiere an den Standorten 1 und 4 nehmen im Gegensatz dazu zusammen mit der Uferweide die höchsten Werte ein.

In Tabelle 3 sind die absoluten Dichten der drei zu unterscheidenden Schalenfraktionen für die Probenentnahmeflächen wiedergegeben. Mit einem Durchschnittswert von  $107,2 \times 10^6$  aktiven Ind./m<sup>2</sup> liegt die Ackercatena über der Waldcatena mit  $69,2 \times 10^6$  Ind./m<sup>2</sup>. Letztere weist jedoch die höhere Cystenzahl von  $24,6 \times 10^6$  Ind./m<sup>2</sup> und den größeren Leer-schalenwert von  $567,6 \times 10^6$  Ind./m<sup>2</sup> auf. Die Agrarflächen liegen bei  $22,7 \times 10^6$  Ind./m<sup>2</sup> für Cysten und  $169,8 \times 10^6$  Ind./m<sup>2</sup> für unlebte Gehäuse.

Tab. 3: Abundanzen leerer Schalen, Cysten und aktiver Testacea während des Untersuchungszeitraumes (Ind.  $\times 10^6$ /m<sup>2</sup>); a) in den Catenae; b) in den Zonen des Erlenwaldes

a) Agrar- und Waldcatena

Zustand	Mais	Hang	Ufer	Buche	Misch	Erle
leer	89,2	153,6	266,7	496,5	735,9	470,4
aktiv	73,3	47,2	132,8	30,7	47,9	55,2
Cyste	23,7	14,6	29,9	27,0	34,8	12,0

b) Erlenwald

Zustand	Ufer 1	2	Senke 3	Hang 4
leer	579,8	388,1	319,8	700,5
aktiv	63,6	37,9	42,7	65,5
Cyste	16,9	9,5	10,7	21,9

In der Agrarcatena besitzen die Testacea an jedem Untersuchungsbereich einen spezifischen Dichteverlauf (Abb. 4). Der Maisacker erreicht den höchsten Wert mit  $167,8 \times 10^6$  Ind./m<sup>2</sup> im März '89 und fällt zum Mai '89 auf den Minimalwert von  $8,9 \times 10^6$  Ind./m<sup>2</sup> ab. Dies stellt gleichzeitig die geringste Dichte für den gesamten Untersuchungsraum dar. Im Mittel werden  $97 \times 10^6$  Ind./m<sup>2</sup> registriert, dabei streut die Abundanz um  $\pm 63,9$  %. Bei der hangexponierten Weide tritt die größte Dichte der Testacea im Dezember auf. Durchschnittlich findet man hier  $61,8 \times 10^6$  Ind./m<sup>2</sup> ( $\pm 68,5$  %) vor. Ebenso wie bei der Uferweide ist die geringste Abundanz im Mai '89 zu verzeichnen.

Auf der feuchten Weide wird die größte Individuendichte im September '88 erreicht und nimmt anschließend kontinuierlich ab. Der Mittelwert beträgt  $162,7 \times 10^6$  Ind./m<sup>2</sup>, wobei dieser Wert um 39,5 % streut. Die Abundanzentwicklung der Testacea des Buchenwaldes gleicht der der Hangweide mit einem Dezembermaximum, die Testacea des Mischwaldes und Erlenwaldes entwickeln im September ein Maximum, dem ein kontinuierlicher Rückgang bis Mai '89 folgt.

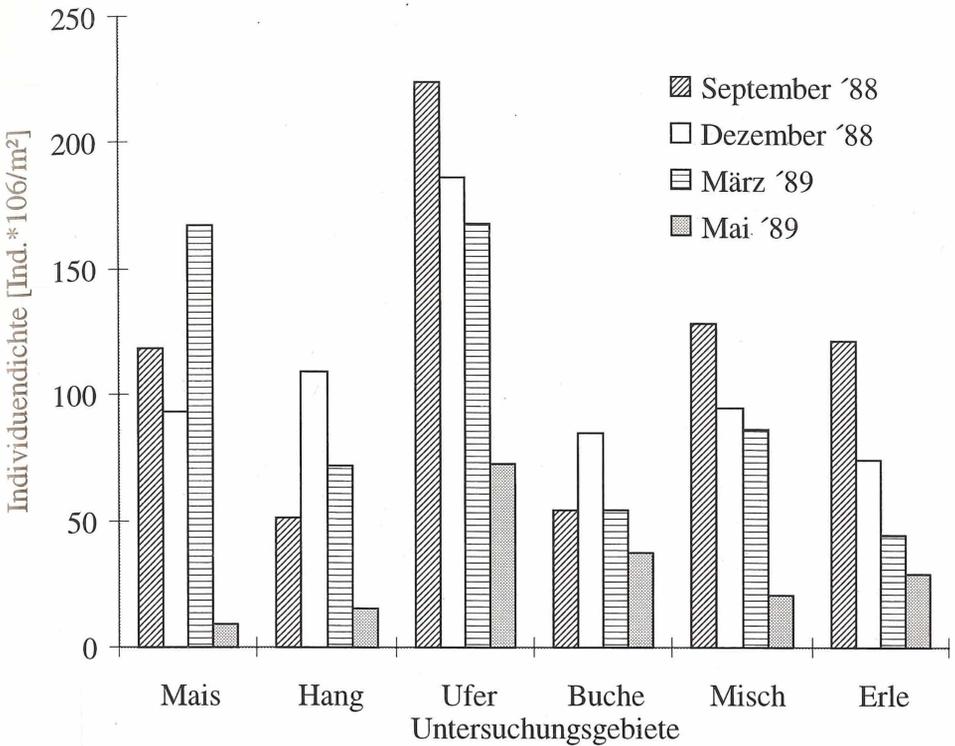


Abb. 4: Abundanz belebter Schalen ( $\text{Ind.} \cdot 10^6 / \text{m}^2$ ) an den vier Probenahmeterminen in der Acker- und Waldcatena (Maisacker, Hangweide, Uferweide, Buchenwald, Mischwald, Erlenwald)

Hierin stimmen sie mit der Uferweide der Agrarcatena überein. Die mittleren Abundanzen liegen für den Buchenwald bei  $57,6 \times 10^6 \text{ Ind.} / \text{m}^2$ , für den Mischwald bei  $82,7 \times 10^6 \text{ Ind.} / \text{m}^2$  und im Erlenwald bei  $67,2 \times 10^6 \text{ Ind.} / \text{m}^2$ . Die Streuung der Mittelwerte lassen sich für die Fläche des Buchenwaldes mit 34,2 % und den Bereich des Mischwaldes und Erlenbruchs mit 54,4 % bzw. 60,6 % angeben. Sie liegen damit unterhalb der Streuungswerte von Maisacker und Hangweide.

Im Gesamtbild der beiden Catenae ergibt sich für die landwirtschaftlich genutzten Flächen eine mittlere Abundanz von  $107,2 \pm 51,24 \times 10^6 \text{ Ind.} / \text{m}^2$ . Die Waldbereiche weisen  $63,1 \times 10^6 \text{ Ind.} / \text{m}^2$  auf, bei einer Streuung von  $12,7 \times 10^6 \text{ Ind.} / \text{m}^2$  auf. Es läßt sich weiterhin festhalten, daß sowohl in den Forstflächen als auch den Agrarbereichen im Winter die Aktivität der Organismen nicht zum Erliegen kommt, ja sogar für die vier Beprobungen eine maximale Dichte in der Hangweide und im Buchenwald zu verzeichnen ist. Dabei muß jedoch bemerkt werden, daß der Winter '88/'89 sehr milde war und nur wenig Bodenfrost die Populationsentwicklung der Testacea fauna stören konnte.

Im Erlenwald folgt Standort 1 mit einem Abundanzmaximum im September '88 und einem Minimum im Mai '89 der Entwicklung des Hangwaldes und der Uferweide und erreicht eine mittlere Individuendichte von  $80,6 \times 10^6 \text{ Ind.} / \text{m}^2$  (Abb. 5). Der Streuungsbereich umfaßt 46,8 %. Die Individuenanzahlen der Standorte 2 und 3 sind in Bezug auf die Zahl der lebenden Testacea in den Monaten September, Oktober und März gegenläufig. Zum Mai '89 gleichen sich die Individuenzahlen an. Die mittlere Individuenzahl ist jedoch

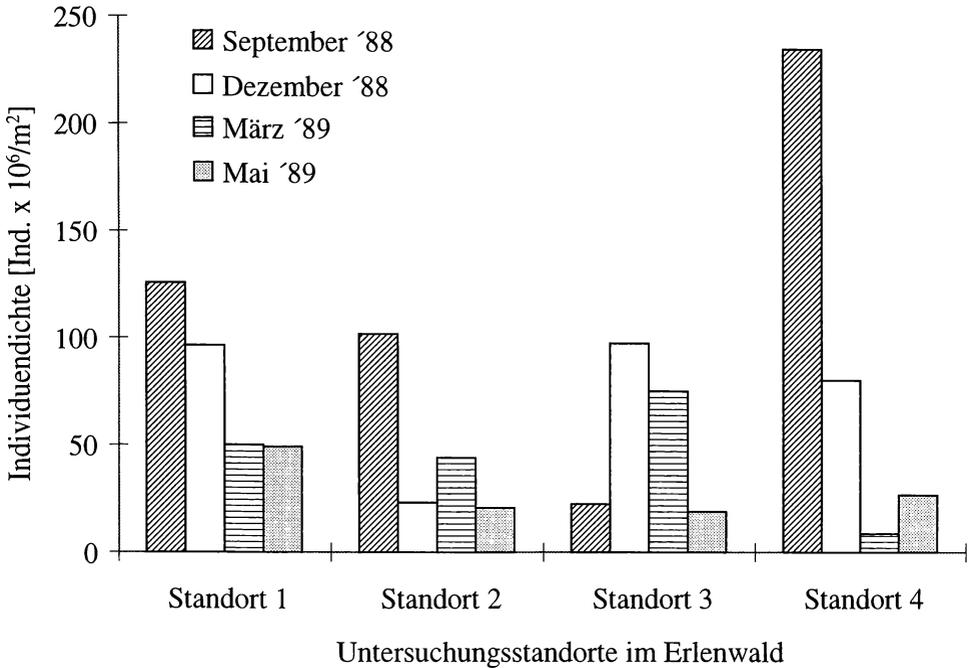


Abb. 5: Abundanzen der lebenden Testacea [Ind.  $\times 10^6/m^2$ ] in den vier Teilbereichen des Erlenwaldes

gleich und weist einen ähnlich hohen Schwankungsbereich auf. An Standort 2 liegt die durchschnittliche Populationsdichte bei  $47,4 \pm 37,7 \times 10^6$  Ind./ $m^2$  ( $\pm 79\%$ ), an Standort 3 bei  $53,4 \pm 38,8 \times 10^6$  Ind./ $m^2$ . Die Streuung entspricht hier 73 %. Den im Vergleich zu den bisher vorgestellten Abundanzengängen höchsten Wert besitzt der am Hangfuß liegende Standort 4. Mit einer Streuung von über 100 % hat die Testaceapopulation dieser Fläche ein ausgeprägtes Septembermaximum und ein Märzminimum, welches mit  $8,5 \times 10^6$  Ind./ $m^2$  den niedrigsten Wert innerhalb des gesamten Untersuchungsraumes darstellt.

Anhand der Populationsdichten läßt sich der Erlenwald in zwei Bereiche differenzieren. Standort 1 und 4 mit den im Durchschnitt höchsten Abundanzen ( $84 \times 10^6$  Ind./ $m^2$ ) stehen dabei den Standorten 2 und 3 mit ca. der Hälfte der Individuendichten ( $50 \times 10^6$  Ind./ $m^2$ ) gegenüber. Nach Streuungsmerkmalen sind die Entnahmestellen 1, 2 und 3 zusammenzufassen und von 4 zu trennen, wobei mit zunehmender Entfernung vom Seeufer eine Zunahme der Streubreite festzustellen ist. Die Anzahl belebter Gehäuse ist für jeden Standort proportional der Anzahl unbelebter Gehäuse.

Im Erlenwald sinkt die Gesamtschalendichte kontinuierlich über den Entnahmezeitraum. Im Dezember fällt die Zahl der belebten Gehäuse so stark ab, daß im Vergleich zu den anderen Standorten eine relativ hohe Leerschalendichte auftritt.

Tabelle 4 zeigt die Verteilung der durchschnittlichen Individuendichte auf die sechs Größenklassen in 1-20  $\mu m$ , 21-40  $\mu m$ , 41-60  $\mu m$ , 61-80  $\mu m$ , 81-100  $\mu m$  und  $> 100 \mu m$ . Im Maisacker, der Hangweide und der Uferweide fällt das Maximum der Individuen auf die Größenklasse 21- 40  $\mu m$ . Die Hangweide weist ebenso wie der Maisacker eine diskontinuierliche Besetzung der Größenklassen oberhalb von 61  $\mu m$  Individuenlänge auf. Im September '88 fehlten die kleinsten Testacea, gleichzeitig traten Organismen bis 100  $\mu m$  auf. Im März waren nur die drei kleinsten Größenordnungen vorhanden.

Tab. 4: Verteilung der Individuen (Ind.  $\times 10^6/m^2$ ) auf die Größenklassen bei den unterschiedlichen Probenahmestandorten

Standort	1-20	21-40	41-60	61-80	81-100	> 100 [ $\mu\text{m}$ ]
Maisacker	16.5	73.5	6.2	0.8	–	–
Hangweide	3.9	50.6	5.5	1.3	0.6	–
Uferweide	6.9	107.9	24.5	17.5	5.7	0.3
Buchenwald	1.2	29.1	8.5	13.0	4.2	1.5
Mischwald	1.5	51.1	18.2	8.2	1.6	1.8
Erlenwald	1.7	42.5	10.6	9.3	2.6	0.3

In der Uferweide wurden die größten Thekamöben des Gesamtuntersuchungsgebietes angetroffen und im Dezember '88 und März '89 Körpermaße von mehr als 100  $\mu\text{m}$  beobachtet.

Im Unterschied zur Agrarcatena sind in den Wäldern regelmäßig Vertreter aller Größengruppen zu finden. Im Buchenwald liegt ein Maximum der Organismen > 60  $\mu\text{m}$  im Dezember vor. Im Hangwald fehlten im September und Dezember '88 Organismen der kleinsten Größenklasse.

Die Agrarflächen wiesen im Jahresmittel kleinere Testacea als die Waldstandorte auf. Im Maisacker traten Arten bis maximal 80  $\mu\text{m}$  Länge auf. Die Hangweidenpopulation beherbergte Tiere bis 100  $\mu\text{m}$ . Nur in der Uferweide konnten Testacea mit einer Körperlänge > 100  $\mu\text{m}$  aufgefunden werden. Der Anteil der beschalteten Amöben > 61  $\mu\text{m}$  nahm mit Seennähe zu. Während auf dem Maisacker nur 0,5 % zu dieser Größenklasse gehörten, waren es auf der Hangweide 3,7 % und auf der Uferweide 12 %.

Die Waldstandorte besitzen im Gesamtdurchschnitt eine 4-fach höhere Abundanz von Testacea > 61  $\mu\text{m}$  Körperlänge. Der maximale Anteil liegt im Buchenwald mit 31,8% der Individuendichte, im Erlenwald sind es 20,4% und im Hangwald 15,9%. Wie auf der Agrarcatena ist in den Wäldern eine Dominanz der Größenklasse von 21-40  $\mu\text{m}$  zu verzeichnen. Im Gesamtdurchschnitt liegt der Anteil dieser Größenklassen auf der Waldcatena bei 57 % , auf der Agrarcatena aber bei 76 %.

In den einzelnen Erlenwald-Standorten sind die Größenklassen sehr unterschiedlich verteilt. Sie können in zwei Gruppen aufgeteilt werden. Die Standorte 1 und 4 besitzen zahlreiche Größenklassen, aber große Individuen sind wenig vertreten. Die in der Senke liegenden Standorte 2 und 3 haben dagegen einen hohen Anteil von Testacea > 61  $\mu\text{m}$ , es sind jedoch nur Tiere kleiner als 100  $\mu\text{m}$  zu finden.

Für die 3 Waldflächen ist ein Anstieg der aus Idiosomen gebildeten Gehäuse zum See hin zu beobachten. Das Mittel in der Waldcatena für Idiosomen-Gehäuse liegt bei 65,7%  $\pm$  9,4%. Innerhalb des Erlenwaldes ergibt sich eine lineare Beziehung zwischen dem Anteil der Idiosomen-Gehäuse an der Gesamtschalenzahl und der Entfernung vom Seeufer. In der Ackercatena ist diese Tendenz umgekehrt. Weiterhin scheint der Erlenwaldstandort 4 eine vermittelnde Rolle zwischen den trockenen Bereichen und den feuchten Waldcatenaflächen einzunehmen.

## 4.2. Das Arteninventar der Testacea

In Tabelle 5 sind die determinierten Arten aufgelistet und ihr Auftreten in den einzelnen Untersuchungsbereichen der Acker- und Waldcatena aufgeführt. Es wurden die belebten Gehäuse berücksichtigt.

Tab. 5: Arteninventar der Testacea auf den Untersuchungsflächen

Art	Maisacker	Hangweide	Uferweide	Buchenwald	Mischwald	Erlenwald
<i>Centropyxis aerophila</i>			x	x	x	x
<i>Centropyxis elongata</i>		x	x			x
<i>Centropyxis plagiostoma</i>		x	x		x	
<i>Centropyxis orbicularis</i>				x	x	
<i>Corythion dubium</i>				x	x	x
<i>Corythion pulchellum</i>			x	x	x	x
<i>Cryptodiffugia oviformis</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Cyclopyxis eurystoma</i>			x	x	x	x
<i>Cyclopyxis kahl</i>				x		
<i>Cyphoderia ampulla</i>						x
<i>Diffugia lucida</i>			x		x	x
<i>Edaphonobiotus campascoides</i>						x
<i>Euglypha cristata</i>	x	x	x		x	x
<i>Euglypha laevis</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Euglypha rotunda</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Heleopora spec.</i>	x	x	x		x	x
<i>Hyalosphenia elegans</i>						x
<i>Hyalosphenia subflava</i>			x	x	x	x
<i>Nebela lageniformis</i>			x		x	x
<i>Phryganella acropodia</i>	x	x	x	x	x	
<i>Plagiopyxis declivis</i>				x	x	x
<i>Plagiopyxis minuta</i>		x	x			
<i>Quadrullela symmetrica</i>						x
<i>Schoenbornia humicola</i>		x	x	x	x	x
<i>Sphenoderia fissirostris</i>						x
<i>Tracheleuglypha dentata</i>			x	x	x	x
<i>Trigonopyxis arcua</i>				x	x	x
<i>Trinema complanatum</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Trinema enchelys</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Trinema lineare</i>	x	x	x	x	x	x

Das vorgestellte Artenspektrum spiegelt nicht die absoluten Artenbestandszahlen wieder. Bei weiteren taxonomischen Untersuchungen dürften die Werte in der feuchten Uferweide, stärker aber noch in den Waldstandorten ansteigen. Dies ist darauf zurückzuführen, daß mindestens 5 Vertreter der Familie der Euglyphidae und schätzungsweise ebensoviele der Centropyxidae aus dem vorgestellten Artenbestand aufgrund unsicherer taxonomischer Zuordnung nicht in die Liste aufgenommen wurden. Dabei handelt es sich um Spezies, die 60 µm in ihrem Schalendurchmesser bzw. ihrer Gehäuselänge überschreiten. Bei der Berechnung der Biomasse sind sie jedoch mit berücksichtigt, da sie Typen zugeordnet wurden, die durch Form, Schalenbaumaterial sowie Vermessung des Gehäuses charakterisiert wurden. Individuen anderer Spezies, deren Größe unterhalb von 20 µm liegt, wurden bei der Abundanzverteilung und Biomassenberechnung wie die Art *Cryptodiffugia oviformis* (Größenklasse 1 – 20 µm) behandelt. Dies war möglich, da die anderen Taxa ähnlich in Form und Größe gebaut sind.

Die in der Tabelle 5 aufgelisteten Testacea-Arten gewährleisteten jedoch eine ausreichende Abgrenzung der einzelnen Standorte, da sich die Relationen der Artenzahlen zwischen den Standorten nicht verändern würden.

Die intensiv genutzten Bereiche der Agrarflächen haben im Verhältnis zu den anderen Standorten relativ wenige Spezies. Im Maisacker sind 8 Arten, in der Hangweide 12 Arten und in der Uferweide 18 Arten nachgewiesen worden. Im Mittel ergibt sich eine Artenzahl von 13 für die Standorte der Agrarcatena.

Im Erlenwald war mit 27 der 30 aufgeführten Thekamöbenarten die höchste Artenzahl vorhanden. Der Buchenwald und der Hangwald liegen mit 18 bzw. 19 Arten ebenfalls relativ hoch. Durchschnittlich wurden also 21 Arten in der Waldcatena gefunden.

Wie in anderen Arbeiten von FOISSNER & ADAM (1981), SCHÖNBORN (1986) und MEISTERFELD (1980) treten auch hier die Arten entsprechend ihrer bekannten Verteilungsmuster auf. *Trigonopyxis arcula* und *Centropyxis orbicularis* sind in den Waldböden verbreitet, treten aber nicht in den landwirtschaftlichen Flächen auf. Umgekehrt sind aber viele Testacearten der Ackercatena ebenfalls in der Waldcatena zu finden.

Mit Hilfe des Jaccard-Koeffizienten und der Ordination der Artenbestände durch eine Average-Cluster-Analyse wurde die Ähnlichkeit der Testaceafauna zwischen den einzelnen Untersuchungsflächen analysiert (Abb. 6).

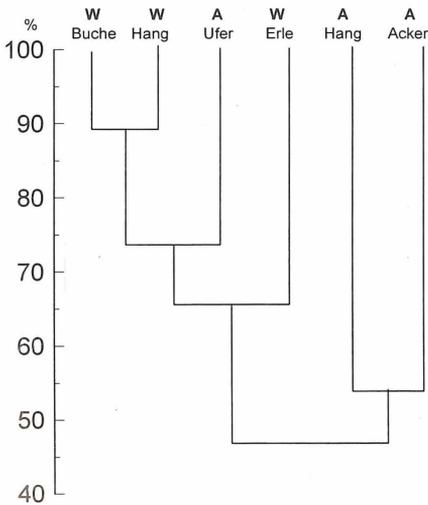


Abb. 6: Klassifikation des Jaccard-Koeffizienten der einzelnen Untersuchungsflächen mit Hilfe der Average-Cluster-Analyse (W = Waldcatena, A = Ackercatena).

Der Erlenwald ist nicht nur in seinen Abundanzverhältnissen, sondern auch in seiner Artenzusammensetzung sehr heterogen. Er zeigt mit zunehmender Entfernung vom Seeufer mehr typische Indikatorarten für Rohhumus und Moder. Dazu zählen z.B. *Trigonopyxis arcula*, *Corythion spp.*, Arten der Gattung *Nebela* sowie *Plagiopyxis declivis*. Sie alle sind nicht in den Probenentnahmestellen 2 und 3 zu finden, sondern treten besonders stark im Bereich 4 auf, vereinzelt im Bereich 1.

Entsprechend ihrer Bodenfeuchtepräferenzen (BONNET 1964) treten *Quadrullella symmetrica*, *Diffugia lucida* sowie die *Nebela*-Arten in den feuchten bis nassen Böden der Catena-bereiche auf. *Plagiopyxis minuta*, *Centropyxis elongata* sowie *Trinema enchelys* leben dagegen in trockeneren Böden der Untersuchungsflächen (BONNET 1964, LAMINGER 1980, FOISSNER 1987 b).

Die Cysten und aktiven Testacea gehören 7 Familien an (LEE et. al 1985). Vetreter der Lobosea sind die Hyalospheniidae, Diffugiidae, Centropyxidae, Paraquadrulidae, Nebeliidae, Plagiopyxidae und Phryganellidae. Die Testacea der Familie der Plagiopyxidae wur-

den den Centropyxidae zugerechnet, da sie bei der mikroskopischen Auswertung nicht getrennt werden konnten. Die Klasse Filosea wird von den Euglyphidae, Cyphoderiidae und Pseudodifflugiidae gebildet.

Auch die Pseudodifflugiidae wurden nicht extra aufgeführt, sondern zur Gattung *Cryptodifflugia* gestellt (LÜFTENEGGER et. al. 1988) und unter dem Familiennamen Hyalospheniidae zusammengefaßt. Difflugiidae und Nebelidae wurden ebenfalls zusammengefaßt.

In Abb. 7 sind die mittleren Anteile der Familien an den einzelnen Standorten dargestellt, in Tabelle 6 die prozentuale Streuung. Die Paraquadrulidae sind im Buchen- und Hangwald bzw. die Phryganellidae im Erlenwald mit so geringer Abundanz lebender Tiere vertreten, daß sie vernachlässigt werden können. Die Dominanzanteile der Euglyphidae liegen in allen Flächen mit Ausnahme des Buchenwaldes oberhalb von 60 %.

Tab. 6: Prozentuale Anteile der Testacea-Familien an den Standorten des Untersuchungsraumes.

Familien	Standorte					
	Mais	Hang	Ufer	Buche	Misch	Erle
Euglyphidae	2,7	15,4	18,5	11,3	6,0	13,0
Centropyxidae	6,5	4,0	6,9	13,2	4,7	3,9
Phryganellidae	8,9	13,1	2,0	4,9	2,2	-
Hyalospheniidae	12,5	1,5	2,1	5,2	3,0	6,1
Nebelidae/Difflugiidae	2,0	-	1,4	3,0	3,2	0,9
Paraquadrulidae	-	-	-	-	-	0,3

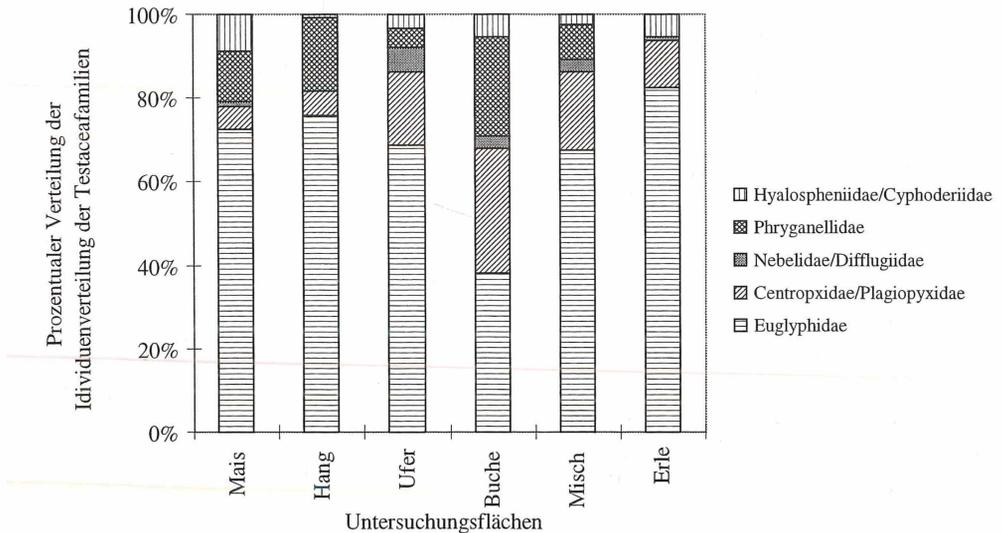


Abb. 7: Prozentuale Anteile der wichtigsten Testaceafamilien am Gesamtindividuenvorkommen, aufgeschlüsselt nach den einzelnen Untersuchungsflächen

Der Acker und der Hangwald scheinen ein relativ konstantes Familieninventar zu besitzen. Im Gegensatz dazu stehen die Hangweide, die Uferweide und der Erlenwald, wo die Abundanzen für die 4 Entnahmetermine um 15.6 % streuen. Die Centropyxidae sind im Maisacker und in der Hangweide an der Zusammensetzung des Artenbestandes nur gering beteiligt.

Die Hyalospheniidae sind in diesen Flächen durch *Cryptodiffugia oviformis* vertreten. Diese Art wurde besonders im März 1989 auf dem Maisacker registriert, sie stellte dort fast 30 % der Gesamtabundanz.

Zu den Nebelidae zählt die Gattung *Heleopora*, welche im Feuchtgrünland innerhalb der Familie dominiert. Die Vertreter der Gattung *Nebela* wurden ausschließlich im Waldgebiet gefunden. Es kommen neben *Nebela lageniformis* auch rundlich-birnenförmige Testacea vor, die wahrscheinlich verschiedene Arten repräsentieren. Zum einen wäre hier die *Nebela tinctoria-bohemica* Gruppe zu nennen, zum anderen auch *Nebela parvula*. Diese Testaceagruppe wurde jedoch nur selten lebend gefunden.

Der Erlenwald beherbergt *Quadrullela symmetrica* als typischen Vertreter der Familie der Paraquadrulidae. Im September '88 wurden auch Vertreter der Art *Cyphoderia ampulla* beobachtet. Zu den darauffolgenden Terminen konnten nur noch wenige besetzte Schalen verzeichnet werden.

Ähnliche Verteilungsmuster der Testaceafamilien wurden auch in alpinen Lagen gefunden (LAMINGER et. al 1982). Dort nehmen die Euglyphidae in 1000 bis 3000 m Höhe über NN 68 %, die Centropyxidae 9 %, die Phryganellidae rund 7 % der Familiendominanz ein.

### 4.3. Kalkulation der Biomasse der Testacea

Eine wesentliche Fehlerquelle bei der Bestimmung der Biomasse anhand geometrischer Figuren ist die ungenaue Vermessung der Gehäuse. So kann sich z.B. bei einem Abweichen vom tatsächlichen Radius eines runden Organismus der Fehler in 3facher Potenz auswirken. Auf der anderen Seite wird jedoch diese Art der Biomassenbestimmung in Hinblick auf die enormen Schwierigkeiten einer direkten gravimetrischen Massenbestimmung von den meisten Wissenschaftlern benutzt.

Im Maisacker wird die höchste Biomasse mit 635,7 mg FM/m<sup>2</sup> im März 1989 erreicht (Tab. 7). Dieses Maximum ist auf die hohe Abundanz der Art *Cryptodiffugia oviformis* zurückzuführen. Sie stellte rund 30 % aller Tiere und besitzt trotz ihrer geringen Körpermaße aufgrund ihrer Kugelform ein hohes Volumen, was größenordnungsmäßig dem der Vertreter der Größenklasse 21-40 µm entspricht. In dieser Gruppe dominierte eindeutig *Trinema lineare* zusammen mit kleinen Formen von *Trinema enchelys*. Diese beiden Arten machten rund 50 % der Gesamtindividuedichte der Testacea aus, 45 % der Biomasse wurde im März von ihnen gestellt. Ansonsten ist der Verlauf der Biomassenentwicklung auf dem Maisacker relativ konstant, aber auf niedrigem Niveau.

Bei der Hangweide erreichen die Testacea die höchste Biomasse im Dezember. Mit 813,8 mg FM/m<sup>2</sup> liegt sie über der des Maisackers. Im Gegensatz zum bepflanzten Acker ist die dominante Art bezüglich der Biomasse *Phryganella acropodia* mit einem Anteil von 30 %. Gleichzeitig sind kleine Spezies der Gattungen *Euglypha* und *Trinema* mit rund 15 % beteiligt. Vereinzelt tritt auch eine Spezies der Gattung *Centropyxis* auf. Diese hat zwar nur eine geringe Individuedichte, hat aber aufgrund des großen Schalendurchmessers einen Anteil von 15 % an der Gesamtbiomasse des Monats Dezember '88.

Die Biomassedynamik in der Uferweide ist ähnlich der der Hangweide. Die Hauptmassenanteile werden von Vertretern der Centropyxidae wie *Centropyxis elongata* und

Tab. 7: Biomasse (Frischgewicht) der Testacea in mg/m<sup>2</sup> und mg/kg TM Boden im Bereich der Acker- und Waldcatena.

Standort	Monat	Biomasse (mg FM/kg TM)	Biomasse (mg FM/m <sup>2</sup> )
Maisacker	IX	9,5	525,9
	XII	6,4	353,5
	III	11,5	635,7
	V	0,8	43,3
Hangweide	IX	16,0	600,3
	XII	21,6	813,8
	III	8,7	326,9
	V	3,0	111,0
Uferweide	IX	150,3	2780,6
	XII	139,4	2579,7
	III	92,0	1702,6
	V	46,8	866,6
Buchenwald	IX	61,1	1791,3
	XII	132,5	3881,0
	III	85,5	2506,4
	V	56,6	1659,1
Mischwald	IX	104,1	2653,9
	XII	100,3	2558,5
	III	130,2	3319,6
	V	30,1	766,5
Erlenwald	IX	84,8	1869,7
	XII	47,2	1040,6
	III	27,7	610,7
	V	22,7	499,8

*Centropyxis aerophila* (unsichere Determination) gestellt. Trotz hoher Abundanz der Gattung *Trinema* ist ihre Bedeutung für die Gesamtlebendgewichte der Testacea nur gering.

Die aus den 4 Entnahmetermi- neren gemittelten Biomassen pro Standort zeigt Abb. 9. Die Biomasse der Testacea der Waldstandorte ist höher als auf der Agrarcatena. Der Buchenwald weist die für die gesamten Catenabereiche höchste Biomasse auf. Der Spitzenwert von 3881 mg FM/m<sup>2</sup> wird im Dezember '88 erreicht. Dies mag in Anbetracht der Abundanzwerte dieses Standortes überraschen, doch zeigt Abbildung 8 deutlich, daß das Durchschnittsgewicht von 10<sup>6</sup> Individuen gegenüber den anderen Untersuchungs- bereichen mit 42,7 mg am höchsten liegt. Große Formen von *Trinema enchelys*, *Phryganella acropodia* sowie *Plagiopyxis declivis* tragen einen bedeutenden Teil zu der hohen Biomasse dieses Standortes bei.

Die Biomassendynamik des Mischwaldes scheint gegenüber der des Buchenwaldes verschoben zu sein, hier wird die höchste Biomasse erst im März '89 erreicht. Es konnten zu diesem Zeitpunkt 3319,6 mg FM/m<sup>2</sup> festgestellt werden. Aufgrund relativ hoher Ähnlichkeiten des Arteninventars zwischen den trockenen Waldcatenabereichen liegt das durchschnittliche Lebendgewicht von 10<sup>6</sup> Ind. im Mischwald bei 28,1 mg (Abb. 8). Häufiger als

im Buchenwald sind hier jedoch große Euglyphidae der Gattungen *Euglypha* und *Trinema* vertreten, die aufgrund ihrer Abflachung bzw. ihres Länge-Breitenverhältnisses (fast elliptische Form) nur geringe Volumina besitzen.

Der Erlenwald weist eine stetige Abnahme der Testacea-Biomasse während des Untersuchungszeitraumes auf. Im September war ein Durchschnittsgewicht von 1869,7 mg FM/m<sup>2</sup> für die 4 Entnahmebereiche zu verzeichnen. Die entscheidenden Arten sind im Erlenwald große Vertreter der Gattung *Euglypha*, *Trinema enchelys* mit einer Länge von 72 µm und von 48 µm, *Trigonopyxis arcula* mit einem Schalendurchmesser von 88 bzw. 96 µm.

Die höchste Biomasse der Agrarcatena wurde in der Uferweide mit  $1982,3 \pm 878,7$  mg FM/m<sup>2</sup> berechnet. Die Biomasse der Testacea der Waldstandorte liegt im Gegensatz dazu höher. Die höchste Biomasse wurde im Buchenwald mit  $2459,6 \pm 1018,1$  mg FM/m<sup>2</sup> festgestellt. Ähnlich hoch lag die Biomasse der Testacea des Mischwaldes mit  $2324,6 \pm 1092,52$  mg FM/m<sup>2</sup>.

Die saisonale Konstanz der Biomassen läßt sich mit Hilfe der Streuung analysieren. Danach ergeben sich folgende Standortpaarungen: der Buchenwald, der Mischwald und die feuchte Uferweide zeigen 41 %, 47 % und 45 % Abweichungen während des Untersuchungszeitraumes, der Erlenwald, die Hangweide und das Maisfeld übersteigen mit 65-66 % diese Werte um ca. 1/3.

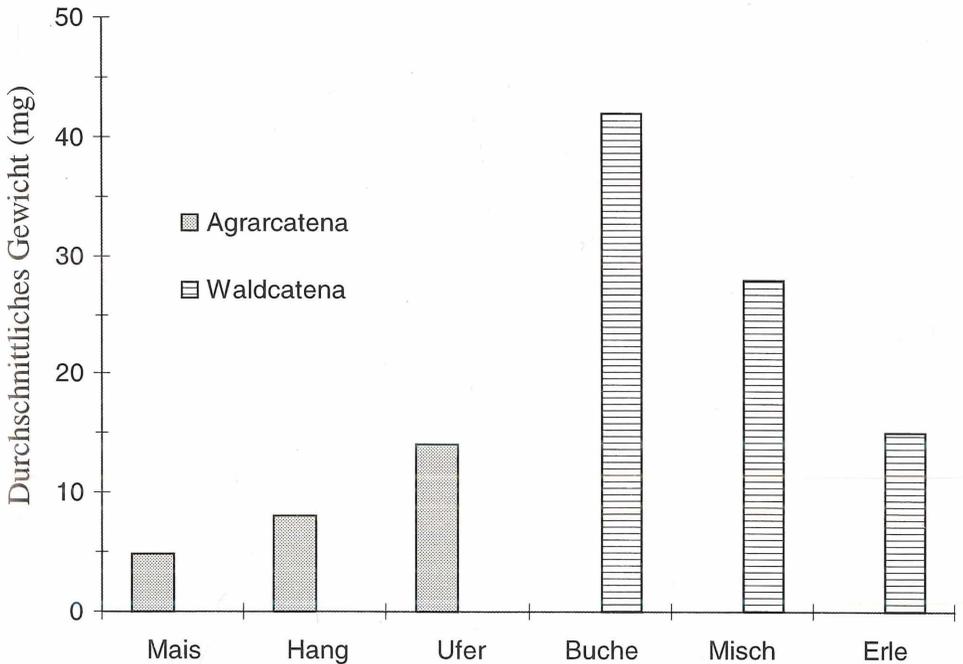


Abb. 8: Durchschnittliches Gewicht (mg) von 10<sup>6</sup> Testacea des jeweiligen Untersuchungsgebietes

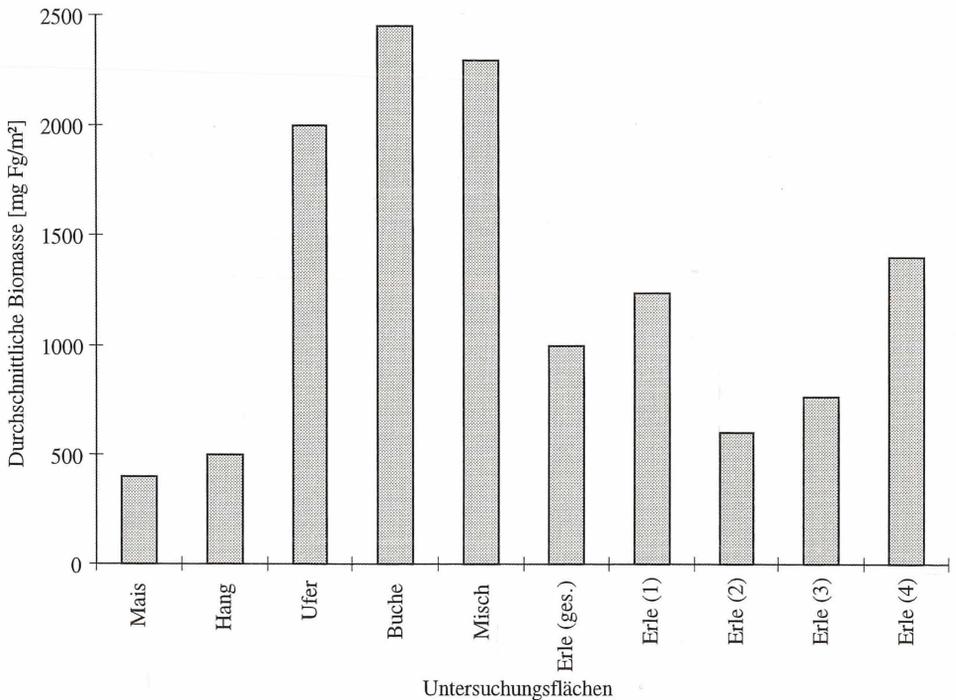


Abb. 9: Durchschnittliche Biomassen der Testaceapopulationen [mg FM/m<sup>2</sup>] der Untersuchungsflächen gemittelt über die vier Probenahmeterminale. Die vier Probenahmestandorte des Erlenwaldes sind hier gesondert mit aufgeführt.

Tab. 8: Biomasseanteile der Testacea-Familien (mg/m<sup>2</sup>)

	Mais	Hang	Ufer	Buche	Hang	Erle
Euglyphidae	215,3	197,8	504,3	174,6	533,4	491,2
Centropyxidae/Plagiopyx.	43,6	100,0	1257,6	2021,1	1561,7	343,5
Phryganellidae	100,1	134,6	99,8	207,2	105,5	35,7
Hyalosphenidae/Cyphod.	40,9	15,4	14,4	28,5	80,8	23,7
Nebelidae/Difflugiidae	2,0	-	110,7	9,3	11,4	6,3
Paraquadrulidae	-	-	-	18,8	-	58,5
Arcellidae	-	12,0	-	-	-	-

Bei den Euglyphidae fällt auf, daß sie im Acker und im Erlenwald zu 50 % an der Gesamtbiomasse beteiligt sind. Centropyxidae/Plagiopyxidae besitzen in der Uferweide und dem Mischwald annähernd gleiche Biomassenanteile. Vergleicht man die Tendenzen innerhalb der beiden Catenae, so gehen auf den landwirtschaftlich genutzten Flächen mit abnehmender Entfernung vom Seeufer die Euglyphidae-Biomasse zurück, während gleichzeitig die Centropyxidae-Masse ansteigt. Bei den Waldflächen zeigen diese Gruppen ein genau entgegengesetztes Verhalten mit hohem Anteil von Euglyphidae und geringem

Anteil an Centropyxidae in Seenähe. Bemerkenswert ist weiterhin der hohe Anteil der Phryganellidae mit 25 bzw. 29 % für das Maisfeld und die Hangweide.

Die agrarisch bzw. forstlich genutzten Bereiche des Untersuchungsraumes weisen also deutliche Unterschiede auf. Die Testacea der Ackercatena wiegen im Mittel  $8,2 \text{ mg}/10^6 \text{ Ind.}$ , wobei eine kontinuierliche Zunahme des Schalenmaßes vom Maisacker über Hang- zum Feuchtgrünland festzustellen ist. Für die Ackercatena wurden durchschnittlich  $944,9 \text{ mg FM}/\text{m}^2$ , für die Waldbereiche  $1927 \text{ mg FM}/\text{m}^2$  ermittelt.

#### 4.4. Produktion der Testacea

Da im Rahmen dieser Arbeit keine direkten Produktionsmessungen vorgenommen wurden, mußte die Produktion mittels bekannter P/B-Werte abgeschätzt werden. Dabei wurden P/B-Werte von ähnlichen pedologischen und vegetationskundlichen Verhältnissen zugeordnet.

Problematisch wird eine Abschätzung der jährlich produzierten Biomasse dadurch, daß sich die bisher veröffentlichte Daten ausschließlich auf die Produktion von Testacea in Waldgebieten oder aber alpine Regionen beziehen und somit eine Produktionsberechnung für den Maisacker und die Hangweide schwierig ist. Die Uferweide scheint aufgrund der vergleichbar hohen Abundanz und Biomasse und den relativ konstanten abiotischen Verhältnissen den Waldstandorten ähnlich zu sein. Sie unterscheidet sich aber durch die Humusform. Tabelle 9 zeigt eine Zusammenfassung der aus der Literatur entnommenen  $P_B/B$  Quotienten, die für Testaceafamilien aus Böden verschiedener Humusformen berechnet bzw. abgeschätzt wurden. Unter dem  $P_B/B$  Quotienten wird das Verhältnis der jährlich gesamtproduzierten Biomasse  $P_B$  zu dem 'standing crop' - Wert (B) verstanden. Sie wurden nach Angaben von SCHÖNBORN (1975, 1982, 1986) sowie LOUSIER & PARKINSON (1984) zusammengestellt.

Zur Kalkulation der Produktionsbiomassen werden die Werte der Tabelle 9 mit den durchschnittlichen Biomassen pro  $\text{m}^2$  der einzelnen Familien multipliziert und aufsummiert, um die produzierte Biomasse der Testacea pro Jahr zu erhalten. Die für den Eschen-Ahornwald fehlenden Angaben werden auf Basis des  $P_B/B$  Quotienten der Gesamtpopulation mit 43,9 ergänzt. Die Familien Paraquadrulidae und Euglyphidae wurden zusammengefaßt.

FIOSNER & ADAM (1981) geben einen P/B Quotienten der Testaceapopulation alpiner Böden mit 0,7 (Moder unter Polsterpflanzen, Rendzina aus Dolomit) und 5 für einen Curvuletum-Rasen auf alpinem Pseudogley (Moder) an. Aufgrund der stark wechselnden Bodenbedingungen des Maisackers, verursacht durch Bewirtschaftungsmaßnahmen, wird ein Produktions-Biomasse-Verhältnis von 5 angenommen. Für die Hangweide gilt dieselbe Berechnungsgrundlage. Eine Aufteilung nach Familien wird für beide vorgenannten Flächen vernachlässigt. Aus einem Vergleich der 'standing crop' - Masse der Testacea-Familien wird der Buchenwald und der Mischwald nach den Angaben von SCHÖNBORN (1986) bearbeitet. Ungeachtet der unterschiedlichen Humusformen wird vorausgesetzt, daß ähnlich hohe Biomassen sowie die prozentualen Verteilungsmuster des mittleren Gewichtes der einzelnen Familien an der Gesamtbiomasse auf gleichen Mechanismen basieren (Reproduktion und Mortalität) und dieser Berechnungsschritt somit nachvollziehbar ist. Es werden die jeweils niedrigsten Familienquotienten zur Kalkulation benutzt, um von Minimumwerten ausgehen zu können. Aufgrund des höheren pH- Wertes des Erlenwalds und dem Mullcharakter der Uferweide werden die Quotienten SCHÖNBORN'S (1982) zur Produktionsberechnung herangezogen. Die Ergebnisse sind in Abbildung 10 zusammengefaßt.

Tab. 9: P/B Quotienten einzelner Familien nach Literaturwerten, Jahreswert (– = nicht bestimmt).

	P <sub>B</sub> /B gesamt	Euglyphidae Paraquadrulidae	Centropyxidae Plagiopyxidae	Phryganellidae	Hyalospheniidae Cyphoderiidae Arcellidae	Nebelidae Diffugiidae
Eschen- Ahornwald, Mull (SCHÖNBORN 1982)	43,9	51,6	28,6	22,1	–	–
Buchenwald, mullartiger Moder, Kalkboden (SCHÖNBORN 1975)	110	110,1	–	–	–	–
Fichten-Kiefern-Mischwald Moder auf tonhaltigem Kalkboden (SCHÖNBORN 1975)	102	102	–	–	–	–
Nadelwald, Rohhumus pH(H <sub>2</sub> O) (SCHÖNBORN 1986)	127,3	115,8	147,8	–	104,7	156
Nadelwald, Rohhumus pH(H <sub>2</sub> O):4,6 (SCHÖNBORN 1986)	209,1	128,6	350	338,7	98,5	105,9
Espenwald, Rohhumus (LOUSIER & PARKINSON 1984)	285	364	157	322	–	–

Euglyphidae/Paraquadr.
  Centropyx./Plagiopyx.
  Phryganellidae
  Hyalosph./Cyphod./Arcellidae
  Nebelidae/Diffil.

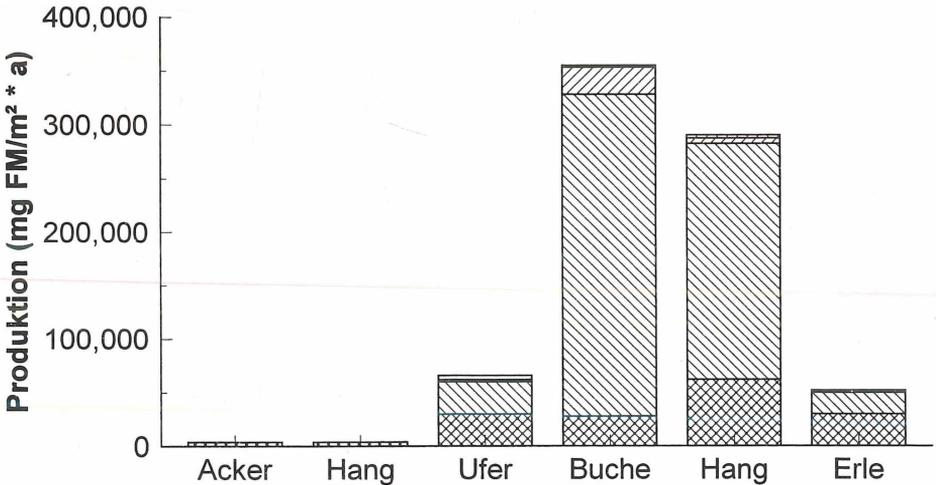


Abb. 10: Produktivität (P<sub>B</sub> mg FM/m² \* a) der Familien bzw. Gruppen der Untersuchungsflächen.

Die Produktivitätswerte für die einzelnen Untersuchungsflächen sind in Tabelle 10 in verschiedenen Umrechnungsstufen sowie als Corg-Daten aufgeführt.

Tab. 10: Produktionsbiomassen der Probennahmestandorte

	Mais	Hang	Ufer	Buche	Misch	Erle
$P_B$ [g Fg/m <sup>2</sup> a]	2	2,3	69,7	351,3	315,2	39,5
$P_B$ [g Tg/m <sup>2</sup> a]	0,2	0,3	7,7	38,6	34,7	4,3
$P_B$ [KJ/m <sup>2</sup> a] (nach Rogerson 1979)	3,9	4,4	134,3	676,2	606,7	75,8
$C_{org}$ [g/m <sup>2</sup> a] (nach Schönborn 1978)	0,1	0,1	3,5	17,6	15,8	2

## 5. Diskussion

Die großen Unterschiede der Testacea-Dichten in den untersuchten Ökosystemtypen sind wahrscheinlich nicht auf ökologische Regulationsmechanismen wie Räuber-Beute-Beziehungen zurückzuführen, da in Frage kommende Räuber wie Lumbriciden nur in der Uferweide und dem Erlenwald, weniger im Boden der Hangweide und des Mischwaldes, verbreitet sind. Andere Organismen, die auf den Bestand der Testacea regulierend wirken können, wie z.B. die Nematoda, sind bisher nicht erfaßt worden.

Ein wesentlicher Unterschied zwischen den Testacea und den größeren Bodenorganismen liegt in ihrem Habitatanspruch. Die Protozoa sind während ihres Lebens auf kontinuierliche Wasserverhältnisse angewiesen, z.B. um sich fortzubewegen oder Nahrung aufzunehmen. Die größeren Organismen dagegen leben in den luftgefüllten Hohlräumen des Bodens und können auch bei Überschwemmung ihres Lebensraumes mit Hilfe unterschiedlicher Überlebensstrategien, wie Migration oder Emanzipationsmechanismen, dauerhaft in diesem Bereich existieren. Dabei erreichen die Testacea innerhalb der Bodenfauna nicht nur die höchsten Dichten, sondern auch die höchste Biomasse. Mit Ausnahme des Erlenwaldes und der Uferweide liegt die Biomasse der Testacea auch in dieser Untersuchung über der übrigen Bodenfauna (IRMLER 1995).

Innerhalb der Waldcatena sinkt die Biomasse mit abnehmender Streuschichtdicke, da die Mikrohabitate der großen Testaceaspezies in den F- und H-Horizonten der Bodenaufgabe liegen. Aus diesen Horizonten wird auch die L-Schicht besiedelt. Im Verhältnis zu den stark wechselnden Milieubedingungen des L-Horizontes (z.B. Austrocknung, Überhitzung) weisen die anderen beiden O-Horizonte relativ konstante Bedingungen auf, die ein Überleben der Pionierarten sichern. Bei geringer Mächtigkeit der O-Schicht nimmt die Verfügbarkeit der Kleinstlebensräume der Thekamöben bzw. ihre Besiedlungspotenz ab.

Der Erlenwald weist eine im Vergleich zur Uferweide geringere Besiedlung von Testacea auf, da die zeitweilige Schwefelwasserstoffproduktion der feuchten bis nassen Bereiche die durchschnittliche Besiedlung der Testacea mindert. Ein weiterer Faktor für eine geringere Testaceabesiedlung in diesem Bereich kann die Verfügbarkeit von Schalenmaterial sein. Der Anteil an feinstem partikulärem Material ist im Erlenwald auf den Bereich 4 beschränkt. Dies bedeutet, daß Familien wie Centropyxidae, Plagiopyxidae, Phryganellidae, Diffugiidae nur bedingt vorkommen können.

Aufgrund ihres hohen Biogewichtes macht sich das Fehlen im Vergleich zu den anderen Untersuchungsgebieten negativ bemerkbar. Dies zeigt auch die Verteilung der unterschiedlichen Gehäusetypen. 90 % der Testacea bilden ihre Silikatschalen aus endogenen Plättchen im Bruchwaldboden. Entsprechend des höheren pH-Wertes treten im Erlenwald Arten auf, die aufgrund des Ökotoncharakters dieses Bereiches sowohl zu aquatischen als auch terricolen Familien zu rechnen sind. So z.B. tritt *Cyphoderia ampulla* nur in den Bereichen 2 und 3 auf, *Trigonopyxis arcula* nur in Bereich 4. Dort sind die pH-Werte im Durchschnitt am geringsten. Der Erlenwald nimmt somit eine Vermittlerfunktion zwischen limnischem und terrestrischem Milieu ein. Daß dabei kein kontinuierlicher Übergang verwirklicht ist, liegt an der pedologisch-geologischen Vergangenheit, in der dieser Untersuchungsraum in eine feuchte, biomassen- und abundanzarme, und eine trockene, biomassenreichere, Fläche unterteilt wurde. Dieses läßt sich auf den durch Seewasser beeinflussten Grundwasserstand zurückführen.

Besonders die stark genutzten Böden der Ackercatena unterscheiden sich von den Untersuchungsflächen des Waldes. Die Werte in der Uferweide liegen sowohl für die Testacea als auch die übrige Fauna höher als die des Maisfeldes und der Hangweide. Die Ursache ist in der Wasserversorgung, dem Gehalt an organischem Kohlenstoff sowie den Bewirtschaftungsmaßnahmen zu sehen.

Die Uferweide weist die höchsten Biomasse- und Abundanzwerte für die Testacea auf, was auf die konstanten Bodenverhältnisse hinsichtlich der Feuchte und die Nährstoffversorgung zurückgeführt werden kann. Es treten im Vergleich zu den anderen Standorten der Catena nur geringe Schwankungen in der Abundanz- und Biomassendynamik auf. Bei der Hangweide erfolgt erst im April ein starker Anstieg der bodenlebenden Meso- und Makrofauna gegenüber den Testacea.

Mitte Oktober 1988 wurde das Maisfeld abgeerntet, wodurch die Testaceendichte stark abnahm. Möglicherweise wurde durch die Ernte auch eine Vertikalwanderung der Tiere ausgelöst (BERGER et al. 1985). Nachdem Pflügen und Düngen des Maisfeldes im März 1989 war ein Biomassen- und Abundanzmaximum der Testaceapopulation durch die Art *Cryptodiffugia oviformis* zu beobachten.

Eine besondere Bedeutung erlangen die Testacea im Buchen- und Mischwald, die von vielen edaphisch lebenden Organismen gemieden werden (IRMLER 1995). Die Jahresproduktion der Testacea/m<sup>2</sup> ist 40-50 mal höher als die des restlichen Edaphons. In der Uferweide liegt die Produktion der Protozoa bei dem 8-fachen der restlichen Fauna. Der Erlenwald und die bewirtschafteten Bereiche der Ackercatena liegen doppelt bis dreimal über der Produktionsleistung der übrigen Bodenfauna. Dort, wo hohe Abundanzen der Lumbricidae auftreten, ist eine wesentlich geringere Produktivität der Testacea festzustellen. Dies könnte mit der Destabilisierung der Mikrohabitate der Testacea durch die Wühltätigkeit der Regenwürmer zusammenhängen.

Aufgrund des konservativen Charakters dieser Protozoagruppe vermögen die Organismen auf häufig wechselnde Milieubedingungen nicht zu reagieren. Sie weisen eine geringere Reproduktionsrate und eine eingeschränktere Beweglichkeit gegenüber den Flagellaten und Ciliophora auf. Wie die vorliegende Arbeit aufzeigt, treten die Testacea dominant in Böden konstanter pedologischer Umweltbedingungen auf. Die Akklimatisationspotenz der Testacea ist dementsprechend als gering einzustufen.

Aus Tabelle 11 geht hervor, daß die Produktivität der Ökosysteme im Bornhöveder Raum in vergleichbaren Größenordnungen wie in anderen untersuchten Systemen liegen.

Neben den Waldböden können aber auch extensiv bewirtschaftete Flächen mit guter Nährstoffversorgung, wie die Goldhaferwiese im Solling oder die feuchte Uferweide des Bornhöveder Kerngebietes, eine hohe Testaceabesiedlung aufweisen. Dies widerspricht je-

Tab. 11: Individuendichte, Biomasse und Produktivität verschiedener Biotoptypen

Standort	durchschnittliche Individuendichte (10 <sup>6</sup> Ind./m <sup>2</sup> )	durchschnittliche Biomasse (mg FM/m <sup>2</sup> )	Produktion (g FM/m <sup>2</sup> a)
Buchenwald, mullartiger Moder, Kalkboden (nur Euglyphidae) SCHÖNBORN (1975) (0,3 cm <sup>2</sup> )	360,0	324	37
Fichtenkiefermischwald, Moder auf tonhaltigem Kalkboden SCHÖNBORN (1975) (0,3 cm <sup>2</sup> )	48,8	58	5,8
Alpine Rendzina (Moder) FOISSNER & ADAM (1981)	39,6	2209	1,4
Alpiner Rasen (Moder) FOISSNER & ADAM (1981)	20,1	1165	5,4
Eschen-Ahornwald (Mull) (0,5 cm Humusdicke) SCHÖNBORN (1982)	33,6	1033	25,9
Espenwald (kanadische Rocky-Mts.) (0-7 cm LFH Ah) LOUSIER & PARKINSON (1984)	261,0	723	206
Nadelwald (Rohhumus), pH 5.3 (nur L+F berücksichtigt, 5 cm) SCHÖNBORN (1986)	48,5 (91,1)	1316 (1922)	158,5 (233)
Nadelwald (Rohhumus), pH 4.6 (L+F, - 5 cm) SCHÖNBORN (1986) (473,8)	89,2 (156,7)	3099 (3951)	470,1
Buchenwald (Mull) (LFH Ah, L+F) MEISTERFELD (1986)	84,0	1715	73
Fichtenforst (LFH Ah, F) ELLENBERG et al. (1986)	95,0	3881	-
Goldhaferwiese (0-6 cm) ELLENBERG et. al (1986)	238,9	3357	-
Maisfeld, 0-4 m	97,0	389	2,0
Hangweide, 0-4 cm	61,8	463	2,3
Uferweide, 0-4 cm	162,8	1982	69,7
Buchenwald, 0-4 cm	57,6	2460	351,3
Hangwald 0-4 cm	82,7	2325	315,2
Erlenwald 0-4 cm	67,2	997	39,4

doch dem grundsätzlichen Trend einer Abundanz- und Biomassensteigerung der Testacea von Mull über Moder zu Rohhumus (SCHÖNBORN 1966).

Die stärker genutzten Böden besitzen eine geringere Besiedlungsdichte. Gleiches gilt für die Untersuchungsräume extremer pedologisch und klimatischer Landschaftstypen z.B. die alpinen Regionen. Zur Klärung der Ursachen läßt sich im Sinne von STOUT (1973) folgern, daß bei kargen Umweltbedingungen, z.B. Trockenheit, eine Entwicklung der autochthonen Mikroflora einsetzt, die Saprophyten zahlenmäßig zurückgehen und fehlende Nahrungsgrundlagen als auch geringere Nährwerte der Ressourcen zu einem Rückgang der protozoologischen Besiedlung führen.

Bei Anwendung dieses Prinzips auf den Maisacker kann die geringe Abundanz und Biomasse dieses Substrats weniger auf die direkten Folgen der anthropogenen Bewirtschaftungsmaßnahmen als auf den nährstoffarmen sandigen Charakter zurückgeführt werden. Zu ähnlichen Ergebnisse kommt FOISSNER (1987c), der bei einem Vergleich zwischen ökologisch bewirtschafteten Flächen und konventionell bestellten Äckern eine höhere Individuendichte in den ökologisch bewirtschafteten Äckern nachweist. Die These der Miniaturisierung von Organismen (bei zunehmender anthropogener Einwirkung treten vermehrt kleine Individuen auf) und der Zunahme von Nichtspezialisten innerhalb eines Systems läßt sich für den Maisacker und die Hangweide bestätigen.

BERGER et al. (1985) konnten sowohl in Freiland- als auch Laborversuchen nachweisen, daß bei zunehmender Komprimierung eines Bodens Verschiebungen im Arteninventar zu Gunsten kleinerer Organismen und Veränderungen des vertikalen Verteilungsmusters auftreten.

## 6. Zusammenfassung

Im Rahmen des Forschungsprojektes „Ökosystemforschung Bornhöveder Seenkette“ wurde die Testaceafauna in drei Wald- und drei Agrarökosystemen vergleichend untersucht. Die Aufbereitung der Bodenproben erfolgte nach LAMINGER (1980). Dabei konnten landwirtschaftlich genutzte Flächen anhand der Abundanz, Biomasse und der Artenzusammensetzung von Waldflächen deutlich unterschieden werden. Dies ist unter anderem auf Bodenwassergehalt, pH-Wert, Humusform sowie die Lebensraumstruktur des Bodens rückführbar.

Der Buchenwald und der Mischwald wiesen die höchste Biomasse und Produktion an Testacea auf. Im Bereich des Erlenwaldes wurden sowohl limnische als auch terricole Arten nachgewiesen. Die am weitesten vom Seeufer entfernte Probenahmezone des Erlenwaldes weist Ähnlichkeiten zu dem benachbarten Mischwald auf.

In der Uferweide wurde die höchste Abundanz der Testacea im Untersuchungsgebiet registriert. Die Hangweide und der Maisacker sind die am geringsten besiedelten Böden.

Insgesamt haben die terricolen Testacea nicht nur in Waldbereichen sondern auch in Grünlandböden einen bedeutenden Anteil am Stoff- und Energiehaushalt. Sie sind aufgrund ihrer charakteristischen Art- und Populationsdynamik in den unterschiedlichen Böden, insbesondere bei Abbauprozessen, als Bioindikatoren geeignet.

## 7. Summary

During the course of the research project „Ecosystem Research in the Bornhoeved Lake District“ the Testacea fauna in three forests and three agroecosystems were investigated and compared. The sampling method was performed according to LAMINGER (1980). Agri-

culturally used areas could clearly be distinguished from forest areas by means of abundance, biomass, and species composition. This is referred to the soil humidity, pH, humus forms, and soil texture.

The beech forest and the mixed forest showed the highest biomass and production of Testacea. In the alder forest, limnic as well as soil dwelling species were found. The Testacea community of the investigated alder forest near the hill slope resembled the adjacent mixed forest.

The highest abundance of Testacea was registered at the wet pasture near the lake margin. The slope pasture and maize field were less abundantly inhabited.

The soil dwelling Testacea were important due to mass and energy cycling of forests and grasslands. Due to the characteristic community composition and species dynamic in different soils Testacea seem to be useful bioindicators, particularly for decomposition processes.

## 8. Literatur

- BERGER, H., FOISSNER, W. & ADAM, H. (1985): Protozoologische Untersuchungen an Almböden im Gasteiner Tal IV. Experimentelle Studien zur Wirkung der Bodenverdichtung auf die Testaceen- und Ciliatenzönose. – Wechselbeziehungen zwischen Hochgebirgsökosystemen und Menschen – Veröffentlichungen des Österreichischen MAB-Programms 9, 97-112.
- BODENKUNDLICHE KARTIERANLEITUNG DER ARBEITSGRUPPE BODENKUNDE HANNOVER (1982): Bodenkundliche Kartieranleitung, 3. Aufl. E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- BONNET, L. (1964): Le peuplement thécamoebien des sols. *Revue d'Ecologie et Biologie du sol* 1, 123-408.
- DECLOITRE, L. (1962): Le genre *Euglypha* DUJARDIN. *Arch. Protistenkde.* 106, 51-100.
- DECLOITRE, L. (1976 a): Le genre *Arcella* EHRENBERG compléments ... jour au 31. décembre 1974 de la monographie du genre parue en 1962. *Arch. Protistenkde.* 118, 291-309.
- DECLOITRE, L. (1976 b): Le genre *Euglypha* compléments ... jour au 31. décembre 1974 de la monographie du genre parue en 1962. *Arch. Protistenkde.* 118, 18-33.
- DECLOITRE, L. (1977 a): Le genre *Cyclopyxis* compléments ... jour au 31. décembre 1974 de la monographie du genre parue en 1929. *Arch. Protistenkde.* 119, 31-53.
- DECLOITRE, L. (1977 b): Le genre *Nebela* compléments ... jour au 31. décembre 1974 de la monographie du genre parue en 1936. *Arch. Protistenkde.* 119, 325-352.
- DECLOITRE, L. (1978): Le genre *Centropyxis* I compléments ... jour au 31. décembre 1974 de la monographie du genre parue en 1929. *Arch. Protistenkde.* 120, 63-85.
- DECLOITRE, L. (1979): Le genre *Centropyxis* II compléments ... jour au 31. décembre 1974 de la monographie du genre parue en 1929. *Arch. Protistenkde.* 121, 162-192.
- DECLOITRE, L. (1981): Le genre *Trinema* DUJARDIN 1841 Révision jour 31. XII. 1979. *Arch. Protistenkde.* 124, 193-218.
- DECLOITRE, L. (1982): Compléments aux publications précédentes mise jour 31. XII. 1981 des genres *Arcella*, *Centropyxis*, *Euglypha*, *Nebela* et *Trinema*. *Arch. Protistenkde.* 124, 393-407.
- DECLOITRE, L. (1986): Compléments aux publications précédentes mise jour 31. XII. 1981 des genres *Arcella*, *Centropyxis*, *Euglypha* et *Nebela*. *Arch. Protistenkde.* 132, 131-136.
- DEFLANDRE, G. (1928): Le genre *Arcella* EHRENBERG morphologie - biologie - essai phylogénétique et systématique. *Arch. Protistenkde.* 64, 162-287.
- DEFLANDRE, G. (1929): Le genre *Centropyxis* STEIN. *Arch. Protistenkde.* 67, 322-375.
- ELLENBERG, H., MAYER, R. & SCHAUERMANN, J. (1986): Ökosystemforschung. Ergebnisse des Sollingprojektes 1966-1986. Ulmer, Stuttgart, 507 S.
- FOISSNER, W. (1981): Die Gemeinschaftsstruktur der Ciliatenzönosen in alpinen Böden (Hohe Tauern, Österreich) und Grundlagen für die Synökologie der terricolen Ciliaten (Protozoa, Ciliophora). In: FRANZ, H. (Hrsg.) *Bodenbiologische Untersuchungen in den Hohen Tauern 1974-78*, Veröff. Österr. MAB-Programm 4, 7-52.

- FOISSNER, W. (1987 a): Ökologische Bedeutung und bioindikatives Potential der Bodenprotozoen. Verh. Ges.Ökol. 16, 45-52.
- FOISSNER, W. (1987 b): Soil Protozoa: Fundamental problems, ecological significance, Adaptations in Ciliaten und Testaceans, Bioindicators and guide to the literature. Progress in Protistology, 69-212. Bristol. Biopress Ltd.
- FOISSNER, W. (1987 c): The micro-edaphon in ecofarmed and conventionally farmed dryland cornfields near Vienna (Austria). Biol. Fert. Soils 3, 45-49.
- FOISSNER, H. & ADAM, H. (1980): Abundanz, Vertikalverteilung und Artenzahl der terrestrischen Ciliaten und Testaceen einer Almweide und einer Schipiste auf der Schloßalm Bad Hofgastein (Österreich). Zool. Anz. 205, 181-187.
- GROSPIETSCH, T. (1965): Einführung in die Kleinstlebewelt – Wechseltierchen (Rhizopoden). Frankh'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- HEAL, O.W. (1963): Morphological variations in certain Testacea (Protozoa: Rhizopoda) in soil. Pedobiologia 4, 1-7.
- HEAL, O.W. (1971): Protozoa. In: PHILIPSON, J. (ed.) Methods of study in quantitative soil ecology. IBP handbook. Blackwell, Oxford.
- HOOGENRAAD, H.R. & DE GROOT, A.A. (1940): Fauna van Nederland – Zæetwaterrhizopoden en Heliozoen. A.W. Sijthoff's Uitgeversmij N.V.
- IRMLER, U. (1995): Die Stellung der Bodenfauna im Stoffhaushalt schleswig-holsteinischer Wälder. Faun. Ökol. Mitt. Suppl. 18, 1-199.
- JANETSCHKE, H. (1982): Ökologische Feldmethoden – Hinweise zur Analyse von Feldmethoden. Ulmer, Stuttgart.
- JUNG, W. (1942): Illustrierte Thekamöben-Bestimmungstabellen I. Die Systematik der Nebelinen. Arch. Protistenkde. 95, 357-390.
- LAMINGER, H. (1978): The effects of soil moisture fluctuations on the Testacean species *Trinema encheleyi* (EHRENBERG) LEIDY in a high mountain brownearths-podsol and its feeding behaviour. Arch. Protistenkde. 120, 446-454.
- LAMINGER, H. (1980): Bodenprotozoologie. Mikrobios 1, 1-142.
- LAMINGER, H., KAINZ, G. & HORVATH, G. (1982): Populationsdynamik terrestrischer Protozoen (Testacea/Rhizopoda) in zentralalpiner Lagen Tirols. IV. Distribution der Testaceenzönosen in Hochgebirgsböden. Zool. Anz. 208, 339-351.
- LEE, J.J., HUTNER, S.H. & BOVEE, E.C. (1985): An illustrated guide to the Protozoa. Society of Protozoologists, Lawrence, Kansas.
- LEVINE, N.D., CORLISS, J.O., COX, F.E.G., DEROUX, G., GRAIN, J., HONIGBERG, B.M., LEEDALE, G.F., LOEBLICH III, A.R., LOM, J., LYNN, E.G., MERINFELD, E.G., PAGE, F.C., POLJANSKI, G., SPRAGUE, V., VAVRA, J. & WALLACE, F.G. (1980): A newly revised classification on Protozoa. Journ. Protozool. 27, 37-58.
- LOUSIER, J.D. (1974): Effects of experimental soil moisture fluctuations on turnover rates of Testacea. Soil. Biol. Biochem. 6, 19-26.
- LOUSIER, J.D. (1982): Colonization of decomposing deciduous leaf litter by Testacea (Protozoa, Rhizopoda): Species succession, abundance and biomass. Oecologia 52, 381-388.
- LOUSIER, J.D. & PARKINSON, D. (1984): Annual population dynamics and production ecology of Testacea (Protozoa, Rhizopoda) in an Aspen woodland soil. Soil Biol. Biochem. 16, 103-114.
- LÜFTENEGGER, G., PETZ, W., BERGER, H., FOISSNER, W. & ADAM, H. (1988): Morphology and biometric characterisation of twenty-four soil Testacea Amoebae (Protozoa, Rhizopoda). Arch. Protistenkde. 136, 153-189.
- MEISTERFELD, R. (1979): Clusteranalytische Differenzierungen der Testaceenzönosen (Rhizopoda, Testacea) in *Sphagnum*. Arch. Protistenkde. 121, 270-307.
- MEISTERFELD, R. (1980): Die Struktur von Testaceenzönosen (Rhizopoda, Testacea) in Böden des Sollings. Verh. Gesell. Ökol. 8, 5-447.
- ROGERSON, A. (1979): Energy content of *Amoeba proteus* and *Tetrahymena pyriformis* (Protozoa). Canad. Journ. Zoo. 57, 2463-2465.
- SCHÖNBORN, W. (1964): Lebensformtypen und Lebensraumwechsel der Testaceen. Limnologica (Berlin) 2, 321-335.
- SCHÖNBORN, W. (1966): Beschaltete Amöben (Testacea). A. Ziemsen Verlag, Wittenberg-Lutherstadt.

- SCHÖNBORN, W. (1975): Ermittlung der Jahresproduktion von Bodenprotozoen I. Euglyphidae (Rhizopoda, Testacea). *Pedobiologia* 15, 415-424.
- SCHÖNBORN, W. (1977): Production studies on Protozoa. *Oecologia* 27, 171-184.
- SCHÖNBORN, W. (1978): Untersuchungen zur Produktion der Boden-Testaceen. *Pedobiologia* 18, 373-377.
- SCHÖNBORN, W. (1982): Estimation of annual production of Testacea (Protozoa) in mull and moder (II). *Pedobiologia* 23, 383-393.
- SCHÖNBORN, W. (1986): Populationdynamics and production biology of testacea Amoebae in raw humus of two coniferous forest soils. *Arch. Protistenkde.* 132, 325-342.
- SCHÖNBORN, W., FOISSNER, W. & MEISTERFELD, R. (1983): Licht- und Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen zur Schalenmorphologie und Rassenbildung bodenbewohnender Testaceen (Protozoa, Rhizopoda) sowie Vorschläge zur biometrischen Charakterisierung von Testaceenschalen. *Protistologia* 19, 553-566.
- STOUT, J.D. (1973): The relationship between protozoan populations and biological activity in soils. *Amerc. Zool.* 13, 193-201.
- STREBELE, H. & KRAUTER, D. (1981): Das Leben im Wassertropfen – Mikroflora und Mikrofauna des Süßwassers. 5. Aufl., Frankh'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- THOMAS, R. (1958): Le genre *Plagiopyxis* PENARD. *Hydrobiologia* 10, 198-214.
- VOLZ, P. (1929): Studien zur Biologie der bodenbewohnenden Thekamöben. *Arch. Protistenkde.* 68, 349-408.
- WANNER, M. (1988): Biometrische und Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen an Testacenschalen (Protozoa, Rhizopoda). *Arch. Protistenkde.* 136, 97-106.
- WANNER, M. & FUNKE, W. (1986): Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen an *Edaphonobiotus campascoides* (Protozoa, Testacea). *Arch. Protistenkde.* 132, 187-190.

**Anschrift der Verfasserin:**

Dagmar Matthiesen  
Lerchenweg 19  
24811 Owschlag



# Vergleichende biozönotische und produktionsbiologische Untersuchungen an terricol-detritophagen Nematocera in einem Wald-Agrar-Ökosystemkomplex

von Kai Heller

## 1. Einleitung

Fliegen und Mücken (Diptera) stellen eine der erfolgreichsten Insektenordnungen dar. Während sie an Artenzahl noch von den Ordnungen Coleoptera und Hymenoptera übertroffen werden, sind sie in Bezug auf den Individuenreichtum und die Biomasse wohl die bedeutendste Gruppe pterygoter Insekten. Ihr Erfolg beruht zum größten Teil auf den universellen Einsatzmöglichkeiten der apoden (fußlosen) Larven, gekoppelt mit einem flugfähigen Ausbreitungs- und Reproduktionsstadium, dem Imago. Der larvale „Wurmtyp“ ermöglicht sowohl eine endophage Lebensweise als auch die Besiedlung der unterschiedlichsten Substrate, unter anderem des Bodens.

Die meisten Mückenlarven (Nematocera) besitzen im Gegensatz zu den Fliegenmaden (Brachycera) eine sklerotisierte Kopfkapsel mit funktionstüchtigen Mandibeln, was sie befähigt, feste Nahrung aufzunehmen. Hieraus erklärt sich die herausragende Rolle, die gerade die Mücken innerhalb der Makrofauna bei Zersetzungs- und Umwandlungsprozessen im Boden spielen. Zahlreiche bodenzoologische Untersuchungen belegen eindrucksvoll die Dominanz gerade dieser Insektengruppe (FUNKE 1983).

Die vorliegende Arbeit soll im Rahmen des Projektes „Ökosystemforschung Bornhöveder Seenkette“ einen Beitrag zur Aufklärung der Rolle der Nematocera in terrestrischen Ökosystemen Mitteleuropas leisten. Dabei soll zwei Fragestellungen nachgegangen werden:

1. Wie verändert sich die Nematocerengemeinschaft unter verschiedenen Standort-, Nahrungs und Witterungsbedingungen ?
2. Wie hoch sind die Stoff- und Energieumsätze der verschiedenen Nematoceragemeinschaften ?

## 2. Auswahl der taxonomischen Gruppen

Die Auswahl der untersuchten Gruppen beschränkt sich auf die Familienreihe Bibionomorpha (excl. Cecidomyiidae), die sich vornehmlich phytosaprophag oder mycetophag ernähren.

Außerdem wurden alle gefundenen Larven dieser Gruppe berücksichtigt. Die Populationsentwicklung einer brachyceren Art (*Lyciella platycephala*, Lauxaniidae) wurde mit ana-

lysiert, weil sie ebenfalls am Streuabbau beteiligt und von großer Bedeutung im Ökosystem Buchenwald ist.

Die Mycetophilidae oder Pilzmücken sind eine ökologisch sehr heterogene Gruppe. Sie werden neuerdings in verschiedene Familien aufgeteilt (SCHUMANN 1992) und bilden gemeinsam mit den Sciaridae die Überfamilie Sciaroidea. Die Arten der Mycetophilinae und Bolitophilidae entwickeln sich in den Fruchtkörpern von Ständerpilzen und ernähren sich auch von Pilzmycel (HACKMANN & MEINANDER 1979). Eine Ausnahme bildet die Gattung *Phronia*, deren Larven nach BRAUNS (1954a) typische Bewohner der F-Schicht in Laubwäldern sind, wo sie an der Zersetzung des Fallaubes beteiligt sind.

Die Familie Keroplatidae enthält vornehmlich räuberische Arten, die Larven bauen wie die Webspinnen Fangnetze (PLACHTER 1979). Ein großer Teil der Sciophilinae ist mit Totholz assoziiert (IRMLER et al. 1996). Die Sciaridae (Trauermücken) zeichnen sich durch eine große morphologische Einheitlichkeit sowohl im Larval-, als auch im Imago stadium aus, wobei Mycetophagie bisher nur für wenige Arten konkret belegt ist (BINNS 1980, 1981, HACKMANN & MEINANDER 1979). Die Imagines sind sehr kurzlebig (BINNS 1979). Bei quantitativen Untersuchungen wirkt sich erschwerend aus, daß viele Arten sehr stark geklumpt auftreten.

Die Larven der Bibionidae, Scatopsidae und Anisopodidae ernähren sich von toten oder lebenden Pflanzenteilen (FREEMAN & LANE 1985).

Von den primär aquatischen Chironomidae kommt die Unterfamilie der Orthoclaadiinae auch terrestrisch vor. Die Larven ernähren sich mikrosaprophag von Pilzmycel und feinem Humusmaterial (HEALEY et. al. 1971).

Die bodenlebenden Arten der Familie Cecidomyiidae werden von HEALEY et. al. (1971) als Pflanzen- oder Pilzsauger angesehen. Daneben gibt es aber auch räuberische Arten (MÖHN 1955).

Die Larven der Lauxaniidae und der Gattung *Fannia* weiden die Oberfläche der im Herbst frisch herabgefallenen Blätter ab.

### 3. Material und Methodik

#### Bodenphotoelektoren

Photoelektoren dienen der Erfassung der Schlüpfabundanz geflügelter Insekten aus dem Boden, wobei die phototaktisch positiv reagierenden Tiere in einem Ausfanggefäß mit 4 %iger Formaldehydlösung und Ageponzusatz gelockt werden. Die verwendeten Photoelektoren hatten eine quadratische Grundfläche von 1 m<sup>2</sup> und eine seitliche Ausfangöffnung. An den übrigen Seiten war zur Ventilation des Kastensinnern eine mit schwarzem Stoff überspannte runde Öffnung ausgespart.

Die Anzahl der Photoelektoren auf den einzelnen Flächen von 1988 bis 1990 geht aus Tabelle 1 hervor.

Die Ausfanggefäße wurden 14-tägig geleert. Die Photoelektoren wurden auf dem Acker und dem Grünland 14-tägig, in den Waldbiotopen alle 4 Wochen umgesetzt. Jeweils von Oktober bis März wurden in der Agrarcatena keine Photoelektoren aufgestellt, ebenso wurde die Probennahme 1990 im Fichtenwald nicht weitergeführt. Im Fichtenwald und im Erlenwald standen je einer und im Buchenwald zwei Dauerelektoren, die nur zu Beginn des Jahres im März umgesetzt wurden.

Des weiteren wurden im Frühjahr 1990 von April bis Juni im Buchenwald zusätzlich 15 Photoelektoren von ¼-m<sup>2</sup> auf vegetationsfreien Stellen und vier weitere auf solchen mit Vegetation aufgestellt.

Tab. 1: Aufgestellte Photoelektoren in den Untersuchungsjahren

	1988	1989	1990
Buchenwald W1.1	6	6	7
Fichtenwald W3.1	5	5	0
Erlenwald 6.1	4	4	7
Acker A3.3	0	1	0
Acker (intensiv) A3.1	0	3	3
Intensivgrünland A6.1	3	3	3
Feuchtweide A8.3	3	3	3
Feuchtbrache A9	3	3	3
Feuchtwiese A8.4	0	3	3

### Laborphotoelektoren

Die Laborphotoelektoren fangen nach dem gleichen phototaktischen Prinzip wie die Bodenphotoelektoren. Es handelt sich dabei um PVC-Rohre von ca. 60 cm Länge und 15 cm Durchmesser, die an einem Ende mit schwarzem Stoff bespannt sind. Am anderen Ende befindet sich ein Trichter mit Ausfanggefäß. Fangflüssigkeit war 1%-ige Formalinlösung mit Agepon-Zusatz als Entspannungsmittel. Diese Rohre wurden mit Boden-Stechproben befüllt und bei konstanter Raumtemperatur von 20°C vier oder sechs Wochen unter Tageslichteinfluß gelagert. Proben wurden in den beiden Hauptuntersuchungsbiotopen ab 11.4.89 genommen. Die Termine und die Zahl der Parallelproben sind aus Tabelle 2 ersichtlich.

Im Intensivgrünland wurden mit einem 25x25 cm Stechrahmen Bodenproben bis zu einer Tiefe von 10 cm entnommen. Im Buchenwald wurde mit demselben Stechrahmen je Parallelprobe die Laubstreu einer Fläche von  $\frac{1}{8}$  m<sup>2</sup> eingetragen. Die Auswahl der Probestellen erfolgte stets entlang eines zufällig ausgewählten Transektes im Abstand von etwa 10 m.

Da sich einige Sciaridenarten auch unter Photoelektoren fortpflanzen können (FUNKE 1983), mußte spätestens nach vier Wochen das Ausfanggefäß geleert werden. Andererseits konnte dieses Phänomen dazu genutzt werden, Generationsdauer und Vermehrungspotential einzelner Arten unter konstanten Bedingungen festzustellen. Daher wurde die Populationsentwicklung bis zu einer Dauer von 12 Wochen beobachtet.

### Erfassung der Larven

Im Buchenwald und Hanggrünland wurden auch die Dipterenlarven vom 29.3.89 bis 11.5.90 untersucht. In der Regel wurden wöchentlich oder zweiwöchentlich auf beiden Flächen Proben genommen (Tab. 2). Die Probennahme geschah mit einer eigens für diesen Zweck konstruierten „Bodensäge“ (Abb. 1). Dieses Gerät ist ein gezähntes, konisches Rohr. Durch leichtes Hin- und Herdrehen wird es bis zur gewünschten Tiefe in den Boden getrieben. Wegen der konischen Form kann die Bodenprobe leicht herausgehoben werden.

Jede Einzelprobe entspricht einer Fläche von 78.5 cm<sup>2</sup>. Aus sechs oder sieben Einzelproben wurde eine Mischprobe hergestellt.

Die Probennahme wurde entlang eines Transektes durchgeführt. Auf dem Grünland wurden stets einheitlich Bodenproben bis zu einer Tiefe von 10 cm entnommen, während im Buchenwald zwischen der Streuschicht (L+F-Horizont) und dem Erdboden (A-Horizont) differenziert wurde.



Abb. 1: Probennehmer für die Bodenproben zur Sieb-Flotations-Methode

Die Bodenproben wurden nach der von HEALEY & RUSSELL-SMITH (1971) entwickelten und von ALTMÜLLER (1979) modifizierten Sieb- und Flotationsmethode weiterverarbeitet. BEHRE (1983) gibt eine Effektivität von fast 100 % für die Extraktion von Dipterenlarven an.

Das Prinzip dieser Methode besteht darin, daß die Proben in einer Kaskade von Sieben mit kleiner werdenden Maschenweiten unter stetigem Wasserfluß nach Größe fraktioniert werden.

Zum Sieben der Proben stand die von BEHRE (1983) beschriebene Apparatur zur Verfügung (Abb. 2). Es wurden Siebe mit den Maschenweiten 5 mm, 1,8 mm, 1 mm, 0,38 mm und 0,23 mm benutzt.

Der Rückstand in den beiden ersten Sieben wurde verworfen, da er größere Tiere wie Tipulidenlarven, Lumbriciden, Schnecken und Käfer(larven) enthielt.

Die restlichen Fraktionen wurden der Flotation zugeführt. Dabei wurden Standzylinder mit einem Liter Fassungsvermögen benutzt. Eine erste Flotation erfolgte mit Leitungswasser. Hierbei setzten sich die leichteren Pflanzenteile an der Oberfläche ab, während die Larven mit einem spezifischen Gewicht größer als 1 am Grund blieben. Die leichten Teile wurden dekantiert und die Flotation mit Leitungswasser bei Bedarf wiederholt, um möglichst viel Pflanzenmaterial zu entfernen.

Die entscheidende Flotation wurde zweimal wiederholt und in einer Kochsalzlösung, deren Dichte mittels eines Aräometers auf 1,14 bei 20°C eingestellt wurde, durchgeführt. Die Larven mit einer Dichte von maximal 1,12 flottierten nach oben, und die schwereren Humusbestandteile blieben zurück. Mehrfaches leichtes Rühren bewirkte ein Aufsteigen weiterer Larven.

Tab. 2: Probennahme für die Sieb-Flotationsmethode und Laborphotoelektoren. Par. = Anzahl der Parallelproben; m<sup>2</sup> = insgesamt beprobte Fläche

Datum	Sieb-Flotations-Proben						Laborphotoelektoren	
	Buchenwald Laubstreu		Mineralboden		Hanggrünland		Buche	Hang
	Par.	m <sup>2</sup>	Par.	m <sup>2</sup>	Par.	m <sup>2</sup>	Par.	Par.
11.4.89	1	0,0625						8
17.4.89								6
24.4.89							6	4
2.5.89	1	0,0625			1	0,0625	6	4
8.5.89						6	4	
15.5.89	1	0,0679			1	0,0625	5	4
22.5.89	2	0,1855					6	4
5.6.89	1	0,0625	1	0,0625			6	4
12.6.89	1	0,0471	1	0,0471	1	0,0625	6	
19.6.89	1	0,0550	1	0,0550	1	0,0625	6	4
3.7.89	1	0,0625	1	0,0625	1	0,0625	6	5
11.7.89	1	0,0471	1	0,0471	1	0,0625	6	4
17.7.89	1	0,0628	1	0,0628	1	0,0625	8	4
8.8.89	2	0,1100	1	0,0550	1	0,0550	6	4
15.8.89	1	0,0550	1	0,0550				
22.8.89	1	0,0550	1	0,0550				
29.8.89	1	0,0550	1	0,0471				
5.9.89	1	0,0550	1	0,0550				
11.9.89	1	0,0550	1	0,0471	1	0,0550	6	4
26.9.89	1	0,0550	1	0,0471	1	0,0550		
3.10.90	6	0,0942			1	0,0550		
9.10.90	1	0,0550			1	0,0550		
23.10.89	8	0,0628	1	0,0157	3	0,0628		
7.11.89	14	0,1335			2	0,0471		
14.11.89	2	0,0628						
21.11.89	2	0,0628			2	0,0628		
5.1.90	2	0,1250	1	0,0625	1	0,0625		
16.1.90	1	0,0550	1	0,0550	1	0,0550		
23.1.90	2	0,1100						
31.1.90	1	0,0550			1	0,0550		
9.2.90	2	0,1100						
13.2.89	1	0,0550			1	0,0550		
20.2.89	5	0,1571						
1.3.90	1	0,0550	1	0,0550	1	0,0550		
8.3.90	2	0,1100						
14.3.90	1	0,0550			3	0,0942		
27.3.90	4	0,2200			3	0,1414		
10.4.90	2	0,1021	1	0,0471	3	0,0942		
18.4.90	2	0,1100			1	0,0628		
24.4.90	2	0,1021	1	0,0471	2	0,0625		
11.5.90	1	0,0550						

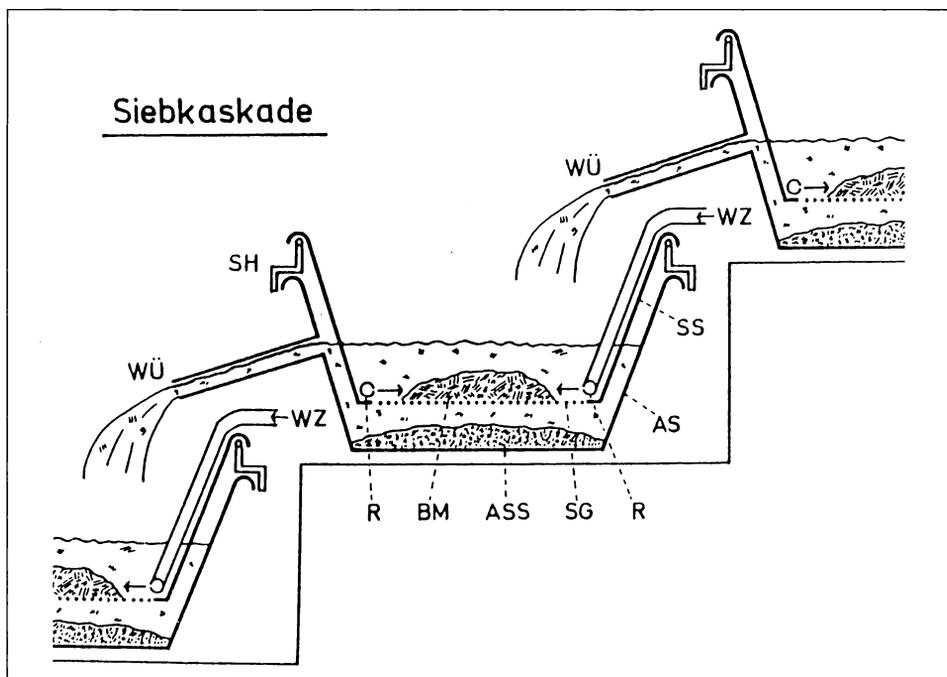


Abb. 2: Funktionsschema der Siebkaskade. AS Auffangschale; ASS Auffangschalensediment; BM Bodenmaterial; R Wasserzulaufring; SG Siebgaze; SH Siebhalterung; SS Siebschale; WÜ Wasserüberlauf; WZ Wasserzulauf (BEHRE 1983)

Auch jetzt enthielt die Probe noch eine große Menge Pflanzenmaterials, welches zu durchsuchen einen erheblichen Zeitaufwand erfordert hätte (s. ALTMÜLLER 1979). Daher wurde sie noch ca. eine Woche in Alkohol belassen und danach eine weitere Flotation mit Kochsalzlösung durchgeführt. In dieser Zeit stiegen die Luftbläschen aus den toten Pflanzenzellen auf, was das spezifische Gewicht der Pflanzenteile erhöhte und bei der Nachflotation zur Abtrennung der Larven führte.

## Determination

Zur Bestimmung der Imagines wurde folgende Literatur verwandt:  
Sciaridae: FREEMAN (1983a, 1983b), LENGERSDORF (1930), TUOMIKOSKI (1959, 1960), MOHRIG et al. (1983, 1985). Nomenklatur nach MENZEL & MOHRIG 1997  
Mycetophilidae: HUTSON et al. (1980), LANDROCK (1926/27, 1940), TUOMIKOSKI (1966)  
Scatopsidae & Bibionidae: DUDA (1930a, 1930b), FREEMAN & LANE (1985)  
Anisopodidae: LINDNER (1930)  
Lauxaniidae: COLLIN (1948), CZERNY (1930)

Von den Arten der Familie Sciaridae wurden Dauerpräparate angefertigt (nach FREEMAN 1983a, 1987). Vielfach konnten jedoch trotzdem einzelne Weibchen nur bis zur Gattung bestimmt werden.

Für die Larven und Puppen wurde folgende Bestimmungsliteratur verwandt: BRAUNS (1954a, 1954b), HENNIG (1948), THIENEMANN (1925).

## Methoden zur Bestimmung des Stoff- und Energieumsatzes

Direkte Messungen der Biomasse durch Bestimmung des Trocken- und Lebendgewichtes waren nur in den Fällen möglich, in denen genügend Individuen zur Verfügung standen. Das Lebendgewicht von Larven wurde nach Reinigen der Tiere mit Wasser und kurzem Trocknen auf Filterpapier bestimmt, um den Gewichtsverlust durch Austrocknung gering zu halten. Die Trockengewichtsbestimmung wurde nach 48-stündiger Trocknung bei 60°C durchgeführt.

Bei kleineren Larven wurde die Biomasse nach der Bestimmung des Volumens berechnet (ALTMÜLLER 1979, HÖVEMEYER 1984). Hierzu wurde die Larve als idealisiert zylinderförmig angenommen ( $U$  = Umfang). Für das Volumen ergab sich:

$$\text{Volumen} = \text{Länge} \cdot \text{Breite}^2 \cdot \pi U^{1/4}$$

Der Fehler bei der Längenmessung kann als gering erachtet werden. Die Breitenmessung ist aber bei den frisch gehäuteten Larven subjektiven Einschätzungen unterworfen. Teilweise ist die Cuticula stark erweitert, teilweise aber auch dem Darm eng anliegend. Es wurde daher als effektive Breite der Durchmesser des Fettkörpers zuzüglich des kleineren Abstandes zur Cuticula genommen. Die Biomasse der Imagines wurde aus Längenmessungen mit Hilfe von Regressionsgleichungen errechnet.

Zur Messung des Energiegehaltes diente ein Mikrobombenkalorimeter nach PHILLIPSON (1964), das mit Benzoessäure geeicht wurde. Die Brennwerte wurden auf Trockensubstanz bezogen. Der Aschegehalt wurde nicht berücksichtigt, da die Proben zu nahezu 100 % verbrannten.

Die Bestimmung der Respiration wurde nur an Larven und Puppen der Arten *Bradysia confinis* und *Cratyna perplexa* (beide Sciaridae) vorgenommen. Zu diesem Zweck stand eine Warburg-Apparatur zur Verfügung. Die Tiere wurden zunächst gewogen und dann zusammen mit 0,1 ml Wasser in den Meßkolben überführt, um sie vor Austrocknung zu schützen. Das anfallende CO<sub>2</sub> wurde von 0,1 ml 10 %-iger KOH-Lösung absorbiert. Die Versuchstemperatur konnte jeweils zwischen 10 und 20°C auf 0,01°C genau reguliert werden. Eine stärkere Kühlung war nicht möglich. Nach einer Adaptationszeit von einer halben Stunde begann die dreistündige Meßzeit, wobei halbstündig abgelesen wurde. Die Messung fand unter Tageslichtbedingungen im geschlossenen Raum statt.

## Mathematische Methoden

Signifikante Unterschiede von Schlüpfabundanzen im zeitlichen oder räumlichen Vergleich wurden mit Hilfe des nichtparametrischen U-Tests (SACHS 1984) nachgewiesen.

Der Sexualindex wurde nach SCHWERDTFEGER (1968) als der prozentuale Weibchenanteil in der Population berechnet.

Abweichungen des Sexualindex von 50 % konnten unter Zuhilfenahme des Diagramms zur Bestimmung des 95 %-Vertrauensbereiches für relative Häufigkeiten nach CLOPPER und PEARSON (in SACHS 1984) erkannt werden, indem die Vertrauensgrenzen angegeben wurden.

Der Parasitierungsgrad von *Bradysia confinis* wurde prozentual als  $100 \cdot P / (P+W)$  berechnet, wobei P die Schlüpfdichte des Parasitoiden angibt und W diejenige des Wirtes. Der zugehörige Vertrauensbereich bestimmt sich dann wie der des Sexualindex.

Die durchschnittliche Schlüpfdichte wurde als arithmetisches Mittel berechnet. Nach THIEDE (1977) wurde folgende Einteilung zur Klassifikation der Verteilungen angenommen: Bei einem Variationskoeffizienten von <50 % ist die Population nahezu äqual, bei 50-100 % inäqual, bei 100 bis 150 % kumular oder geklumpnt und bei >150 % insular verteilt.

Ferner gibt s % gleichzeitig ungefähr den Konfidenzbereich des Mittelwertes an (zweistufiger Test).

Die Artendiversität wurde mit dem SHANNON-WEAVER-Index

$$H_s = \sum_{i=1}^a p_i \cdot \ln(p_i) \quad [S = \text{Gesamtzahl der Arten; } p_i = \text{Dominanzgrad der } i\text{-ten Art}]$$

berechnet, die Evenness nach  $E = H_s / \ln(S)$ .

Außerdem wurde die Dominanzidentität (Re) nach RENKONEN (1938) und die Artidentität (QS) nach SÖRENSEN (1948) ermittelt.

$$Re = \sum_{i=1}^G \min(D_{i,A}; D_{i,B}); \quad QS = 2 \cdot G / (S_A + S_B)$$

G = Zahl der in beiden Gebieten gemeinsam vorkommenden Arten

$D_{i,A(B)}$  = Dominanz der i-ten gemeinsamen Art in Gebiet A (B)

$S_{A(B)}$  = Zahl der Arten in Gebiet A (B)

Für die Dichtedynamik der Larven wurde eine Weibull-Verteilung angenommen (HARTUNG 1982):

$$B(t) = e^{-a \cdot b \cdot (t)^d} \quad [t = \text{Zeit}]$$

Die Weibull-Verteilung ermöglicht eine zeitliche Variation der Mortalitätsrate. Diese Annahme ist speziell für Populationen von Massenarten wie Dipteren sinnvoll, weil in der Regel die Mortalitätsrate unter den Junglarven hoch ist und mit zunehmendem Alter abnimmt. Für die Regression wurde eine logarithmische Transformation der Daten durchgeführt.

Für die Volumenzunahme des Durchschnittsindividuums wurde ein logistisches Wachstum angenommen. Die Funktion hat die allgemeine Form:

$$V(t) = K / (1 + e^{a \cdot t + b}) \quad [t = \text{Zeit}],$$

wobei K das Endvolumen der verpuppungsreifen Larve darstellt.

Die Gesamtproduktion des Biovolumens der Larven wurde folgendermaßen errechnet (verändert nach GRIMM 1972):

$$P_t^{\text{POP}} = n_t \cdot A_t + \sum_{s=1}^t (n_{s-1} - n_s) \cdot \frac{1}{2} (A_s + A_{s-1})$$

Es bedeuten:

$P_t^{POP}$  = kumulative Produktion der Population vom Beginn der Entwicklung  $t_0$   
bis zum Zeitpunkt  $t$

$n_t$  = Zahl der zum Zeitpunkt  $t$  lebenden Tiere

$A_s$  = Biomasse des Durchschnittsindividuums zum Zeitpunkt  $s$

Folgender Ausdruck ist dazu äquivalent:

$$P_t^{POP} = \sum_{s=1}^t \frac{1}{2} (n_{s-1} + n_s) \cdot (A_s + A_{s-1})$$

Die allgemeine Form lautet in der Integralschreibweise:

$$P_k^{POP} = \int_{t_0}^t n_s \cdot A'_s ds$$

## 4. Ergebnisse

### 4.1. Arteninventar

Im untersuchten Zeitraum wurden 58324 Individuen aus 182 Arten der bearbeiteten Familien nachgewiesen (Tab. 3). Eine Reihe weiblicher Tiere konnte allerdings nicht eindeutig bestimmten Arten zugeordnet werden. Diese gingen nicht in die Aufstellung ein. Vier für die Wissenschaft neue Arten wurden nachgewiesen (HELLER & MOHRIG 1992).

### 4.2. Populationsdynamik der Imagines

#### 4.2.1. Buchenwald

Waldökosysteme, und hier speziell Buchenwälder gehören zu den relativ gut auf die Nematocerenfauna untersuchten Ökosystemtypen. Aus jüngerer Zeit liegen Arbeiten aus dem Solling (THIEDE 1977), aus einem Kalkbuchenwald bei Göttingen (HÖVEMEYER 1985, 1987), aus dem Staatswald Burgholz in Solingen (KOLBE et al. 1987; DORN 1987, CASPERS & DORN 1982), sowie aus dem Bechtaler Wald bei Freiburg (ALBERT et al. 1988) vor.

Tab. 3: Artenbestand der mit Photoektoren untersuchten Flächen im Ökosystemkomplex Bornhöveder Seenkette. – = nicht nachgewiesen; (–) = nicht nachgewiesen, aber wahrscheinlich vorhanden; (+) = nachgewiesen, aber wohl nicht indigen; + = bis 100 Individuen nachgewiesen; ++ = 100 bis 1000 Individuen nachgewiesen; +++ = über 1000 Individuen nachgewiesen. Flächen: W 1.1 = Buchenwald, W 3.1 = Fichtenforst, W 6.1 = Erlenbruch, A 1.1 = Maisacker, A 3.3 = Acker,

Artnamen u. Autor	W 1.1	W 3.1	W 6.1	A 1.1	A 3.3	A 6.1	A 8+9
Familie Anisopodiidae							
<i>Mycetobia pallipes</i> Meigen 1818	–	+	–	–	–	–	–
<i>Sylvicola fenestralis</i> (Scopoli 1763)	+	++	+	–	–	+	+
<i>Sylvicola punctata</i> (Fabricius 1787)	+	+	+	–	–	+	+
Familie Bibionidae							
<i>Dilophus febrilis</i> (Linnaeus 1758)	(+)	+	++	–	++	+++	++
<i>Penthetria funebris</i> Meigen 1818	–	–	+	–	–	–	–
Familie Scatopsidae							
<i>Anapausis soluta</i> (Loew 1846)	–	–	+	–	–	+	+
<i>Apiloscatopse flavicollis</i> (Meigen 1818)	+	+	–	–	–	–	–
<i>Apiloscatopse picea</i> (Meigen 1818)	+	–	+	–	–	–	–
<i>Apiloscatopse scutellata</i> (Loew 1846)	++	+	–	–	–	–	–
<i>Coboldia fuscipes</i> (Meigen 1830)	–	–	–	–	+	+	+
<i>Ferneiella incompleta</i> (Verrall 1886)	–	–	+	–	–	–	–
<i>Rhegmoclema collini</i> Cook 196	–	–	–	–	–	–	+
<i>Scatopse notata</i> (Linnaeus 1758)	–	–	+	–	–	–	–
<i>Swammerdamella brevicornis</i> (Meigen 1830)	–	–	–	–	+	+	–
Familie Bolitophilidae							
<i>Bolitophila hybrida</i> Meigen 1804	+	–	+	–	–	–	–
Familie Diadocidiidae							
<i>Diadocidia ferruginosa</i> Meigen 1830	+	–	+	–	–	–	–
<i>Diadocidia spinulosa</i> Tollef 1948	–	+	–	–	–	–	–
Familie Ditomyiidae							
<i>Ditomyia fasciat</i> (Meigen 1818)	–	–	–	–	–	+	–
<i>Symmerus annulatus</i> (Meigen 1830)	+	–	+	–	–	–	–
Familie Keroplatidae							
<i>Macrocera angulata</i> Meigen 1818	–	–	+	–	–	–	–
<i>Macrocera centralis</i> Meigen 1818	+	–	–	–	–	–	–
<i>Macrocera fasciata</i> Meigen 1804	–	–	–	–	–	–	+
<i>Macrocera parva</i> Lundström 1914	+	–	–	–	–	–	–
<i>Macrocera phalerata</i> Meigen 1818	+	+	–	–	–	–	–
<i>Macrocera pusilla</i> Meigen 1830	–	–	–	–	+	–	–
<i>Macrocera stigmoides</i> Edwards 1924	+	+	+	–	–	+	–
<i>Macrocera vittata</i> Meigen 1830	+	–	+	–	–	–	–
<i>Macrorrhyncha flava</i> Winnertz 1846	+	+	–	–	–	–	–
<i>Monocentrotia lundstroemi</i> Edwards 1925	–	–	–	–	–	–	++
<i>Orfelia fasciata</i> Meigen 1804	+	–	+	–	–	–	–
<i>Orfelia modesta</i> Winnertz 1863	+	+	–	–	–	–	–
<i>Orfelia nemoralis</i> Meigen 1818	+	–	–	–	–	–	+
<i>Orfelia pallida</i> (Staeger 1840)	+	+	+	–	–	–	+
Familie Mycetophilidae							
Unterfamilie Mycetophilinae							
<i>Allodia lugens</i> (Wiedemann 1817)	+	–	–	–	–	–	–
<i>Allodia ornatocollis</i> (Meigen 1818)	–	–	+	–	–	+	+
<i>Allodia pistillata</i> (Lundstroem 1912)	–	–	–	–	–	–	+
<i>Anatella brevifurca</i> Strobl 1901	+	–	–	–	–	–	–

Artname u. Autor	W 1.1	W 3.1	W 6.1	A 1.1	A 3.3	A 6.1	A 8+9
Anatella flavomaculata Edwards 1925	-	-	+	-	-	-	+
Anatella schmitzi Landrock 1925	-	-	+	-	-	-	+
Anatella setigera Edwards 1921	-	-	-	-	-	-	+
Brevicornu crassicorne Stannius 1831	-	-	+	-	-	-	-
Brevicornu fuscipenne (Staeger 1840)	-	-	-	-	-	-	+
Brevicornu griseicolle (Staeger 1840)	-	-	+	-	-	+	+
Brevicornu nigrofusum (Lundstroem 1909)	-	-	-	-	-	-	-
Cordyla brevicornis (Staeger 1840)	+	-	-	-	-	-	-
Cordyla fissa Edwards 1925	-	-	+	-	-	-	-
Cordyla flaviceps (Staeger 1840)	++	-	+	-	-	-	-
Cordyla murina Winnertz 1863	+	-	+	-	-	-	-
Exechia chandleri Caspers	-	-	+	-	-	+	+
Exechia dorsalis (Staeger 1840)	+	-	-	-	-	-	+
Exechia fusca (Meigen 1804)	+	+	+	-	+	+	+
Exechia maculipennis (Stannius 1831)	-	-	-	-	-	+	-
Exechia parvula Zetterstedt 1852	+	-	+	-	-	-	-
Exechia rependa Johannsen 1912	-	-	+	-	-	-	-
Exechiopsis distendens (Laschkewitz 1937)	-	-	+	-	-	-	-
Pseudexechia aurivernica Chandler 1978	-	-	-	-	-	-	+
Pseudexechia trivittata (Staeger 1814)	-	-	-	-	-	+	-
Rymosia armata Laschkewitz 1937	-	-	+	-	-	-	-
Rymosia fasciata (Meigen 1804)	-	-	+	-	-	-	+
Rymosia sp1	+	-	-	-	-	-	-
Rymosia sp2	-	-	+	-	-	-	-
Tarnania bavaria Plassmann 1980	+	-	+	-	-	-	+
Mycetophila bialorussica Dziedzicki 1884	+	-	-	-	-	-	-
Mycetophila evarida Lastkova 1972	+	+	+	-	-	-	-
Mycetophila freyi Lundström 1909	+	-	+	-	-	-	-
Mycetophila fungorum de Geer 1776	++	+	+	-	-	+	+
Mycetophila limbata Lundström 1906	+	-	-	-	-	-	-
Mycetophila luctuosa Meigen 1830	+	-	-	-	-	-	-
Mycetophila unipunctata Meigen 1818	+	-	+	-	-	-	-
Phronia basalis Winnertz 1863	++	+	+	-	-	-	+
Phronia biarcuata (Becker 1908)	-	-	+	-	-	-	-
Phronia interstincta Dziedzicki 1889	-	-	+	-	-	-	-
Phronia obtusa Winnertz 1863	-	+	-	-	-	-	-
Platurocypta testata Edwards 1924	+	-	-	-	-	-	-
Trichonta aberrans Lundstroem 1911	+	+	+	-	-	-	-
Trichonta fissicauda (Zetterstedt 1852)	+	-	-	-	-	-	-
Trichonta vittata (Meigen 1830)	+	-	+	-	-	-	-
Zygomia humeralis Wiedemann 1817	+	-	-	-	-	-	+
Unterfamilie Sciophilinae							
Apolephthisa subincana (Curtis 1837)	-	-	+	-	-	-	-
Boletina basalis (Meigen 1818)	+	-	+	-	-	-	-
Boletina gripha Dziedzicki 1885	+	-	-	-	-	-	-
Boletina groenlandica Staeger 1845	+	-	+	-	-	+	-
Boletina trivittata (Meigen 1818)	+	+	-	-	-	-	-
Coelophthinia thoracica (Winnertz 1863)	+	-	-	-	-	-	-
Coelosia flava Staeger 1840	-	-	+	-	-	-	+
Coelosia tenella (Zetterstedt 1852)	+	-	-	-	-	-	-
Palaedocosia janickii (Dziedzicki 1923)	+	-	+	-	-	-	-
Synapha vitripennis (Meigen 1818)	+	+	+	-	-	-	-
Docosia gilvipes Haliday 1856	+	+	+	-	-	-	-
Docosia setosa Landrock 1928	+	-	+	-	-	-	-
Leia bimaculata Meigen 1804	-	-	-	-	-	-	-
Leia fascipennis Meigen 1818	-	-	-	-	-	+	+
Tetragoneura sylvatica Curtis 1837	++	+	+	-	-	-	-
Mycomyia flava Stannius 1863	-	-	+	-	-	-	-
Mycomyia punctata (Meigen 1804)	+	+	-	-	-	-	-

Artname u. Autor	W 1.1	W 3.1	W 6.1	A 1.1	A 3.3	A 6.1	A 8+9
<i>Mycomyia winnertzi</i> Dziedzicki 1885	-	-	+	-	-	-	-
<i>Neoempheria pictipennis</i> (Haliday 1833)	+	+	+	-	-	-	-
<i>Acnemia nitidicollis</i> Staeger 1840	+	-	+	-	-	-	-
<i>Phthinia humilis</i> Winnertz 1863	-	+	+	-	-	-	-
<i>Phthinia winnertzi</i> Mik 1869	-	-	+	-	-	-	-
<i>Sciophila fenestrella</i> Curtis 1837	+	-	-	-	-	-	-
<i>Sciophila lutea</i> Macquart 1826	+	-	+	-	+	+	+
<i>Sciophila ochracea</i> Walker 1856	-	-	-	-	+	-	-
<i>Sciophila quadrirgera</i> Hutson 1979	-	+	-	-	-	-	-
Familie Sciaridae							
<i>Bradysia nicolae</i> Mohrig & Heller 1992	-	-	+	-	-	-	-
<i>Bradysia aprica</i> (Winnertz 1867)	-	-	++	-	-	-	-
<i>Bradysia bicolor</i> (Meigen 1818)	-	-	+	-	-	-	-
<i>Bradysia brevispina</i> Tuomikoski 1960	-	+	+	-	-	+	++
<i>Bradysia brunripes</i> (Meigen 1804)	-	-	-	-	-	+	-
<i>Bradysia vagans</i> (Winnertz 1868)	-	-	-	+	+	+	+
<i>Bradysia confinis</i> (Winnertz 1867)	+++	-	-	-	-	-	-
<i>Bradysia fenestralis</i> (Zetterstedt 1838)	+	+	+	-	-	+	+
<i>Bradysia placida</i> (Winnertz 1867)	-	+	-	-	-	-	+
<i>Bradysia rufescens</i> (Zetterstedt 1852)	-	(+)	(+)	-	+	+++	+
<i>Bradysia fungicola</i> (Winnertz 1867)	+	-	-	-	-	-	-
<i>Bradysia inusitata</i> Tuomikoski 1960	-	-	-	-	-	-	+++
<i>Bradysia subiridipennis</i> Mohrig & Menzel 1992	-	-	-	-	-	-	+
<i>Bradysia longicubitalis</i> (Lengersdorf 1924)	+	-	-	-	-	+	+
<i>Bradysia strenua</i> Winnertz 1867	-	-	+	-	-	+	-
<i>Bradysia morio</i> Winnertz 1867	-	-	-	-	-	+	-
<i>Bradysia nitidicollis</i> (Meigen 1818)	-	-	+	-	+	++	+++
<i>Bradysia nocturna</i> Tuomikoski 1960	+	-	-	-	-	-	-
<i>Bradysia polonica</i> (Lengersdorf 1929)	+	-	+	-	-	+	++
<i>Bradysia subbrunnipes</i> Mohrig & Heller 1992	-	-	-	-	-	+	-
<i>Bradysia praecox</i> (Meigen 1818)	-	-	-	-	-	-	+
<i>Bradysia regularis</i> (Lengersdorf 1934)	+	-	-	-	-	-	-
<i>Bradysia scabricornis</i> Tuomikoski 1960	+	-	+++	-	+	++	++
<i>Bradysia strigata</i> (Staeger 1840)	-	-	+	-	-	-	+
<i>Bradysia trivittata</i> (Staeger 1840)	-	+	-	-	+	+++	-
<i>Bradysia urticae</i> Mohrig & Menzel 1992	-	-	-	-	+	-	-
<i>Bradysia subscabricornis</i> Mohrig & Menzel 1990	-	-	-	-	-	-	+
<i>Corynoptera anae</i> Mohrig & Heller 1992	-	-	-	+	-	-	-
<i>Corynoptera abblanda</i> Freeman 1983	++	-	+	-	-	-	-
<i>Corynoptera blanda</i> (Winnertz 1867)	++	+	+	-	(+)	-	-
<i>Corynoptera brachyptera</i> (Lengersdorf 1941)	+	-	+	-	-	-	-
<i>Corynoptera subflava</i> Tuomikoski 1960	+	-	++	-	(+)	-	-
<i>Corynoptera dentiforceps</i> (Bukowski & Leng. 1936)	-	-	+	-	-	-	-
<i>Corynoptera perpusilla</i> Tuomikoski 1960	-	-	-	-	-	+	-
<i>Corynoptera furcifera</i> Mohrig & Mamaev 1987	+	-	+	-	-	-	-
<i>Corynoptera globiformis</i> (Frey 1945)	+	+	+	-	-	-	+
<i>Corynoptera irmgardis</i> (Lengersdorf 1930)	-	-	+	-	-	-	+
<i>Corynoptera saetistyla</i> Mohrig & Krivosheina 1985	-	-	-	-	-	-	+
<i>Corynoptera tetrachaeta</i> Tuomikoski 1960	-	-	-	-	+	++	(+)
<i>Cratyna wasmanni</i> (Schmitz 1919)	+	+	(-)	(-)	+	+	+
<i>Cratyna brachialis</i> (Winnertz 1867)	-	-	+	-	-	-	++
<i>Cratyna vagabunda</i> (Winnertz 1867)	-	-	+	-	-	-	+
<i>Cratyna falcata</i> (Tuomikoski 1960)	-	-	-	-	-	-	+
<i>Cratyna falcifera</i> (Lengersdorf 1933)	-	-	+	-	-	-	+++
<i>Cratyna keilini</i> (Edwards 1915)	+	+	-	-	-	-	-
<i>Cratyna nobilis</i> (Winnertz 1867)	+	-	+	-	-	-	++
<i>Cratyna schineri</i> (Winnertz 1867)	+	-	-	-	-	-	-
<i>Cratyna perplexa</i> (Winnertz 1867)	++	-	-	-	-	-	-
<i>Cratyna uliginosa</i> (Lengersdorf 1929)	-	-	+	-	-	-	-

Artnamen u. Autor	W 1.1	W 3.1	W 6.1	A 1.1	A 3.3	A 6.1	A 8+9
<i>Ctenosciara hyalipennis</i> (Meigen 1804)	+++	++	+	-	-	(+)	-
<i>Ctenosciara lutea</i> (Winnertz 1869)	+	-	-	-	-	-	-
<i>Epidapus atomarius</i> (de Geer 1778)	+++	+	+	-	-	+	-
<i>Epidapus gracilis</i> (Walker 1848)	++	+	++	-	-	-	-
<i>Epidapus detriticola</i> (Kratohvil 1936)	++	+	+	-	-	-	-
<i>Lycoriella castanescens</i> (Lengersdorf 1940)	+	+	+	+	++	+++	++
<i>Lycoriella conspicua</i> (Winnertz 1867)	-	-	+	-	-	-	-
<i>Mouffetina pulchricornis</i> (Edwards 1925)	-	-	+	-	-	-	-
<i>Phytosciara flavipes</i> (Meigen 1804)	-	-	-	-	-	-	+
<i>Phytosciara halterata</i> (Lengersdorf 1926)	-	-	+	-	-	-	-
<i>Scatopsiara edwardsi</i> Freeman 1983	-	-	+	-	-	+	-
<i>Scatopsiara multispina</i> (Bukowski & Leng. 1936)	-	-	-	-	+	+	-
<i>Scatopsiara nana</i> (Winnertz 1871)	-	-	-	-	+	-	-
<i>Scatopsiara pusilla</i> (Meigen 1818)	-	-	+	-	-	-	-
<i>Scatopsiara vitripennis</i> (Meigen 1818)	-	-	+	-	++	(+)	+
<i>Scatopsiara atomaria</i> (Winnertz 1867)	++	++	++	+	+++	++	++
<i>Scatopsiara fera</i> (Mohrig & Heller 1992)	-	-	-	-	-	-	+
<i>Schwenckfeldina carbonaria</i> (Meigen 1830)	-	-	+	-	-	-	-
<i>Sciara humeralis</i> Zetterstedt 1851	-	-	-	-	-	(+)	++
<i>Sciara thomae</i> (Linnaeus 1767)	-	-	+	-	-	-	-
<i>Trichosia brevior</i> Tuomikoski 1960	-	-	+	-	-	-	-
<i>Trichosia scutellata</i> (Staeger 1840)	+	-	-	-	-	-	-
<i>Trichosia rejecta</i> (Winnertz 1867)	++	+	+	-	-	-	-
<i>Trichosia edwardsi</i> (Lungersdorf 1930)	+	+	+	-	-	-	-
<i>Xylosciara heptacantha</i> Tuomikoski 1957	-	-	+	-	-	-	-
<i>Zygoneura sciarina</i> Meigen 1830	+	-	-	-	-	-	-

Im Buchenwald erreichen 16 Arten eine durchschnittliche Emergenz von >1 Ind./m<sup>2</sup> (Tab. 4). Darunter befinden sich univoltine Herbst- oder Frühjahrsarten, bi- bis trivoltine Frühjahrs- und Sommerarten, sowie plurivoltine Arten mit ganzjährigem Auftreten:

univoltin	bivoltin	plurivoltin
<i>Bradysia confinis</i> ( <i>Phronia basalis</i> )	<i>Ctenosciara hyalip.</i> <i>Tetragoneura sylvatica</i>	<i>Mycetophila fungorum</i> <i>Epidapus atomarius</i>
<i>Cratyna perplexa</i>	<i>Bradysia polonica</i>	<i>Epidapus detriticola</i>
<i>Ctenosciara lutea</i>	<i>Corynoptera blanda</i>	<i>Scatopsiara atomaria</i>
<i>Apiloscatopse scutellata</i>	<i>Corynoptera abblanda</i>	
<i>Boletina groenlandica</i>	<i>Trichosia rejecta</i>	
<i>Macrocera stigmoides</i> ( <i>Epidapus gracilis</i> )		

Auffällig ist die überragende Individuen- und Biomassendominanz der winteraktiven Arten im Untersuchungszeitraum. Die Sommerarten sind durchweg kleiner. 1989/90 nahmen die univoltinen Winterarten gegenüber 1988/89 stark zu und hatten einen Anteil von über 90 % am gesamten Jahresschlupf (Tab. 4).

Tab. 4: Ökologische Daten zu den wichtigsten Arten terricoler Nematocera im Buchenwald

Art	Ind. m <sup>2</sup> •a	Domi- nanz	s%	Länge (mm)	Sexual- index	Jahres- dynamik	Genera- tionen	Fang- zeiten
<i>Bradysia confinis</i> (Winn.)	602	ed	76	4	50	?,<	1	E4-A5
<i>Phronia basalis</i> (Winn.)	280	d	50	3,5	45	?,<	unbest.	A11-E4 (g)
<i>Cratyna perplexa</i> (Winn.)	122	sd	>150	3,5	84	?,<	1(-2)	E5, (A8)
<i>Ctenosciara hyalipennis</i> (Mg.)	121	sd	117	2,7	variabel	>,(>)	2	A3-M4, A7-A10
<i>Epidapus atomarius</i> (de Geer)	>66	sd	102	1,1	?	?,<	unbest.	A3-A5 (g)
<i>Ctenosciara lutea</i> (Meig.)	22	r	>150	3	variabel	?,=	1	E4
<i>Apiloscatope scutellata</i> (Loew)	18	r	70	2,3	50	<,<?	1	M9-A10
<i>Corynoptera blanda</i> (Winn.)	15,9	r	>150	2	50	=,<	3	A4-A9
<i>Bradysia polonica</i> (Ldf.)	9,7	sr	>150	2,5	100	?,<	2	M4-M5, A8-E8
<i>Trichosia rejecta</i> (Staeger)	7,8	sr	44	3,8	50	?,<	1(-2)	M4-M5, M8-A9
<i>Epidapus detriticola</i> (Kr.)	>7,2	sr	131	1,8	?	<,<	unbest.	E4-A11
<i>Tetragoneura sylvatica</i> Curtis	6,4	sr	111	3,3	38 ± 7	=,<	2	E4-M6, A8-E9
<i>Scatopsiara atomaria</i> (Winn.)	5,7	sr	87	2	mehr ♀♀	=,<	unbest.	g
<i>Epidapus gracilis</i> (Walker)	>5,4	sr	82	1,9	?	?,<	2	E4-A6, A7-M8
<i>Boletina groenlandica</i> Staeger	3,4	sr	66	5	33 ± 10	?,=	1	A11-M4
<i>Macrocera stigmoides</i> Edw.	2,8	sp	120	4,1	50	<,>	2	A6-E6, A9-E9
<i>Corynoptera abblanda</i> Freeman	2,6	sp	93	2,5	50	<,>	?	A4-A9
<i>Mycetophila fungorum</i>	>1,3	sp	>150	5	mehr ♀♀	?,?	unbest.	g
Summe:	1393		49		52	?,<		

Schlüpfabundanz (Ind./m<sup>2</sup>•a) = Mittelwert aus den Jahren, in denen die Art erfaßt wurde. – Dominanzklassen: ed = eudominat, d = dominant, sd = subdominant, r = rezedent, sr = subrezedent, sp = sporadisch. – s% = prozentuale Standardabweichung des Mittelwertes, gewichtet nach der jährlichen Häufigkeit. – Jahresdynamik: Zeichen vor dem Komma = Veränderungen von 1988 nach 1989, Zeichen nach dem Komma = Veränderungen von 1989 nach 1990. Geklammerte Werte stehen für einen nicht signifikanten Trend. – Fangzeiten: A=Anfang, M=Mitte, E=Ende, Zahl=Monat, g=ganzjährig

Eine saisonale Nischenadaptation ist für *Ctenosciara hyalipennis* und *Bradysia confinis* zu vermuten. *Ctenosciara hyalipennis* beginnt mit dem Schlupf der Imagines und der Eiablage ihren Frühjahrszyklus zu dem Zeitpunkt, wenn die Larven von *Bradysia confinis* mit der Verpuppung beginnen. Dies kann als eine Konkurrenzvermeidung zwischen diesen beiden dominanten Arten des Buchenwaldes gewertet werden.

Sciaridae werden in hohem Umfang von Parasitierung betroffen (TUOMIKOSKI 1957). KESPI et al. (1985) untersuchten den Parsitoidenkomplex von *Bradysia confinis*. Als wichtigster Parasit wurde *Stenomacrus laricis* HAL. (Orthocentrinae, Ichneumonidae) ausgemacht. Dieser konnte auch im Bornhöveder Buchenwald nachgewiesen werden. Der Parasitierungsgrad nimmt vom 1989 nach 1990 von 6,1 % auf 15,9 ± 1 % zu (1749 Parasiten gegenüber 9240 erfaßten Imagines von *B. confinis*).

Für die meisten Arten konnte ein Einfluß der Pflanzendecke nicht nachgewiesen werden (s.a. HÖVEMEYER 1985). Nur eine Art, *Orfelia pallida* (STAEGER), bildete eine Ausnahme. Sie war auf den mit *Milium effusum* bestandenen Flächen signifikant (99,9 %-Niveau) stärker vertreten als auf den anderen Flächen. Sie erreichte dort Schlüpfdichten von 11 Ind./m<sup>2</sup>. Als Vertreter der Unterfamilie Keroplatinae (Mycetophilidae) ist sie vermutlich zoophag und ernährt sich möglicherweise von rhizophagen Arthropoden.

## 4.2.2. Erlenwald

Im Erlenwald treten mit 24 Arten deutlich mehr Arten mit größerer Dichte auf, als im Buchenwald (Tab. 5).

Tab. 5: Ökologische Daten zu den wichtigsten Arten terricoler Nematocera im Erlenwald (Erklärung s. Tab. 3)

Art	Ind. m <sup>2</sup> x a	Dominanz	s%	Länge (mm)	Sexualindex	Jahresdynamik	Generationen	Fangzeiten
<i>Bradysia scabricornis</i> Tuomik.	51,0	d	84	2,3	59 ±3	=,<	2	M4-M5, A7-E8
<i>Dilophus febrilis</i> (L.)	29,0	d	80	7,5	49 ±6	<,>	2	M4-M5, M8-M9
<i>Epidapus gracilis</i> (Walker)	21,0	sd	56	1,9	unbekannt	?,<	2?	E4-A7, M7-M10
<i>Scatopsiara atomaria</i> (Winnertz)	20,0	sd	68	2	88 ±5	<,>	unbest.	g
<i>Bradysia aprica</i> (Winnertz)	13,3	sd	123	3,8	61 ±8	?=	1	M4-M6
<i>Corynoptera subflava</i> Tuomik.	13,0	sd	126	1,9	52 ±5	=,=	2	A3-E5, A7-M9
<i>Sylvicola fenestralis</i> (Scopoli)	12,0	sd	65	5,5	100	?=	unbest.	g
<i>Penthetria funebris</i> Meigen	9,0	sd	90	8	50	?,<	1	M4-M5
<i>Corynoptera furcifera</i> Mohrig	7,3	r	65	1,9	mehr ♂♂	<=	2?	M4-A9
<i>Allodia ornaticollis</i> (Meigen)	4,8	r	>150	3,7	50	=,?	1	A10-E1
<i>Bradysia polonica</i> (Ldf.)	4,4	r	>150	2,5	100	?,	2	A4-M5, A7-M8
<i>Apiloscatopse picea</i> (Meig.)	4,4	r	109	3	mehr ♂♂	<,	1	M9-M11
<i>Corynoptera blanda</i> (Winn.)	4,1	r	>150	2	50	<,>	3	A4-M8
<i>Sciara thomae</i> (L.)	3,8	r	150	7	digenisch	?,	?	nur Juli 1990
<i>Corynoptera irmgardis</i> (Ldf.)	3,8	r	130	2	mehr ♂♂	<,>	1(-2)	A6-M7, A8-M8
<i>Xylosiara heptacantha</i> Tuomik.	3,3	r	93	2	mehr ♂♂	=,<	unbest.	A4-E8
<i>Lengersdorfia detr.</i> (Krat.)	3,1	r	114	1,8	unbekannt	?=	3	A5-M8
<i>Phronia basalis</i> (Meigen)	2,6	r	77	3,5	100	?=	unbest.	g
<i>Synapha vitripennis</i> (Meigen)	2,4	sr	135	3,8	fast nur ♀♀	=,<	unbest.	M5-M8
<i>Cratyna nobilis</i> (Winn.)	2,2	sr	>150	2,5	mehr ♂♂	?,<	2	E4-A6, M7-M8
<i>Bradysia fenestralis</i> (Zett.)	2,1	sr	113	3,8	100	<=	unbest.	M3-M9
<i>Corynoptera brachyptera</i> (Ldf.)	2,1	sr	>150	1,5	mehr ♀♀	<,>	1?	M6-M7 nur 1989
<i>Sylvicola punctata</i> (Fabr.)	2,0	sr	>150	5,5	mehr ♀♀	?=	1	A3-A5
<i>Coelosia flava</i> Staeger	1,6	sr	130	4,7	mehr ♂♂	?=	1	M5-M6
<i>Cratyna falcifera</i> (Ldf.)	1,3	sr	>150	3,1	mehr ♀♀	?(<)	2	E4-M4, A8-A10
<i>Tetragoneura sylvatica</i> Curtis	1,2	sr	100	3,3	50	<,>	2	A5-A6, A9-E9
<i>Rymosia fasciata</i> (Meigen)	1,2	sr	110	4,7	100	=,<	unbest.	g
Summe:	258,0		45		57	<,<		

Die Dominanzstruktur der untersuchten Nematocerencoenose des Erlenwaldes ergibt nur eine einzige dominante Art (*Bradysia scabricornis*), während eudominante Arten völlig fehlen (Tab. 5). Die meisten Arten fallen in die Klassen rezedent und subrezedent.

Dies hängt mit den starken jährlichen Fluktuationen in der Dominanzstruktur zusammen. Die einzelnen Jahre zeigten eine stärkere Differenzierung in der Dominanzstruktur (Abb. 3). Besonders augenfällig ist der Wechsel der dominanten Arten von 1989 auf 1990. Überwogen von August 1988 bis August 1989 mit *Dilophus febrilis* und *Scatopsiara atomaria* zwei eher trockenheitsangepaßte Generalisten, wurden sie im Folgejahr von *Bradysia scabricornis*, einer feuchtigkeitsliebenden Art, verdrängt.

Ein anderer Grund für die Dominanzverhältnisse liegt auch in der Beschränkung der untersuchten taxonomischen Gruppen. Die eigentlich dominanten Familien unter den Nematocera waren die Chironomidae, Ceratopogonidae und Limoniidae, die an stark feuchtebeeinflussten Standorten die Sciaridae und Mycetophilidae weitgehend ersetzen.

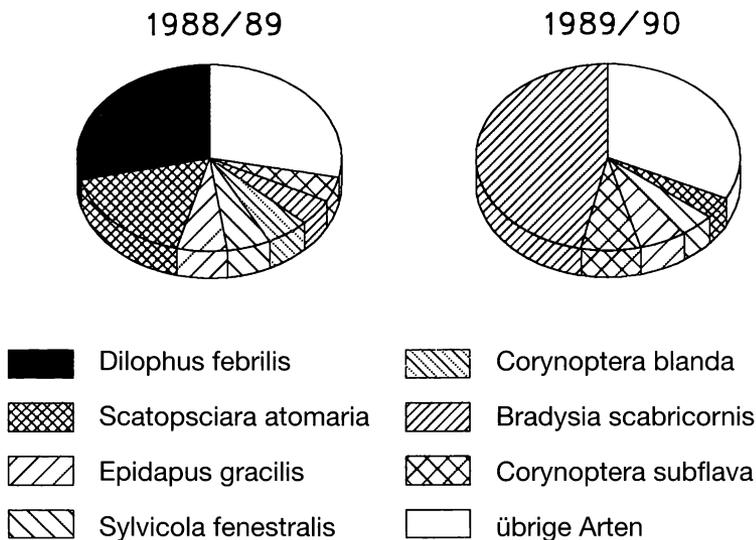


Abb. 3: Dominanzspektren der häufigen Arten des Erlenwaldes in zwei aufeinanderfolgenden Jahren.

FRITZ (1982) stellte eine ganze Reihe von Arten mit fakultativer und obligatorischer Parthenogenese in den Rheinauen fest. Auch im Erlenwald am Belauer See waren mehrere Arten mit dieser Fortpflanzungsstrategie vertreten: *Sylvicola fenestralis*, *Bradysia fenestralis*, *Bradysia polonica*, *Phronia basalis*, *Rymosia fasciata* und *Sciara humeralis*. Hinzu kommen noch die Arten *Scatopsciara atomaria* und *Synapha vitripennis*, bei denen Männchen nur gelegentlich auftraten. Da keine der genannten Arten obligatorisch parthenogenetisch ist und Männchen zum Teil in den benachbarten Biotopen gefunden wurden, ist das Auftreten von Parthenogenese, ein Kennzeichen für die instabilen Lebensbedingungen im Erlenwald.

Mit 104 nachgewiesenen Arten ist die Nematocerencoenose relativ vielfältig. Darunter nehmen die seltenen Arten (maximal 4 Nachweise) mit 60,6 % einen sehr hohen Anteil ein.

#### 4.2.3. Fichtenwald

Der Fichtenwald enthält keine charakteristischen Faunenelemente. Die Nematocerenfauna kann als verarmte Variante des Buchenwaldes angesehen werden. Insgesamt sind 11 Arten am häufigsten (Tab. 6). Nur *Trichosia edwardsi* erreicht signifikant höhere Schlüpfdichten als im Buchenwald. Sie wird jedoch von TUOMIKOSKI (1957), wie die meisten Arten dieser Gattung als holzbewohnend angegeben. Befunde von IRMLER et al. (1996) bestätigen dies. Abweichend ist auch der hohe Anteil der sich teilweise parthenogenetisch vermehrenden Trauermücke *Scatopsciara atomaria* (Weibchenanteil 71,2 %).

Auch nach Untersuchungen von THIEDE (1977) und DORN (1987) sind *Ctenosciara hyalipennis*, *Epidapus atomarius* und *Epidapus gracilis* charakteristisch für standortfremde Nadelwälder.

Tab. 6: Schlüpfabundanzen der häufigsten Arten im Fichtenforst, Vergleich zweier Jahre. Ungleichheitszeichen = signifikant größere oder kleinere Werte

Art	1. 6. 88 – 6. 6. 89	6. 6. 89 – 27. 3. 90	
<i>Ctenosciara hyalipennis</i>	51 ± 67 %	18 ± 40 %	>
<i>Scatopsciara atomaria</i>	18 ± 65 %	7,8 ± 148 %	
<i>Phronia basalis</i>	9,8 ± 83 %	6,2 ± 150 %	
<i>Epidapus gracilis</i>	3,6 ± 80 %	4,4 ± 80 %	
<i>Epidapus atomarius</i>	3,8 ± 60 %	0,4 ± 150 %	>
<i>Trichosia edwardsi</i>	2,0 ± 106 %	1,8 ± 138 %	
<i>Exechia fusca</i>	0,6 ± 91 %	4,6 ± 97 %	<
<i>Mycetophila fungorum</i>	2,2 ± 67 %	0,2 ± 150 %	>
<i>Corynoptera blanda</i>	2,2 ± 87 %	0,2 ± 150 %	>
<i>Epidapus detriticola</i>	2,0 ± 100 %	0,2 ± 150 %	>
<i>Dilophus febrilis</i>	2,0 ± 94 %	0,0 ± 0 %	>
Gesamtzahl:	106 ± 19 %	54 ± 39 %	>

#### 4.2.4 Feuchtgrünland

Vergleichende Untersuchungen der Nematocerenfauna aus Feuchtgrünlandbereichen liegen aus überschwemmten Auenwiesen des Rheins (FRITZ 1982) und dem ehemaligen Kalk-Zwischenmoor „NSG Apfelstädter Ried“ bei Erfurt (MENZEL & MOHRIG 1991) vor.

Tab. 7: Ökologische Daten zu den wichtigsten Arten terricoler Nematocera im Feuchtgrünland (Erläuterungen s. Tab. 3).

Art	Ind. m <sup>2</sup> x a	Dominanz	s%	Länge (mm)	Sexualindex	Jahresdynamik	Generationen	Fangzeiten
<i>Bradysia nitidicollis</i> (Meig.)	88,1	d	64	2,2	48 ± 3	<>	3	M4-A6, M6-A8, A9-M10
<i>Bradysia inusitata</i> Tuomik.	81,7	d	50	3,7	39 ± 3	=,	3	M4-A6, M6-M8, M8-M10
<i>Cratyna falcifera</i> (Ldf.)	50,0	d	120	3,2	27 ± 4	(<),=	2	M4-E5, M7-M8
<i>Lycoriella castanescens</i> (Winn.)	42,3	sd	62	2,1	91-95,5	<>	unbest.	g
<i>Cratyna brachialis</i> (Winn.)	40,3	sd	>150	3,2	27 ± 4	=,	2	M5-M6, A8-M8
<i>Dilophus febrilis</i> (L.)	40,0	sd	>150	7,5	51 ± 5	=,>	2	M4-M5, A8-E8
<i>Bradysia scabricornis</i> Tuomik.	27,0	sd	46	2,3	36 ± 5	=,	unbest.	A5-M9
<i>Cratyna nobilis</i> (Winn.)	25,3	sd	73	2,6	29 ± 5	=,	2(3)	A4-M6, M7-M8, E8-E9
<i>Bradysia brevispina</i> Tuomik.	17,4	sd	77	2,3	34 ± 5	<,<		M4-M5, A6-M6, M7-M8
<i>Sciara humeralis</i> Zett.	15,8	sd	>150	5,5	monogen.	>,>	2	M6-M7, M8-E9
<i>Bradysia polonica</i> (Ldf.)	13,8	r	90	2,3	81 ± 5	<,<	2(3)	M4-E5, A6-M8, E9-A11
<i>Monocentrotta lundstoemi</i> Edw.	11,4	r	85	4,5	34 ± 5	(<),=	2(3)	M5-M6, M7-M8, M9
<i>Scatopsciara atomaria</i> (Winn.)	6,4	r	80	2,5	90-98	<>	unbest.	g
<i>Bradysia subscabricornis</i> (Moh. & Men.)	5,8	r	>150	2,2	variabel	?,?	2?	A2-E3, M9
<i>Bradysia trivittata</i> (Staeger)	4,6	r	54	1,9	61 ± 5	<>	unbest.	M3-E10
<i>Exechia chandleri</i> Caspers	3,1	sr	100	4,5	5	=,<	unbest.	g
<i>Bradysia strigata</i> (Staeger)	3,0	sr	>150	4,3	mehr ♂♂	=,>	2	M4-M5, A8-M8
<i>Exechia fusca</i> (Meigen)	2,5	sr	123	4,5	mehr ♀♀	<=?,	unbest.	g
<i>Rhegmoclema collini</i> Cook	1,9	sr	>150	2,5	mehr ♀♀	<=,	1	M5-M7
<i>Scatopsciara vitripennis</i> (Mg.)	1,3	sp	>150	2,7	mehr ♀♀	?,?	?	g
<i>Bradysia fenestralis</i> (Zett.)	1,3	sp	>150	3,5	100	(<),(>)	unbest.	g
<i>Phytosciara flavipes</i> (Meigen)	1,2	sp	85	4,2	mehr ♀♀	>,<	1	M7-M10
<i>Hyperlasion wasmanni</i>	0,7	sp	>150	2	100	=,<	1?	A7-A8 nur 1990
Summe:	445,0	47		47	<>			

Die Dominanzstruktur der Arten des Feuchtgrünlandes weist keine eudominanten aber eine große Zahl dominanter und subdominanter Arten auf (Tab. 7). Dies kann auf die Heterogenität des Lebensraumes zurückgeführt werden.

Die Gattungen *Cratyna*, *Sciara* und *Dilophus* sind sehr heterogen verteilt, einige *Bradysia*-Arten dagegen relativ homogen. Auch der Sexualindex variiert stark von 27 bis 95 %. Rein parthenogenetische Arten fehlen allerdings.

Die Zahl von 61 Arten im untersuchten Zeitraum ist nicht so hoch wie jene in den Waldökosystemen, jedoch höher als die von FRITZ (1982) in Auenwiesen ermittelte (43). Mehr als ein Drittel der Arten (21) wurden nur einmal gefunden.

Da im Grünland eine schattenspendende Baumschicht fehlt, ist der Boden hier in viel stärkerem Maße Temperaturschwankungen und dementsprechend höherer Evaporation ausgesetzt, was möglicherweise das Fehlen winteraktiver Formen verursacht hat.

Aus dem Vergleich der Untersuchungsjahre ergibt sich, daß die Arten durch den warmen Sommer 1989 unterschiedlich beeinflusst wurden (Abb.4). Die Arten *Bradysia trivittata*, *Bradysia nitidicollis*, *Bradysia fenestralis*, *Lycoriella castanescens* und *Scatopsiara atomaria* mit steigender Abundanz auf den Sommer 1989, *Sciara humeralis* und *Phytosciara flavipes* mit sinkender Abundanz.

Obwohl die Arten relativ stark geklumpt verteilt waren, bildeten sich charakteristische Dominanzverhältnisse bei unterschiedlicher Bewirtschaftung heraus, die auch durch die Ähnlichkeit der Parallelproben einer Fläche zum Ausdruck kommt (Abb. 5). Die Weide hatte die geringste Ähnlichkeit zu den brachliegenden oder gemähten Parallelen, die Wiese die höchste Heterogenität. Dies könnte auf der Kurzfristigkeit der Maßnahme beruhen. Die Mahd wurde 1989 erstmals durchgeführt, so daß sich das neue biocoenotische Gleichgewicht erst einstellen mußte.

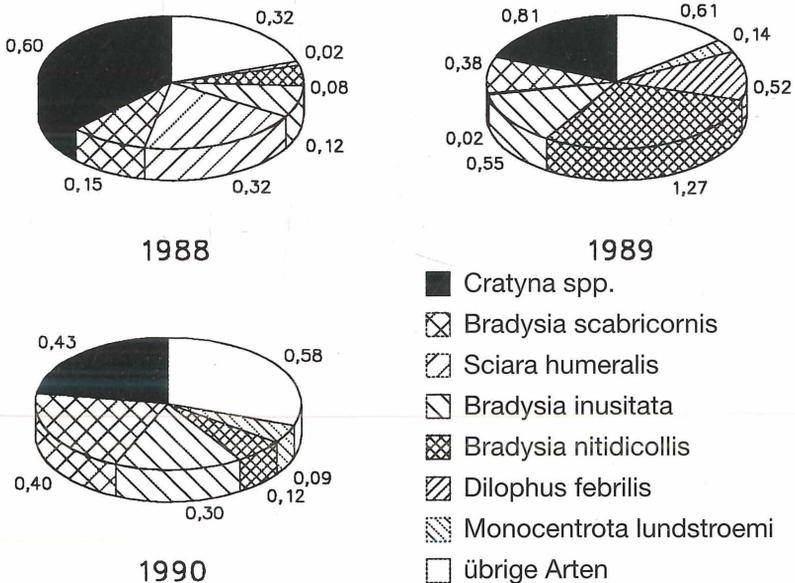


Abb. 4: Vergleich der Dominanzen im Feuchtgrünland in drei aufeinanderfolgenden Sommern (jeweils 1. 6. – 15. 8.). Angabe der Schlüpfdichte in Ind./m<sup>2</sup> Tag.

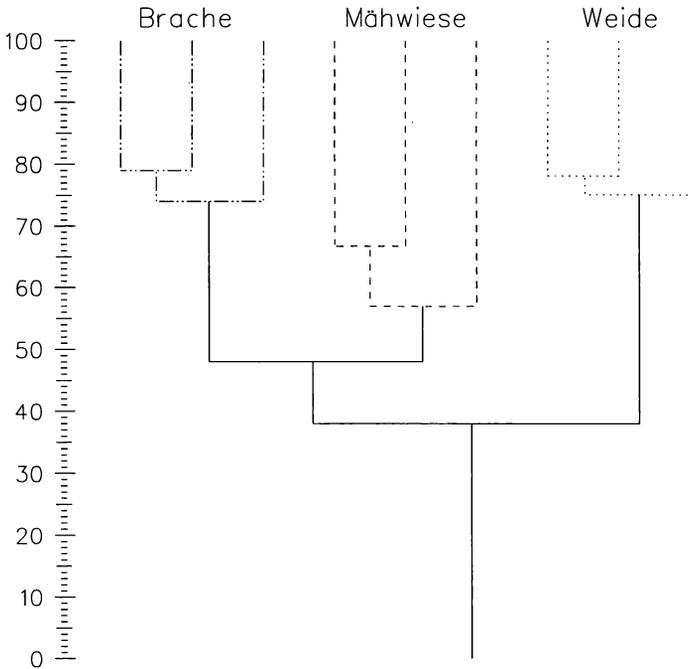


Abb. 5: Cluster-Analyse der Parallelproben aus dem Feuchtgrünland nach Renkonen-Index. Zeitraum: 15.8.89 bis 15.8.90

#### 4.2.5. Intensivgrünland

Die Nematoceren-gemeinschaft ist vor allem durch Arten mit einer unregelmäßigen Phänologie gekennzeichnet (Tab. 8), und die Dominanzstruktur wird vor allem durch häufige Arten geprägt. Eine eudominante und drei weitere dominante Arten machen mehr als 85 % der gesamten Individuenzahl aus. Außerdem scheint eine hohe Artenfluktuation vorzuherrschen, da *Corynoptera tetrachaeta*, *Bradysia nitidicollis* und *Bradysia vagans* mit relativ hohen Individuenzahlen erst im Verlauf der Untersuchungen hinzukamen.

Die Nematoceren-gemeinschaft reagiert äußerst empfindlich auf unterschiedliche Feuchtebedingungen. Durch die anhaltende Trockenheit während des Sommers 1989 wurden die Populationen extrem reduziert. Während 1988 vom 1. Juni bis zum 15. August täglich 5,1 Ind./m<sup>2</sup> schlüpften und 1990 sogar 16,5 Ind./m<sup>2</sup>, waren es im gleichen Zeitraum 1989 nur 0,7 Ind./m<sup>2</sup>.

Neben dem Rückgang der Schlüpf-dichte hatte die Trockenheit 1989 vor allem eine Verschiebung im Dominanzspektrum zur Folge (Abb. 6). Die sonst dominanten Arten *Bradysia rufescens* und *Bradysia trivittata* gingen zurück und die ubiquitären, fakultativ parthenogenetischen Arten *Lycoriella castanescens* und *Scatopsciara atomaria* nahmen zu. Parthenogenese ist hier eine Strategie gegenüber widrigen Umweltbedingungen, die sich auch im Sexualindex dieser beiden Arten im Jahresvergleich widerspiegelt. Für *Scatopsciara atomaria* ergibt sich folgender Verlauf des Sexualindex 1988 = 61,7 % 1989 = 98,2 % 1990 = 44,9 % und für *Lycoriella castanescens* ergibt sich 1988 = 85,1 % 1989 = 83,6 % 1990 = 63,4 %.

Tab. 8: Ökologische Daten zu den wichtigsten Arten terricoler Nematocera auf dem Hanggrünland (Erklärung s. Tab. 3)

Art	Ind. m <sup>2</sup> x a	Dominanz	s%	Länge (mm)	Sexualindex	Jahresdynamik	Generationen	Fangzeiten
<i>Bradysia rufescens</i> (Zetterstedt)	550,0	ed	52	2,3	51 ± 1	><	3	A4-A5, A7-A7, M7-M10
<i>Dilophus febrilis</i> (L.)	300,0	d	20	7,5	48 ± 3	<>	2	M4-M5, M8-M9
<i>Bradysia trivittata</i> (Staeger)	255,0	d	50	1,9	48 ± 3	><	unbest.	M4-M5, M6-M10
<i>Lycoriella castanescens</i> (Winn.)	180,0	d	26	2,1	76 ± 3	><	unbest.	g
<i>Corynoptera tetrachaeta</i> Tuomik.	76,0	sd	48	2,2	64 ± 5	<<	unbest.	M5, M6-E9
<i>Scatopsciara atomaria</i> (Winn.)	56,0	sd	41	2,5	82 ± 5	<>	unbest.	g
<i>Bradysia scabricornis</i> Tuomik.	24,0	r	58	2,3	43 ± 8	><	1	M7-M9
<i>Bradysia nitidicollis</i> (Meig.)	15,7	r	20	2,2	variabel	<<	2	A4-M5, M7-M8
<i>Bradysia vagans</i> Frey	14,6	sr	105	2,7	61 ± 8	<<	unbest.	E4-M10
<i>Exechia fusca</i> (Meigen)	4,6	sp	63	4,5	50	=,=	unbest.	g
<i>Bradysia longicubitalis</i> (Ldf.)	3,0	sp	104	3,6	50	(<)=	unbest.	g
<i>Sylvicola punctata</i> (Fabricius)	3,0	sp	>150	5,5	mehr ♂♂	>=	1	A7-M8
<i>Bradysia polonica</i> (Ldf.)	2,9	sp	80	2,3	50	=,=	2	M5, A6-M7
Summe:	1500		32		54	><		

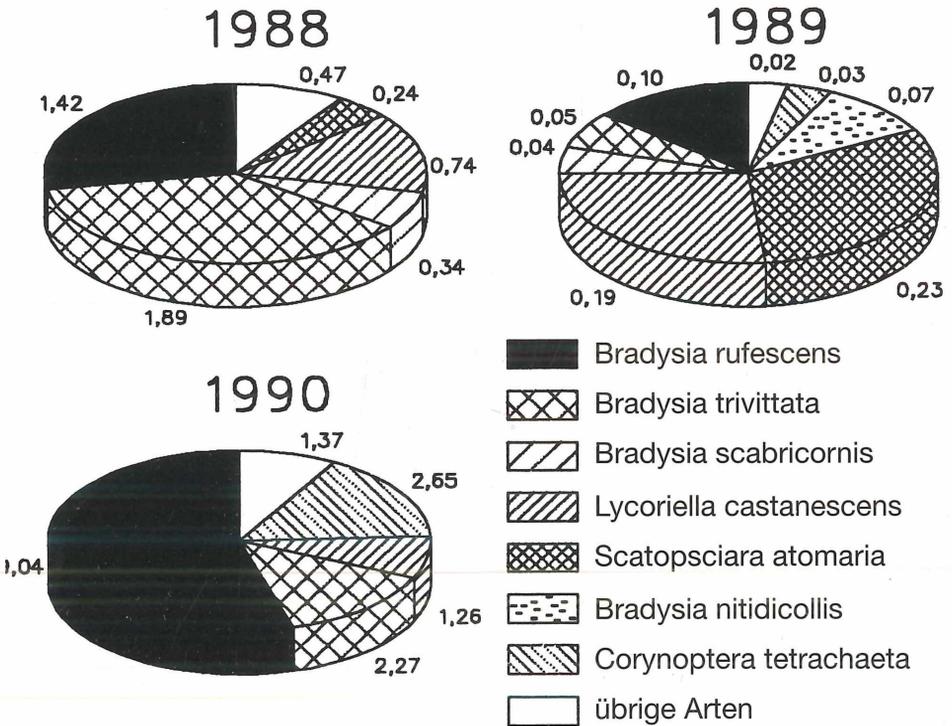


Abb. 6: Vergleich der Dominanzen im Hanggrünland in drei aufeinanderfolgenden Sommern (1. 6. - 15. 8.). Angabe der Schlüpfdichte in Ind./m<sup>2</sup>/Tag.

### 4.2.6. Acker

Die Zusammensetzung der Biocoenose des Ackers ist typisch für in ihrer natürlichen Sukzession gestörte, anthropogen geprägte Ökosysteme. Es dominieren einige wenige, ubiquitäre r-Strategen. Charakteristische, nur hier vorkommende Arten fehlen vollständig.

Tab. 9: Ökologische Daten zu den wichtigsten Arten terricoler Nematocera auf dem Acker A 3.3 (Erklärung s. Tab. 3)

	Ind. m <sup>2</sup> x a	Dominanz	s%	Länge (mm)	Sexualindex	Jahresdynamik	Generationen	Fangzeiten
<i>Scatopsciara atomaria</i> (Winn.)	666,0	ed	6	2,5	69 ± 1	?,>	unbest.	g
<i>Lycoriella castanescens</i> (Winn.)	125,0	d	44	2,1	89 ± 3	?,>	unbest.	g
<i>Bradysia vagans</i> Frey	54,5	sd	54	2,7	variabel	?(>)	2	M4-E5, M8-M9
<i>Scatopsciara vitripennis</i> (Meigen)	29,5	sd	35	3	65 ± 3	?,>	1	M4-M5 (nur 1989)
<i>Dilophus febrilis</i> (L.)	17,2	r	>150	7,5	mehr ♂♂	?,>	2	M4-A5, A8-M8
<i>Bradysia rufescens</i> (Zetterstedt)	2,5	sp	87	2,3	50	?,<	2	M4-A5, M7-E7
Summe:	900,0		4		69 ± 1	?,>		

Die Verteilung der Larven ist ausgeglichen, wie die Dynamik der schlüpfenden Imagines zeigt. Unter ihnen dominieren die weiblichen Individuen, was vor allem auf das Vorhandensein fakultativ parthenogenetischer Arten zurückzuführen ist. Eine klare jahreszeitliche Gliederung der Schlüpfphänologie ist nicht zu erkennen.

Sehr deutlich wirkt sich die Kombination der Faktoren Mistausbringung und Pflügen im Frühjahr auf die Entwicklung der Nematocera auf dem Acker aus (Abb. 7). 1989, als der Mist nur teilweise untergepflügt worden war, entwickelte sich aus der Naturdüngung eine

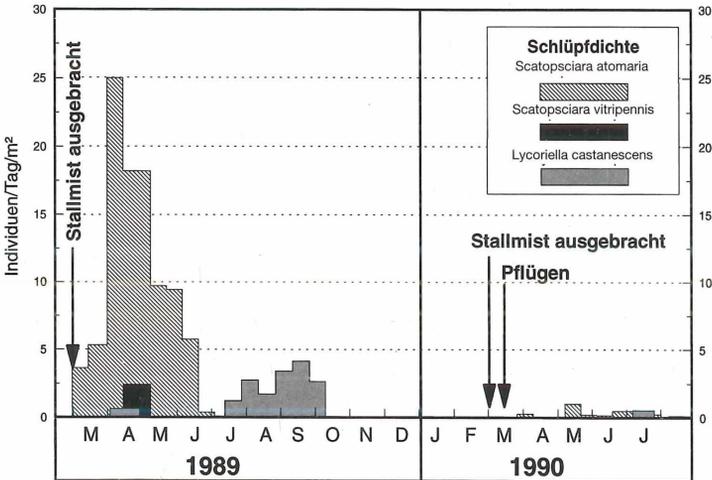


Abb. 7: Einfluß der Bewirtschaftung auf die Populationsdynamik dreier Sciaridenarten auf dem Acker.

sehr individuenreiche Gemeinschaft scatophiler Arten, die mit dem Mist eingeschleppt wurden. Teilweise verschwanden sie wieder wegen ungünstiger Lebensbedingungen, nachdem sie eine Generation an Imagines hervorgebracht hatten (*Scatopsciara vitripennis*) oder aber sie durchliefen eine Massenentwicklung in der verbliebenen organischen Auflage, wie *Scatopsciara atomaria*. Die dritte häufige Art, *Lycoriella castanescens*, hat das Substrat vermutlich erst sekundär von außen besiedelt, was ihre relativ späte Entwicklung andeutet.

Im Jahre 1990 hatte das gründlichere Pflügen direkt nach der Mistausbringung zur Folge, daß sich keine nennenswerten Populationen an Sciaridae entwickeln konnten. Als Besiedler der obersten Bodenschichten können die Larven das tiefergelegene organische Material nicht nutzen.

### 4.3 Vergleich der Nematocerencoenosen

Im Vergleich der sechs Biotoptypen sind die Synusien des Buchenwaldes und des Erlenwaldes am artenreichsten (Abb. 8).

Die Agrarökosysteme dagegen zeigen eine andere Verteilung der Arten auf die einzelnen Taxa. Der relative Anteil der Mycetophilidae geht mit zunehmendem anthropogenen Einfluß zurück und dafür steigt der Prozentsatz der Sciaridae. Unter den verschiedenen Lebensformen innerhalb der Bibionomorpha bleiben daher zunehmend die Sciariden als unselektive Allesfresser übrig.

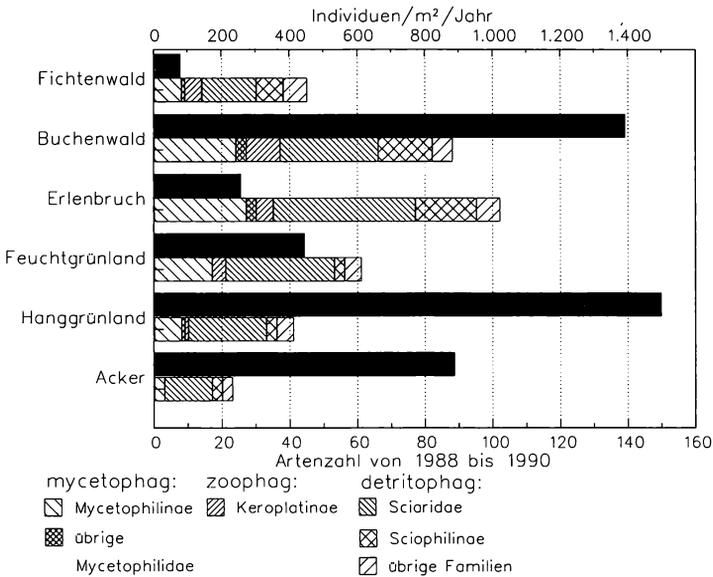


Abb. 8: Vergleich von Arten- und Individuenzahlen der bearbeiteten Nematocerenfamilien in den untersuchten Ökosystemen im Bereich der Bornhöveder Seenkette; die dunklen, oberen Balken geben die Artenanzahl wieder.

In allen Biotopen dominieren die Sciaridae, die, von Ausnahmen abgesehen (*Phronia* im Buchenwald, *Dilophus* auf dem Hang), über 90 %, in jedem Fall aber über 80 % der Gesamtindividuenzahl ausmachen. Auf der Agrarcatena schlüpfen die meisten Imagines im Feuchtgrünland.

Im agrarischen Bereich nimmt die Diversität und Evenness der Nematoceren-gemeinschaften vom feuchten Grünland bis hin zum Acker ab. Das Feuchtgrünland erreicht trotz der geringeren Artenzahl eine ähnlich hohe Diversität wie der Erlenwald (Tab.10).

Tab. 10: Diversität der Nematocera in den untersuchten Ökosystemen.

	Fichte	Buche	Erle	Feucht	Hang	Acker
Artenzahl	41	83	101	61	41	24
Diversitätsindex	2,1	1,8	3	2,6	1,8	0,9
Evenness	0,6	0,4	0,6	0,6	0,5	0,3

Wegen der starken Dominanz von *Bradysia confinis* liegt die Diversität des Buchenwaldes sogar niedriger als im Fichtenwald. Wenn allerdings die eudominante *Bradysia confinis* bei der Berechnung des Diversitätsindex nicht berücksichtigt wird, ergibt sich für den Buchenwald eine relativ hohe Diversität von  $H_S=2,3$  und eine Evenness von 0,5.

Die Cluster-Analyse, in die auch Daten von THIEDE (1977), HÖVEMEYER (1985), DORN (1987) und ALBERT et al. (1988) eingeflossen sind, verdeutlicht, daß die Buchen- und Fichtenwälder eine deutlich gegenüber anderen Ökosystemen abgrenzbare Nematoceren-coenose besitzen (Abb. 9). Die Fichtenwälder haben aber (zumindest in den untersuchten Biotopen) keine eigenständige Nematocerenfauna, sondern werden nur von einem Teil der Buchenwaldarten besiedelt. Sie ähneln dabei besonders stark den Sauerhumus-Buchenwäldern und weniger dem eutrophen Mischwald im Bechtaler Forst und dem Kalkbuchenwald bei Göttingen.

Von den übrigen Biotopen bilden nur die Flächen des Feuchtgrünlandes ein eigenes Cluster. Leider konnten die von den ökologischen Randbedingungen her vergleichbaren Biotope der Rheinaue nicht bei der Dominanzidentitäts-Analyse berücksichtigt werden, weil die Dominanzen in der Arbeit von FRITZ (1982) nicht in numerischer Form angegeben waren.

Der Vergleich der Artenidentitäten zeigt die Bedeutung der geographische Lage für die Nematocerenzönose (Abb. 10), was besonders durch die scharfe Trennung zwischen den Bornhöveder Biotopen und denen der Rheinaue deutlich wird.

Auch die Waldbiotope lassen eine regionale Eigenständigkeit bezüglich ihrer Nematocerenfauna erkennen. Nur der Buchenwald und der Fichtenwald in der Nähe Solingens weisen größere Übereinstimmungen auf. Die Untersuchung von ALBERT et al. (1988) ist aber nur bedingt mit den übrigen vergleichbar, weil die Artenliste nicht vollständig ist.

Tab. 11: Sexualindices, Verteilung und Flügelreduktion in den untersuchten Biotopen. Obere Zeile: Anteil an den berücksichtigten Arten. Untere Zeile: Dominanz

	Fichte	Buche	Erle	Feucht	Hang	Acker
berücksichtigte Arten	10	18	27	22	13	6
erhöhter Weibchen-Anteil	20 %	17 %	33 %	36 %	31 %	50 %
	17 %	20 %	20 %	16 %	21 %	92 %
geklumpte Verteilung	0 %?	56 %	67 %	60 %	23 %	17 %
	0 %?	31 %	25 %	37 %	1,40 %	2 %
Arten mit Flügelreduktion	3	4	4	2	1	0

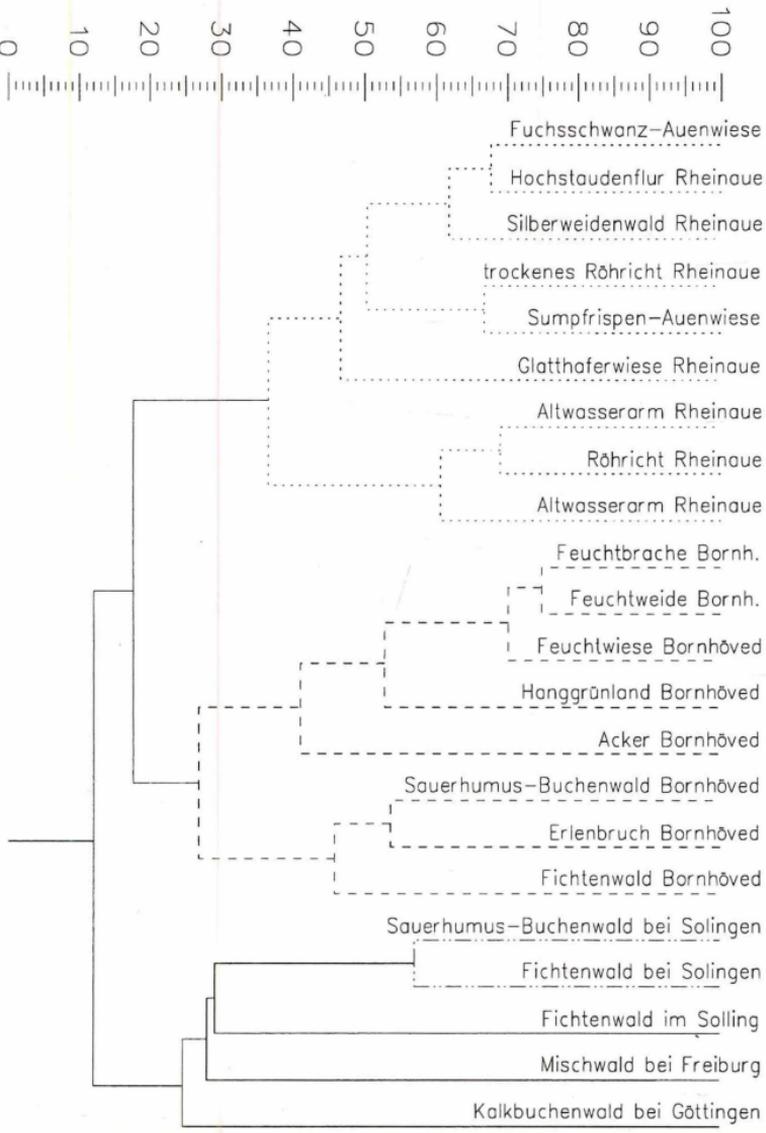
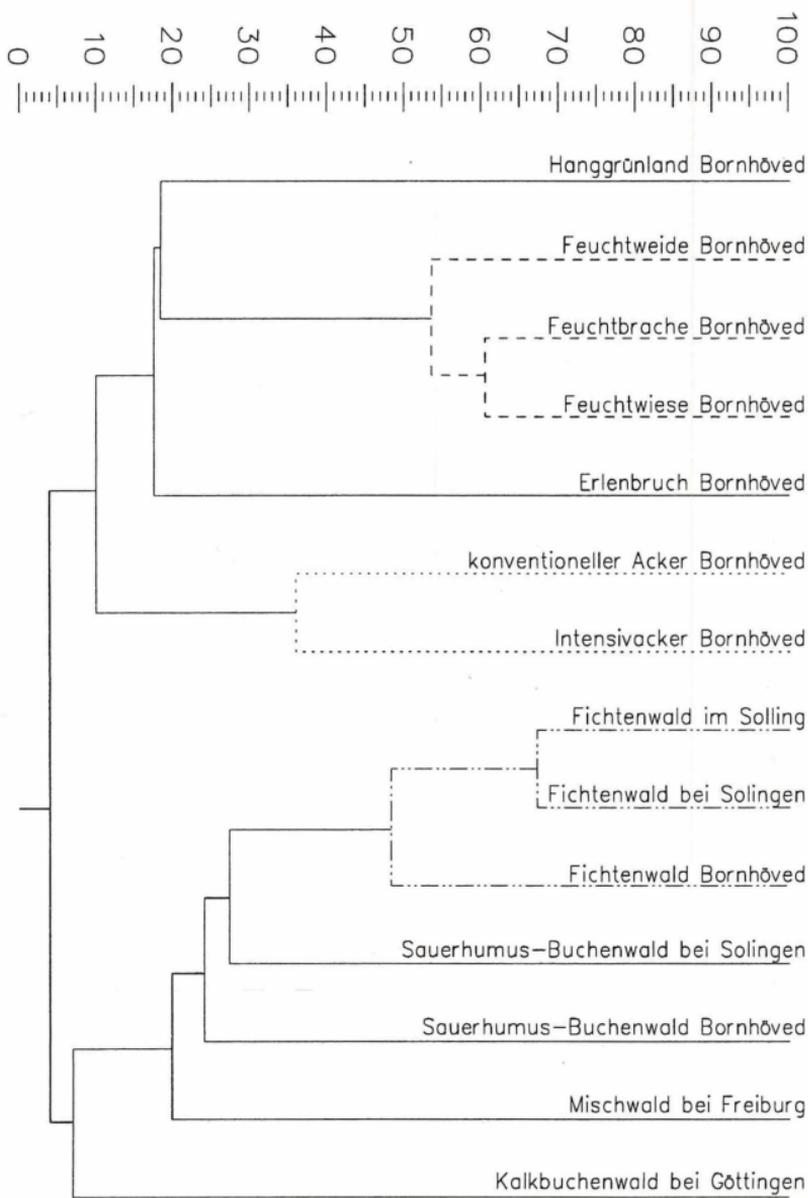


Abb. 10: Average-Cluster-Analyse (Artidentität nach Sørensen) der untersuchten Ökosysteme nebst einiger Literaturdaten (Erläuterungen im Text)

Abb. 9: Average-Cluster-Analyse (Dominanzidentität nach Renkonen) der untersuchten Ökosysteme nebst einiger Literaturdaten (Erläuterungen im Text).



Bis auf den Acker liegt in allen Biotopen der Dominanzanteil von weibchenbeherrschten Populationen zwischen 20 und 30 % (Tab. 11). Nur auf dem Acker dominieren die parthenogenetischen Formen.

Die flächenmäßige Verteilung der Arten ergibt für den Buchenwald, Erlenwald und Feuchtgrünland einen hohen Anteil an Arten mit geklumpfter Verteilung (jeweils mehr als 50 %), während der Fichtenwald, das Hanggrünland und der Acker sehr gleichmäßig von den Nematocera besiedelt werden.

#### 4.4. Biotopverbund

Abb. 11 stellt die wichtigsten Kombinationen von Biotopen dar, die von Artengruppen gemeinsam genutzt werden. Der Erlenwald besitzt nicht nur eine hohe Artenzahl und Diversität sondern nimmt auch eine zentrale Stellung in dem Ökosystemkomplex ein. Neben der hohen Zahl autochthoner Spezies ist vor allem die zweifache Affinität vieler Arten hervorzuheben. Einerseits bestehen Verbindungen zu den übrigen Waldökosystemen, besonders zum Buchenwald, und andererseits in Richtung des Feuchtgrünlandes und teilweise auch darüber hinaus bis in die trockeneren agrarischen Bereiche.

Das Feuchtgrünland ist ebenfalls durch die Präsenz sehr vieler autochthoner Arten gekennzeichnet. Die geringe Eigenständigkeit des Fichtenwaldes resultiert aus dem Vorherrschen allgemein verbreiteter Waldarten und Ubiquisten. Autochthone Arten sind gering vertreten.

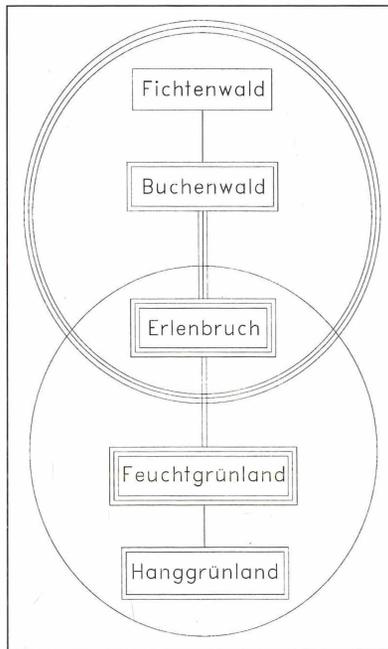


Abb. 11: Verbund von Ökosystemen durch Artengruppen mit gemeinsamer Verbreitung.  
 (-) 3 – 5 Arten; (=) 6 – 10 Arten; (≡) über 10 Arten

Folgende euryöke Arten wurden in allen Biotopen angetroffen: *Dilophus febrilis*, *Scatopsciara atomaria*, *Lycoriella castanescens*, *Bradysia fenestralis*, *Exechia fusca*, *Sciophila lutea* und *Hyperlasion wasmanni*. Von diesen erreichten aber nur *D. febrilis*, *S. atomaria* und *L. castanescens* nennenswerte Abundanzen.

## 4.5. Populationsdynamik der Larven

### 4.5.1. Buchenwald

Über den ganzen Untersuchungszeitraum hinweg wurden 22.743 Dipterenlarven nachgewiesen. Der Schwerpunkt larvaler Aktivität liegt im Winterhalbjahr. Etwa zur Zeit des herbstlichen Laubfalls gegen Ende Oktober nimmt die Abundanz der Dipterenlarven in der Laubstreu stark zu (Abb. 12). Die hohe Mortalität der Junglarven führt dann zu einem stetigen Rückgang der Besiedlungsdichte, bis schließlich im März und April das Puppenstadium erreicht wird. Während des Sommers blieb die larvale Siedlungsdichte niedrig.

Es dominieren die Sciaridae, die zusammen über 50 % aller nachgewiesenen Dipterenlarven stellen (Abb. 12). Allerdings wurde *Cratyna perplexa* wegen ihrer extrem geklumpten Verteilung nicht berücksichtigt, so daß insgesamt von einem noch höheren Anteil der Sciaridae auszugehen ist. Unterschiede gab es in der Besiedlung von Auflage und A<sub>h</sub>-Horizont. Während die Sciaridae im wesentlichen auf die oberen Streuschichten beschränkt sind, gehen die Chironomidae und vor allem die Empididae auch tiefer in den Boden. Überdauerungsstadien wie Puppen oder inkrustierte Larven bevorzugen ebenfalls die tieferen Schichten.

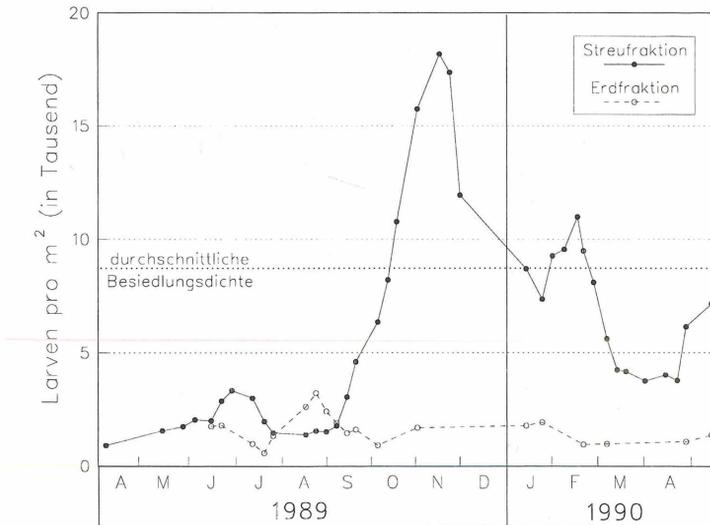


Abb. 12: Phänologie der terricolen Dipterenlarven im Buchenwald.

Die häufigsten Arten im Buchenwald sind *Bradysia confinis*, *Lyciella platycephala* und *Apiloscatopse scutellata*.

Von *Bradysia confinis* wurden im Bornhöveder Buchenwald die ersten Junglarven Anfang September nachgewiesen. Die Junglarven schlüpfen retardiert, wodurch im November neben L3-Larven immer noch einige L1- und L2-Stadien zu finden waren. Diese Strategie dürfte innerhalb der Population ein Kompromiß sein zwischen dem Risiko durch einen zu frühen Schlupf noch der sommerlichen Trockenheit ausgesetzt zu sein und der Gefahr bei einem späteren Schlupf Konkurrenz Nachteile gegenüber den schon herangewachsenen Larven zu erleiden.

Die Altlarven wandern ab Februar in die L-Schicht ein (DELEPORTE 1981, 1986), wo sie die im Herbst frisch gefallenen Blätter skelettieren. Das frische Buchenlaub ist erst nach 12wöchiger Verweildauer auf dem Boden nutzbar (DELEPORTE 1988), nachdem die polyphenolischen Inhaltsstoffe ausgewaschen sind.

Die Larven treten in kleineren Kolonien von 10 bis über 200 Individuen auf, die mehr oder minder gleichmäßig über den gesamten Waldboden verteilt sind. Eigene Beobachtungen zeigten, daß Stellen, mit einer dicken Streuschicht, deren Blätter von der Nässe verklebt sind, bevorzugt werden. Mitte März beginnt die Verpuppung. Dazu fertigen die Larven einer Kolonie gemeinschaftliche Puppenwiegen aus Kot an.

Weil die Entwicklung der Larven so ungleichmäßig verläuft und sie teilweise sehr geklumpt auftreten, bereitet die Erstellung von Regressionskurven für Abundanz- und Biomassedynamik der frühen Stadien erhebliche Schwierigkeiten. Es wurde daher von einer maximalen Startdichte von ca. 50.000 Eiern/m<sup>2</sup> ausgegangen. Diese errechnet sich grob aus der Schlüpf dichte der Weibchen im Mai 1989 (205 Ind./m<sup>2</sup>) und der mittleren Eizahl pro Weibchen (287). Das Eivolumen wurde unter Annahme der Form eines Ellipsoids (Radien 0,157 und 0,093 mm) zu 0,0057 mm<sup>3</sup> berechnet (DELEPORTE 1986).

In die Regressionen von Volumen- und Abundanzentwicklung (Abb. 13) gingen erst die Werte ab dem 14. November 1989 ein. Es zeigt sich, daß dadurch die Kurve für die Besiedlungsdichte über und jene für das Biovolumen unter den zwischen September und November ermittelten Zahlen liegt. Tendenziell steht dieses Ergebnis mit der Tatsache in Einklang, daß die kleinen Larvenstadien in den Proben unterrepräsentiert sind und dadurch auch ihre durchschnittliche Größe überschätzt wird.

Ab Mitte Januar 1990 wurde eine lineare anstelle einer exponentiellen Abnahme der Populationsdichte angenommen, weil die Mortalität der L4-Larven geringer als die der früheren Stadien ist. Offenbar ist diese Annahme realistisch, da die prognostizierte Schlüpf dichte (1000 Ind./m<sup>2</sup>) etwa der durch die Photoelektoren ermittelten von  $777 \pm 338$  Ind./m<sup>2</sup> entspricht. Zusätzlich ist noch der Parasitierungsgrad durch *Stenomacrus laricis* HAL. von 15,6 % zu berücksichtigen, so daß insgesamt mindestens 893 Ind./m<sup>2</sup> das Puppenstadium erreicht haben mußten.

*Apiloscatopse scutellata* war von den drei im Buchenwald vertretenen Scatopsiden die weitaus häufigste. *Apiloscatopse picea* und *Apiloscatopse flavicollis* traten nur ganz vereinzelt auf, so daß alle Larven mit einiger Sicherheit zu *A. scutellata* gerechnet werden konnten.

Die Imagines schlüpfen in der ersten Oktoberhälfte und die ersten Larven erscheinen kurz darauf. Eine Eiruhe kommt bei dieser Art offensichtlich nicht vor. Der Entwicklungszyklus von *Apiloscatopse* ist so abgestimmt, daß die Eiablage zu einem für die Larven günstigen Zeitpunkt erfolgt. So befinden sich alle Larven einer Generation stets im gleichen Entwicklungszustand. Abbildung 14 beschreibt das Wachstum des Durchschnittsindividuum, sowie die Abundanzdynamik der Population. Dabei wird deutlich, daß sich die Entwicklung beider Parameter sehr gut durch die angenommenen Funktionen modellieren läßt, da die Zahl geschlüpfter Imagines mit dem Modell übereinstimmt.

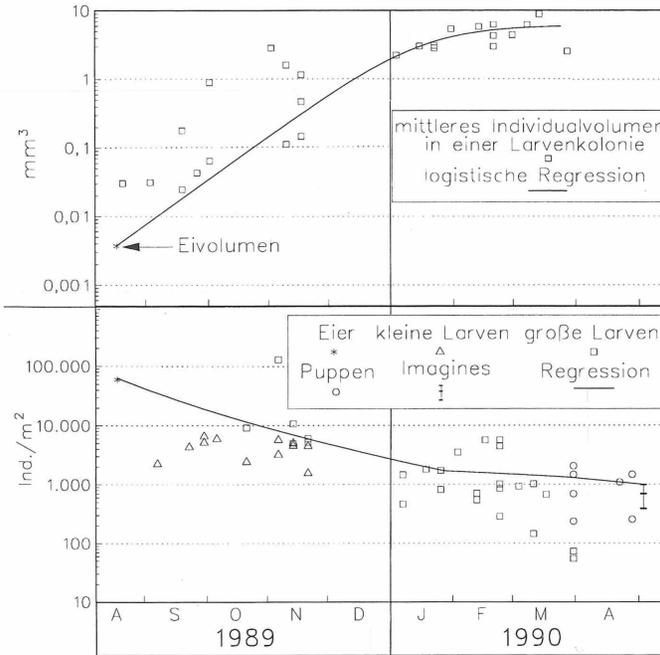


Abb. 13: Populationsentwicklung von *Bradysia confinis* (Biovolumen und Abundanz der Larven).

Regressionsgleichungen 
$$\text{Biomasse} = \frac{6,00}{1 + e^{15,8 - 0,514 x}}$$

Abundanz: Maximum  $(e^{58,03 - 27,75 \cdot x} \cdot 0,105 \cdot 3681 - 6,46 x)$

$x$  = Anzahl Tage seit dem 26. 3. 1989

Das Wachstum der Larven ist ungefähr im März abgeschlossen. Danach sklerotisiert die Cuticula und die sommerliche Diapause setzt ein. Es ist auch ein Abwandern der Larven in den Boden zu verzeichnen. Die Verpuppung findet erst kurz vor dem Schlupf der Imagines statt, wie Einzelfunde in den Proben vom 5. September beweisen.

Bemerkenswert ist der hohe Anteil von Überliegern in der Larvenpopulation. Zu allen Jahreszeiten sind vereinzelt inkrustierte Larven zu finden, die auch im Sommer viel stärker abgeflacht sind als die in der regulären Diapause befindlichen Larven und dadurch leicht erkannt werden können.

Mit *Lyciella platycephala* (Lauxaniidae) dominiert auch unter den Lauxaniidae nur eine einzige Art. Die Befunde für die Familie decken sich weitgehend mit denen von HÖVEMEYER (1985). Er fand die ersten Junglarven Mitte August, in Bornhöved erschienen sie am 5. September. Die Verteilung der Larven ist (bis auf die frühesten Stadien) weitaus gleichmäßiger als die der Mückenlarven (Abb. 15). Die ersten Puparien treten zu Beginn des nächsten Jahres auf, und die Imagines schlüpften im Mai. Die Zahl der nachgewiesenen Imagines ist höher als nach der Kalkulation aus der Larven- und Pupariendichte zu erwarten gewesen wäre. Entweder ist die Mortalität unter den Puparien geringer als unter den Larven oder die Larvendichte wurde unterschätzt.

Interessant ist, daß die Fliegen bis in den August überlebten. Sie waren während des Sommers überall in der Vegetation zu käschern. Im Gegensatz zu den kurzlebigen Nematocera überdauert diese Art die trockene Jahreszeit als Imago.

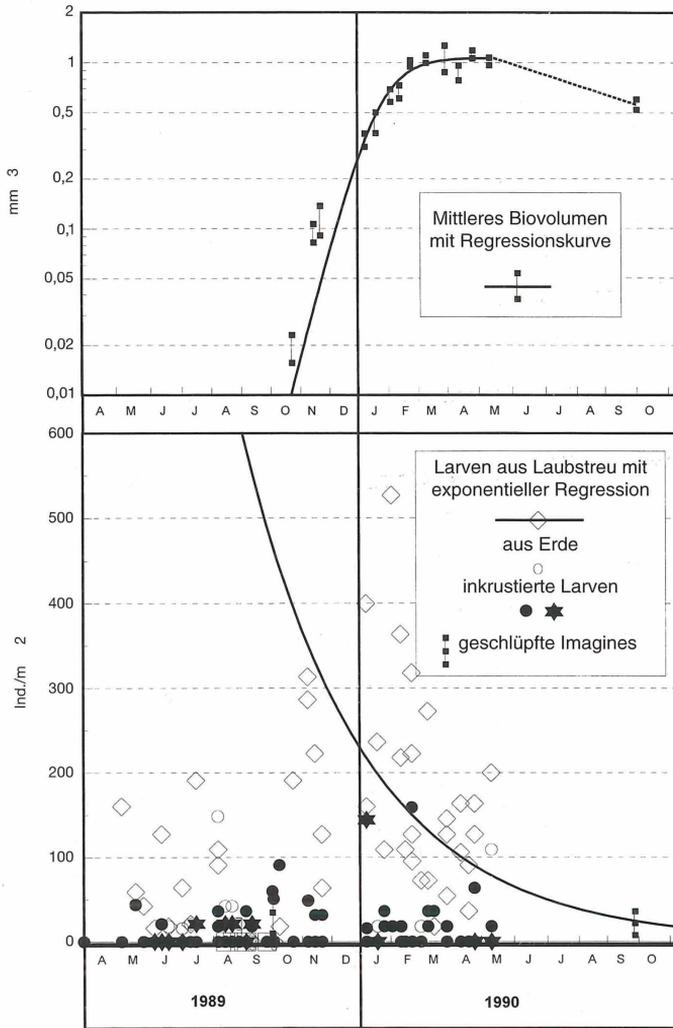


Abb. 14: Entwicklung von Biomasse und Besiedlungsdichte der Population von *Apiloscatopse scutellata*  
 Regressionsgleichungen: Biomasse =  $1,07 / (1 + e^{-15,53 - 0,0514 \cdot x})$   $x =$  Tage seit dem 26. 3. 1989  
 Abundanz =  $e^{9,54 - 0,140 \cdot x^{0,6}}$

## 4.6. Stoff- und Energieumsatz

### 4.6.1. Produktion im Buchenwald

Weil unter den terricolen Nematocera nur die Larven assimilierende Stadien sind und bei den saprophagen Brachycera die Imagines als Stratenwechsler häufig ganz andere Nahrungsquellen nutzen, ist die Produktion der Larven die entscheidende Größe für den Detritusabbau.

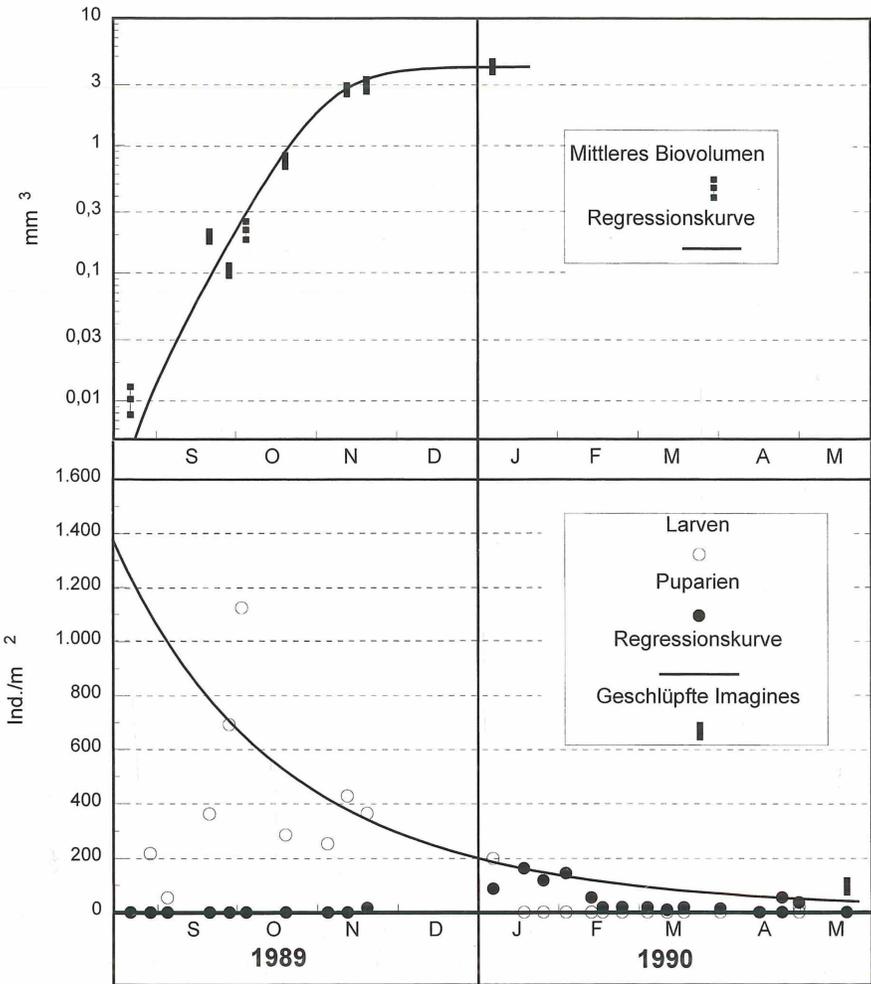


Abb. 15: Entwicklung von Biomasse und Besiedlungsdichte der Population von *Lyciella platycephala* (Lauxaniidae).

Regressionsgleichungen: Biomasse =  $4,16 / (1 + e^{20,81 - 0,0916 x})$   
 Abundanz =  $e^{11,01 - 0,23 \times 0,585 x}$

x = Tage seit dem 26. 3. 1989

Nach PETRUSEWICZ & MACFAYDEN (1970) setzt sich die Produktion des Durchschnitts-individuums aus dem Biomassezuwachs (dB) und Substanzverlusten (E) in Form von abgegebenen Sekreten, Gespinsten, Exuvien etc. zusammen. Die Substanzverluste konnten mit den angewandten Methoden nicht ermittelt werden. Als Biomassezuwachs (dB) wird hier die Volumenzunahme betrachtet.

Zur Berechnung der Produktion wurden solche Populationen herangezogen, die in Kohorten auftraten. Dies war für einige der Populationen im Buchenwald erfüllt.

Es wurde die Berechnung der Produktion mit Hilfe von Regressionsgleichungen durchgeführt, um die durch die Probennahme aufgetretenen Fehler bei der Erfassung der frühen Larvenstadien auszugleichen.

Abb. 16 stellt den Verlauf der Produktion für *Bradysia confinis*, *Apiloscatopse scutellata* und *Lyciella platycephala* dar.

Während *Lyciella* ihre Entwicklung innerhalb einer sehr kurzen Zeitspanne während des Herbstes durchläuft werden hohe Zuwachsraten bei den detritophagen Arten länger erreicht und sind in den Winter verschoben.

Bemerkenswert ist, daß bei *Bradysia confinis* mehr als die Hälfte der Produktion vor dem Jahreswechsel stattfindet, während zwei Drittel des individuellen Wachstums im vierten Larvenstadium erst ab Januar erfolgt.

Die Volumina der Larven wurden in Beziehung zu den mittleren Larvengewichten gebracht, um die Produktionsbiomassen zu bestimmen (Abb. 17). Hierzu wurden zu diesem Zweck jeweils zwischen 30 und 111 Larven aus einer Kolonie einzeln gewogen. Für die Umrechnung des Volumens in Gewicht wurde eine Dichte von 1 mg/mm<sup>3</sup> für Dipterenlarven angenommen.

Daher kann trotz differenter Durchschnittsgewichte der Larven verschiedener Kolonien das berechnete Volumen der Larven in mm<sup>3</sup> dem Gewicht in mg gleichgesetzt werden.

Die Relation von Lebend- zu Trockengewicht ist für größere Larven direkt bestimmbar (Tab. 12). Für kleinere Larven und Eier müssen dagegen Schätzwerte gefunden werden. Eine lineare Funktion, wie sie DELEPORTE (1986) für *Bradysia confinis* entwickelte, beschreibt zwar die Verhältnisse bei den Altlarven sehr gut, ist aber für Interpolationen auf die Junglarven unbrauchbar.

Tab. 12: Lebend- und Trockengewicht von Sciaridenlarven für je zwei unterschiedliche Kolonien

\*) Das Trockengewicht der Eier wurde folgendermaßen berechnet:

$$\text{Eigewicht} = \text{Eizahl pro } \varnothing \times \text{Trockengewicht } \varnothing \times 0,5$$

Art	Anzahl	µ L	f TG	TG:LG
<i>Bradysia confinis</i>	50	6,16	1,6	0,259
<i>Bradysia confinis</i>	30	3,2	0,64	0,2
<i>Cratyna perplexa</i>	50	2,94	0,58	0,198
<i>Cratyna perplexa</i>	70	2,85	0,62	0,217
B. confinis (Ei)*)	–	0,00569	0,00124	0,218

Das Trockengewicht der Präimaginalstadien der Sciaridae macht immer zwischen 19 % und 26 % des Lebendgewichtes aus. Für die folgenden Berechnungen wird eine mittlere Relation von 21,8 % angenommen.

Außerdem wurde die Beziehung von Trockengewicht zu Energiegehalt bestimmt (Tab. 13). Es ergibt sich für die untersuchten Arten ein mittlerer Brennwert von 25,35 ±1,05 J/mg.

Tab. 13: Energiegehalt detritophager Nematocera

Datum	Art	Stadium	mg/Ind.	J/mg
10. 04. 90	<i>Cratyna perplexa</i>	Larve	0,423	25,0
15. 11. 89	<i>Brad. confinis</i>	Larve	0,433	26,5
01. 05. 90	<i>Brad. confinis</i>	Imago	0,433	24,9
02. 03. 90	<i>Plast. soc.</i>	Larve	0,582	25,3
14. 02. 90	<i>Brad. conf.</i>	Larve	0,620	26,1
05. 01. 90	<i>Brad. conf.</i>	Larve	0,637	24,7
26. 04. 90	<i>Plast. soc.</i>	Puppe	0,740	27,2
08. 05. 90	<i>Brad. conf.</i>	Larve	1,600	23,1

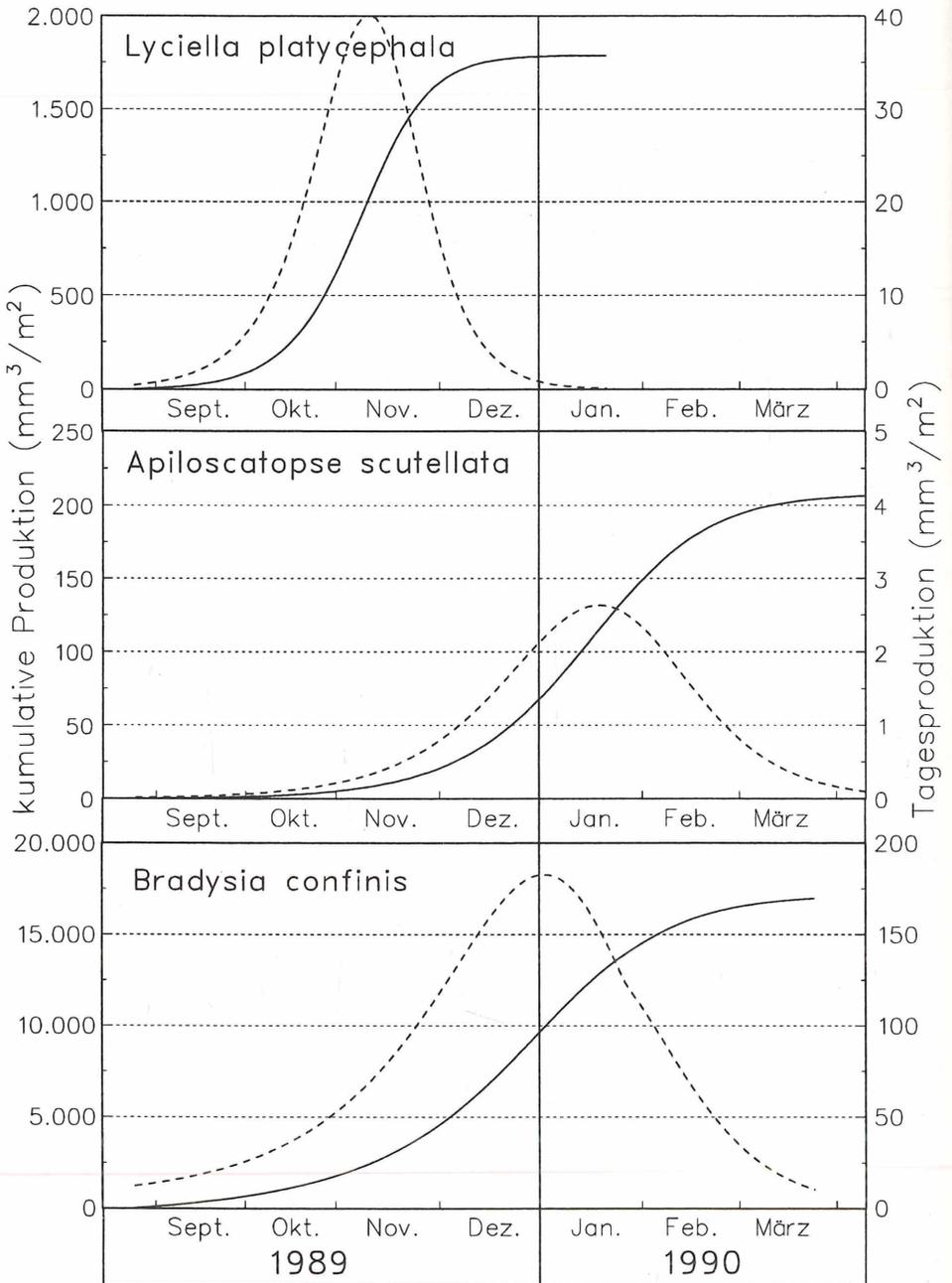


Abb. 16: Produktion an Biovolumen von ausgewählten Dipterenpopulationen des Buchenwaldes. Gestrichelte Linie: Tagesproduktion; durchgezogene Linie: Produktion.

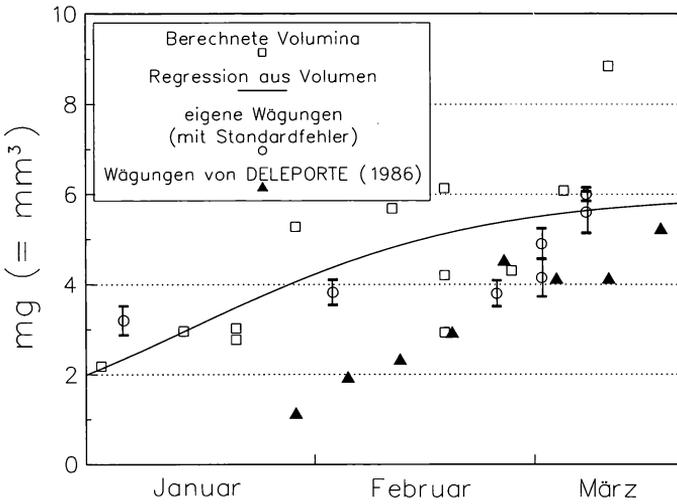


Abb. 17: mittleres Lebendgewicht von *Bradysia confinis* (Erläuterungen im Text)

Der Umrechnungsfaktor von Biovolumen in Energiegehalt berechnet sich unter den angenommenen Voraussetzungen zu

$$1 \text{ mg/mm}^3 \cdot 0,218 \cdot 25,35 \text{ J/mg} = 5,53 \text{ J/mm}^3$$

Die Produktion an Imagines ist bei pterygoten Insekten durch die Emergenz zu ermitteln (FUNKE 1971). Die Biomassen der einzelnen Arten werden durch Regressionsgleichungen abgeschätzt (ALTMÜLLER 1979). Eine exponentielle Regression, wie sie ALTMÜLLER (1979) für Dipterenimagines angibt, erscheint jedoch ungeeignet, weil exponentielle Funktionen nicht durch den Koordinatenursprung verlaufen und dadurch die Biomassen für sehr kleine Insekten überschätzt werden. Brauchbarer erweisen sich Potenzfunktionen der Form  $a \cdot x^b$ , wobei  $b$  zwischen 2 und 3 liegen sollte, wie es für eine Längen/Volumen-Relation bei konstanter Körperform zu erwarten ist (ROGERS et al. 1979).

Von einigen Mückenarten wurde, nach Geschlechtern differenziert, das mittlere Trockengewicht bestimmt (Tab. 14).

Tab. 14: Länge und Trockengewicht ausgewählter Nematocera

Artname	Weibchen		Männchen	
	mm	mg	mm	mg
<i>Bradysia trivittata</i>	2,1	0,083	1,6	0,023
<i>Bradysia confinis</i>	4,5	0,71	3,5	0,214
<i>Dilophus febrilis</i>	6,5	1,92	7	1,2
<i>Cratyna perplexa</i>	3,5	0,541		
<i>Lycoriella castanescens</i>	2,2	0,128		
<i>Epidapus atomarius</i>			1	0,012
<i>Bradysia rufescens</i>			2,5	0,051

Die Potenzfunktionen für beide Geschlechter liefern die Exponenten zwischen 2,41 und 2,62 (Abb. 18). Diese Regressionsgleichungen sollen, sofern nicht die Biomasse direkt bestimmt wurde, als Grundlage für die Berechnung der Biomasse der Imagines dienen. Die Produktion von Larven und Imagines wurde für den Zeitraum von Mai 1989 bis Mai 1990 bestimmt (Tab. 15).

Für die Arten, bei denen die Produktion der Larven nicht untersucht werden konnte, wurde sie gemäß den Werten von *Bradysia confinis* als das 10-fache der Produktion an Imagines abgeschätzt. THIEDE (1977) und ALTMÜLLER (1979) haben die gesamte Assimilation, also Produktion plus Respiration, als das 10-fache der Produktion an Imagines angenommen. Der Quotient PI/PL ist dann dementsprechend höher. Bei ALTMÜLLER (1979) lag er für Sciariden bei 0,56. Diese Zahl erscheint sehr hoch und ist möglicherweise auf Nachzucht von Sciariden unter den Photoelektoren zurückzuführen.

Etwas abweichend ist das Verhältnis von PI zu PL bei den übrigen Arten, deren Larvalentwicklung verfolgt wurde. Bei den beiden *Epidapus*-Arten macht sich deutlich die mangelhafte Erfassung der Imagines bemerkbar. Der niedrige Wert für *Apiloscatopse scutellata* ist möglicherweise in Zusammenhang mit der langen Larvendiapause und dem Anteil der Überlieger zu sehen. Ausgeschlossen ist auch eine mangelhafte Erfassung der kleinen und trägen Imagines nicht.

Deutlich im Vergleich zu anderen Taxa erhöht ist die Produktion an Imagines bei der Lauxaniide *Lyciella platycephala*. Die Ursache für dieses Mißverhältnis dürfte in der Tatsache begründet liegen, daß diese Art im Gegensatz zu den Nematocera auch als Imago noch Nahrung aufnimmt, und die Produktion daher mit Abschluß des Larvenstadiums nicht beendet ist. Das Gewicht der frisch geschlüpften Imagines betrug nämlich mit 0,32 mg nur 23 % des Trockengewichtes der im Sommer gekäscherten.

Tab. 15: Produktionsdaten terricoler Diptera im Buchenwald 1989/90.

PI = Produktion an Imagines; PL = Produktion an Larven; +) zuzüglich 15,9 % Parasitierung durch *Stenomacrus laricis*; \*) geschätzt

Art	Ind/m <sup>2</sup>	PI (mg/m <sup>2</sup> )	PL (mg/m <sup>2</sup> )	PI/PL
<i>Bradysia confinis</i>	777,0	359,0	3706,0	9,7
<i>Bradysia confinis</i> +) )	900,0	416,0	3706,0	11,2
<i>Apiloscatopse scutellata</i>	21,1	2,3	45,2	5,1
<i>Epidapus atomarius</i> + <i>gracilis</i>	51,2	3,5	109,3	3,2
<i>Lyciella platycephala</i>	96,2	134,0	390,0	34,4
<i>Phronia basalis</i>	460,0	120,5	1025,0	10,0*)
<i>Cratyna perplexa</i>	247,0	106,0	1060,0	10,0*)
<i>Ctenosciara hyalipennis</i>	67,0	11,1	111,0	10,0*)
<i>Ctenosciara lutea</i>	32,0	6,8	68,2	10,0*)
<i>Boletina groenlandica</i>	5,3	4,0	39,7	10,0*)
<i>Trichosia rejecta</i>	9,2	3,6	36,2	10,0*)
<i>Bradysia polonica</i>	14,55	2,8	27,7	10,0*)
<i>Tetragoneura sylvatica</i>	7,8	2,1	21,0	10,0*)
<i>Corynoptera blanda</i>	10,5	0,8	8,2	10,0*)
<i>Macrocera stigmoides</i>	1,2	0,6	5,5	10,0*)
Summe (ohne <i>Lyciella</i> )	1703,8	621,0	6263,0	

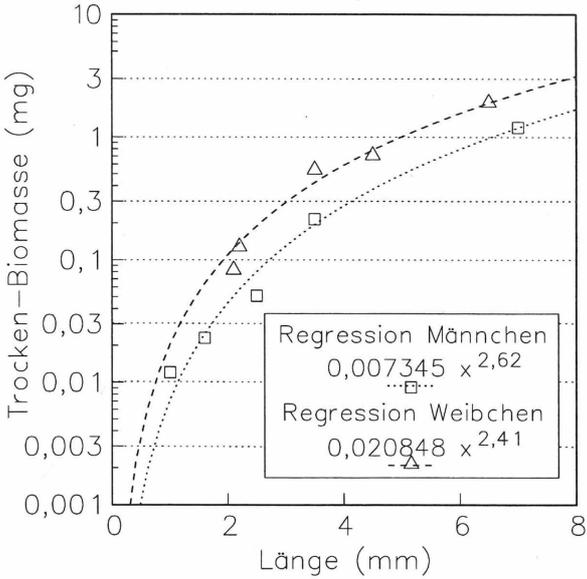


Abb. 18: Regressionskurven zur Berechnung der Trockenmasse von Nematoceren-Imagines.

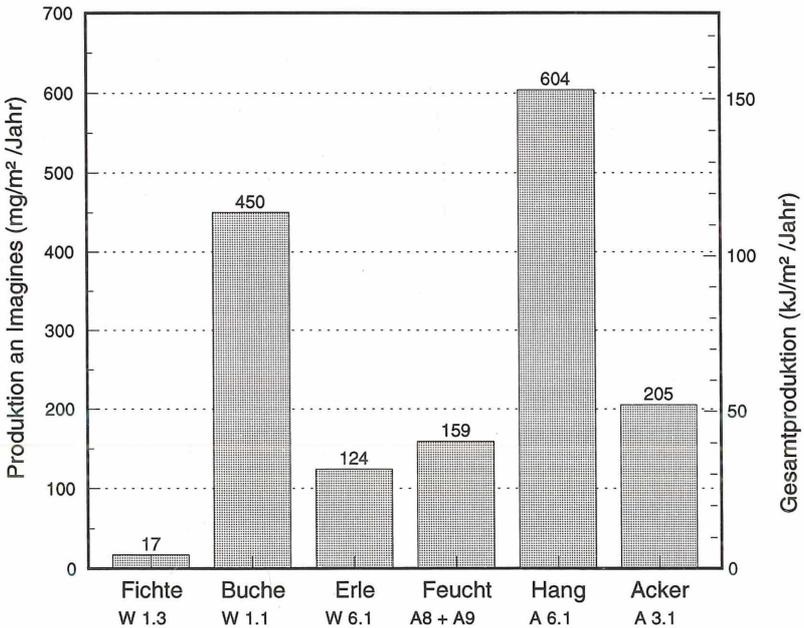


Abb. 19: Produktion an Imagines und geschätzte Gesamtproduktion an detritophagen Nematocera in den untersuchten Ökosystemen

### 4.6.2. Vergleich der Produktion in allen Biotopen

Für alle untersuchten Ökosysteme wurde die Produktion an Imagines berechnet. Bei den kalkulierten Produktionsdaten handelt es sich um Mittelwerte aus den 2<sup>1</sup>/<sub>4</sub> Untersuchungsjahren (Abb. 19, Abb. 21). Auf dem Intensivgrünland war trotz der niedrigen Besiedlungsdichte an detritophagen Dipterenlarven im Untersuchungsjahr 1989/90 die Produktion am höchsten von allen Ökosystemen. Den größten Anteil daran hat *Dilophus febrilis* mit mehr als 75 %. Die zahlreicheren, aber sehr viel kleineren Sciaridenarten machen nur 23 % aus.

Mit 30 g Biomasseproduktion/m<sup>2</sup> Jahr erreichen die Dipteren auf dem Hanggrünland Produktionswerte, die denen der auf der Weide grasenden Rinder nahekomen. (8 Kälber/ha; Tageszunahme: 0,5 kg je Kalb; Weidezeit 150 Tage/Jahr ≈ 60 g/m<sup>2</sup>Jahr)

### 4.6.3. Respiration

Zu zwei Terminen, am 14.2.90 und am 28.2.90 wurde die Respirationsleistung der beiden wichtigsten Sciaridenarten im Buchenwald (*Bradysia confinis* und *Cratyna perplexa*) ermittelt (Tab. 16). Das mittlere Lebendgewicht der zwischen 8 und 20 in einem Versuchsgefäß zusammengefaßten Larven betrug zwischen 2,95 und 7,82 mg. Eine Abhängigkeit der Respirationsrate vom Lebendgewicht oder von der Artzugehörigkeit der Larven war bei 10°C mit diesem Versuchsumfang nicht nachweisbar. Deutlich ist nur der höhere Q<sub>10</sub>-Wert von *Cratyna perplexa* (3,0) gegenüber dem von *Bradysia confinis* (2,0).

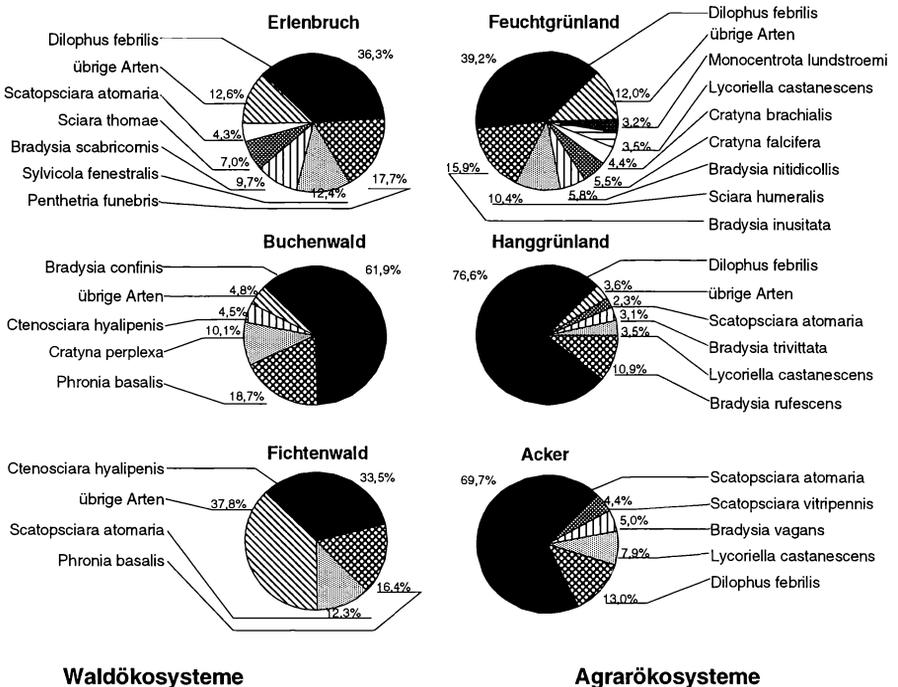


Abb. 20: Biomassedominanz der wichtigsten Nematocera in den untersuchten Ökosystemen berechnet aus der Produktion an Imagines

Tab. 16: Respirationsleistung von Sciaridenlarven des Buchenwaldes im Februar 1990 unter Laborbedingungen.

Art	Probenanzahl	durchschnittl. Lar- vengewicht (mg)	10°C	20°C mm <sup>3</sup> O <sub>2</sub> /mg x h	Q <sub>10</sub>
Cratyna perplexa	5	2,99	0,207		2,93
Cratyna perplexa	3	2,97		0,293	2,93
Bradysia confinis	10	5,01	0,176		2,02
Bradysia confinis	5	4,9		0,318	2,02

Bei 10°C betrug die Respirationsrate der Larven von *Bradysia confinis*  $0,185 \pm 0,77$  mm<sup>3</sup> O<sub>2</sub> /mg•h. Bei einer mittleren Bodentemperatur von 7°C während der gesamten Larvalentwicklung von September bis März kann die mittlere Respirationsrate der Population auf 0,150 mm<sup>3</sup> O<sub>2</sub> /mg•h geschätzt werden (80,1 % des Wertes bei 10°C unter Annahme eines Q<sub>10</sub> von 2), was einem täglichen Verbrauch von 3,6 µl O<sub>2</sub> entspricht.

Die mittlere Biomasse von *B. confinis* (Frischgewicht) belief sich zwischen dem 22.8.89 und dem 27.9.90 auf 3900 mg/m<sup>2</sup>. Der gesamte O<sub>2</sub>-Verbrauch berechnet sich demnach zu

$$214 \text{ Tage} \cdot 3900 \text{ mg/m}^2 \cdot 3,6 \mu\text{l O}_2/\text{Tag} \cdot \text{mg} = 3,01 \text{ O}_2/\text{m}^2$$

Unter Annahme eines oxikalen Koeffizienten von 20 KJ/l O<sub>2</sub> benötigt die Larvenpopulation also 60 KJ/m<sup>2</sup> für die Atmung. Die Produktion betrug zum Vergleich etwa 94 KJ/m<sup>2</sup>, so daß die Respiration etwa 39 % der gesamten Assimilation ausmacht.

## 5. Diskussion

Der Vergleich der vorliegenden Ergebnisse mit Erhebungen an Dipterenlarven in Wäldern ist wegen methodischer Unterschiede relativ schwierig. Beispielsweise erbrachten die Kalkulationen von MOLLON (1982) unter der Verwendung einer Berlese-Tullgren-, bzw. einer Kempson-Apparatur nur etwa 10 % der mit der Sieb-Flotations-Methode ermittelten Besiedlungsdichten. Auch die Dominanzstruktur ist bei automatischen Methoden aufgrund unterschiedlicher Aktivitäten der einzelnen Arten methoden spezifisch.

Vergleicht man die Struktur der Larvenpopulationen im Bornhöveder Buchenwald mit den Ergebnissen von HÖVEMEYER (1984, 1985) und ALTMÜLLER (1979), die als einzige die gleiche Methodik über ein Jahr angewandt haben, werden bereits einige speziellere Aussagen zur Rolle der detritophagen Diptera in Buchenwäldern möglich. Die mittlere Besiedlungsdichte an Dipterenlarven war mit 8720 Ind./m<sup>2</sup> in Bornhöved am höchsten. HÖVEMEYER ermittelte im Kalkbuchenwald 2700 Larven/m<sup>2</sup> und ALTMÜLLER 7200 Ind./m<sup>2</sup> in einem Sauerhumusbuchenwald, wobei aber in den Monaten Dezember bis März, in denen die larvale Abundanz in Bornhöved am höchsten war, keine Proben genommen wurden.

Die Assimilation der strücker ersetzenden Dipterenlarven im Bornhöveder Buchenwald war im Untersuchungszeitraum weit höher als im Solling. Dort assimilierten Sciaridae und Sciophilinae zusammen 128 KJ/m<sup>2</sup>, hier assimilierte allein *Bradysia confinis* im Winter 1989/90 94 KJ/m<sup>2</sup> und ist damit sicher eine der bedeutendsten Arten der Makrofauna im Buchenwald. Die produktionsbiologischen Parameter können für die betrachteten Populationen nur als grobe Näherungswerte betrachtet werden, insbesondere die Abschätzung

der Abundanzen von Larven und Imagines. Produktionsangaben von Freilandpopulationen sind nur mehr oder weniger genau abschätzbar. Dies trifft auch auf die hier gewählte Methode mit Hilfe von Regressionsgleichungen zu.

ALTMÜLLER (1979) führte Respirationmessungen unter wechselnden Lichtverhältnissen durch. Bei Dunkelheit war der Energieverbrauch niedriger. Obwohl die Messungen für diese Untersuchung nur bei Tageslicht stattfanden, war der O<sub>2</sub>-Verbrauch der Sciaridae bei 10°C mit 0,185: 0,424 ml/g•m<sup>2</sup> um mehr als 50 % geringer. Die Ursache hierfür mag darin liegen, daß die untersuchten Larven im Solling deutlich kleiner waren (maximal 0,3 mg/Ind. gegenüber 3-7 mg/Ind.) und damit der Anteil stoffwechselarmen Speichergewebes dementsprechend geringer. So kommt es auch, daß bei *Bradysia confinis* die Respiration nur 40 % der Assimilation ausmacht. Bei der Sciaridenpopulation im Solling waren es 80%.

Alle anderen Nematocera zusammen assimilieren noch einmal etwa die gleiche Menge, wie die Produktion an Imagines belegt. Die hohe Umsatzleistung der Nematocera in dem Bornhöveder Buchenwald ist vermutlich auf die milden Winter im Beobachtungszeitraum zurückzuführen. Das Klima ist wahrscheinlich ein bestimmender Faktor für die Umsatzleistung. Die dargestellten Ergebnisse können daher nicht auf Jahre mit einem durchschnittlichen Temperaturverlauf übertragen werden. Auch im Artenspektrum und in den dominierenden Größenklassen der Nematocera zeigen sich offensichtliche Unterschiede zu den Untersuchungen im kontinentalen Klima.

Offenbar ist auch der pH-Wert ein entscheidender Faktor für den Besatz an Dipterenlarven, insbesondere für die Sciaridae, die stets mehr als die Hälfte der gesamten Individuendichte ausmachen. Während in Kalkbuchenwäldern allgemein die Makrofauna die höchsten Anteile erreicht (SCHAEFER & SCHAUERMANN 1990), sind die detritophagen Diptera in sauren Wäldern am häufigsten vertreten.

Anderen wichtige Gruppen der Streuzersetzer wie Diplopoden, Gastropoden und Lumbriciden besitzen in diesen Wäldern aufgrund Kalkmangels nur geringe Abundanzen (ZACHARIAE 1965). Möglicherweise profitieren die detritophagen Diptera von der fehlenden Konkurrenz durch diese anderen saprophagen Gruppen der Makrofauna. Vermutlich ist das gregäre Auftreten der Sciaridenlarven und die damit verbundene gemeinsame Aufbereitung der qualitativ schlechteren Nahrung ein entscheidender Konkurrenzvorteil gegenüber solitären Arten. Hinzu kommt noch die mikroklimatisch ausgleichende Wirkung der einige Zentimeter dicken Laubstreu, die den trockenheitsempfindlichen Dipterenlarven zugänglich ist.

Trotz der hohen Individuendichte ist die Artenarmut der Dipteren im Vergleich zum Kalkbuchenwald eminent. Ein Beispiel dafür sind die Chironomidae, die im Bornhöveder Wald nur durch eine einzige Art vertreten waren. Aber auch die Familien Lauxaniidae und Fanniidae sind artenärmer. Arten aus Familien wie Limoniidae und Psychodidae, sowie viele Brachycerenfamilien des Kalkbuchenwaldes wurden als Larven überhaupt nicht nachgewiesen.

Etwa gleiche oder sogar höhere Artenzahlen fanden sich nur unter den Familien Sciaridae und Scatopsidae. Hierzu ist auch die Gattung *Phronia* zu rechnen, die im Göttinger Kalkbuchenwald nicht auftrat. Im Einklang damit steht auch die Zunahme dieser Gruppen nach einer Streuanreicherung im Experiment (HÖVEMEYER 1987) als Reaktion auf das zusätzliche Nahrungsangebot. Während dort aber die zusätzliche Nahrungsmenge durch die vorhandenen, euryöken Arten (*Epidapus*) genutzt wurde, dominieren im Bornhöveder Buchenwald die Spezialisten für mächtige Streuauflagen.

Im Bornhöveder Fichtenforst sind die insgesamt sehr niedrigen Abundanzen der Nematocera auffällig und wohl auf die Fichtenmonokultur zurückzuführen (schwer abbaubare Nadelstreu und niedriger pH-Wert). Auch die Artenzahl, besonders unter den dominierenden Sciaridae, ist mit nur 17 Arten sehr niedrig gegenüber vergleichbaren Fichten-

wäldern. DORN (1987) nennt für den Staatswald Burgholz 26 und THIEDE (1977) aus dem Solling 20 Arten, wobei er wegen nicht determinierter Individuen mit der doppelten Anzahl rechnet. Eine zehnjährige Untersuchung in einem Fichtenforst bei Ulm (HOLSTEIN & FUNKE 1993) erbrachte mindestens 26 Trauermückenarten. Es wurden sehr starke witterungsbedingte Schwankungen besonders bei *Ctenosciara hyalipennis* festgestellt.

Einen hohen Einfluß auf die Diversität der Dipteren hat die Strukturvielfalt der Wälder. FELDMANN (1992) stellte die weitaus meisten Arten in einem jungen Kiefern-Eichen-Wald mit unvollständiger Kronendeckung und reichhaltiger Strauch-, Kraut-, und Mooschicht fest. Demgegenüber waren ältere Wälder (Kiefer und Buche) mit geschlossener Kronenschicht deutlich artenärmer. Unter diesem Gesichtspunkt stellen Buchen- und Fichtenwald in Bornhöved nur suboptimale Lebensräume dar.

Der Erlenwald war das vielfältigste der betrachteten Ökosysteme. Auch die Trauermücken erreichen hier mit 43 Arten ihr Maximum. METZNER & MENZEL (1996) konnten in einem Auenwaldgebiet bei Leipzig in einem Jahr mit verschiedenen Fangmethoden 51 Arten nachweisen. Die geringe Übereinstimmung von nur 13 gemeinsamen Arten ist bemerkenswert und weist auf den jeweils hohen Anteil vermutlich noch fehlender Arten hin. Allerdings erbrachte eine einmalige Aufsammlung im Frühjahr 1996 in einem Bruchwald am Eiderufer bei Achterwehr eine vollständige Identität mit den typischen Arten im Bornhöveder Erlenwald, was eher auf eine regionale Differenzierung der Nematoceren-gesellschaften zu den Erlenwäldern bei Leipzig hindeutet.

Grünlandökosysteme sind sich in ihrer Nematocerenfauna unabhängig von Standortfaktoren und geographischer Lage sehr ähnlich. So ist eine nahezu vollständige Identität der dominanten Sciaridenarten bei FRITZ (1982), MENZEL & MOHRIG (1991) und den verschiedenen Grünländereien am Belauer See zu verzeichnen. Hierzu gehören vor allem Arten der Gattung *Bradysia* und *Scatopsciara*, die ihren Verbreitungsschwerpunkt in offenen Ökosystemen haben. Diese Gleichförmigkeit der Dipterengemeinschaft gilt in verstärktem Maße auch für Äcker, wie Stichproben von anderen Äckern in Schleswig-Holstein zeigen (Tab. 17).

Die in Tab. 17 aufgeführten Arten bilden die typische Acker-Sciaridengesellschaft. Zum überwiegenden Teil sind darunter euryöke r-Strategen. Es scheinen aber auch einige Spezialisten darunter zu sein, wie z.B. *Corynoptera anae* und *Bradysia angustocularis*, die bislang nur in anthropogen geprägten Systemen nachgewiesen wurden. Vermutlich haben sie jedoch auch natürliche Herkunftsräume wie z.B. *Bradysia heydemanni* (LDF.). HEYDEMANN (in LENGERSDORF 1955) erwähnt sie von Ackerflächen in der Umgebung Kiels als eudominante Art. Im Zuge der Intensivierung der Landwirtschaft scheint sie dort vollkommen verschwunden zu sein und findet sich heute nur noch auf Heideflächen (HELLER in Vorbe.). FROESE (1992) konnte darüberhinaus noch *Lycoriella subbruckii* (MOH. & HÖV.) und *Lycoriella secundaria* (MOH. & MEN.) als dominante Arten auf Ackerflächen in Süddeutschland nachweisen.

Die Detritophagen besitzen eine zentrale Bedeutung im Nahrungsnetz, weil sie direkt in wichtigen Prozessen im Boden involviert sind. Sie bilden daher eine wertvolle Ergänzung zu den bisher in erster Linie zur Biotopbewertung herangezogenen Produzenten (Pflanzen) und ihren Konsumenten erster Ordnung (Wanzen, Zikaden, Heuschrecken), sowie den zoophagen Carabidae und Araneae. Wie auch andere Arbeiten (FELDMANN 1992, HOLSTEIN & FUNKE 1993) nachwies, zeigt sich, daß besonders die Sciaridae wegen ihrer Häufigkeit und ihres Artenreichtums besonders geeignet für vergleichend ökologische Studien sind.

Sie sind mit verschiedenen Methoden (Kescherrfang, Gelbschalen, Malaisefallen, Photoelektoren) relativ einfach zu erbeuten. Sie reagieren sensibel auf äußere Veränderungen. DORN (1987) konnte deutliche Effekte von Insektiziden auf Sciaridenpopulationen nachweisen. Ihre kurze Generationsdauer und das daraus resultierende hohe Vermehrungs-

Tab. 17: Sciariden auf Äckern. A1, A3, A6 = Untersuchungsflächen am Belauer See; 1 = Heidmühlen (1989) sandiger Boden a) Sommergerste, b) Mais; 2 = Hasenmoor (1989) Sandboden; 3 = Dannau (1989) Lehmboden a) Winterroggen, b) Kartoffeln; 4 = Siggen (1989) Lehmboden Winterweizen; 5: Hohenschulen (1987) Lehmboden a) Zuckerrüben, b) Winterweizen; 6 = Blockshagen (1987) Sandboden Futterrüben; 7 = Braunschweig (1988-90) sandige Braunerde Sommerweizen, Mais, Kartoffeln (WEBER 1992); 8 =Neckarsulm (1988-90) schluffiger Lehm Weizen, Zuckerrüben, Ackerbohnen (FROESE 1992)

Arten	A1	A3	A6	1a	1b	2	3a	3b	4	5a	5b	6	7	8
<i>Cratyna vagabunda</i>							+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cratyna wasmanni</i>		+	+										+	
<i>Corynoptera anae</i>	+			+	+	+								
<i>Corynoptera perpusilla</i>								+	+		+	+	+	+
<i>Corynoptera tetrachaeta</i>		+	+											+
<i>Lycoriella castanescens</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+
<i>Bradysia angustocularis</i>												+	+	
<i>Bradysia nitidicollis</i>		+	+			+		+						+
<i>Bradysia rufescens</i>		+	+	+				+					+	
<i>Bradysia scabricornis</i>		+	+		+	+								
<i>Bradysia strenua</i>			+										+	+
<i>Bradysia trivittata</i>		+	+			+	+							
<i>Bradysia urticae</i>		+						+	+		+		+	+
<i>Bradysia vagans</i>	+	+	+				+	+	+		+		+	
<i>Scatopsiara atomaria</i>	+	+	+											+
<i>Scatopsiara multispina</i>		+	+				+							
<i>Scatopsiara vitripennis</i>		+	+					+						+

potential ermöglicht ihnen kurzfristige positive Reaktionen auf günstige Umweltbedingungen. Die hohe Individuenzahl in allen terrestrischen Ökosystemen ermöglicht eine statistische Absicherung der Aussagen. Der entscheidende Nachteil ist bislang nur der unzureichende Kenntnisstand in Bezug auf Ökologie und Verbreitung der Sciariden.

## 6. Zusammenfassung

Im Rahmen des Forschungsprojektes „Ökosystemforschung Bornhöveder Seenkette“ wurden detritophage Diptera in drei Wald- und drei Agrarökosystemen untersucht. Dabei lag der taxonomische Schwerpunkt auf den Nematocerenfamilien Sciaridae, Mycetophilidae, Bibionidae und Scatopsidae.

Der flächenbezogene Nachweis der Imagines gelang mit Boden- und Laborphotoelektronen. Die Larven wurden mit der Sieb-Flotations-Methode aus dem Boden ausgelesen.

Insgesamt kamen aus Eklektorproben vom 1.6.88 bis zum 15.8.90 58324 Individuen aus 182 Arten zur Auswertung, unter denen sich vier für die Wissenschaft neue Sciariden-Arten befanden. Viele Arten waren nur durch Einzelfunde vertreten.

Der Buchenwald vom Sauerhumus-Typ zeichnet sich durch eine geringe Zahl von Arten mit hohen Abundanz aus, deren Larvalentwicklung in den Wintermonaten liegt. Die bedeutendste Art ist *Bradysia confinis* (WINN.) (Sciaridae). Es wird die Hypothese eines witterungsgesteuerten Antagonismus zwischen sommer- und winteraktiven Arten aufgestellt.

Die Nematocerencoenose des Erlenswaldes ist reich an Arten (104), aber in ihrer Struktur sehr heterogen. Zum einen ist die räumliche Verteilung vieler Arten äußerst inäqual, und es sind große jährliche Schwankungen in der Dominanzstruktur zu beobachten. Der Anteil parthenogenetischer Arten ist hoch.

Im Fichtenwald sind die Bedingungen für Nematoceren ungünstig. Es herrscht eine große Individuenarmut. Autochthone Arten fehlen fast vollständig.

Das Feuchtgrünland zeichnet sich durch eine artenreiche und diverse Nematoceren-gemeinschaft aus. Deutlich sind zwei oder drei Generationen in der Schlüpfphänologie der meisten Arten erkennbar. Reaktionen auf unterschiedliche Bewirtschaftungsformen sind nachweisbar.

Auf dem Intensivgrünland wird die Abhängigkeit der Nematoceren-gemeinschaft von der Bodenfeuchte am deutlichsten. Durch Trockenheit werden parthenogenetische Formen gefördert. Bei günstigen Feuchtebedingungen kommt es schnell zu Massenvermehrungen.

Die Nematoceren-gemeinschaft des Ackers ist artenarm und wenig divers. Eine Reihe von Arten ist vermutlich agrophil.

Der Vergleich mit anderen Untersuchungen zeigt, daß die Artenzusammensetzung neben den ökologischen Bedingungen auch sehr von regionalen Aspekten bestimmt wird.

Es wird versucht, aufgrund der Parameter „räumliche Verteilung der Arten“ und „Anteil parthenogenetischer Arten“ eine Klassifikation der untersuchten Ökosysteme zu finden.

Die Larven-erhebungen ergaben für den Buchenwald im Mittel 7800 Ind./m<sup>2</sup>, auf dem Intensivgrünland 1900 Ind./m<sup>2</sup>. Auf beiden Flächen lag das Maximum im Oktober.

Aus der Abundanz- und Biomassedynamik dreier Larvenpopulationen im Buchenwald wurde jeweils die Produktion der Larven berechnet. Sie beträgt bei *Bradysia confinis* 1989/90 ca. 350 mg Trockenmasse pro Jahr und m<sup>2</sup> und die Produktion an Imagines etwa 10 % dieser Menge. Ausgehend von der Produktion an Imagines weist das Hanggrünland (mit großen jährlichen Schwankungen) die höchste Nematocerenproduktion auf (604 mg/m<sup>2</sup>). Im Buchenwald sind es im Jahresdurchschnitt 450 mg/m<sup>2</sup>, im Fichtenwald dagegen nur ganze 17 mg/m<sup>2</sup>. Die Respiration von *Bradysia confinis* beträgt 40 % der Assimilation.

Terricole Nematocera, besonders die Sciaridae, sind wegen ihrer geringen Mobilität als Larven, der hohen Artenzahl und wegen ihrer deutlichen Reaktion auf äußere Faktoren als Bioindikatoren gut geeignet.

Die Bedeutung der detritophagen Nematocera beim Streuabbau in Waldökosystemen ist auf Rohhumusböden besonders groß. Es wird die Hypothese aufgestellt, daß dabei gemeinschaftliche Nahrungsaufbereitung durch die Sciaridenlarven eine Rolle spielt. Wälder ozeanischer Klimazonen besitzen eine charakteristische Gemeinschaft streuabbauender Nematocera, die von größeren, winteraktiven Arten geprägt wird.

## 7. Summary

In the research project „Ecosystem Research in the Bornhoeved Lake District“ the saprophagous dipteran families Sciaridae, Mycetophilidae, Bibionidae, and Scatopsidae were investigated in three forest types and three agricultural ecosystems. The imagines were registered by means of emergence traps in both field and laboratory. The larvae were collected from the soil using the filter flotation method. Between June 1st and August 15th, 1990, 58,324 individuals from 182 species were determined. Among these four species new to science were discovered. Many of the species were only represented by single individuals.

The acid beech forest is characterized by a small number of species with high abundances, whose larval development occurred mainly during the winter. The most important species was *Bradysia confinis* (WINN.) (Sciaridae). The hypothesis of a climatically influen-

ced antagonism between species active during summer or winter months is put forward. The alder forest had a high species richness (104), but was very heterogenous. This forest contained alwa high annual dynamics in the dominance structure and a high part of parthenogenetic species. In the spruce forest only few Nematocera existed. Autochthonous species were almost completely missing. The wet grassland was characterized by a high diversity and richness of nematoceran species. Most species have two or three generations and reacted to different land use intensities. In the intensively used pasture the nematoceran community was highly affected by the water content of soils. Dryness supported parthenogenetic species, because they rapidly react with high reproduction under favourable humidity conditions. Low species richness was found in tillage systems, although several species are probably typical for fields.

Comparison with other investigations shows that the species composition depend on environmental conditions and on regional distribution. Based on the regional distribution and the proportion of pathenogenetic species the investigated ecosystems could be classified.

In the beech forest and in the intensively used meadows 7,800 ind. m<sup>-2</sup> and 1,900 ind. m<sup>-2</sup> respectively were found. Maximum population was in October at both sites. On basis of the abundance and biomass dynamics of three larvae populations in the beech forest the production was calculated. In 1989/1990 *Bradysia confinis* larvae produced about 350 mg dm m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>, adults about 10 % of this value. Concerning adult production, in the intensively used meadow, the beech, and the spruce forest 604 mg dm m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>, 450 mg dm m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>, and 17 mg dm m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> were deterimed. Respiration of *Bradysia confinis* was about 40 % of the assimilation.

Saprophagous Nematocera were particularly important for the litter decomposition in mor forests. This is especially due to the Sciaridae larvae. In forests with oceanic climate are characterized by a typical community of litter decomposing Nematocera of large winter-active species.

## 8. Literaturverzeichnis

- ALBERT, A. M., DORN, K. H. & SOUS-DORN, B. (1988): 8.6.2. Sciridae. In: BUNDESMINISTER FÜR FORSCHUNG UND TECHNOLOGIE (Hrsg.) Abschlußbericht zum Forschungsvorhaben 033904184 Untersuchungen zum Einfluß von Chemikalien auf Waldökosystemen und deren Regenerationsfähigkeit mit Hilfe von Parasitoiden als Bioindikatoren, KFA, Jülich, 123-131.
- ALTMÜLLER, R. (1979): Untersuchungen über den Energieumsatz von Dipterenpopulationen im Buchenwald (Luzulo-Fagetum). *Pedobiologia* 19, 245-278.
- BEHRE, G.F. (1983): Die Sieb-Flotations-Methode – Bau und Erprobung eines ökologischen Arbeitsgerätes zur mechanischen Auslese von Bodenarthropoden. Staatsexamensarbeit, Bonn.
- BINNS, E.S. (1979): Biology and behaviour of sciarid fungus gnats (Dipt., Sciaridae) in relation to swarming and migration. *Ent. mon. Mag.* 115, 77-90.
- BINNS, E.S. (1980): Field and laboratory observations on the substrates of the fungus gnat *Lycoriella auripila* (Diptera: Sciaridae). *Ann. appl. Biol.* 96, 143-152.
- BINNS, E.S. (1981): Fungus gnats (Diptera: Mycetophilidae/Sciaridae) and the role of mycophagy in soil: a review. *Rev. Écol. Biol. Sol.* 18, 77-90.
- BRAUNS, A. (1954a): Terricole Dipterenlarven. Musterschmidt, Göttingen.
- BRAUNS, A. (1954b): Puppen terricoler Dipterenlarven. Musterschmidt, Göttingen.
- CASPERS, N. & DORN, K.-H. (1982): Die Tipuliden, Limoniiden und Mycetophiliden (Diptera, Nematocera) eines Buchenwaldes und eines Fichtenforstes im Staatswald Burgholz (Solingen). *Jber. naturwiss. Verein Wuppertal* 35, 16-22.

- COLLIN, J.E. (1948): A short synopsis of the British Sapromyzidae (Diptera). Trans. R. Ent. Soc. Lond. 99, 225-242.
- CZERNY, L. (1930): 50. Lauxaniidae (Sapromyzidae). In: LINDNER, E. (Hrsg.) Flieg. palaearkt. Reg. 5. Schweitzerbarth, Stuttgart, 1-56.
- DELEPORTE, S. (1981): Peuplement en Diptères Sciaridae d'une litière de chêne. Rev. Ecol. Biol. Sol. 18, 231-242.
- DELEPORTE, S. (1986): Biologie et écologie du Diptère Sciaridae *Bradysia confinis* (Winn., Frey) d'une litière de feuillus (Bretagne intérieure). Rev. Ecol. Biol. Sol. 23, 39-76.
- DELEPORTE, S. (1988): Étude expérimentale de l'ajustement entre le cycle de *Bradysia confinis* (Diptera: Sciaridae) et l'évolution du substrat trophique (litière de feuillus): importance des microorganismes. Acta Oecol. Oecol. Gener. 9, 13-35.
- DORN, K.H. (1987): Dipterenemergenzen in PCP-belasteten Waldböden des Staatswaldes Burgholz – die Nematoceren im Buchen- und Fichtenforst, Teil I. Jber. naturwiss. Ver. Wuppertal 40, 77-89.
- DUDA, O. (1930a): 4. Bibionidae. In: LINDNER, E. (Hrsg.) Fliegen der palaearktischen Region. 2.1. Schweitzerbarth, Stuttgart, 1-75.
- DUDA, O. (1930b): S. Scatopsidae. In: LINDNER, E. (Hrsg.) Fliegen der palaearktischen Region. Thiemann, Stuttgart 2.1.
- FELDMANN, R. (1992): Die Bodenmakrofauna im Lennebergwald. 1. Die Dipteren. – Mainzer Naturw. Archiv 30, 171-241.
- FREEMAN, P. & LANE, R.P. (1985): Bibionid and scatopsid flies (Diptera: Bibionidae & Scatopsidae). Handb. Ident. Br. Insects IX (7), 1-74.
- FREEMAN, P. (1983a): Sciarid Flies. Handb. Ident. Br. Insects IX (6), 1-68.
- FREEMAN, P. (1983b): Revisionary notes on British Sciaridae (Diptera). Ent. mon. mag. 119, 161-170.
- FREEMAN, P. (1987): British Sciaridae (Diptera): New species and records with notes on the Tuomikoski collection. Ent. mon. mag. 123, 195-204.
- FRITZ, H.-G. (1982): Ökologische und systematische Untersuchungen an Diptera/Nematocera (Insecta) in Überschwemmungsgebieten des nördlichen Oberrheins. Ein Beitrag zur Ökologie großer Flußauen. Dissertation, Technische Universität Darmstadt. 1-296.
- FROESE, A. (1992): Vergleichende Untersuchungen zur Biologie und Ökologie der Dipteren auf integriert und konventionell bewirtschafteten Feldern. Dissertation Justus-Liebig-Universität Gießen, 1-248.
- FUNKE, W. (1971): Food and energy turnover of leaf-eating insects and their influence on primary production. Ecol. Studies 2, 81-93.
- FUNKE, W. (1983): Arthropodengesellschaften mitteleuropäischer Wälder. Abundanz und Biomasse - Eklektorfauna. Verh. Ges. Ökol. 11, 111-129.
- GRIMM, R. (1972): Zum Energieumsatz phytophager Insekten im Buchenwald . I. Untersuchungen an Populationen der Rüsselkäfer (Curculionidae) *Rhynchaenus fagi* L., *Strophosomus* (SCHÖNHERR) und *Otiorrhynchus singularis* L. Oecologia 11, 187-262.
- HACKMANN, W. & MEINANDER, M. (1979): Diptera feeding as larvae on macrofungi in Finland. Ann. Zool. Fenn. 16, 50-83.
- HARTUNG, J. (1982): Statistik. Oldenbourg Verlag München.
- HEALEY, I.N. & RUSSELL-SMITH, A. (1971): Abundance and feeding preferences of fly larvae in two woodland soils. Ann. Zool. Ecol. Anim., 3: Numéro hors-série, IV. Coll. Pedobiol. Dijon 14/19-IX-1970: 177-191. I.N.R.A., Paris.
- HEALEY, I.N. & RUSSELL-SMITH, A. (1979): The extraction of fly larvae from woodland soils. Soil. Biol. Biochem. 2, 119-129.
- HELLER, K., MOHRIG, W. (1992): Neue Sciariden (Diptera) aus Schleswig-Holstein. Ent. Nachr. Ber. – Dresden 36, 37-42.
- HENNIG, W. (1948): Die Larvenformen der Dipteren. Akademie Verlag, Berlin.
- HOLSTEIN, J. & FUNKE, W. (1993): Die Sciaridenzönose eines Fichtenforstes (Diptera: Nematocera). Mitt. Dt. Ges. All. Angew. Ent. 8, 641-647.
- HÖVEMEYER, K. (1984): Die Dipteregemeinschaft eines Buchenwaldes auf Kalkgestein: Produktion an Imagines, Abundanz und räumliche Verteilung insbesondere der Larven. Pedobiologia 26, 1-15.
- HÖVEMEYER, K. (1985): Die Zweiflügler (Diptera) eines Kalkbuchenwaldes: Lebenszyklen, Raum-Zeit-Muster und Nahrungsbiologie. Dissertation, Göttingen.
- HÖVEMEYER, K. (1987): Reaktionen der Dipteren auf experimentell veränderten Laubstreufall in einem Buchenwald. Jber. naturwiss. Ver. Wuppertal 40, 5-9.

- HUTSON, A.M., ACKLAND, D.M. & KIDD, L.N. (1980): Mycetophilidae (Bolitophilinae, Ditomyiinae, Diacodiinae, Keroplatinae, Sciophilinae and Manotinae) Diptera, Nematocera. Handb. Ident. Brit. Insects, IX (3).
- IRMLER, U., HELLER, K. & WARNING, J. (1996): Age and tree species as factors influencing the populations of insects living in dead wood (Coleoptera, Diptera: Sciaridae, Mycetophilidae). *Pedobiologia* 40, 134-148.
- KESPI, L., DELEPORTE, S. & NENON J.-P. (1985): Etude de l'entomocerose predatrice et parestitaire de *Bradysia confinis* (Winn., Frey) (Diptere, Sciaridae). *Bull. Soc. Sc. Bretagne* 57, 11-23.
- KOLBE, W., DORN, K. & SCHLEUTER, M. (1987): Prüfung ausgewählter Insektentaxa aus zwei Forstbiotopen auf ihre Indikatoreignung. In: SCHEELE, B. & VERFONDERN, M. (Hrsg.) Auffindung von Indikatoren zur prospektiven Bewertung der Belastbarkeit von Ökosystemen. KFA, Jülich, 369-505.
- LANDROCK, K. (1926/27): 8. Fungivoridae (Mycetophilidae). In: LINDNER, E. (Hrsg.) *Flieg. palaearkt. Reg. 2.1. Schweitzerbarth*, Stuttgart.
- LENGERSDORF, F. (1955): *Neosciara heydemanni* nov. spec. (Sciarid., Dipt.), eine neue Trauermückenart von Kulturfeldern. *Zool. Anz.* 154, 23-25.
- LENGERSDORF, F. (1930): 7. Lycoriidae (Sciaridae). In: LINDNER, E. (Hrsg.) *Flieg. palaearkt. Reg. 2.1. Schweitzerbarth*, Stuttgart.
- LINDNER, E. (1930): 1a. Phryneidae (Anisopodidae, Rhyphidae), 1b. Pentauristidae (Trichoceridae). In: LINDNER, E. (Hrsg.): *Flieg. palaearkt. Reg. 2.1.*, 1-22.
- MENZEL, F. & MOHRIG, W. (1991): Beiträge zur Faunistik und Ökologie des Naturschutzgebietes „Apfelstädter Ried“, Kreis Erfurt-Land. Teil VI – Diptera: Sciaridae. *Veröff. Naturkundemuseum Erfurt* 1991(10), 27-45.
- MENZEL, F. & MOHRIG, W. (im Druck): Revision der paläarktischen Trauermücken (Diptera, Sciaridae) unter besonderer Berücksichtigung der deutschen Fauna. *Studia Dipterologica, Supplement*.
- METZNER, K. & MENZEL, F. (1996): Untersuchungen zur Sciaridenfauna des Auwaldgebietes Burgaue im Stadtgebiet von Leipzig (Insecta, Diptera, Sciaridae). *Studia Dipterologica* 3, 125-154.
- MÖHN, E. (1955): Beiträge zur Systematik der Larven der Itoniidae (= Cecidomyiidae, Diptera). *Zoologica* 38, 1-247.
- MOHRIG, W., KRIVOSHEINA, N. & MAMAEV, B. (1983): Beiträge zur Kenntnis der Trauermücken der Sowjetunion (Diptera, Sciaridae). Teil VI. Neue Arten aus dem Kaukasus. *Zool. Jb. Syst.* 110, 157-164.
- MOHRIG, W., KRIVOSHEINA, N. & MAMAEV, B. (1985): Beiträge zur Kenntnis der Trauermücken (Diptera, Sciaridae) der Sowjetunion. Teil VII: Neue Arten aus dem Amur-Gebiet. *Zool. Jb. Syst.* 112, 249-260.
- MOLLON, A. (1982): Etude d'un écosystème forestier mixte. VII. – Composition et phénologie du peuplement des diptères à larves édaphiques. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 19, 289-306.
- PETRUSEWICZ, K. & MACFAYDEN, A. (1970): Productivity of terrestrial animals. *Principles and methods*. IBP Handbook N° 13, 5-24.
- PHILLIPSON, J. (1964): A miniature bomb calorimeter for small biological samples. *Oikos* 15, 130-139.
- PLACHTER, H. (1979): Zur Kenntnis der Praeimagnalstadien der Pilzmücken (Diptera, Mycetophiloidea). I: Gespinste. *Zool. Jb. Anat. Ontog. Tiere* 101, 168-266.
- RENKONEN, O. (1938): Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore. *Ann. zoo. Soc.-Bot. Fenn.* 6, 1-231.
- ROGERS, L.E., HINDS, W.T. & BUSHBOM, R.L. (1979): A general weight vs. length relationship for insects. *Ann. Ent. Soc. Am.* 69, 387-389.
- SACHS, L. (1984): *Angewandte Statistik: Anwendungen statistischer Methoden*. 6. Auflage. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokio.
- SCHAEFER, M. & SCHAUERMANN, J. (1990): The soil fauna of beech forests: comparison between a mull and a moder soil. *Pedobiologia* 34, 299-314.
- SCHUMANN, H. (1992): Systematische Gliederung der Ordnung Diptera mit besonderer Berücksichtigung der in Deutschland vorkommenden Familien. *Dt. Ent. Z. (N.F.)*. Berlin 39, 103-116.
- SCHWERTFEGER, F. (1968): *Ökologie der Tiere. Demökologie*. Parey, Hamburg, Berlin.
- SÖRENSEN, T. (1948): A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Dansk Vidensk. Selsh. Biol. Script.* 5, 1-34.
- THIEDE, U. (1977): Untersuchungen über die Arthropodenfauna in Fichtenforsten (Populationsökologie, Energieumsatz). *Zool. Jahrb. Syst.* 104, 137-202.

- THIENEMANN, A. (1925): Bestimmungstabellen für die bis jetzt bekannten Larven und Puppen der Orthocladiinen (Diptera, Chironomidae). Archiv für Hydrobiologie 39, 551-662.
- TUOMIKOSKI, R. (1957): Beobachtungen über einige Sciariden (Dipt.), deren Larven in faulem Holz oder unter Rinde abgestorbener Bäume leben. Ann. Ent. Fenn. 23, 3-35.
- TUOMIKOSKI, R. (1959): Mitteilungen über Sciariden. Ann. Ent. Fenn. 25, 35-49.
- TUOMIKOSKI, R. (1960): Zur Kenntnis der Sciariden (Dipt.) Finnlands. Ann. Zool. Soc. Vanamo 21, 1-164.
- TUOMIKOSKI, R. (1966): Generic taxonomy of the Exechiini (Dipt., Mycetophilidae). Ann. Ent. Fenn. 32, 159-194.
- WEBER, G. (1993): Die Nematocera (Insecta: Diptera) eines klärschlammgedüngten und schwermetallbelasteten Ackers: Ökologie und Larvalbiologie. Dissertation, Universität Braunschweig. 1-162.
- ZACHARIAE, G. (1965): Spuren tierischer Tätigkeit im Boden des Buchenwaldes. Forstwiss. Forsch. (Beihefte z. Forstwiss. Centralblatt) 20, 68 S.

**Anschrift des Verfassers:**

Kai Heller  
Forschungsstelle f. Ökosystem-  
forschung u. Ökotechnik  
Universität  
Olshausenstr. 40  
24098 Kiel



## Heterogenitäten der Besiedlung durch Laufkäfer (Col.: Carabidae) in einem Buchenwald

Von Imke Bortmann

### 1. Einleitung

Unter 'Heterogenität' versteht man die Verschiedenartigkeit von Teilen eines Systems in Raum, Zeit, Struktur und Funktion (KOLASA & ROLLO 1991). Räumliche Heterogenitäten im Ökosystem entstehen aufgrund ungleicher Verteilung von abiotischen Umweltfaktoren und den unterschiedlichen, artspezifischen Reaktionen von Organismen auf diese Einflußgrößen. Sie tragen dazu bei, daß sich Organismen oder Artengemeinschaften nicht einheitlich verteilen, sondern in Mustern aggregieren. Heterogenitäten sind abhängig vom räumlichen und zeitlichen Betrachtungsmaßstab (Scale).

1992 wurde vom Forschungsprojekt 'Ökosystemforschung im Bereich der Bornhöveder Seenkette' ein Heterogenitätenprogramm durchgeführt, in dessen Rahmen die räumlichen Strukturen von bodenphysikalischen, -chemischen, floristischen und zoologischen Parametern in einem Buchenwald analysiert wurden. In der vorliegenden Arbeit wird der Frage nachgegangen, wie groß die Heterogenitäten in der Verteilung der Laufkäfer (Carabiden) sind. Dies ist von grundsätzlichem Interesse, da hierdurch die Repräsentativität eines Ausschnittes der Carabidenfauna für das gesamte Ökosystem beurteilt werden kann (FRÄNZLE & KUHN 1983).

Die Carabiden wurden als Untersuchungsobjekt gewählt, da sie als oberflächenaktive Räuber an der Schnittstelle von Boden und Vegetation eine wichtige Stellung innerhalb eines Ökosystems einnehmen und außerdem als gute ökologische Indikatoren gelten (HEYDEMANN 1955). Obwohl bekannt ist, daß Umweltfaktoren wie z. B. Feuchtigkeit und Licht die Verteilung der Carabiden mitbestimmen, liegen über die kleinräumige Verteilung der Carabiden innerhalb eines Biotoptyps nur wenige Erkenntnisse vor (GIERS 1973, NIEMELÄ 1990).

Ein Ziel dieser Arbeit ist es, durch Überlagerung verschiedener Informationsebenen mit Hilfe eines Geographischen Informationssystems (GIS) auf inhaltliche Zusammenhänge zu schließen, die die Verteilungsmuster der Carabiden erklären helfen.

Insgesamt sollen drei Fragestellungen bearbeitet werden:

- a) Wie groß sind die Heterogenitäten in der Verteilung der Carabiden innerhalb eines Ökosystems?
- b) Welche Umweltfaktoren oder Faktorenkombinationen bestimmen die Heterogenitäten?
- c) Inwieweit kann ein Geographisches Informationssystem als Modellierungswerkzeug bei der Auswertung räumlicher Verbreitungsmuster von Tierarten genutzt werden und läßt sich über die Korrelation zoologischer Punktdaten mit bestimmten abiotischen Meßparametern ein Flächenbezug herstellen?

## 2. Erfassungsmethoden

### Carabidae

Als Barberfallen (BARBER 1931) wurden Schraubdeckelgläser von 5,6 cm Umfang und 13 cm Höhe so in die Erde eingesetzt, daß ihr oberer Rand lückenlos mit der Erdoberfläche abschloß. Sie wurden mit 4 %iger Formalinlösung (HEYDEMANN 1956) und einem Detergenzmittel zu 1/3 gefüllt und durch 20 x 20 cm große Plexiglasdächer vor Laubfall und heftigen Regenfällen geschützt.

Auf einer Fläche von fünf Hektar wurden 98 Barberfallen in einem Meßnetz ausgebracht, in dem die Barberfallen 10 m, 25 m oder 50 m voneinander entfernt waren (Abb. 1). Davon befanden sich 91 Barberfallen im Buchenwald. Das Raster schloß einen Teil des angrenzenden Maisackers (3 Barberfallen), Fichtenmischforstes (3 Barberfallen) und Hangmischwaldes (1 Barberfalle) ein. Unterschiedliche Rasterdichten wurden gewählt, weil die optimale Rasterweite nicht bekannt war. Im einzelnen wurden von den 98 Barberfallen 8 Barberfallen im 50 m - Raster, 50 Barberfallen in zwei 10 m-Rastern (mit je 25 Barberfallen) und 40 Barberfallen im 25 m-Raster ausgebracht.

Die geringste Meßnetzdicke betrug 10 m, um abiotische Daten aus anderen Teilvorhaben des Forschungsprojektes in die Untersuchung integrieren zu können und um die bei faunistischen Erhebungen üblichen 10 m-Abstände einzuhalten. Diese Dichte konnte jedoch wegen des großen Probenumfanges nicht beibehalten werden. Aus diesem Grund wurden auf einem Großteil der Fläche gröbere Meßnetzdichten gewählt.

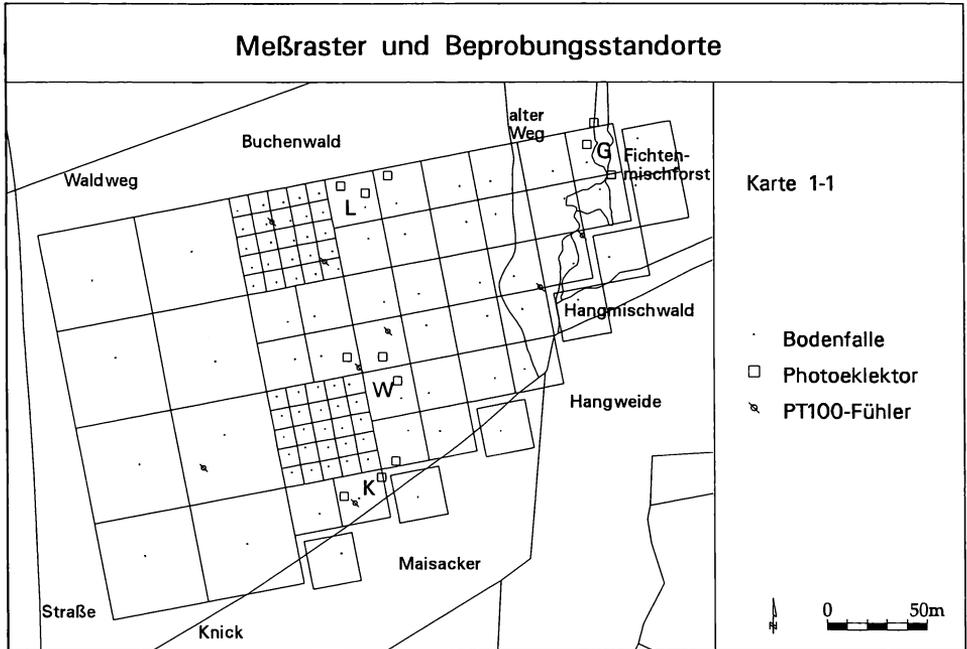


Abb. 1: Meßraster und Beprobungsstandorte der Bodenfallen und Eklektoren.

Eklektoren sind räumlich abgeschlossene Gefäße, die auf die Bodenoberfläche aufgesetzt werden, um die Besiedlungsdichte der Laufkäfer zu bestimmen. Die verwendeten Eklektoren bestanden aus verzinktem Stahlblech mit einer Grundfläche von 1 m<sup>2</sup>. Um die laufaktiven Carabiden zu erfassen, wurden je zwei Bodenfallen in einen Eklektor integriert, davon eine im Zentrum und eine am Rand. Die flugfähigen, positiv phototaktischen Laufkäfer wurden mit einem seitlichen Auffanggefäß erfaßt. Die Eklektoren mit den Bodenfallen wurden jeweils nach 28 Tagen umgesetzt. Da davon auszugehen ist, daß nach 28 Tagen die Laufkäfer unter den Eklektoren weggefangen sind, gibt die Zahl der gefangenen Tiere nährungsweise die Besiedlungsdichte wieder. Insgesamt wurden an vier Standorten mit je drei Parallelen Eklektoren im Buchenwald aufgestellt; a) inmitten des Buchenbestandes mit Laubstreubedeckung, b) im Bereich einer Windbruchfläche, c) an der Grenze zum Fichtenforst, und d) ca. fünf Meter vom Knick entfernt.

Die Untersuchungen erfolgten vom 06.04.1993 bis zum 19.10.1993, im 14tägigem Wechsel. Die Bestimmung der Carabiden erfolgte nach dem Bestimmungsschlüssel von FREUDE (1976).

## Vegetation

Am 24.08.1993 wurde eine Vegetationsaufnahme durchgeführt. Zu diesem Zeitpunkt konnte die Mehrzahl der Pflanzen der Krautschicht kartiert werden. Die Artmächtigkeit wurde nach BRAUN-BLANQUET (1964) geschätzt. Folgende Klassen wurden unterschieden:

1 Deckung < 5 %, 2 Deckung 5 – 15 %, 3 Deckung 16 – 25 %, 4 Deckung 26 – 50 %, 5 Deckung 51 – 75 % und 6 Deckung 76 – 100 %.

Die Deckungsangaben beziehen sich ausschließlich auf die in der Krautschicht dominanten Arten.

## Strukturteile

Die Lichtungen wurden ebenfalls kartiert. Die Grenze einer Lichtung wurde dort gezogen, wo bei senkrechtem Blick nach oben das Laubdach der umliegenden Bäume den Himmel freigab. Aufgrund der Größe, der Form und des Alters einer Lichtung waren auf den Flächen der Lichtungen nicht immer hohe Deckungszahlen der Krautschicht zu finden.

Da Totholz vielen Carabidenarten als Versteck, Übernachtungs- und Überwinterungshabitat dient, wurde das auf der Bodenoberfläche liegende Totholz flächendeckend kartiert. Einzelne Äste und Stämme (ab etwa 60 cm Länge und 5 cm Durchmesser) wurden als Linien, größere Totholzansammlungen als Flächen aufgenommen. Die Baumstümpfe wurden als punktförmige Elemente registriert.

Die Ausbildung der Laubstreuschicht ist ein wesentlicher Faktor des Raumwiderstandes. Deswegen wurde neben der Laubmächtigkeit die Lagerungsdichte der Laubstreu als potentielle Steuergröße für die Verteilung der Carabiden aufgenommen. Die Lagerungsdichte (g/cm<sup>3</sup>) ist eine Funktion von Laubmächtigkeit und Trockengewicht der Streu (kg/m<sup>2</sup>):

$$\text{Lagerungsdichte:} \quad (\text{g/cm}^3) = \frac{\text{Trockengewicht} \quad (\text{kg/m}^2)}{\text{Mächtigkeit} \quad (\text{cm}) \cdot 10}$$

Die Untersuchungen zu der Laubstreu und zu den Bodenkenngrößen wurden den Arbeiten von DIBBERN (1994), KERRINNES (1994) und STORCK (1996) entnommen. Für alle Untersuchungen wurden innerhalb jedes Quadranten des 10 m- und des 50 m-Meßrasters neun äquidistant verteilte Bodenproben zu einer Mischprobe vereint.

Waldränder, sonstige Barrierewirkungen und angrenzende Nutzungen können Einfluß auf die Verteilung der Carabiden haben. Deshalb wurden die Entfernungen zum südlichen Waldrand (Knick mit angrenzendem Maisacker), zum östlichen Buchenwaldrand (Übergang zum Fichtenforst mit Hangmischwald an der Südspitze) und zu einer, im Westen das Untersuchungsgebiet von Nord nach Süd trennende Straße gemessen (Abb. 1). Die maximale Entfernung zu der im Waldinnersten gelegenen Barberfalle beträgt etwa 140 Meter.

## Edaphische und klimatische Parameter

Der Boden übt als Lebensraum in bestimmten Entwicklungsphasen einen Einfluß auf die Verteilung der Carabiden aus. Viele Arten legen ihre Eier in den Boden und die Larven leben endogäisch. Aus diesem Grund halten sich die Imagines besonders dort auf, wo die Larven gute Entwicklungsmöglichkeiten haben (SCHILLER & WEBER 1975). Von besonderer Bedeutung für die Carabiden sind Korngröße und Bodenfeuchte, sowie der pH-Wert (SZYSZKO 1974, THIELE 1977). In dieser Arbeit wurde der Einfluß der Körnung und der pH-Wert des Bodens untersucht. Angaben über die Bodenfeuchte waren nicht verfügbar.

Der pH-Wert wurde in einer  $\text{CaCl}_2$ -Lösung (1,4702 g/l, Verhältnis lufttrockener Boden/ Lösung: 1 : 2.5) mit einer Glaselektrode elektrometrisch gemessen.

Folgende Partikelfractionen wurden an allen Feinbodenproben durch Siebanalyse bestimmt: Grobsand (gS: 0,63 – 2,0 mm), Mittelsand (mS: 0,2 – 0,63 mm), Feinsand (fS: 0,063 – 0,2 mm) und Schluff und Ton (U+T: < 0,063 mm). Ausgewählte Proben wurden zusätzlich mit einer kombinierten Sieb- und Pipettmethode ausgewertet. Der Bodenskelettanteil (Siebrest, Partikel > 2 mm) wurde vorab nach einer ersten Siebung verworfen.

Das Mikroklima wird unter anderem durch die Lufttemperatur gekennzeichnet. Diese wurde in 5 cm Bodenhöhe exemplarisch an acht Standorten gemessen, um klimatische Unterschiede zwischen den Mikrohabitaten zu kennzeichnen. Die Lufttemperatur wurde mit PT100-Fühlern gemessen, die mit einem Datalogger verbunden waren. Sämtliche Fühler wurden alle 30 Sekunden abgelesen, die Werte über 30 Minuten integriert und gespeichert.

## 3. Auswertungsmethoden

### Geographisches Informationssystem (GIS)

Mit dem Geo-Informationssystem können raumbezogene Daten digital erfaßt, redigiert, gespeichert und reorganisiert, modelliert und analysiert sowie alphanumerisch und graphisch präsentiert werden (BILL & FRITSCH 1991). Die geographische Komponente des Informationssystems ist der Raumbezug seiner Objekte (BILL & FRITSCH 1991).

Die Standorte der Barberfallen sowie alle im Gelände kartierten flächenhaften, linienhaften und punkthaften Elemente (Vegetation, Totholz, Einzelbäume, Baumstümpfe) wurden digitalisiert und attribuiert (d. h. den Flächen bzw. Punkten und Linien wurden die jeweiligen Ausprägungen eines Umweltfaktors bzw. die Individuenanzahlen der Carabidenarten zugewiesen).

Durch Verschneidung von Erfassungsstandorten der Carabiden und flächenhaften Elementen konnten den Erfassungsstandorten die entsprechenden Ausprägungen der Umweltfaktoren zugeordnet werden. Das GIS wurde außerdem eingesetzt, um die Entfernung der Standorte zu den Waldrändern zu ermitteln. Von allen Informationen wurden Karten erstellt.

Weiterhin wurde versucht, die Abundanzen bestimmter Arten flächenbezogen zu modellieren. Hierfür wurden verschiedene flächenhaft ausgeprägte Umweltfaktoren im GIS verschritten. Die neu entstandenen Flächen wurden mit Modellen verknüpft, welche die Beziehungen zwischen der jeweiligen Carabidenart und den Umweltfaktoren beschreiben.

### Statistische Auswertung

Zur Beschreibung von Artengemeinschaften werden verschiedene Indices herangezogen, die Artenzusammensetzung, Verteilung und Ähnlichkeit beschreiben sollen, wobei Definitionen und Formeln aus MÜHLENBERG (1989) entnommen wurden.

Die (Lauf-)Aktivitätsdichte bezeichnet die Anzahl der mit stationären Fallenmethoden (z. B. Barberfallen) erfaßten Individuen pro Zeiteinheit.

Die (Aktivitäts-)Dominanz drückt die relative Häufigkeit einer Art (in Prozent) aus. Die Einteilung in Dominanzklassen wird nach HEYDEMANN (1953) vorgenommen:

eudominant	(eu)	> 30 %	der Individuen der Stichprobe
dominant	(do)	10 – 30 %	der Individuen der Stichprobe
subdominant	(sd)	5 – 10 %	der Individuen der Stichprobe
rezendent	(re)	1 – 5 %	der Individuen der Stichprobe
subrezendent	(sr)	< 1 %	der Individuen der Stichprobe.

Die Dominanzidentität ist ein Maß für die Übereinstimmung im Dominanzspektrum zweier Tiergemeinschaften. Sie wird mit der RENKONENSchen Zahl beschrieben (RENKONEN 1938):

$$\text{Re (\%)} = \sum_{i=1}^G \min D_{A,B} \quad D = \frac{n_{A,B}}{N_{A,B}}$$

$\min D_{A,B}$  = Summe der jeweils kleineren Dominanzwerte der gemeinsamen Arten von zwei Stichproben A und B

i = Art i

G = Zahl der gemeinsamen Arten

$n_{A,B}$  = Individuenzahl der Art i in Stichprobe A bzw. B

$N_{A,B}$  = Gesamtindividuenzahl aus Stichprobe A bzw. B

Stichprobenvergleiche wurden durchgeführt, um die Unterschiede der Laufaktivitätsdichten in Abhängigkeit von der Rasterdichte und die Unterschiede der Besiedlungsdichten an den verschiedenen Photoelektro-Standorten abzusichern. Geprüft wird, ob die beiden zu vergleichenden Stichproben aus derselben Grundgesamtheit stammen (Nullhypothese) oder nicht (Alternativhypothese). Da die Stichproben in allen Fällen unabhängig voneinander und nicht normalverteilt (SACHS 1984) waren, bot sich ein verteilungsfreies Verfahren für den Vergleich von unabhängigen Stichproben an.

Aufgrund der starken Verteilungsformunterschiede der Daten wurde im Rahmen dieser Untersuchung der Median-Test durchgeführt (SACHS 1984). In dem Statistik-Programm SAS, mit dem die Berechnungen erfolgten, wird für zwei Stichproben automatisch der Median-Test, für mehrere der Brown-Mood Median-Test durchgeführt (SAS 1985).

Vergleichend wurde neben dem Median-Test der U-Test von WILCOXON, MANN und WHITNEY durchgeführt. Die Ergebnisse waren qualitativ gleich, quantitativ lagen die des Median-Tests in den meisten Fällen etwas unter den Ergebnissen des U-Tests.

Mit der Clusteranalyse werden Stichproben anhand ihrer Variablen (hier: Zusammensetzung der Arten) klassifiziert, d. h. in möglichst homogene Gruppen (Cluster, 'Klumpen') eingeteilt. Die Homogenität innerhalb der Cluster und die Heterogenität zwischen den Clustern sollen dabei möglichst groß sein. Grundlage für die Clusteranalyse sind die Individuenanzahlen und daraus abgeleitet die Dominanzstrukturen der Laufkäfer. Mit Hilfe der Clusteranalyse läßt sich ein erster Eindruck gewinnen, welche Standorte sich (im Hinblick auf die Laufkäfer-Synusien) am ähnlichsten sind. Mit Hilfe dieser Erkenntnis lassen sich gegebenenfalls Gemeinschaften innerhalb des Buchenwaldes abgrenzen.

Als Ähnlichkeitsmaß wurde die Dominanzidentität nach RENKONEN (1938) verwendet. Als Algorithmus fand das Average-Linkage-Verfahren Anwendung.

Die Korrelationsanalyse deckt die Zusammenhänge zwischen der Häufigkeit des Auftretens einer Art und einem weiteren biotischen oder abiotischen Parameter auf. Für ordinal- oder metrisch skalierte Daten eignet sich als Maß der Rangkorrelations-Koeffizient von SPEARMAN: Er setzt keine Normalverteilung voraus, benötigt verhältnisskalierte Daten und ist unabhängig vom Maßsystem. Anstelle der korrigierten Spearman-Formel wurde hier der ähnliche Kendall's Tau-b-Koeffizient berechnet, der ebenfalls eine Korrektur für Bindungen (gleiche Werte) verwendet. In beiden Fällen werden aus den Werten vor Anwendung der Formel Ränge gebildet.

Um den Zusammenhang zwischen einem metrisch skalierten Merkmal (Carabidenanzahlen) und einem nominal verteilten Merkmal mit binärer Merkmalsausprägung (z. B. Vorkommen auf Lichtung) zu schätzen, eignet sich der punktbiseriale Korrelationskoeffizient (SACHS 1984). Alle Korrelationsanalysen wurden mit dem Programm SAS (SAS 1985) berechnet.

Mittels der multivariaten Analysen wird der Einfluß mehrerer unabhängiger Faktoren auf die Abundanzen der Arten einer Artengemeinschaft untersucht. Sie können gegenüber den uni- und bivariaten Analyseverfahren Erkenntnisgewinn bringen, wenn Interaktionen zwischen den Umweltvariablen auftreten oder sie in Kombination auf die Carabiden wirken.

In der Ökologie sind unimodale Zusammenhänge wahrscheinlicher als lineare. Eine Überprüfung der Beziehungen zwischen den Umweltfaktoren und den Abundanzen der Arten mittels der Korrespondenzanalyse (JONGMAN et al. 1987) ergab jedoch, daß die Beziehungen linear sind bzw. derart kleine Ausschnitte unimodaler Beziehungen repräsentieren, daß sie wie lineare Beziehungen behandelt werden sollten. Deshalb wurden Verfahren angewendet, welche auf einem linearen Regressionsmodell basieren. Sinnvoll erschienen die Hauptkomponentenanalyse (PCA), die Redundanzanalyse (RDA) und die Varianzanalyse.

Die Hauptkomponentenanalyse (PCA) reduziert zahlreiche voneinander abhängige Variablen zu wenigen unabhängigen Variablen, den Hauptkomponenten (auch Eigenvektoren genannt). Damit ist es möglich, aus einer Menge hoch korrelierender, und damit den gleichen Sachverhalt beschreibender Variablen wenige Gruppen zu bilden. Diese reichen demnach aus, den Einfluß auf eine abhängige Variable zu erklären. Vorteilhaft ist das Verfahren vor allem dann, wenn man komplexe Sachverhalte untersucht, die nicht direkt meßbar sind. So könnten zum Beispiel die Faktoren 'Ausprägung der Krautschicht', 'Luftfeuchtigkeit' und 'Sonnenscheindauer' als Gruppe das Mikroklima charakterisieren. Korrelieren die Variablen hoch miteinander, so kann von diesen Variablen eine als Meßgröße für den Faktorenkomplex ausgewählt werden. Im Prinzip stellt die PCA eine für viele abhängige Variablen (Abundanzen der Arten) erweiterte multiple Regression dar. In die PCA gehen nur die Individuenanzahlen aller Arten ein, nicht jedoch die Umweltvariablen (JONGMAN 1987). Die Umweltvariablen können nachträglich in die Analyse einbezogen werden, um mögliche Abhängigkeiten zwischen ihnen und den Arten zu erkennen. Die Beziehung eines Umweltfaktors zu den Hauptkomponenten ergibt sich aus den Korrelationskoeffizienten zwischen Umweltfaktor und Hauptkomponenten.

Die Redundanzanalyse (RDA) ist die kanonische Form der PCA. Die kanonische Analyse zielt allgemein auf die Analyse von Zusammenhängen zwischen Gruppen von Variablen, in diesem Fall also, in welchem Maße die Gruppe der Abundanzen aller Arten mit der Gruppe der Umweltfaktoren korrelieren. Die RDA stellt eine Erweiterung der PCA in dem Sinne dar, daß die Umweltfaktoren in das regressionsanalytische Modell mit eingebaut werden. Die Linearkombination aus der Artengemeinschaft sollte möglichst hoch mit der der Umweltfaktoren korrelieren (kanonischer Koeffizient). Die Hauptkomponenten sind damit die Linearkombinationen der Umweltfaktoren, die die Abundanzen der Arten am besten erklären (JONGMAN et al. 1987, STEINHAUSEN & LANGER 1977).

Die durch die PCA und die RDA ermittelten Werte können benutzt werden, um Streudiagramme zu erstellen. Dabei spannen die Hauptkomponenten einen multidimensionalen Raum auf, in dem sich Arten, Standorte und Umweltvariablen anordnen. Über die geometrische Interpretation läßt sich auf die Beziehung zwischen zwei Umweltfaktoren oder zwischen Umweltfaktor und Abundanz einer Art schließen.

Mit der Varianzanalyse kann nicht nur für die Artengemeinschaft, sondern auch für jede Art einzeln die Wirkung aller Umweltfaktoren untersucht werden. Da dies für die Erklärung der Verteilung einzelner Arten Erkenntnisgewinn bringen könnte, wurden für einige Arten Varianzanalysen durchgeführt. Dadurch erhält man Auskunft, auf welche Faktoren ein Großteil der Varianz der Abundanz einer Art zurückzuführen ist. Man kann zusätzlich zu den Umweltfaktoren auch Kombinationen von Umweltfaktoren in ein varianzanalytisches Modell mit eingeben, um zu überprüfen, ob bestimmte Umweltfaktoren nur in Kombination auf eine Art wirken.

PCA und RDA wurden mit dem Programm CANOCO (TER BRAAK 1988) durchgeführt, Varianz- und Regressionsanalysen mit dem Statistik-Programm SAS (SAS 1985).

Ausprägungen eines Merkmals hängen nicht nur von Ausprägungen anderer Merkmale am gleichen Ort ab, sondern gleichfalls von den Ausprägungen desselben Merkmals an Nachbarorten: Ist zum Beispiel die Laufaktivität einer Carabidenart am Ort  $x$  hoch, so ist wahrscheinlich, daß die Laufaktivität in einer bestimmten Entfernung  $x + h$  ebenfalls hoch ist. Die Werte sind räumlich korreliert (autokorreliert). In Abhängigkeit von der Richtung nimmt mit zunehmender Distanz die Korrelation ab, bis die Werte des Merkmals unabhängig voneinander werden.

Mit Hilfe der Variogrammanalyse wird das autokorrelative Verhalten einer regionalisierten Variablen untersucht. Grundannahme eines (Semi-)Variogramms ist, daß die Meßwertvarianz zwischen zwei Punkten lediglich von der Entfernung der Punkte zuein-

ander abhängig ist und daß ihr Erwartungswert bei gleicher Entfernung zwischen Punkten immer derselbe ist (SCHERELIS & BLÜMEL 1988). Das experimentelle Semivariogramm setzt die Meßwertvarianzen  $g(h)$  von Meßpunkt zu Meßpunkt in Beziehung zu ihrem jeweiligen Abstand  $h$  voneinander, wobei jeder Punkt mit jedem anderen einmal zu einem Punktepaar zusammengefaßt wird. Für beliebige Entfernungen kann man so die mittlere Varianz berechnen. Der nugget-effect bezeichnet diejenige Meßwertvarianz, welche auch beim kleinsten Probenabstand noch anzutreffen ist. Die Meßwerte sind bis zu der Entfernung  $h$  ('range'), in dem der maximale Wert der Meßwertvarianz ('sill') erreicht wird, räumlich abhängig voneinander. Die Variogrammanalysen wurden mit dem Programm VarioWin 2.1 von Y. PANNATIER, Lausanne, durchgeführt.

## 4. Ergebnisse

### 4.1. Arteninventar

Insgesamt wurden 14 794 Individuen aus 44 Arten mit Hilfe der Barberfallen erfaßt, davon 13 998 Individuen im Buchenwald (91 Barberfallen-Standorte), 259 im Fichtenforst (drei Standorte), 213 im Hangmischwald (ein Standort) und 324 auf dem Maisacker (drei Standorte). Im Buchenwald wurden 35 Arten gefunden, im Fichtenforst 13, im Hangmischwald 18 und auf dem Maisacker 29 Arten (s. Tab. 2). Die autökologische Charakterisierung geht aus Tabelle 1 hervor:

Tab. 1: Ökologische Angaben zu den im Buchenwald erfaßten Arten

	Weite Habitat	Präferenz	Ökol. Nischen	Tages- rhythmik	Jahres- rhythmik	Flug- fähigk.	Größe (mm)	Rote Liste SH	BRD	Nah- rung
<i>Abax parallelepipedus</i>	E si	hg	xy,pl,m	N	F(H);u	B	18,5	-	-	
<i>Agonum mülleri</i>	E	hg(3),he	xy,pt,mc,gb	TN		M	8,0	-	-	
<i>Amara familiaris</i>	E	x	pl,pt,mc,m,g(8)	T	F	M(11)	6,5	-	-	PO
<i>Amara lunicollis</i>	E	hg(4),x	pt,mc,m,g,gb	T	F	M(12)	7,5	-	-	
<i>Amara ovata</i>	E	x	pt,mc,m,g,k				8,8	3	-	
<i>Amara plebeja</i>	E	x	pl,pt,mc,m,g,gb		F	M(13)	7,0	-	-	PO
<i>Amara similata</i>	E	x	pt,mc,g,gb,k				8,8	-	-	
<i>Amara spreta</i>	E	x(5)	pt,gb			M	8,0	-	-	
<i>Bembidion lampros</i>	E ca		pt	T	F	D	3,5	-	-	OM(17)
<i>Calathus fuscipes</i>	E	x	pt	N	H	(B)	11,5	-	-	ZO(18)
<i>Carabus convexus</i>	E	hg(6)			F		16,0	3	3	
<i>Carabus coriaceus</i>	E si	(x)	xy	N	H		38,0	-	-	
<i>Carabus granulatus</i>	E si	hg	xy	N	F	D	25,0	-	-	
<i>Carabus hortensis</i>	E si		xy,m	N	H		30,0	-	-	
<i>Carabus nemoralis</i>	E si		xy,m	N	F		25,0	-	-	OM(19)
<i>Cychrus caraboides</i>	E si	hg	xy,pt,m	N	H		16,3	-	-	OL(20)
<i>Harpalus latus</i>	E		pt,mc,m,gb		H	M	9,5	-	-	
<i>Harpalus quadripunctatus</i>	E si		m		H		11,0	2	-	
<i>Harpalus rufibarbis</i>	E	x	pt				8,0			
<i>Harpalus rufipes</i>	E ca	x		N	H		13,5			OM(21)
<i>Loricera pilicornis</i>	E	hg	xy,pl,pt,m	T(N)	F	M(12)	7,0	-	-	OM(22)
<i>Leistus rufomarginatus</i>	E si	hg	xy,pl,co		H	M	8,5	-	-	OM(22)
<i>Notiophilus biguttatus</i>	E si	x	pt,gb	T	F(H:10)	D (15)	4,5	-	-	OL(23)
<i>Platynus assimilis</i>	E si	hg	xy,pl,pt,mc,m		F		11,0	-	-	
<i>Platynus dorsalis</i>	E	x	pl,pt,mc				6,7	-	-	OL(24)
<i>Poecilus versicolor</i>	E	he	pt,mc		F		9,8	-	-	
<i>Pterostichus melanarius</i>	E	hg	xy,pt	TN	H		15,0	-	-	OM(25)
<i>Pterostichus niger</i>	E si	hg	xy	N	H	D;M(16)	18,0	-	-	
<i>Pterostichus nigrita</i>	E	hg(7)	mc	N	F	M	10,3	-	-	
<i>Pterost., oblongopunctatus</i>	E si	c	xy,pl,m	(T)N	F	M(14)	10,5	-	-	PO
<i>Pterostichus strenuus</i>	U	hg	pt,m	(T)N	F	D	6,0	-	-	
<i>Synuchus vivalis</i>	E	x	pl,pt,m,g			D	7,5	-	-	
<i>Trechus obtusus</i>	E si	hg	pl,m		H	D;M	4,0	-	-	

## Abkürzungen:

**Weite:** E = eurytop (in vielen verschiedenartigen Biotopen), S = stenotop (nur in bestimmten, gleichartigen Biotopen), U = Ubiquist (überall vorkommend)

**Habitat:** si = silvicol (Wälder), ca = campicol (Felder), ri = ripicol (Ufer)

**Präferenzen:** x = xerophil (Trockenheit), hg = hygrophil (Feuchtigkeit), he = heliophil (Licht), ps = psammophil (Sand)

**ökologische Nischen:** xy = xylo-detriticol (Holzdetritus), pl = phyllo-detriticol (Blätterdetritus), pt = phytodetriticol (Pflanzendetritus allg.), m = muscicol (Moos), mc = microcavernicol (Gänge, Geniste etc.), gg = auf Gräsern und Getreide, k = auf Kräutern, kg = auf Kräutern und Gebüsch

**Tagesrhythmik:** T = tagaktiv, N = nachtaktiv, u = unstabil;

**Jahresrhythmik:** F = Frühjahrsart, H = Herbstart, U = unbestimmte

**Flugfähigkeit:** M = macropter (Flügel voll ausgebildet), B = brachypter (Flügel zurückgebildet), D = dimorph (M + B in einer Population)

**Rote Liste:** 0 = ausgestorben oder verschollen, 1 = vom Aussterben bedroht, 2 = stark gefährdet, 3 = gefährdet, p = potentiell gefährdet

**Nahrung:** OM = omnivor (lebende u. tote, pfl. u. tier. Stoffe), PO = polyphag (viele verschiedene Arten), OL = oligophag (auf wenige Arten spezialisiert), PH = phytophag (nur pflanzl. Stoffe), ZO = zoophag (nur tier. Stoffe)

(1) humusreiche Laubwälder (2) meist silvicol (3) sandige Kiefernwälder, trockene Ruderalflächen (4) nach RÖSER (1988: 131) (5) im Norden: x (6) im Westen: oft x (7) unter Schilf- und Carex-Detritus (8) auf Rispengras (Poa) (9) unter tief eingebetteten Steinen (10) H nach DEN BOER (1979) (11) fliegt sehr häufig (12) fliegt regelmäßig (13) alle Ind. fliegen 2x im Jahr (14) fliegt selten (15) M80%; nach BAUER (1975) flugunfähig (16) nach HAECK (1971), DEN BOER (1971) (17) auch (Fliegen)eier (18) v.a. Blattläuse, Raupen von Schmetterlingen, Ameisen (19) Würmer, Schnecken etc. (20) v.a. Schnecken (21) auch Samen (z.B. Nadelhölzer); 50% ZO (Blattläuse, Ameisen) (22) v.a. Collembolen, Milben (23) v.a. Collembolen (24) v.a. Blattläuse (Aphidae) (25) Ins.-Larven u. Raupen, Regenwürmer, Blattläuse; Getreide

## 4.2. Heterogenitäten der Laufaktivitätsdichten

Ein Vergleich der Faunenzusammensetzungen der einzelnen Biotoptypen ergibt deutliche Unterschiede zwischen dem Maisacker und den Waldstandorten (Abb. 2). Der Hangmischwald unterscheidet sich dagegen nur wenig vom Buchenwald.

Die eudominante Art des Buchenwaldes ist *Pterostichus oblongopunctatus* (31 %), dominante Arten sind *Carabus hortensis* und *Abax parallelepipedus*. Etwa ein Drittel aller erfaßten Carabidenarten gehört zu den eurytopen Waldbewohnern. Die höchsten Laufaktivitätsdichten dieser Arten wurden zwar in einem der Waldbiotope ermittelt, sie wurden aber mit wenigen Individuenanzahlen auch in den anderen Biotopen erfaßt.

Zehn Arten wurden nur im Buchenwald nachgewiesen. Zwei von diesen sind als typische Waldbewohner anzusehen. Dies sind *Leistus rufomarginatus* und *Trechus obtusus*. *Trechus obtusus* bevorzugt schattige, feuchte Habitate und wird an der Grenze zum Maisacker von dem verwandten *Trechus quadristriatus* abgelöst, welche offenes, sonniges Gelände bevorzugt (FREUDE 1976). *Carabus convexus* bevorzugt nach DÜLGE (1992) lichte Wälder und offenes Gelände und ist in Bremen typisch für sandige Wälder. *Carabus granu-*

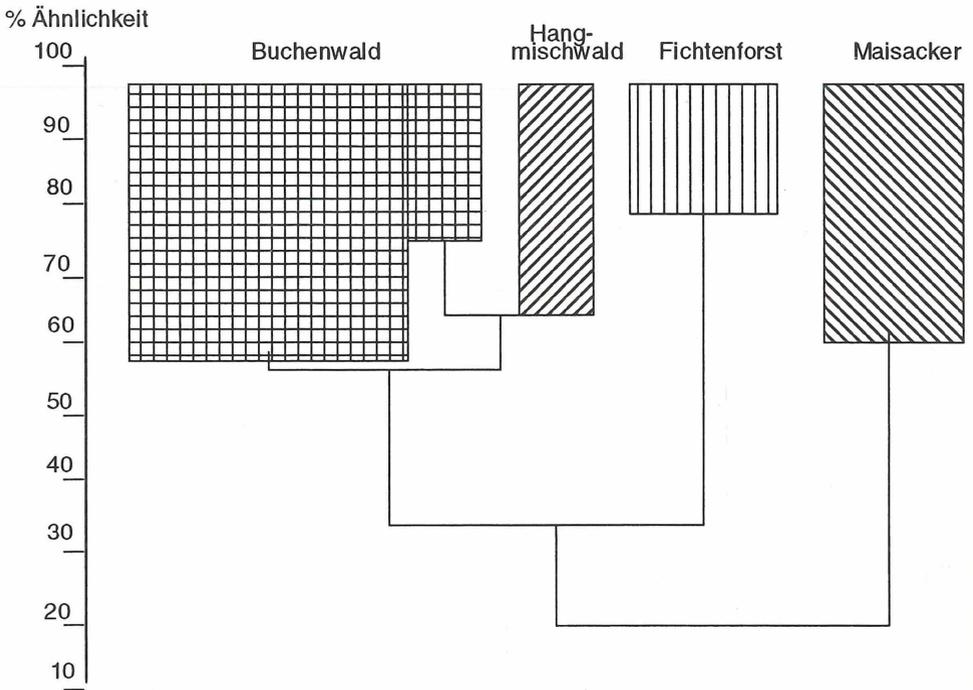


Abb. 2: Klassifizierung der Biotoptypen nach der Average-Cluster-Analyse (Ähnlichkeitsmaß: Renkonen-Index)

*latus* ist eine eurytrophe Art, die sowohl auf Feldern als auch in – eher feuchten – Wäldern vorkommt (KOCH 1989). Die anderen fünf, nur im Buchenwald erfaßten Arten können als 'Irrgäste' angesehen werden. Sie kommen mit ein bis vier Individuen vor und sind eigentlich für das Offenland typisch. *Synuchus vivalis*, eine Art, die als typisch für Kulturland angesehen wird, hatte die höchste Laufaktivitätsdichte im Hangmischwald. Es ist möglich, daß die Art aus der Hangweide einwandert. Gleiches ist für *Nebria brevicollis* zu vermuten.

Etwa 15 Arten gelten als typische Arten der Äcker. Neun von ihnen kommen allein auf dem Maisacker vor, während fünf der dominanten Arten in geringen Individuenanzahlen auch in den Buchenwald einwandern. Die dominanten Arten des Maisackers sind *Bembidion lampros* und *Clivina fossor*. Dies belegt, daß in jungen Anpflanzungen kleine Arten mit hohem Ausbreitungspotential dominieren (RIECKEN & RIES 1993, THIELE 1977, TOPP 1989). Im Fichtenforst ist *Carabus hortensis* mit 65,6 % eudominant. Die Art hat in diesem Biotop eine besonders hohe Laufaktivitätsdichte. Das Auftreten der Art auf dem Maisacker läßt sich mit der hohen Dispersionskraft der Art erklären. *Notiophilus biguttatus* ist sowohl im Fichtenforst als auch im Hangmischwald dominant (16,6 bzw. 17,4 %).

Um die Heterogenitäten der Laufaktivitätsdichten innerhalb des Buchenwaldes zu analysieren, wurde eine Clusteranalyse mit den Arten der Buchenwald-Standorte (Ähnlichkeitsmaß: Renkonen-Index) durchgeführt. Das Ergebnis der Clusteranalyse zeigt, daß sich die Standorte innerhalb des Buchenwaldes aufgrund ihrer Artengemeinschaften (durchschnittliche Dominanzanteile der Arten in den einzelnen Klassen) deutlich unterscheiden. Bereits auf dem 60 %-Ähnlichkeitsniveau lassen sich drei Klassen voneinander abgrenzen

Tab. 2: Dominanzstrukturen (%) der Carabiden in den verschiedenen Biotoptypen

Art	Buchenwald	Fichtenforst	Hangmischw.	Maisacker
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	31,02	0,77	4,23	0,31
<i>Carabus hortensis</i>	17,90	65,25	28,17	13,27
<i>Abax parallelepipedus</i>	16,19	8,88	22,07	–
<i>Pterostichus niger</i>	8,46	1,16	0,47	3,70
<i>Carabus nemoralis</i>	6,51	0,77	12,21	0,93
<i>Harpalus latus</i>	6,19	0,39	0,47	0,62
<i>Notiophilus biguttatus</i>	3,18	16,60	17,37	0,31
<i>Leistus rufomarginatus</i>	2,94	–	–	–
<i>Carabus coriaceus</i>	2,92	2,32	1,41	1,23
<i>Harpalus quadripunctatus</i>	1,94	–	1,41	0,31
<i>Nebria brevicollis</i>	1,03	–	0,47	1,85
<i>Synuchus vivalis</i>	0,34	2,32	7,04	–
<i>Amara similata</i>	0,32	0,39	0,47	0,62
<i>Pterostichus melanarius</i>	0,29	–	–	4,32
<i>Cychrus caraboides</i>	0,14	–	0,94	0,31
<i>Pterostichus strenuus</i>	0,09	–	0,47	0,31
<i>Trechus obtusus</i>	0,09	–	–	–
<i>Calathus fuscipes</i>	0,08	–	1,41	6,48
<i>Harpalus rufipes</i>	0,06	–	–	3,09
<i>Carabus granulatus</i>	0,06	–	–	–
<i>Amara plebeja</i>	0,04	0,39	–	–
<i>Loricera pilicornis</i>	0,03	–	0,47	0,31
<i>Amara lunicollis</i>	0,03	–	–	–
<i>Amara familiaris</i>	0,02	0,39	0,47	1,23
<i>Carabus convexus</i>	0,02	–	–	–
<i>Platynus assimilis</i>	0,02	–	–	–
<i>Poecilus lepidus</i>	0,01	–	–	4,32
<i>Harpalus rufibarbis</i>	0,01	0,39	–	–
<i>Amara spreta</i>	0,01	–	–	–
<i>Bembidion lampros</i>	0,01	–	–	33,33
<i>Amara ovata</i>	0,01	–	0,47	0,31
<i>Agonum mülleri</i>	0,01	–	–	–
<i>Platynus dorsalis</i>	0,01	–	–	–
<i>Poecilus versicolor</i>	0,01	–	–	–
<i>Pterostichus nigrita</i>	0,01	–	–	–
<i>Clivina fossor</i>	–	–	–	14,81
<i>Trechus quadristriatus</i>	–	–	–	4,32
<i>Bembidion tetracolum</i>	–	–	–	1,23
<i>Syntomus foveatus</i>	–	–	–	0,62
<i>Harpalus affinis</i>	–	–	–	0,62
<i>Amara aenea</i>	–	–	–	0,31
<i>Amara fulva</i>	–	–	–	0,31
<i>Harpalus tardus</i>	–	–	–	0,3
<i>Bembidion deletum</i>	–	–	–	0,31
Summe der Individuen	13998	259	213	324
Artenanzahl	35	13	18	29
Anzahl Gesamtproben	91	3	1	3

(Abb. 3). Auf dem 70 %-Niveau lassen sich sechs (Abb. 4), auf dem 75 %-Niveau elf Klassen unterscheiden.

Die deutlichsten Unterschiede zu allen anderen Standorten weisen vier aneinandergrenzende Standorte im südlichen 10 m-Meßraster auf. Sie befinden sich auf einer Windbruchfläche bzw. Lichtung (Klasse 2). Neben der Hauptklasse (Klasse 1) läßt sich auf dem 60 %-Ähnlichkeitsniveau eine weitere Gruppe mit neun Standorten (Klasse 3) abtrennen, die aufgrund der räumlichen Lage einen Einfluß des Waldrandes, insbesondere einen Einfluß

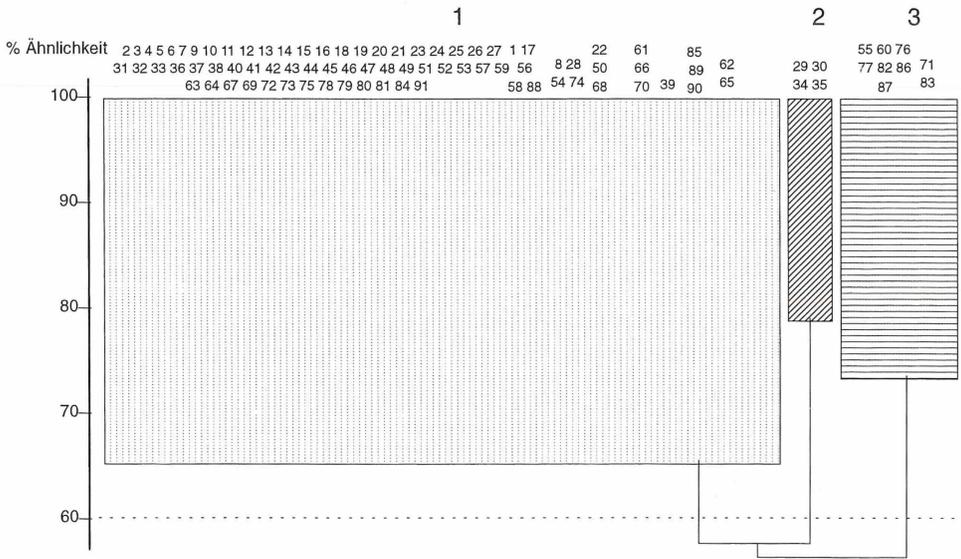


Abb. 3: Klassifizierung der Standorte des Buchenwaldes nach der Average-Cluster-Analyse (Ähnlichkeitsmaß: Renkonen-Index, 60 %-Ähnlichkeitsniveau).

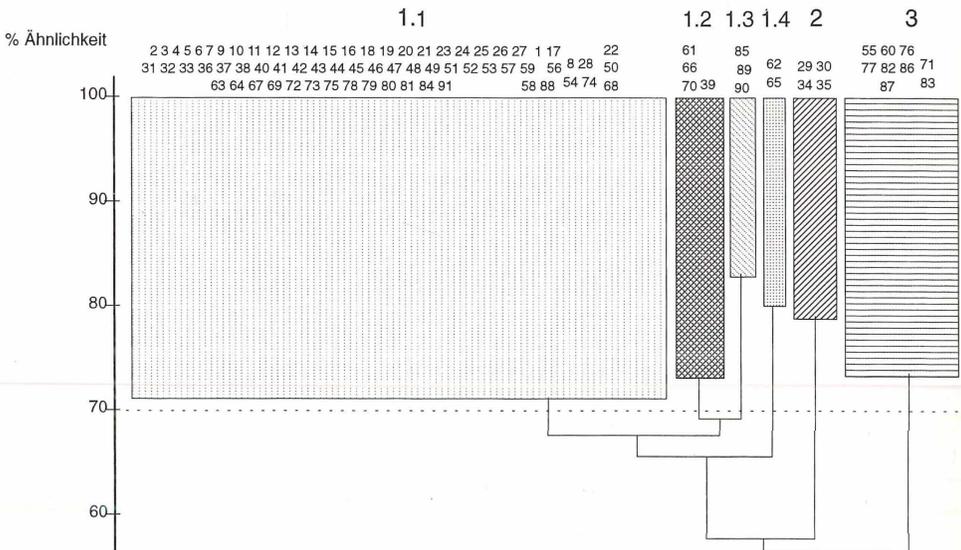


Abb. 4: Klassifizierung der Standorte des Buchenwaldes nach der Average-Cluster-Analyse (Ähnlichkeitsmaß: Renkonen-Index, 70 %- Ähnlichkeitsniveau).

des Fichtenforstes, vermuten läßt. Klasse 2 wird durch ein dominantes Auftreten von *Pterostichus niger* und einem Rückgang von *Pterostichus oblongopunctatus* gegenüber der Klasse 1 geprägt. *P. oblongopunctatus* meidet als typische Waldart den Waldrand (Klasse 3). *Carabus hortensis* und *Carabus coriaceus* hingegen präferieren den Waldrand. *Leistus rufomarginatus* meidet sowohl die Standorte der Klasse 3 als auch die der Klasse 2. Die in geringen Individuenanzahlen erfaßten, typischen Offenlandarten sind überwiegend in der Hauptklasse 1 zu finden. Als subrezentende Arten haben sie wenig Einfluß auf die Klassifizierung, die mittels des Renkonen-Indexes als Ähnlichkeitsmaß erfolgte.

Die Klasse 2 bleibt auf allen betrachteten Ähnlichkeitsniveaus konstant, während sich die anderen Klassen weiter aufspalten. Klasse 1 spaltet sich auf dem 75 %- Ähnlichkeitsniveau in acht Klassen auf. Die Standorte der Klassen 1.21 und 1.4 befinden sich alle im Schnittpunkt des Buchenwaldes mit mehreren benachbarten Biotoptypen (Maisacker, Hangweide, Hangmischwald). In beiden Klassen, insbesondere in Klasse 1.4, sind *Nebria brevicollis* und *Synuchus vivalis* dominant. *N. brevicollis* ist in Schleswig-Holstein typisch für Grünland. Die Art wandert vermutlich aus der Hangweide in den Buchenwald ein und wird somit vom südöstlichen Waldrand einwärts in abnehmenden Maße erfaßt. *Synuchus vivalis* hat gleichzeitig an der Grenze zum Fichtenforst (Klasse 3.02) eine höhere Laufaktivitätsdichte. Standort 39 (Klasse 1.22) liegt als einzige Bodenfalle inmitten eines größeren Totholzhaufens (> 10 m<sup>2</sup>), gleichzeitig am Rande der auf der Untersuchungsfläche größten Lichtung. Die Dominanzstruktur verschiebt sich gegenüber der benachbarten Klasse 2: Die Laufaktivitätsdichte von *Pterostichus niger* ist in der Klasse 1.22 niedriger, die von *Harpalus latus* höher als in Klasse 2. *Leistus rufomarginatus* ist in Klasse 1.22 mit über 5 % Dominanz vertreten. In den Klassen 1.13 und 1.14 ist *Notiophilus biguttatus* dominant. Gleichzeitig hat *Leistus rufomarginatus* in Klasse 1.13 seine höchste Laufaktivitätsdichte. Gründe für diese Verteilung sind nicht erkennbar.

Ein Vergleich der Gesamt-Individuenzahlen der Klassen untereinander zeigt, daß im Bereich des Windbruches (Klasse 2) mit 208 Individuen/Falle\*196 Tage mit Abstand die meisten Individuen erfaßt wurden (Abb. 5). Am südöstlichen Buchenwaldrand und an der Grenze zum Fichtenforst (Klassen 1.4 und 3.02) war die Laufaktivitätsdichte der Carabiden um 50 % niedriger und damit am geringsten (107 bzw. 109 Individuen/Falle\*196 Tage). Dies zeigt eindringlich, daß der sogenannte 'Waldrandeffekt' – hohe Besiedlungsdichten vieler verschiedener Arten in Grenzbereichen (Ökotonen) – durchaus differenziert betrachtet werden muß.

Die Artenzahlen schwanken insgesamt nur wenig (Abb. 6). Durchschnittlich liegen sie bei 11 bis 12 Arten/Barberfalle. Herausragend ist auch hier der Windbruch (Klasse 2) mit 15 Arten. Auch in der Klasse 1.4 liegt die durchschnittliche Artenanzahl mit 14 über dem Durchschnitt.

### 4.3. Heterogenitäten der Besiedlungsdichten

576 Individuen aus 20 Arten wurden mit Hilfe der zwölf Eklektoren erfaßt. Nur drei Arten wurden mit über 30 Individuen erfaßt, wobei *Pterostichus oblongopunctatus* und *Harpalus latus* mit über 200 bzw. über 100 Individuen mit Abstand die dominanten Arten waren. Die durchschnittliche Besiedlungsdichte aller Carabiden zusammen lag bei 6,86 Individuen/m<sup>2</sup> (Tab. 3).

Mit Abstand die höchsten Individuenzahlen wurden in den Eklektoren des 'Windbruchs' erfaßt. Die Individuendichte lag mit 15,1 Individuen/m<sup>2</sup> drei mal so hoch wie an den Habitattypen 'Laubstreu' (5,52) und 'Nähe Knick' (4,81), sogar 7,5 mal höher als die an der Grenze zum 'Fichtenforst' (2,00).

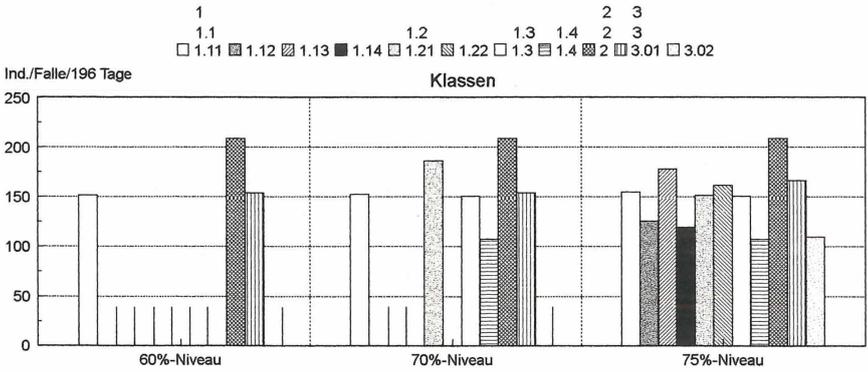


Abb. 5: Vergleich der Individuenzahlen der räumlichen Cluster des Buchenwaldes auf verschiedenen Ähnlichkeitsniveaus

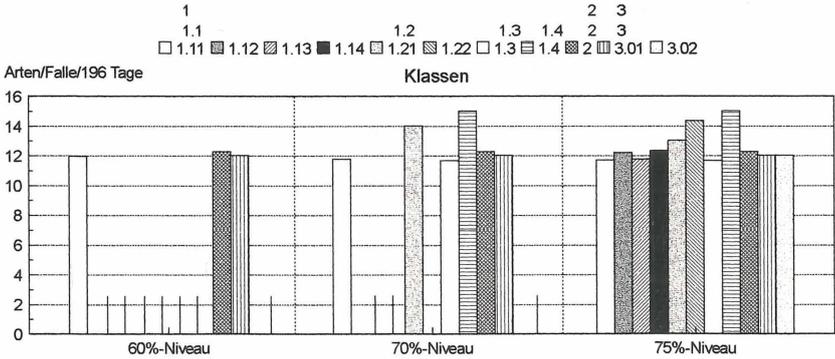


Abb. 6: Vergleich der Artenzahlen der räumlichen Cluster des Buchenwaldes auf verschiedenen Ähnlichkeitsniveaus

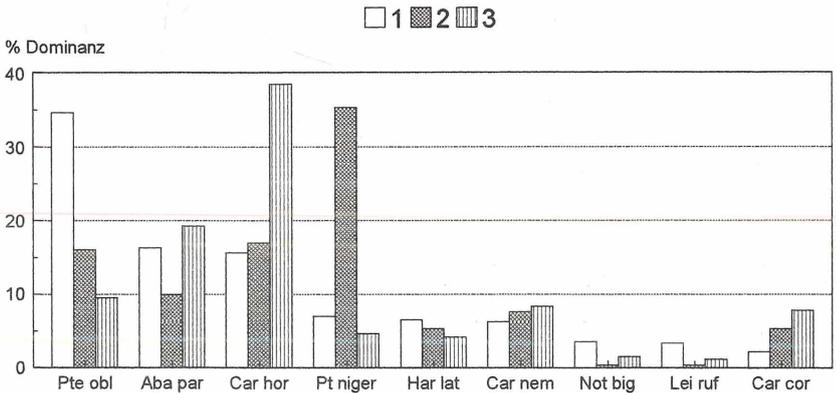


Abb. 7: Aktivitätsdominanzen ausgewählter Arten in den räumlichen Cluster des Bucheswaldes (Grundlage: Average-Cluster-Analyse, Ähnlichkeitsmaß Renkonen-Index, 60%)

Tab. 3: Besiedlungsdichte der Carabiden (Ind./m<sup>2</sup>) in den verschiedenen Habitattypen des Buchenwaldes (je 3 Parallelen). 'Ind. insg.' = Gesamtindividuenanzahlen aller Parallelen (n = 12) über den gesamten Zeitraum (06.04. – 18.10.93)

	Ind. insg.	Ø alle Standorte	Laubstreu	Windbruch	Knicknähe	Nähe Fichte
<i>Pterost. oblongopunctatus</i>	256	3,05	4,05	5,86	2,10	0,19
<i>Harpalus latus</i>	135	1,61	0,33	5,00	1,00	0,10
<i>Abax parallelepipedus</i>	32	0,38	0,48	0,29	0,29	0,48
<i>Amara similata</i>	29	0,35	0,24	0,62	0,33	0,19
<i>Harpalus quadripunctatus</i>	29	0,35	0,05	1,33	–	–
<i>Notiophilus biguttatus</i>	21	0,25	0,10	0,05	0,57	0,29
<i>Pterostichus niger</i>	14	0,17	–	0,57	–	0,10
<i>Leistus rufomarginatus</i>	9	0,11	0,05	–	0,19	0,19
<i>Trechus obtusus</i>	9	0,11	–	0,19	0,00	0,24
<i>Amara lunicollis</i>	9	0,11	–	0,43	–	–
<i>Amara plebeja</i>	7	0,08	–	0,10	0,14	0,10
<i>Carabus hortensis</i>	6	0,07	0,05	0,10	0,05	0,10
<i>Carabus nemoralis</i>	5	0,06	0,10	0,14	–	–
<i>Amara ovata</i>	5	0,06	0,10	0,14	–	–
<i>Synuchus vivalis</i>	3	0,04	–	–	0,14	0,00
<i>Bradycellus harpalinus</i>	2	0,02	–	0,05	0,00	0,05
<i>Amara familiaris</i>	2	0,02	–	0,10	–	–
<i>Carabus coriaceus</i>	1	0,01	–	0,05	–	–
<i>Harpalus rufipes</i>	1	0,01	–	0,05	–	–
<i>Amara spreta</i>	1	0,01	–	0,05	–	–
Summe	576	6,86	5,52	15,10	4,81	2,00
Artenzahl	17	6,86	10	18	9	11

Nur Arten mit insgesamt über 20 Individuen wurden für statistische Tests herangezogen. Signifikante Unterschiede zwischen den Habitattypen bestehen von diesen Arten nur für *Harpalus latus*, *Harpalus quadripunctatus* und *Pterostichus oblongopunctatus* (Tab. 4).

*Pterostichus oblongopunctatus* wies, im Vergleich zu den anderen Arten, mit Abstand die höchsten Besiedlungsdichten auf. Im Durchschnitt lagen die Werte bei 3,05 Individuen/m<sup>2</sup>. Dieser Befund stimmt in etwa mit den Ergebnissen aus anderen Methoden überein. Die Besiedlungsdichten waren im 'Windbruch' (5,86) und im geschlossenen Wald ('Laubstreu') (4,05) relativ hoch, an den Grenzen zum 'Knick' (2,1) und zum 'Fichtenforst' (0,19) hingegen niedrig. Erstaunlich ist die Tatsache, daß die Art, obwohl sie typisch für Wälder ist, im 'Windbruch' (Lichtung) vorherrschend war.

Die Art war jedoch im geschlossenen Wald ('Laubstreu') fast doppelt so dominant wie im 'Windbruch' (etwa 73 % zu 39 %). Dieser Unterschied zwischen der Dichte und Dominanz ist darauf zurückzuführen, daß die Dichte aller Carabiden im geschlossenen Wald geringer war als im 'Windbruch'. Für die Waldart *Abax parallelepipedus* konnten keine signifikanten Unterschiede belegt werden. Allerdings ist die Art am Standort 'Laubstreu' und an der Grenze zum 'Fichtenforst' häufiger aufgetreten als an den anderen beiden Standorten.

*Harpalus latus* war die zweitdominante Art. Die Besiedlungsdichte dieser Art war im 'Windbruch' mit Abstand am höchsten (5 Ind./m<sup>2</sup>), an den anderen Habitattypen war sie erheblich niedriger (≤ 1 Ind./m<sup>2</sup>). Mit knapp 21 % gehörte die Art am 'Knick' zu den dominanten Arten.

Tab. 4: Signifikanztest (p: Irrtumswahrscheinlichkeit) der Besiedlungsdichten in den verschiedenen Habitattypen des Buchenwaldes (Median-Test, Chi-Square-Approximation; für jeden Standort n = 9) (l = Laubstreu, w = Windbruch, k = Nähe Knick, g = Nähe Fichtenforst); \*\*p < 1%, \*p < 5%, ns = nicht signifikant

Art/Vergleich	w-l-k-g	k - g	l - g	l - k	w - g	w - l	w - k
<i>Pterost. oblongopunctatus</i>	0,00 **	0,01 **	0,00 **	0,17 ns	0,00 **	0,64 ns	0,05 ns
<i>Abax parallelepipedus</i>	0,74 ns	0,54 ns	0,61 ns	0,27 ns	0,17 ns	0,17 ns	0,64 ns
<i>Harpalus latus</i>	0,00 **	0,07 ns	0,16 ns	0,05 ns	0,00 **	0,00 **	0,07 ns
<i>Harp. quadripunctatus</i>	0,00 **	–	0,32 ns	0,32 ns	0,00 **	0,02 *	0,00 **
<i>Amara similata</i>	0,19 ns	0,05 ns	0,13 ns	0,65 ns	0,05 ns	0,65 ns	0,33 ns
<i>Notiophilus biguttatus</i>	0,09 ns	0,65 ns	0,05 ns	0,13 ns	0,05 ns	1,00 ns	0,13 ns

Die Dichten aller anderen Arten lagen unter einem Ind./m<sup>2</sup>, oft sogar unter 0,2 Ind./m<sup>2</sup> (Tab. 3).

Auf der 'Windbruch'-Fläche waren neben den genannten Arten auch die Besiedlungsdichten von *Harpalus quadripunctatus*, *Pterostichus niger* und *Amara similata* am höchsten. Hier wurden auch typische Arten des Offenlandes, wie z. B. *Amara*-Arten, erfaßt.

Die Mehrzahl der Carabidenarten ist laufaktiv und wird daher durch Barberfallen relativ häufiger erfaßt als mit den Eklektoren. Dementsprechend waren laufaktive, große Arten, wie *Abax parallelepipedus*, *Carabus hortensis*, *Carabus nemoralis* und *Pterostichus niger*, in den Barberfallen dominanter als in den Eklektoren (Tab. 5), während dies bei den *Amara* und *Harpalus*-Arten umgekehrt war. Die meisten der *Amara*-Arten sind sehr flugaktiv und halten sich mehr in der Vegetation als am Boden auf. *Bradycellus harpalinus* wurde als einzige Art nur mit den Eklektoren erfaßt.

Tab. 5: Unterschiede in den Dominanzstrukturen (%) aufgrund der Erfassung von Laufaktivitätsdichten und Besiedlungsdichten. Bofa = Barberfallen (n = 91), E = Eklektoren (n = 12)

Art	Bofa	E	Art	Bofa	E
<i>Pterost. oblongopunctatus</i>	31,02	44,44	<i>Amara plebeja</i>	0,04	1,22
<i>Carabus hortensis</i>	17,90	1,04	<i>Amara lunicollis</i>	0,03	1,56
<i>Abax parallelepipedus</i>	16,19	5,56	<i>Loricera pilicornis</i>	0,03	–
<i>Pterostichus niger</i>	8,46	2,43	<i>Amara familiaris</i>	0,02	0,35
<i>Carabus nemoralis</i>	6,51	0,87	<i>Carabus convexus</i>	0,02	–
<i>Harpalus latus</i>	6,19	23,44	<i>Platynus assimilis</i>	0,02	–
<i>Notiophilus biguttatus</i>	3,18	3,65	<i>Amara ovata</i>	0,01	0,87
<i>Leistus rufomarginatus</i>	2,94	1,56	<i>Amara spreta</i>	0,01	0,17
<i>Carabus coriaceus</i>	2,92	0,17	<i>Harpalus rufibarbis</i>	0,01	–
<i>Harpalus quadripunctatus</i>	1,94	5,03	<i>Agonum mülleri</i>	0,01	–
<i>Nebria brevicollis</i>	1,03	–	<i>Bembidion lampros</i>	0,01	–
<i>Synuchus vivalis</i>	0,34	0,52	<i>Poecilus lepidus</i>	0,01	–
<i>Amara similata</i>	0,32	5,03	<i>Platynus dorsalis</i>	0,01	–
<i>Pterost. melanarius</i>	0,29	–	<i>Poecilus versicolor</i>	0,01	–
<i>Cychrus caraboides</i>	0,14	–	<i>Pterostichus nigrata</i>	0,01	–
<i>Trechus obtusus</i>	0,09	1,56	<i>Bradyc. harpalinus</i>	–	0,35
<i>Pterost. strenuus</i>	0,09	–			
<i>Calathus fuscipes</i>	0,08	–			
<i>Harpalus rufipes</i>	0,06	0,17	Summe	100	100
<i>Carabus granulatus</i>	0,06	–	Artenanzahl	35	20

#### 4.4. Einfluß einzelner Umweltfaktoren

##### Entfernung des Waldrandes

Für sechs der 14 dominanten Arten (mit  $n > 30$ ) besteht ein signifikanter Zusammenhang zwischen den Laufaktivitätsdichten und der Entfernung zum Waldrand (Tab. 6). Bei vier Arten (*Carabus coriaceus*, *Carabus hortensis*, *Pterostichus niger* und *Synuchus vivalis*) nehmen die Laufaktivitätsdichten zum Waldrand, bei *Leistus rufomarginatus* und *Pterostichus oblongopunctatus* zur Waldmitte zu. Die letzteren zwei Arten sind daher als typische Waldarten zu bezeichnen.

Von den im Buchenwald nur mit wenigen Individuen erfaßten, typischen Arten der Äcker und des Offenlandes trat nur ein kleiner Teil vorwiegend an den Waldrändern auf. Hierzu gehören *Poecilus versicolor*, *Amara lunicollis* und *Amara familiaris* (die beiden letzten Arten waren auch auf der größeren Lichtung zu finden). Auch *Carabus convexus* wurde mit drei Exemplaren am südlichen und südöstlichen Waldrand erfaßt, was dafür sprechen könnte, daß die Art in Schleswig-Holstein nicht typisch für Buchenwälder ist.

Die Laufaktivitätsdichten von *Carabus coriaceus* und *Carabus hortensis* sind in der Nähe des Fichtenforstes höher als im westlichen Teil des Buchenwaldes. *Carabus hortensis* ist im Fichtenforst dominant; *Carabus coriaceus* wandert vermutlich vom Erlenwald am Rande des Belauer Sees über den Hangmischwald zum Buchenwald und nutzt die Grenzbereiche (Ökotone) als Leitlinien für die Futtersuche. *Carabus nemoralis* hat im Waldesinnern, *Harpalus latus* an der Grenze zum Maisacker höhere Laufaktivitätsdichten. *Notiophilus biguttatus* ist im Ostteil des Buchenwaldes, nahe dem Fichtenforst, aggregiert. Auch *Synuchus vivalis* ist im Übergangsbereich zum Fichtenforst häufig. Beide Arten sind im Fichtenforst dominanter als im Buchenwald.

Tab. 6: Zusammenhang zwischen Laufaktivitätsdichten und der Entfernung des Waldrandes (Kendall tau b-Korrelationskoeffizient (r)). Waldrand = Entfernung des Waldrandes allgemein, Maisacker = Entfernung des südlichen Waldrandes (zum Maisacker), Fichtenforst = Entfernung des östlichen Waldrandes (zum Fichtenforst). p = Irrtumswahrscheinlichkeit, \* = Signifikanzniveau > 95 % (1% < p < 5 %), \*\* = Signifikanzniveau > 99 % (p < 1 %)

	Waldrand		Maisacker		Fichtenforst	
	r	p	r	p	r	p
<i>Carabus coriaceus</i>	-0,21	**	-0,08	0,30	-0,16	*
<i>Carabus hortensis</i>	-0,20	**	-0,13	0,09	-0,19	**
<i>Carabus nemoralis</i>	0,10	0,21	0,15	*	0,02	0,78
<i>Harpalus latus</i>	-0,05	0,49	-0,16	*	0,03	0,65
<i>Harpalus quadripunctatus</i>	-0,05	0,55	-0,10	0,22	0,03	0,67
<i>Leistus rufomarginatus</i>	0,17	*	0,11	0,15	0,23	**
<i>Nebria brevicollis</i>	-0,03	0,75	-0,05	0,52	-0,25	**
<i>Notiophilus biguttatus</i>	0,12	0,13	0,08	0,30	-0,16	*
<i>Abax parallelepipedus</i>	-0,05	0,52	0,06	0,43	0,12	0,12
<i>Pterostichus melanarius</i>	-0,13	0,14	-0,11	0,21	0,09	0,31
<i>Pterostichus niger</i>	-0,16	*	-0,24	**	-0,23	**
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	0,31	**	0,20	**	0,12	0,10
<i>Synuchus vivalis</i>	-0,26	**	-0,20	*	-0,32	**
<i>Amara similata</i>	-0,15	0,08	-0,11	0,19	-0,04	0,65

## Vegetation

Die Laufaktivitätsdichten von *Pterostichus niger* und *Harpalus latus* sind positiv, die von *Notiophilus biguttatus* und *Carabus hortensis* dagegen negativ mit der Bedeckung von *Milium effusum* bzw. der Krautschicht korreliert (Tab. 7). *Notiophilus biguttatus* ist ein optisch jagender, oberflächenaktiver Laufjäger, der Standorte mit dichter Vegetationsbedeckung meidet. Der sehr laufaktive *Carabus hortensis* bevorzugt von Bodenvegetation unbedeckte Standorte (HEYDEMANN 1957). Die hohen negativen Korrelationen zwischen den Laufaktivitätsdichten von *Synuchus vivalis* sowie *Nebria brevicollis* und der Vegetationsbedeckung sind hingegen wahrscheinlich ohne direkten Kausalbezug.

## Lichtungen

Es wurde nicht nur die Laufaktivitätsdichte mit dem Vorkommen einer Lichtung am Fallenstandort korreliert (punktseriale Korrelation), sondern auch die Größe der Lichtung einbezogen. Hierzu wurden die Laufaktivitätsdichten der Arten mit dem Vorkommen einer Lichtung mit einer Flächenausdehnung über 100 m<sup>2</sup> am Fallenstandort korreliert (Tab. 7).

Sowohl mit dem Vorkommen einer Lichtung überhaupt als auch mit dem einer Lichtung über 100 m<sup>2</sup> positiv korreliert sind die Laufaktivitätsdichten von *Pterostichus niger* und *Carabus nemoralis*. *Harpalus latus* sowie *Carabus coriaceus* haben nur auf großen Lichtungen signifikant höhere Laufaktivitätsdichten. Für *Carabus coriaceus* läßt sich dies vermutlich auf den 'inneren Waldrandeffekt' zurückführen. Auch einige der nicht walddtypischen Arten wurden vor allem auf der großen Lichtung erfaßt (*Amara familiaris*, *Amara lunicollis*, *Platynus dorsalis*).

Tab. 7: Zusammenhang zwischen Laufaktivitätsdichten und dem Bedeckungsgrad der Vegetation (Kendall tau b-Korrelationskoeffizient (r)) sowie dem Vorkommen einer Lichtung am Fallenstandort (punktserieller Korrelationskoeffizient (r<sub>pb</sub>)). Krautschicht = Bedeckungsgrad der Krautschicht, *Milium effusum* = Bedeckungsgrad von *Milium effusum*, Lichtung = Vorkommen einer Lichtung, n (ja) = 15, n (nein) = 76, LI > 100 m<sup>2</sup> = Vorkommen einer Lichtung mit einer Flächenausdehnung > 100 m<sup>2</sup>, n (ja) = 11, n (nein) = 80. p = Irrtumswahrscheinlichkeit, \* = Signifikanzniveau > 95 % (1 % < p < 5 %), \*\* = Signifikanzniveau > 99 % (p < 1 %)

	Krautschicht		Milium effusum		Lichtung		LI > 100 m <sup>2</sup>	
	r	p	r	p	r <sub>pb</sub>	p	r <sub>pb</sub>	p
<i>Carabus coriaceus</i>	-0,08	0,36	-0,12	0,16	0,19	0,08	0,23	*
<i>Carabus hortensis</i>	-0,11	0,21	-0,19	*	0,05	0,64	-0,01	0,95
<i>Carabus nemoralis</i>	0,09	0,28	0,11	0,18	0,32	**	0,36	**
<i>Harpalus latus</i>	0,20	*	0,26	**	0,16	0,13	0,21	*
<i>Harpalus quadripunctatus</i>	0,17	0,05	0,16	0,07	0,07	0,51	0,10	0,37
<i>Leistus rufomarginatus</i>	0,09	0,29	0,15	0,09	0,06	0,56	-0,08	0,44
<i>Nebria brevicollis</i>	-0,20	*	-0,13	0,17	0,03	0,78	-0,02	0,82
<i>Notiophilus biguttatus</i>	-0,30	**	-0,21	*	-0,16	0,14	-0,15	0,16
<i>Abax parallelepipedus</i>	-0,03	0,72	-0,10	0,22	0,08	0,43	0,03	0,77
<i>Pterostichus melanarius</i>	0,18	0,06	0,06	0,51	0,02	0,89	-0,04	0,74
<i>Pterostichus niger</i>	0,20	*	0,26	**	0,49	**	0,57	**
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	-0,04	0,62	0,02	0,77	0,07	0,52	-0,01	0,91
<i>Synuchus vivalis</i>	-0,29	**	-0,26	**	-0,12	0,26	-0,10	0,34
<i>Amara similata</i>	-0,03	0,79	-0,10	0,29	0,07	0,51	-0,02	0,84

## Totholz

Es wurde angenommen, daß nicht einzelne Äste, sondern größere Totholzansammlungen von Bedeutung für die Verteilung der Carabiden sind. Diese Hypothese wurde insofern bestätigt, als sich zwischen Laufaktivitätsdichten einzelner Carabidenarten und dem Vorhandensein von Totholz in einem Umkreis von 1 m zur Barberfalle keine signifikanten Korrelationen zeigten (Tab. 8). Um die Hypothese zu überprüfen, daß die Laufaktivitätsdichten mit dem Vorhandensein von größeren Totholzansammlungen korrelieren, wurden die Laufaktivitätsdichten in Beziehung zu dem Vorhandensein einer Totholzansammlung mit der Mindestgröße von 4 m<sup>2</sup>, in unmittelbarer Nähe der Barberfalle (bis 1 m Entfernung), gesetzt (Tab. 8). Nur zwei Arten sind positiv mit diesem Parameter verbunden: *Harpalus latus* und *Pterostichus niger* (bei beiden  $p < 0,01$ ). Da beide Arten auf Lichtungen besonders hohe Laufaktivitätsdichten haben, liegt die Vermutung nahe, daß die Totholzdichte mit den Lichtungen bzw. dem Bedeckungsgrad von *Milium effusum* gekoppelt ist (signifikante Beziehung zwischen 'Totholz > 4 m<sup>2</sup>' und 'Lichtung > 100 m<sup>2</sup>'). Auch zwischen der Laufaktivitätsdichte von *Synuchus vivalis* und der Totholzdichte besteht eine hohe Korrelation (Irrtumswahrscheinlichkeit  $p = 0,07$ ). Da *Synuchus vivalis* fast nur an der Grenze zum Fichtenforst lauffaktiv ist, und der Parameter 'Totholz > 4 m<sup>2</sup>' auch signifikant mit der Entfernung zum Fichtenforst korreliert ist, handelt es sich vermutlich um keine kausale Beziehung zwischen der Verteilung dieser Art und der Totholzdichte.

## Baumstümpfe

Außerdem wurde die Beziehung zwischen der Entfernung des nächstgelegenen Baumstumpfes zu den Barberfallen und zwischen der Menge der Baumstümpfe in einem Umkreis von 5 Metern zu den Barberfallen und den Laufaktivitätsdichten untersucht (Tab. 8). Der Abstand des nächstgelegenen Baumstumpfes betrug zwischen zwei und acht Metern, die Anzahl der Baumstümpfe im genannten Umkreis lag zwischen null und vier.

Zu der Menge der Baumstümpfe wurden keine signifikanten Beziehungen gefunden. Als einzige Art wurde *Harpalus quadripunctatus* signifikant mit höherer Laufaktivitätsdichte in der Nähe von Baumstümpfen erfaßt. *H. quadripunctatus* nutzt Moospolster als Versteck-Habitat (KOCH 1989), und da gerade ältere Baumstümpfe größtenteils flächendeckend mit Moospolstern überzogen sind, könnten sie große Anziehungskraft auf diese Art ausüben und die vermehrte Laufaktivitätsdichte in deren Nähe erklären.

## Körnung und pH-Wert des Bodens

Im Gegensatz zu allen vorher behandelten Variablen wurden die Bodenkenngrößen zwar punktuell gewonnen, aber auf subjektiv gewählten Beobachtungsscales zu 'Flächendaten' aggregiert. Nach KERRINNES (1994) ergeben die Mischproben einen für die Rasterfläche repräsentativen Wert der untersuchten Variablen, wie der Vergleich von Misch- mit unabhängigen Einzelproben zeigt. Dennoch lassen die Variationskoeffizienten erkennen, 'daß die innerhalb der Raster auftretende räumliche Variabilität der Bodenparameter relativ hoch ist und die Streuungen durch das Mischen der Proben geglättet werden'; die pH-Werte sind insgesamt 'stark von Ausreißern und Extremwerten geprägt' (KERRINNES 1994). Bei der Auswertung kommt deshalb der Frage, auf welchem Aggregierungsniveau Bodendaten mit zoologischen Daten verknüpft werden können, besondere Bedeutung zu. Hinzu kommt, daß mit Hilfe der Barberfallen-Methode nicht abgeschätzt werden kann, wo die

Tab. 8: Zusammenhang zwischen Laufaktivitätsdichten und der Totholzdichte (punktbiserialer Korrelationskoeffizient ( $r_{pb}$ ), Kendall tau-b Korrelationskoeffizient ( $r$ )).

TH = Vorhandensein von Totholz in einem Umkreis von 1 m zur Barberfalle, n (ja) = 17, n (nein) = 74; TH > 4 m<sup>2</sup> = Totholz mit einer Flächenausdehnung > 4 m<sup>2</sup> bis zu 1 m von der Barberfalle entfernt, n (ja) = 11, n (nein) = 80; BS-E = Entfernung des nächstgelegenen Baumstumpfes (m); BS-M = Menge der Baumstümpfe in einem Umkreis von 5 m zur Barberfalle. p = Irrtumswahrscheinlichkeit, \* = Signifikanzniveau > 95 % (1 % < p < 5 %), \*\* = Signifikanzniveau > 99 % (p < 1 %)

	TH		TH > 4 m <sup>2</sup>		BS-E		BS-M	
	$r_{pb}$	P	$r_{pb}$	P	$r_{pb}$	P	$r_{pb}$	P
<i>Carabus coriaceus</i>	0,02	0,82	0,13	0,21	-0,04	0,65	-0,03	0,76
<i>Carabus hortensis</i>	0,08	0,46	0,07	0,50	0,04	0,65	-0,05	0,52
<i>Carabus nemoralis</i>	-0,07	0,53	0,14	0,20	-0,07	0,40	-0,01	0,90
<i>Harpalus latus</i>	0,13	0,22	0,31	**	-0,11	0,16	0,09	0,25
<i>Harpalus quadripunctatus</i>	0,02	0,88	0,08	0,45	-0,17	*	0,09	0,28
<i>Leistus rufomarginatus</i>	-0,02	0,87	-0,14	0,18	-0,05	0,50	-0,05	0,57
<i>Nebria brevicollis</i>	-0,02	0,81	0,03	0,80	-0,04	0,65	0,13	0,14
<i>Notiophilus biguttatus</i>	0,08	0,46	-0,12	0,24	-0,03	0,75	0,09	0,30
<i>Abax parallelepipedus</i>	-0,08	0,44	0,10	0,33	-0,01	0,85	0,03	0,75
<i>Pterostichus melanarius</i>	-0,12	0,24	-0,08	0,46	-0,01	0,87	-0,03	0,76
<i>Pterostichus niger</i>	-0,03	0,76	0,35	**	-0,13	0,11	0,02	0,79
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	-0,16	0,12	-0,07	0,5	-0,02	0,75	0,06	0,46
<i>Synuchus vivalis</i>	0,16	0,13	0,19	0,07	0,03	0,77	0,08	0,40
<i>Amara similata</i>	-0,02	0,87	-0,02	0,84	0,03	0,78	0,08	0,39

Larvalhabitate der Arten liegen. Auch deshalb fällt eine Zuordnung zu flächenhaft aggregierten Daten schwer. Insgesamt sind keine interpretierbaren Ergebnisse gewonnen worden, weshalb hier auf die weitere Darstellung verzichtet wird.

#### Mächtigkeit und Lagerungsdichte der Laubstreu

Die Laubmächtigkeit und die Lagerungsdichte der Laubstreu wurden mit den Laufaktivitätsdichten korreliert. Die Laubmächtigkeit variiert zwischen 2,9 und 8,4 cm. Die Lagerungsdichte erreicht Werte zwischen 4 und 16 g/cm<sup>3</sup>. Beide Parameter sind untereinander, die Lagerungsdichte außerdem mit der Bedeckung von *Milium effusum* ( $r = 0,34$ ,  $p < 0,01$ ) korreliert.

Keine Art war signifikant mit der Laubmächtigkeit korreliert. Nur die Verteilung von *Notiophilus biguttatus* wies einen negativen Zusammenhang zu der Lagerungsdichte der Streu auf ( $r = -0,27$ ,  $p < 5 \%$ ).

#### 4.5. Zusammenwirken mehrerer Umweltfaktoren

Der Einfluß mehrerer Umweltfaktoren bzw. von Faktorenkombinationen auf die Verteilung der Carabiden wurde mittels Redundanzanalyse (RDA) und Hauptkomponentenanalyse (PCA) untersucht. Eingang in die Analysen fanden Umweltfaktoren, von denen bereits bekannt war, daß sie für bestimmte Arten von Bedeutung sind. In die erste Analyse

wurden fünf Parameter aufgenommen: der Totholz-Anteil ('Totholzansammlungen > 4 m<sup>2</sup>'), der 'Bedeckungsgrad von *Milium effusum*', die 'Entfernung zum Maisacker' (Knick) und zum 'Fichtenforst' sowie die 'Entfernung des nächstgelegenen Baumstumpfes'. Die zweite Analyse wurde mit sieben Parametern des Bodens und der Laubstreu durchgeführt. Von den 35 Arten wurden der Übersichtlichkeit halber nur die 14 häufigsten Arten (mit je  $n > 30$ ) dargestellt.

Der Korrelations-Biplot der RDA spiegelt die bereits durch die Korrelations- und Varianzanalysen erwarteten Ergebnisse wieder (Abb. 8). Die Verteilung von *Pterostichus niger* und *Harpalus latus* wird durch den 'Totholz-Anteil' und die 'Bedeckung mit *Milium effusum*' bestimmt. Dieser Quadrant des Biplots kann als Faktorenkomplex 'Lichtung' zusammengefaßt werden. Trotz des geringen Korrelationskoeffizienten von  $r = 0,16$  (Pearson, punktbserial) zwischen 'Totholzansammlungen > 4 m<sup>2</sup>' und 'Bedeckungsgrad von *Milium effusum*' hängen beide Parameter räumlich eng zusammen. Tatsächlich korrelieren sowohl

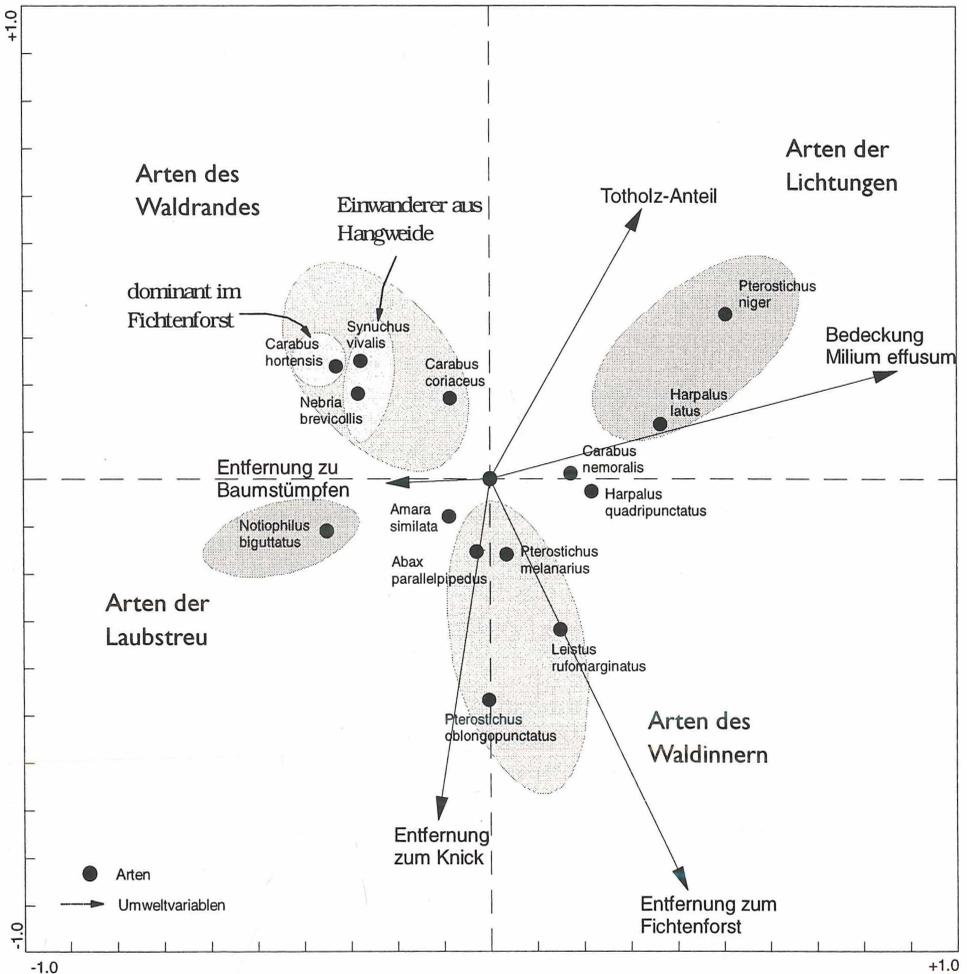


Abb. 8: RDA-Biplot mit 14 Arten und fünf Umweltvariablen

'Totholzansammlungen > 4 m<sup>2</sup>':  $r = 0,27$ ,  $p < 0,01$  als auch 'Bedeckungsgrad von *Milium effusum*':  $r = 0,56$ ,  $p < 0,01$  mit 'Vorkommen von Lichtungen > 100 m<sup>2</sup>'. Der Erklärungswert des Faktorenkomplexes 'Lichtung' ist für *Pterostichus niger* wesentlich höher als für *Harpalus latus*. Auf der entgegengesetzten Seite befindet sich *Notiophilus biguttatus*, eine Art, die auf der Laubstreu aktiv ist. Die meisten anderen Arten ordnen sich entlang der Vektoren 'Entfernung zu den Waldrändern'. Zu trennen sind hier die in den Wald einwandernden bzw. am Waldrand entlanglaufenden Arten ('Arten des Waldrandes') von den Waldarten, die sich mehr im Waldesinnern aufhalten ('Arten des Waldesinnern'). Insgesamt erklären die mittels der RDA extrahierten Eigenvektoren 19,2 % der Varianz der Artdaten. Die Ordinationsachsen sind nach dem Monte-Carlo-Permutationstest signifikant.

Die mit den Boden- und Streuparametern durchgeführte RDA ergab (nach dem Monte-Carlo-Test signifikant), daß durch diese Parameter 25,9 % der Varianz der Arten erklärt werden, davon allein 21,1 % durch den 1. Eigenvektor. Hierbei wird ein großer Teil der Varianz durch den pH-Wert erklärt, obwohl dieser aufgrund seiner insgesamt geringen

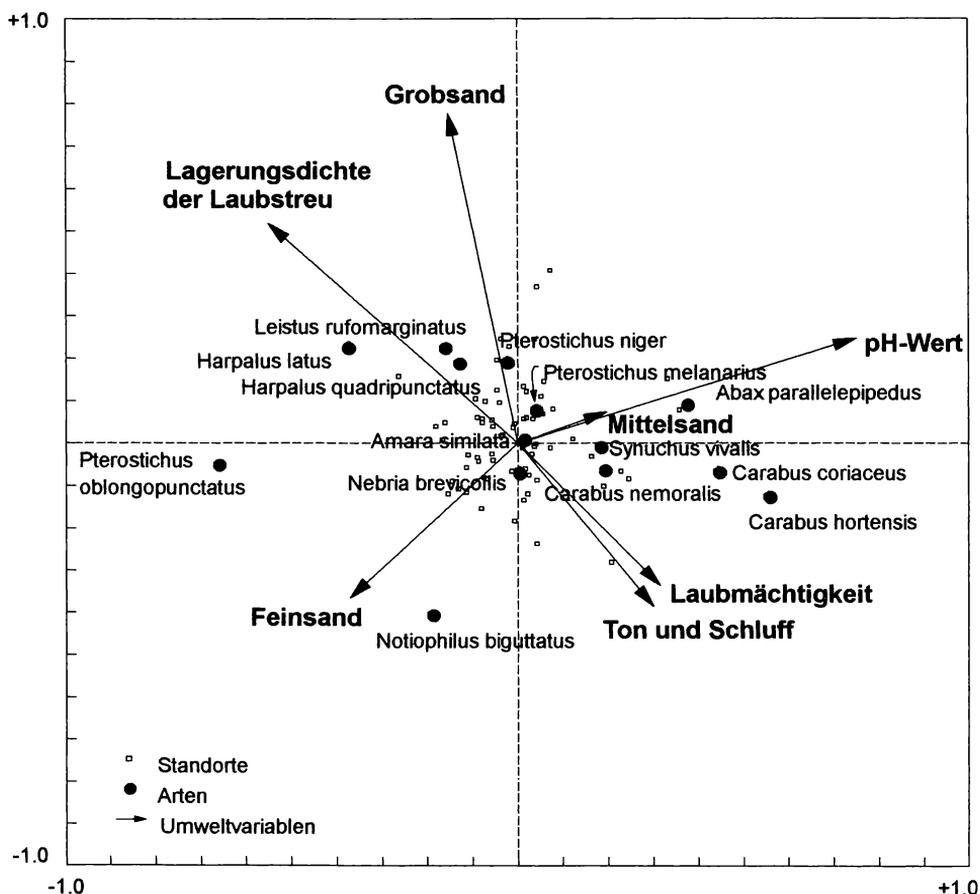


Abb. 9: RDA-Triplot mit 14 Arten, sieben Parametern des Bodens und der Streu und 91 Standorten

Schwankungen (3,03 – 3,47) als unbedeutend für die Verteilung der Carabiden im Untersuchungsgebiet erkannt wurde. Daß die Bodenkenngößen über die Standorte recht homogen verteilt sind, wird auch daran deutlich, daß die Standorte im Triplot alle nah beieinander liegen (Abb. 9). Dies macht deutlich, daß eine Analyse allein zu irreführenden Ergebnissen führen kann.

#### 4.6. Räumliche Modellierung der Carabidenverteilung

##### Interpolation auf Grundlage faunistischer Daten

Die Semivariogrammanalysen ergaben für die einzelnen Arten sehr unterschiedliche Ergebnisse (Abb. 10, 11).

Bei einigen Carabidenarten steigen die (mittleren) Meßwertvarianzen mit zunehmender Entfernung der Meßpunkte an. Dies könnte z. B. für *Pterostichus oblongopunctatus*, *Carabus hortensis* und *Abax parallelepipedus* auf einen Trend hinweisen, der von externen Faktoren verursacht wird. Um die autokorrelative Komponente trotzdem herauszuarbeiten, müßten andere Verfahren als die Variogrammanalyse angewendet werden. Die 'Variogrammwolken' von *P. oblongopunctatus* und *C. hortensis* (Abb. 10) lassen erkennen, daß die Meßwertvarianzen über alle Distanzen sehr stark variieren. Auch bei großer Entfernung der Meßpunkte zueinander gibt es relativ viele Punktepaare, die eine geringe Meßwertvarianz aufweisen. Ähnliche Variogrammwolken ergeben sich für die anderen Arten. Auch aus diesem Grund wurde auf die Anpassung eines Modells an die Daten und damit eine Interpolation verzichtet.

Bei vielen Arten sind die nugget-effects, gemessen an der mittleren Varianz, sehr hoch (z. B. bei *Amara similata*, *Carabus coriaceus*, *Leistus rufomarginatus*, Abb. 11). Dies bedeutet, daß im Nahbereich bereits starke Diskontinuitäten auftreten. Damit sind die Meßwertvarianzen zwischen den Meßpunkten im Nahbereich nicht interpretierbar. Hierfür dürften die starken Variabilitäten der Abundanzen in benachbarten Fanggefäßen verantwortlich sein, die für viele tierische Organismen bekannt sind. Dieser Sachverhalt hängt damit zusammen, daß sich Organismen nicht gleichmäßig verteilen bzw. sich bewegen. Das Variogramm für *Leistus rufomarginatus* zeigt über alle Distanzen etwa gleiche Meßwertvarianzen, die damit rein zufällig sind. Bei einigen Arten steigen die Meßwertvarianzen über die ersten zehn Meter stark an, dann fallen sie aber wieder über eine weite Distanz ebenso stark ab (z. B. bei *Pterostichus niger*), bei anderen Arten variieren die Varianzen sehr stark über alle Entfernungen (z. B. *Nebria brevicollis*) (Abb. 11). Eine Interpolation auf die Fläche läßt sich daher für keine Art absichern.

##### Interpolation mit Hilfe von Umweltfaktoren

Wird die Verteilung einer Carabidenart von einem oder mehreren Umweltfaktoren beeinflusst und ist die Art der Abhängigkeiten bekannt, so können mit Hilfe der Umweltfaktoren die räumlichen Verteilungen der Carabiden erklärt und modelliert werden. Die im Rahmen dieser Untersuchung erfaßten Umweltfaktoren erklären für einige Arten hohe Anteile an der Varianz in den Laufaktivitätsdichten. Aufgrund der vielschichtigen Habitatbindungen und der Scaleabhängigkeiten konnten die Ursachen für die Verteilungsmuster jedoch nicht vollständig geklärt werden. Noch ist unklar, inwieweit der nicht erklärbare Anteil der Varianzen zufällig begründet ist oder von Einflußfaktoren herrühren, die nicht erfaßt wurden (z. B. inter- und intraspezifische Konkurrenz).

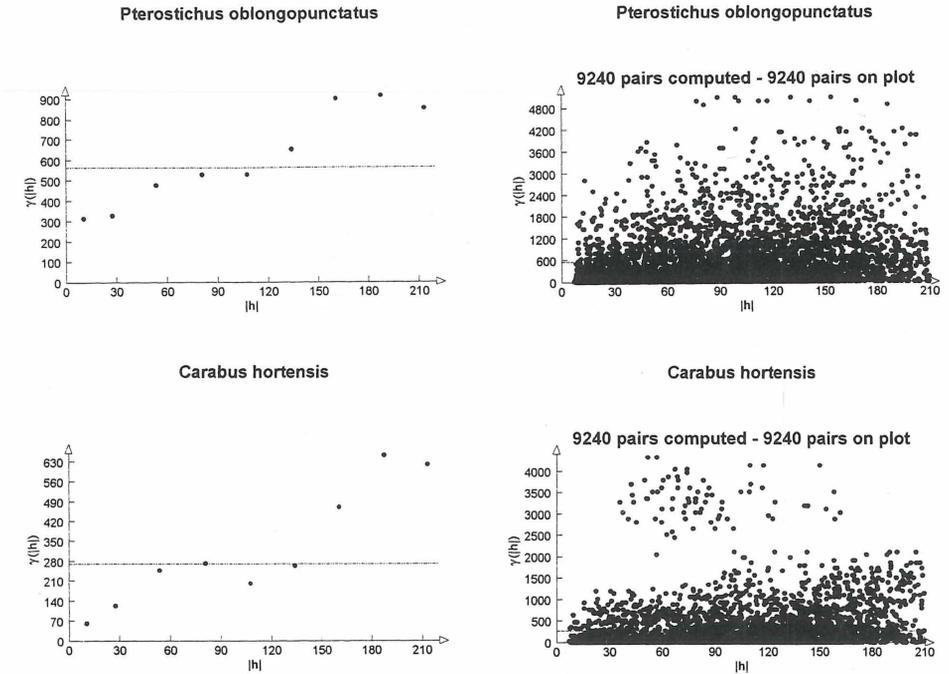


Abb. 10: Experimentelle Semivariogramme (ungerichtet) und 'Variogrammwolken' für *Pterostichus oblongopunctatus* und *Carabus hortensis*.  $\gamma(|h|)$  = Meßwertvarianz,  $|h|$  = Entfernung (m)

Für einige Arten wurden die Beziehungen zu dem Komplex der Umweltfaktoren mittels varianzanalytischer Modelle analysiert. Für die Quantifizierung der Ergebnisse war es notwendig, die Daten mittels einer multiplen Regression zu untersuchen, was streng genommen aufgrund der fehlenden statistischen Voraussetzungen - keine normalverteilten, nur zum Teil metrisch skalierte Daten - nicht zulässig ist. Als Beispiel für eine flächenbezogene Auswertung soll die Verteilung von *Pterostichus niger* dienen.

*Pterostichus niger* ist sowohl mit der Bedeckung der Krautschicht ( $r = 0,20$ ), mehr noch mit der von *Milium effusum* ( $r = 0,26$ ) korreliert. Die mit Abstand höchsten Laufaktivitätsdichten wurden auf der größten Lichtung des Untersuchungsgebietes (etwa 900 m<sup>2</sup> Ausdehnung) erfaßt ( $r_{pb} = 0,57$ ). Daneben ist die Art positiv mit Totholzansammlungen > 4 m<sup>2</sup> ( $r = 0,35$ ) und der Entfernung zu den Waldrändern (Knick:  $r = -0,23$ , Fichtenforst  $r = -0,24$ ) korreliert (alle Korrelationen signifikant bei  $p < 5\%$ ).

Vergleicht man varianzanalytische Modelle, so erklären die genannten Umweltfaktoren mindestens 47 % der Varianz (bei Kombination der Variablen konnte die erklärte Varianz auf etwa 80 % gesteigert werden). Ein Regressionsmodell ( $R^2 = 0,39$ ) lautet:

$$\text{Laufaktivitätsdichte (P. niger)} = 17,4 + 26,37 \cdot (\text{LI}) + 9,7 \cdot (\text{TH} > 4\text{m}^2) - 0,03 \cdot (\text{KN})$$

mit

LI = Lichtung mit einer Mindestausdehnung von 100 m<sup>2</sup> (2 Klassen)

TH > 4m<sup>2</sup> = Totholzansammlung mit einer Mindestausdehnung von 4 m<sup>2</sup> (2 Klassen)

KN = Entfernung des Knicks als Grenze zum Maisacker (m).

Das skizzierte regressionsanalytische Modell ergab bei einer Überprüfung der Laufaktivitätsdichten ähnliche Werte, wie sie im Rahmen dieser Untersuchung ermittelt wur-

den. Sie wurden deshalb für eine flächenhafte Modellierung verwendet. Mittels des GIS wurden die verschiedenen Informationsschichten verschnitten, wodurch neue Flächen entstanden, denen jeweils Informationen zu allen Parametern zugeordnet waren. Diesen Flächen wurden die anhand der Regressionsmodelle ermittelten Laufaktivitätsdichten zugeordnet (Abb. 12). Gegenüber dem Modell wurde die flächenbezogene Modellierung dahingehend vereinfacht, daß die Entfernung zum Waldrand vernachlässigt wurde. Für *Pterostichus niger* ergeben sich damit Abweichungen von unter 5 Individuen pro Standort. Trotz grundsätzlicher Übereinstimmungen zwischen der Verbreitungskarte mit den im Gelände ermittelten Laufaktivitätsdichten zeigte sich, daß das Modell noch erweitert werden muß. Zum Beispiel fällt auf, daß Totholz die Verteilung der Art nur in Zusammenhang mit Lichtungen zu beeinflussen scheint. Insgesamt ist mit der flächenhaften Darstellung

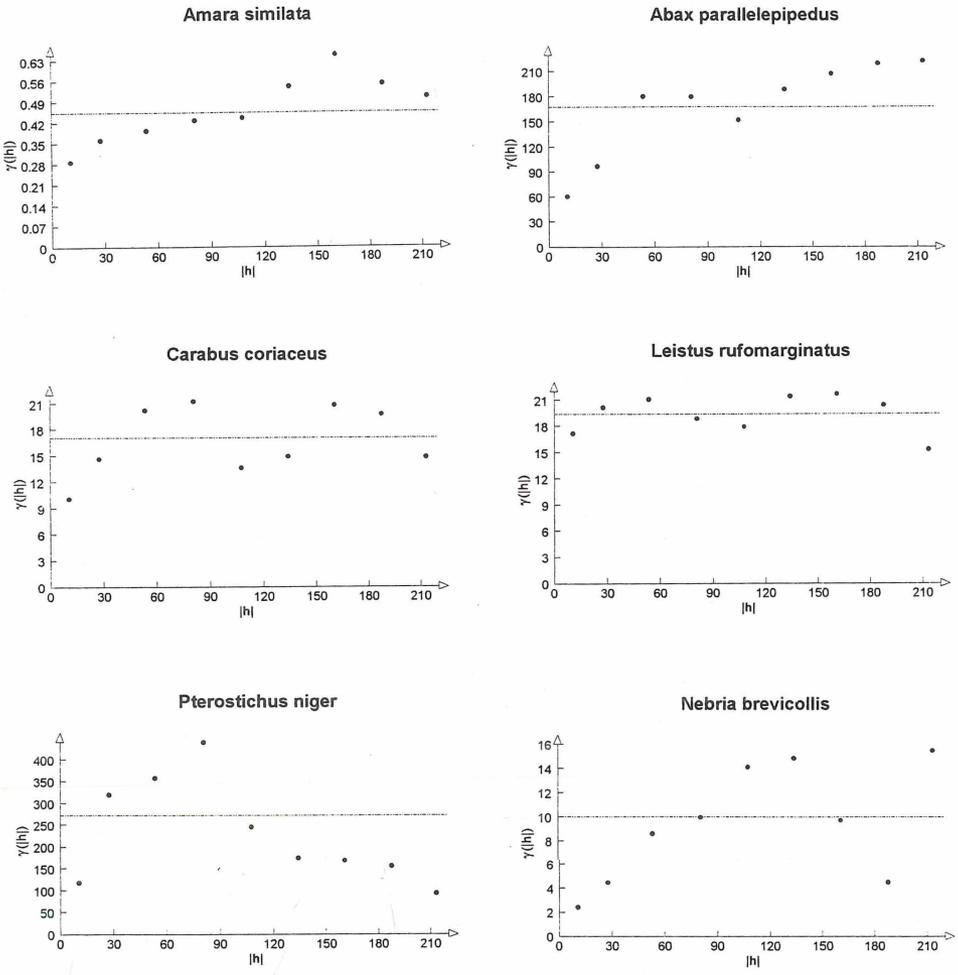


Abb. 11: Experimentelle Semivariogramme (ungerichtet) für ausgewählte Arten.  $\gamma(|h|)$  = Meßwertvarianz,  $|h|$  = Entfernung (m)

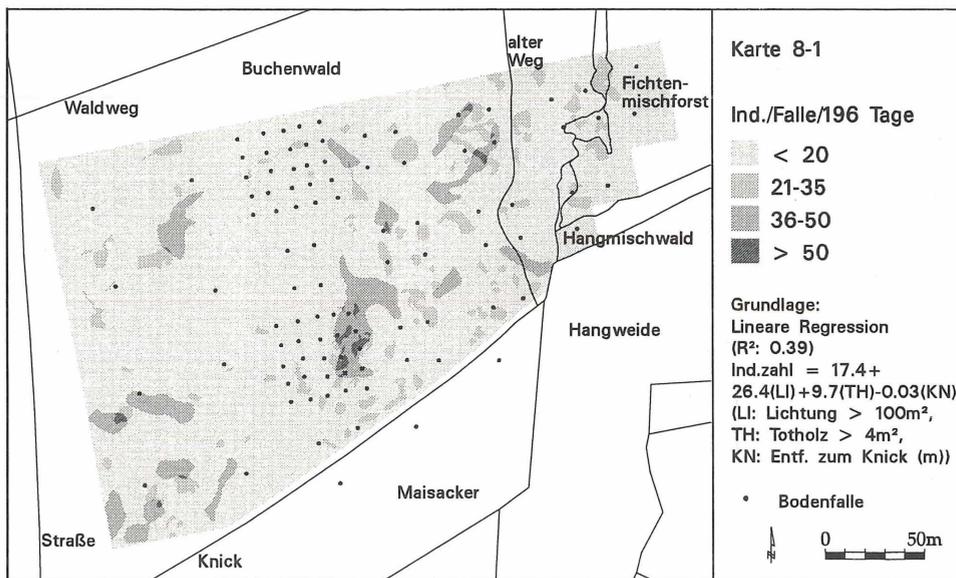


Abb. 12: Karte der Aktivitätsdichten. Verteilung von *Pterostichus niger* auf der Basis eines Korrelationsmodells.

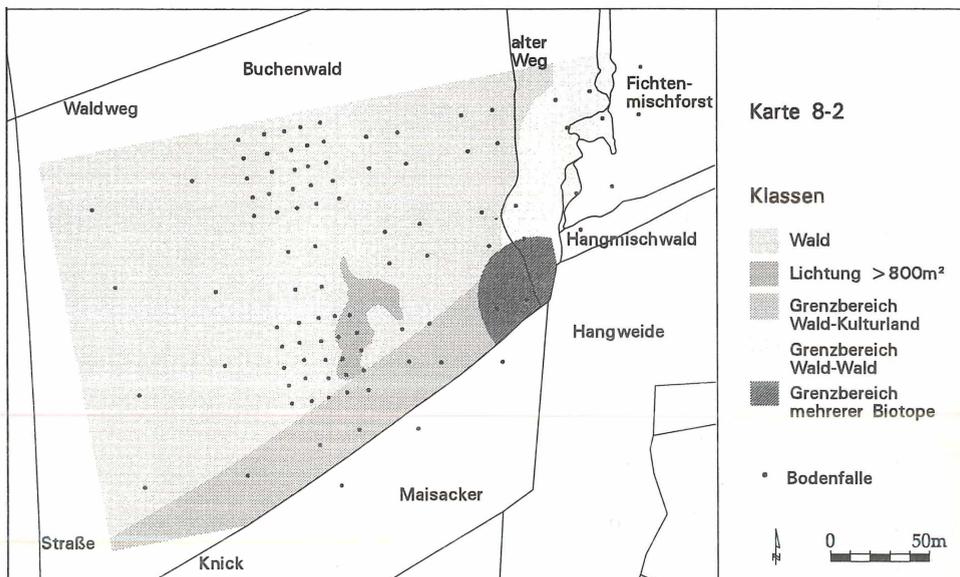


Abb. 13: Differenzierung des Buchenwaldes aufgrund unterschiedlicher Carabiden-Synantrien auf der Basis der Average-Cluster-Analyse der Renkonen-Indizes.

zwar ein Informationsverlust verbunden, zufällige Schwankungen werden aber ausgeglichen.

Neben der flächenbezogenen Auswertung der Verteilung einzelner Arten können auch die Habitatgrenzen von Artengemeinschaften bestimmt werden. Damit können zum Beispiel räumliche Planungen optimiert werden: So werden heute vielfach Flächen aufgrund ihrer Bedeutsamkeit für den Artenschutz bewertet, welche auf der Nutzungs- bzw. Biotoptypenebene abgegrenzt werden (z. B. Buchenwald, Acker). Von Bedeutung für den Artenschutz dürften aber Flächen sein, die auf einem 'artgerechten' Scale, d. h. einem Scale, der durch die Verteilung einer Art bedingt ist, gebildet wurden. Es scheint daher für die Bewertung der Carabiden nicht ausreichend zu sein, den 'Buchenwald' als homogene Fläche darzustellen; vielmehr muß er in mehrere für die Carabidenverteilung bedeutsame Flächen unterteilt werden. Dies wären nach den Ergebnissen der Clusteranalyse für das Untersuchungsgebiet:

- Flächen mit typischem Waldklima;
- Flächen mit Offenlandcharakter (Lichtungen);
- Flächen mit Ökotoncharakter: Grenzbereich Wald – Kulturland;
- Flächen mit Ökotoncharakter: Grenzbereich Wald – Wald;
- Flächen mit Ökotoncharakter: Grenzbereich mehrerer Biotoptypen.

Abb. 13 stellt das nach diesen Kriterien klassifizierte Untersuchungsgebiet dar. Die Grenzbereiche zwischen den Biotoptypen müssen für einzelne Arten, die die Grenzen überschreiten, in den benachbarten Biotoptyp ausgeweitet werden.

## 4.7. Methodische Aspekte

### Repräsentativität von Carabidenuntersuchungen

Geht man davon aus, daß die 91 Erfassungsstandorte der Laufaktivitätsdichten des Untersuchungsgebietes die Grundgesamtheit der Carabidenfauna des Buchenwaldes repräsentieren, so werden 70 % aller Arten mit 19 Barberfallen, 90 % der Arten erst mit 59 Fallen erfaßt (Abb. 14). Betrachtet man nur die mittels der Clusteranalyse differenzierte Klasse 1.11 ('typisches Waldklima') als Grundgesamtheit, so werden 70 % der Arten mit 15, 90 % der Arten mit 40 Barberfallen erreicht. Alle nach den ersten neun Arten zusätzlich hinzugekommenen Arten haben Dominanzanteile unter 2 %, zum großen Teil sind sie nicht walddtypisch. Allerdings wurde auch mit der 39. Falle noch eine typische Waldart (*Trechus obtusus*) neu erfaßt.

Bei zufälliger Stichprobenziehung reicht bereits eine Barberfalle aus, um die zehn dominanten Arten des Buchenwaldes (mit jeweils > 1,5 % Dominanz) bzw. des 'typischen Waldklimas' (Klasse 1 bzw. 1.11) zu erfassen. Innerhalb eines Habitattyps verändern sich selbst die Dominanzstrukturen bei einer geringen Fallenzahl nur geringfügig (Tab. 9). Allerdings sind die Unterschiede in den Dominanzstrukturen in verschiedenen Habitattypen eines Biotops erheblich (vergl. Kap. 4.2). Sollen alle Carabiden-Synusien eines Biotops erfaßt werden, so sollten die Laufaktivitätsdichten in jedem Habitattyp ermittelt werden.

Tab. 9: Vergleich der Dominanzstrukturen (%) aufgrund der Anzahl der zugrundeliegenden Stichproben. Linke Spalte (1.11) = Vergleichs-Dominanzstruktur der Klasse 1.11 (57 Standorte), andere Spalten (1 - 10) = Dominanzstrukturen bei 1 bis 10 zufällig gezogenen Stichproben

Arten	1.11	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Pt. oblongopunctatus</i>	37,54	39,0	37,0	33,5	36,1	33,4	33,2	36,9	39,2	40,5	39,9
<i>Abax parallelepipedus</i>	15,96	16,9	13,6	16,0	19,1	18,9	19,0	18,8	18,1	17,7	17,4
<i>Carabus hortensis</i>	13,91	19,5	18,7	17,3	16,4	14,9	14,6	14,1	13,4	12,8	12,3
<i>Pterostichus niger</i>	7,27	2,6	5,1	6,1	5,0	7,7	7,6	6,7	6,1	5,9	7,6
<i>Harpalus latus</i>	6,74	6,5	6,0	6,1	5,4	6,2	6,3	5,6	5,6	5,8	6,5
<i>Carabus nemoralis</i>	6,59	2,6	6,8	5,6	5,4	7,9	8,1	7,4	7,2	7,1	6,5
<i>Leistus rufomarginatus</i>	3,43	5,2	1,7	2,1	2,4	2,4	3,0	3,1	2,8	2,9	2,8
<i>Notiophilus biguttatus</i>	2,59	1,3	4,7	5,1	3,6	2,7	2,7	2,5	2,7	2,5	2,4
<i>Carabus coriaceus</i>	2,07	3,9	2,6	3,7	2,8	2,7	2,4	2,1	2,1	2,1	2,2
<i>Harp. quadripunctatus</i>	2,04	1,3	2,1	2,7	1,9	1,7	1,6	1,5	1,3	1,3	1,2
<i>Nebria brevicollis</i>	0,63	1,3	0,9	0,8	0,6	0,4	0,4	0,3	0,4	0,4	0,5
<i>Synuchus vivalis</i>	0,05	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,1	0,2
<i>Pterostichus strenuus</i>	0,02	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2
<i>Pterostichus melanarius</i>	0,32	0,0	0,0	0,0	0,4	0,3	0,4	0,3	0,3	0,2	0,1
<i>Amara similata</i>	0,26	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1
<i>Cychrus caraboides</i>	0,10	0,0	0,9	0,5	0,6	0,4	0,4	0,3	0,3	0,2	0,1
<i>Trechus obtusus</i>	0,08	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1
<i>Calathus fuscipes</i>	0,06	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1
<i>Carabus granulatus</i>	0,05	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,0
<i>Harpalus rufipes</i>	0,05	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Loricera pilicornis</i>	0,03	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Platynus assimilis</i>	0,03	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Amara plebeja</i>	0,03	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Harpalus rufibarbis</i>	0,02	0,0	0,0	0,3	0,2	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,0
<i>Agonum mülleri</i>	0,02	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Amara lunicollis</i>	0,02	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Amara ovata</i>	0,02	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Bembidion lampros</i>	0,01	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Carabus convexus</i>	0,01	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Poecilus versicolor</i>	0,01	0,0	0,0	0,3	0,2	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,0
<i>Pterostichus nigrita</i>	0,01	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,1	0,1	0,0
<i>Amara spreta</i>	0,01	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Individuenanzahl		77,0	117,5	125,3	133,8	142,0	131,7	137,0	141,1	141,7	143,3
Artenanzahl	32	11,0	11,0	11,7	11,3	11,0	10,8	10,9	11,0	10,9	10,8

## Einfluß der Rasterdichte auf Laufaktivitätsdichten

Durch die große Anzahl der aufgestellten Bodenfallen wurden sehr viele Individuen aus der Carabiden-Population entnommen, so daß es zu einem methodisch bedingten Fehler der Bodenfallenergebnisse kommen kann. Dieser Fehler kann sich wie folgt äußern:

- Je nach Probenahmeraster werden in zentralen Bodenfallen weniger Carabiden gefangen als in den benachbarten, randständigen Fallen ('gegenseitige Beeinflussung').
- Zu Beginn der Probenahme werden soviel Carabiden 'weggefangen', daß im Laufe des Probenahmezeitraumes aufgrund der reduzierten Populationsdichten die Fangzahlen sinken. Dies könnte besonders bei Frühjahrsarten ein Problem darstellen: Viele der ♀♀

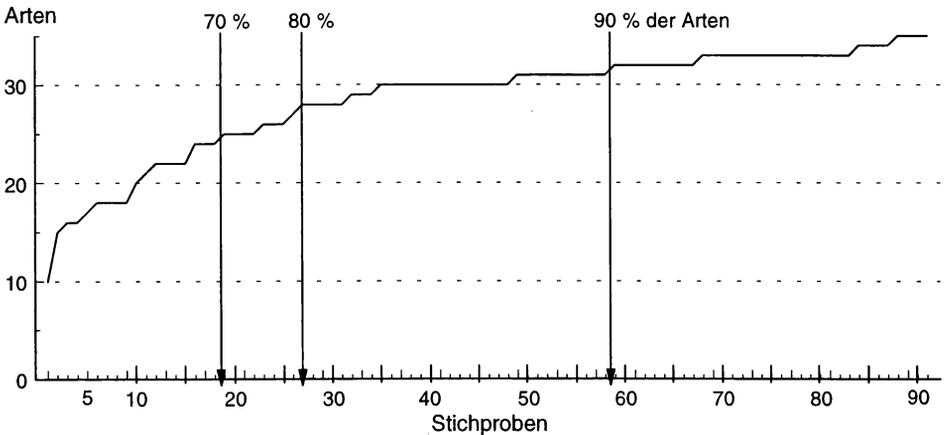


Abb. 14: Beziehung zwischen Stichprobenanzahl und Artenanzahl (Grundgesamtheit: im Untersuchungsgebiet gelegenes Teilstück des Buchenwaldes, 91 Stichproben)

könnten durch den Wegfang keine Eier mehr ablegen, so daß die Herbstpopulation nahezu ausfallen würde.

Wegfangeffekte sind besonders im 10 m-Raster zu erwarten, da vor allem die großen Laufkäfer größere Strecken zurücklegen als die Entfernung der Barberfallen zueinander mißt. Ob Wegfangeffekte auftreten, wurde unter Annahme verschiedener Hypothesen auf mehrfache Weise getestet.

Hypothese I: Die Carabiden breiten sich in alle Richtungen gleich aus. Ein Großteil der erfaßten Individuen sind Carabiden, die durch Ausbreitung bzw. Laufen bei der Nahrungssuche, Partnerfindung etc. in eine Barberfalle gelangen, die also größere Distanzen (> 10 m) zurücklegen. Die in der Mitte des 10 m-Meßfeldes aktiven Carabiden wären in diesem Fall relativ schnell vollständig erfaßt. Von 'außen' nachwandernde Individuen werden eher in eine Barberfalle des äußeren Ringes fallen als in eine des mittleren oder inneren Ringes. Im Vergleich würden also im äußeren Ring des 10 m-Rasters mehr Carabiden erfaßt als in den inneren Ringen (vergl. Abb. 2).

Getestet wurde mit dem Median-Test die Nullhypothese, die Laufaktivitätsdichten der drei Fallen-Gruppen 'äußerer Ring', 'mittlerer Ring' und 'innere Falle' eines 10 m - Rasters (nördliches Raster: 'Laub', südliches Raster: 'Windbruch') entstammten einer Grundgesamtheit. Die Alternativhypothese lautet entsprechend, die Gruppen seien verschieden bzw. die Laufaktivitätsdichten entstammten mehreren Grundgesamtheiten. Die Nullhypothese konnte bei einer statistischen Sicherheit von 95 % ( $p < 0,05$ ) weder für die ganze Artengemeinschaft noch für eine einzelne Art abgelehnt werden (Tab. 10).

Bei einigen Arten waren die Laufaktivitätsdichten entgegen der Annahme innen höher als außen (*Abax parallelepipedus*, *Pterostichus oblongopunctatus*). Bei *Pterostichus niger* würde man aufgrund der Mittelwerte im 'Windbruch'-Raster davon ausgehen, daß die Art deutlich den äußeren Ring bevorzuge. Der Median der Laufaktivitätsdichten beträgt im äußeren Ring aber nur 11,0, die Standardabweichung 25,6. Grund für diese starken Heterogenitäten ist die Tatsache, daß die vier Windbruch-Standorte in dem äußeren und mittleren Ring liegen, und dort die Aktivitätsdichte sehr hoch war (vergl. Karte 2).

Tab. 10: Einfluß der Rasterdichte auf die Laufaktivitätsdichten. Test I: Vergleich der Fallen nach ihrer Lage im 10m-Raster (Median-Test, Chi-Square Approximation). ns = nicht signifikant, Std.abw. = Standardabweichung. Äußerer Ring: n = 16, mittlerer Ring: n = 8, innere Falle: n = 1

	äußerer Ring			mittlerer Ring			innere Falle	
	Median	Mittelwert	Std.abw.	Median	Mittelwert	Std.abw.	Median	p-Wert
10 m-Raster 'Laub'								
Carabus coriaceus	2,0	2,6	1,8	3,0	2,8	2,2	2,0	0,44 ns
Carabus hortensis	20,0	20,8	5,7	22,5	23,3	7,4	12,0	0,44 ns
Carabus nemoralis	9,5	8,8	3,2	6,5	7,4	2,8	7,0	0,15 ns
Harpalus latus	9,0	10,3	3,6	6,5	6,8	2,4	11,0	0,14 ns
Harp. quadripunctatus	2,0	2,7	2,2	2,0	2,4	1,5	1,0	0,69 ns
Leistus rufomarginatus	5,5	7,5	6,3	4,0	4,1	2,5	3,0	0,57 ns
Nebria brevicollis	1,0	1,7	2,8	1,0	1,0	0,9	1,0	0,75 ns
Notiophilus biguttatus	6,0	5,7	4,3	3,0	5,9	10,3	2,0	0,15 ns
Abax parallelepipedus	22,0	22,7	9,8	20,0	19,8	6,5	24,0	0,51 ns
Pterostichus melanarius	0,0	0,3	0,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,40 ns
Pterostichus niger	5,0	6,1	3,9	4,5	4,3	1,8	5,0	0,37 ns
Ptero. oblongopunctatus	51,0	53,9	14,2	51,0	55,0	20,3	62,0	0,56 ns
Synuchus vivalis	0,0	0,1	0,3	0,0	0,3	0,5	0,0	0,40 ns
Amara similata	0,0	0,3	0,6	0,0	0,3	0,5	0,0	0,85ns
10 m-Raster 'Windbruch'								
Carabus coriaceus	3,0	4,6	6,0	2,0	2,5	2,3	2,0	0,75 ns
Carabus hortensis	21,0	24,6	13,9	24,0	21,4	7,8	20,0	0,25 ns
Carabus nemoralis	6,5	9,6	7,4	8,5	11,4	9,4	6,0	0,61 ns
Harpalus latus	13,5	13,4	4,2	13,5	12,3	4,7	12,0	0,63 ns
Harp. quadripunctatus	3,0	3,8	2,6	3,0	3,0	1,9	4,0	0,28 ns
Leistus rufomarginatus	4,5	5,5	4,7	5,0	5,0	3,0	8,0	0,45 ns
Nebria brevicollis	1,0	0,8	0,8	0,0	0,4	0,7	1,0	0,21 ns
Notiophilus biguttatus	1,5	4,6	9,1	1,5	2,4	2,8	2,0	0,78 ns
Abax parallelepipedus	21,5	21,3	5,8	16,5	17,6	7,8	26,0	0,50 ns
Pterostichus melanarius	0,0	0,6	0,8	0,0	0,1	0,4	1,0	0,14 ns
Pterostichus niger	11,0	22,6	25,6	13,0	20,8	24,0	6,0	0,65 ns
Ptero. oblongopunctatus	44,5	52,8	22,9	45,5	45,9	16,2	57,0	0,56 ns
Synuchus vivalis	0,0	0,1	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,75 ns
Amara similata	1,0	0,6	0,6	0,0	0,4	0,5	0,0	0,44 ns

Kritisch anzumerken ist, daß aufgrund der geringen Stichprobenanzahl der 'inneren Falle' die Anwendung des Median-Tests aus statistischen Gründen mit dieser Gruppe nicht durchgeführt werden sollte (NAGL 1992). Da die Zahl der Stichproben der beiden anderen Grundgesamtheiten aber wesentlich höher liegt (mittlerer Ring: 8 Stichproben, äußerer Ring: 16 Stichproben), wurde der Median-Test trotzdem durchgeführt.

Obwohl Hypothese I am wahrscheinlichsten war, wurde zur Absicherung der Ergebnisse eine zweite aufgestellt.

**Hypothese II:** Wenn der Laufradius der Carabiden entsprechend groß ist, können insgesamt mit den Barberfallen des 50 m - Meßrasters mehr Individuen erfaßt werden als mit denen des 25 m-Rasters, und mit denen des 25 m-Rasters mehr als mit denen des 10 m-Rasters, da die Fallen des jeweils grobmaschigeren Rasters einen größeren Einzugsbereich haben. (Entsprechend müßte auch der Einzugsbereich der äußeren Fallen des 10 m-Rasters

größer sein als der der inneren, wie in Hypothese I angenommen; dies bleibt hier unberücksichtigt.) Die Unterschiede in den Laufaktivitätsdichten wurden getestet, indem sich hinsichtlich der Umweltfaktoren und der hierauf begründeten Arten- und Individuenzusammensetzung ähnelnde Standorte (nach Clusteranalyse Klasse 1) der verschiedenen Rasterklassen auf Gleichheit geprüft wurden. Streng genommen kann natürlich nicht ausgeschlossen werden, daß die Clusterbildung durch die hier zu prüfenden methodischen Unterschiede mitbegründet ist; dies ist eine methodische Grenze, die allen Freilanduntersuchungen anhaftet und nicht verändert werden kann.

Die Ergebnisse dieses Tests zeigen, daß die großen Arten über 15 mm Länge (*Carabus*-Arten, *Abax parallelepipedus*, *Pterostichus melanarius*, *Pterostichus niger*) in den Barberfallen des 50 m-Rasters höhere Laufaktivitätsdichten aufweisen (Tab. 11). Signifikante Befunde treten bereits bei dem Vergleich 10 m-Raster zu 25 m-Raster auf, so daß davon ausgegangen werden kann, daß mögliche Wegfangeffekte nur im 10 m - Raster auftreten. *Leistus rufofomarginatus*, eine mittelgroße Art (8,5 mm Länge), tritt als einzige Art signifikant häufiger in den Barberfallen des 10 m-Rasters auf. *Notiophilus biguttatus* zeigt starke Aggregationen im 25 m-Raster. Vermutlich ist hierfür jedoch nicht die Rasterdichte verantwortlich. Die Art ist mit einer durchschnittlichen Körperlänge von 4,5 mm eher klein und ein Wegfangeffekt dürfte sich selbst im 10 m - Raster nicht bemerkbar machen. Die übrigen Arten besitzen weitgehend homogene Verteilungen.

Inwieweit zeitliche Wegfangeffekte auftreten, läßt sich anhand der Jahresperiodiken der Imagines feststellen. Der Vergleich der Jahresrhythmen der häufigen Arten (insbesondere der Frühjahrsarten) mit den in der Literatur beschriebenen weist keine Auffälligkeiten auf. Dies bestätigt die Vermutung, daß bei diesen Arten keine Wegfangeffekte auftreten.

## 5. Diskussion

### Verwendung von Barberfallen

Es ist seit langem bekannt, daß das in den Barberfallen enthaltene Formol verschiedene Carabidenarten im Vergleich zu leeren Fallen vermehrt anlockt (ADIS 1976, HOLOPAINEN 1992). Formol kann zusätzlich unterschiedlich auf ♀♀ und ♂♂ einer Art wirken (THIELE 1977, ADIS 1976). Auch Laufkäfer, die sich bereits in der Barberfalle befinden, können durch Abwehrsekrete und/oder Pheromone andere Laufkäfer der gleichen Art anlocken (LUFF 1986). Weitere Methodenkritik findet sich bei ADIS (1976), DESENDER et al. (1984) und JAROŠÍK (1991).

Da größere Arten in der Regel eine größere Laufleistung haben als kleine Arten und damit ein größeres Areal durchschreiten, ist für sie die Wahrscheinlichkeit, in eine Barberfalle zu fallen, größer als für die kleinen. Auch etwa gleich große Arten sind unterschiedlich laufaktiv. Damit sind die Laufaktivitätsdichten unterschiedlicher Arten nicht unmittelbar vergleichbar. Hinzu kommt, daß aufgrund der Laufaktivität nicht bekannt ist, welche Wege ein Laufkäfer beschritten hat, bevor er mit einer Barberfalle erfaßt wurde. Damit kann auch nicht eindeutig festgestellt werden, welche Ausprägung ein Umweltfaktor am Larvalhabitat des Laufkäfers hat.

Trotz der genannten methodischen Mängel konnten im Rahmen dieser Untersuchung Unterschiede in der Carabidenverteilung aufgrund anderer Einflußfaktoren nachgewiesen werden. Die Methode scheint daher nach wie vor geeignet (DEN BOER 1971, MEIJER 1974, BAARS 1979, MÜLLER-MOTZFELD 1989), die Laufaktivitätsdichten der Arten für Vergleiche zwischen verschiedenen Standorten und für die Charakterisierung von Heterogenitäten heranzuziehen.

Tab. 11: Einfluß der Rasterdichte auf die Laufaktivitätsdichten. Test II: Vergleich ausgewählter Fallen nach ihrer Lage in den unterschiedlich dichten Meßrastern (Median-Test, Chi-Square Approximation). MW = Mittelwert, SA = Standardabweichung, Irrtumswahrscheinlichkeit p: ns = nicht signifikant \* =  $p < 5\%$ , \*\* =  $p < 1\%$

	50m-Raster (Klasse 1)			25m-Raster (Klasse 1)			10m-Raster (Klasse 1)		
	Median	MW	SA	Median	MW	SA	Median	MW	SA
<i>Carabus coriaceus</i>	8,5	8,5	3,5	4,5	4,6	2,2	1,5	1,8	1,5
<i>Carabus hortensis</i>	32,0	32,0	21,2	26,0	24,8	8,0	20,0	17,5	5,1
<i>Carabus nemoralis</i>	16,0	16,0	5,7	12,5	14,5	7,0	7,0	7,1	3,0
<i>Harpalus latus</i>	9,0	9,0	1,4	9,0	9,2	3,8	9,0	9,1	3,5
<i>Harpalus quadripunctatus</i>	4,0	4,0	2,8	4,0	4,4	2,9	1,5	2,3	2,1
<i>Leistus rufomarginatus</i>	2,5	2,5	0,7	2,0	2,4	2,3	5,5	5,3	2,7
<i>Nebria brevicollis</i>	0,0	0,0	0,0	0,5	1,7	2,6	0,5	0,6	0,7
<i>Notiophilus biguttatus</i>	0,0	0,0	0,0	6,5	6,5	4,0	2,0	2,7	2,4
<i>Abax parallelepipedus</i>	46,0	46,0	4,2	23,5	30,7	14,6	22,0	19,6	7,3
<i>Pterostichus melanarius</i>	3,0	3,0	2,8	0,0	0,4	0,5	0,0	0,3	0,5
<i>Pterostichus niger</i>	15,0	15,0	15,6	9,0	19,7	24,8	5,0	4,7	1,8
<i>Pterost. oblongopunctatus</i>	60,0	60,0	15,6	61,0	64,5	19,9	56,0	60,1	22,9
<i>Synuchus vivalis</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,3	0,0	0,0	0,0
<i>Amara similata</i>	1,0	1,0	1,4	0,0	0,5	0,7	0,0	0,0	0,0
<i>Carabus coriaceus</i>	0,01 **	0,01 **	0,14 ns	0,08 ns					
<i>Carabus hortensis</i>	0,22 ns								
<i>Carabus nemoralis</i>	0,03 *	0,03 *	0,10 ns	0,14 ns					
<i>Harpalus latus</i>	0,90 ns								
<i>Harpalus quadripunctatus</i>	0,42 ns								
<i>Leistus rufomarginatus</i>	0,04 *	0,02 *	0,80 ns	0,14 ns					
<i>Nebria brevicollis</i>	0,42 ns								
<i>Notiophilus biguttatus</i>	0,01 *	0,01 **	0,14 ns	0,29 ns					
<i>Abax parallelepipedus</i>	0,19 ns								
<i>Pterostichus melanarius</i>	0,20 ns								
<i>Pterostichus niger</i>	0,01 **	0,01 **	0,10 ns	0,60 ns					
<i>Pterost. oblongopunctatus</i>	0,90 ns								
<i>Synuchus vivalis</i>	0,55 ns								
<i>Amara similata</i>	0,07 ns								

## Rasterdichte und -anordnung sowie Besiedlungsdichte

Die Angaben über die Anzahl von Barberfallen für eine repräsentative Erfassung des Artenspektrums gehen auseinander (MÜHLENBERG 1989: 8 – 20 Barberfallen/ha, HESSISCHES MINISTERIUM 1992: 0,7 Fallen/ha).

Die vorliegende Untersuchung hat gezeigt, daß tatsächlich wenige Barberfallen pro Hektar ausreichen, um das typische Artenspektrum eines als homogen betrachteten Buchenwaldes zu erfassen, sofern sie in einem 'repräsentativen' Teilstück (Waldesinnern) aufgestellt werden. Es bestehen aber innerhalb des Waldes Heterogenitäten, die nur aufgedeckt werden, wenn die Barberfallen zusätzlich in den verschiedenen Habitattypen (hier: Lichtung, Einflußbereich Wald – Wald, Einflußbereich Wald – Kulturland und Einflußbereich verschiedener Biotoptypen) aufgestellt werden.

Insgesamt wurden im Rahmen der vorliegenden Untersuchung im Buchenwald erheblich mehr Arten erfaßt als in vergleichbaren Arbeiten mit weniger Barberfallen, was dafür spricht, daß die erfaßte Artenanzahl mit der Zahl der Fallen ansteigt. Dieser Befund deckt sich mit denen anderer Autoren (THIELE 1971).

Die Populationsentwicklungen der Arten wurden durch die Verringerung der Individuenanzahlen während der einjährigen Untersuchung vermutlich nicht beeinflusst. Legt man zum Beispiel auf der Grundlage der ermittelten Besiedlungsdichten für *Pterostichus oblongopunctatus* ein Vorkommen von 4 Individuen/m<sup>2</sup> zugrunde, so würde ein 10 x 10 m-Quadrant (100 m<sup>2</sup>) 400 Individuen, ein 50 x 50 m-Quadrant (2.500 m<sup>2</sup>) 10.000 Individuen und eine Fläche von 5 ha 200.000 Individuen beherbergen. Dagegen erscheint die im Buchenwald mittels Barberfallen erfaßte Individuenanzahl von 4.342 auf einer 5 ha-Fläche eher gering ( $\hat{=}$  2 % der extrapolierten Individuenanzahl von *P. oblongopunctatus* auf dieser Fläche). Bei sehr laufaktiven Arten (z. B. *Carabus hortensis*) wurden allerdings im Vergleich zu den Besiedlungsdichten wesentlich höhere Laufaktivitätsdichten ermittelt.

Insgesamt wurden in der vorliegenden Arbeit für die meisten Arten mit weniger als 1 Ind./m<sup>2</sup> ähnliche Besiedlungsdichten ermittelt wie von THIELE (1977) und LOREAU (1984) angegeben werden. Nur für *Pterostichus oblongopunctatus* lagen die Werte mit durchschnittlich 3,05 Ind./m<sup>2</sup> relativ hoch (2,4 Ind./m<sup>2</sup> nach BRUNSTING (1981), < 1 Ind./m<sup>2</sup> (Kiefernwald in Polen) nach SZYSKO (1974)). Nach GRAJETZKI et al. (im Druck) sind allerdings 4 – 5 Ind./m<sup>2</sup> für einen Buchenwald in Schleswig-Holstein durchaus üblich.

## Ursachen für die heterogene Verteilung der Carabiden

Die Häufigkeiten vieler Waldarten unterschieden sich nach Untersuchungen in Holland trotz anscheinend homogenen Milieus (gleiche Pflanzengemeinschaften) zwischen verschiedenen Mikrohabitaten. Auch nach MLETZKO (1972) sollte man nicht von einer Untersuchungsstelle innerhalb einer Pflanzenassoziation auf das gesamte Gebiet schließen, da sich die einzelnen an Hand botanischer und bodenbedingter Unterschiede herausgearbeiteten Fallenstandorte in der Laufkäferbesiedlung als inhomogen erweisen. Andere vergleichende Untersuchungen kleinräumiger, ähnlicher und oft auch dicht aneinandergrenzender Habitate kommen zu gleichen Ergebnissen (z. B. LAUTERBACH 1964). Selbst bei kleinräumigen Gesellschaftsmosaiken werden unterschiedliche Bindungspräferenzen der Carabiden deutlich, die aber möglicherweise nicht generalisierbar, sondern fundortspezifisch sind (GIERS 1973). Viele Carabidenarten weisen nach DÜLGE (1992) im Vergleich zu den Pflanzen sogar eine engere mikroklimatische Bindung auf.

Obwohl LOREAU (1986) im wesentlichen die Tendenz zur aggregierten Verteilung bei vielen Arten bestätigt, deutet er auch darauf hin, daß große dominante Arten in den Biotopen, in denen ihre Dominanz die höchsten Anteile hat, die Breite der Nische ausdehnen und sich homogen verteilen, wie zum Beispiel *Abax parallelepipedus*. Eventuell ist dies der Grund dafür, daß sich diese Art auch im Untersuchungsgebiet gegenüber allen aufgenommenen Umweltfaktoren indifferent verhielt. Viele der erfaßten Waldarten sind eurytop, so zum Beispiel *Carabus hortensis*, *Pterostichus oblongopunctatus*, *Notiophilus biguttatus* und *Carabus coriaceus*. Nach DÜLGE (1992) haben sie gegenüber den Faktoren Wald- und Bodentyp, Feuchtigkeit usw. eine relativ weite Toleranz. Dennoch konnten im Rahmen dieser Untersuchung Einflüsse von Umweltfaktoren auf die Verteilung dieser Arten nachgewiesen werden.

Im Grenzbereich verschiedener Habitate erhöht sich durch die unterschiedlichen kleinklimatischen Verhältnisse das Angebot an Nahrung, Fortpflanzungsstätten und Deckungsmöglichkeiten: Hier ist deshalb mit einer höheren Artenanzahl und Siedlungsdichte als in

den angrenzenden Habitaten zu rechnen. Dieses Phänomen wird als 'Randeffekt' (edge-effect) bezeichnet (SCHWERDTFEGGER 1979). Auch HEYDEMANN (1957) schreibt, daß an Wald-rändern wie überhaupt an Grenzlinien dynamische Konzentrationen von Carabiden auftreten. Im Gegensatz zur üblichen Auffassung stellte BLICK (1991) bei seinen Untersuchungen einen 'negativen Randeffekt' fest: Die Aktivität der Carabiden war im Waldesinnern deutlich am höchsten und im äußeren Randbereich am niedrigsten; die Artenanzahl der Laufkäfer nahm kontinuierlich vom Wald zum Umland zu.

In dieser Arbeit konnte ein Randeffekt im Sinne SCHWERDTFEGERS mit Einschränkungen festgestellt werden. Während die Artenanzahlen am Waldrand durchweg erhöht waren, waren die Gesamtindividuenanzahlen zum Teil besonders niedrig. Diese Standorte liegen alle an der Grenze zum Fichtenforst oder zum Hangmischwald. Randeffekte scheinen daher mit den angrenzenden Biotoptypen verknüpft zu sein. Man sollte deshalb nicht allgemein von dem 'Randeffekt' sprechen, sondern Ökotope differenziert betrachten.

Da viele der am Waldrand erfaßten Arten auch auf der ca. 900 m<sup>2</sup> großen Lichtung hohe Laufaktivitätsdichten aufwiesen, geht von dieser vermutlich ebenfalls ein Waldrandeffekt – im Sinne SCHWERDTFEGERS – aus.

Ein Zusammenhang zwischen der Carabidenfauna und der Vegetation ist ebenfalls vielfach nachgewiesen worden (NIEMELÄ & SPENCE 1994). Eine starke positive Korrelation wurde zwischen dem Bedeckungsgrad der Vegetation und der Arten- und Individuendichte von Carabiden (DEN BOER 1965) und ihren Larven gefunden (THIELE 1964). Diese Ergebnisse werden durch die vorliegende Untersuchung bestätigt, da auf der größten Lichtung (etwa 900 m<sup>2</sup>) die Artenanzahl besonders hoch ist, wobei auch Offenlandsarten erfaßt wurden (z. B. *Amara familiaris*, *A. lunicollis*). Auch aus anderen Untersuchungen ist bekannt, daß Feldarten in junge Aufforstungen wie auch in Lichtungen einwandern (LAUTERBACH 1964, VON BROEN 1965).

Nach LARSSON (1939), LINDROTH (1949) und HEYDEMANN (1964) hängen die Abundanzen der Carabiden nicht direkt von der Vegetation ab. Die Vegetation kann aber als Indikator für einen bestimmten, auch für die Carabidenfauna wichtigen Komplex lokalklimatischer Umweltfaktoren dienen (LAUTERBACH 1964). So kann man mit Hilfe der Vegetation auf das Mikroklima und damit den Wasserhaushalt schließen, welchen DEN BOER (1973) und GIERS (1973) für den wichtigsten Faktor der Carabidenverteilung halten. Im Wald mit einem fast geschlossenen Kronendach ist gegenüber Lichtungen der Tagesgang der Temperatur und der Luftfeuchte ausgeglichener als auf Lichtungen oder in jungen Beständen (NEUMANN 1971). Die Evaporation ist im geschlossenen Bestand niedriger, da hier die Windwirkung fehlt. Ferner wirkt die Vegetation als 'Raumwiderstand' (HEYDEMANN 1957) auch direkt auf die Laufaktivität der Carabiden. Dichte Vegetation (wie auf der Lichtung) hemmt die Aktivität und verringert somit die Fläche, die in einer bestimmten Zeiteinheit durchquert werden kann. Die Geschwindigkeit kann sich auf Flächen mit hohem Widerstand (z. B. feuchte Wiese) im Vergleich zu Flächen mit niedrigem Widerstand (z. B. glatter Waldweg) bis auf 10 % verringern. Andererseits erhöht sich bei hohem Raumwiderstand die 'Raumfülle' (HEYDEMANN 1957), womit die Einzelstrukturen und damit die Organismenzahl gemeint sind; deren mittlere Größe und Aktivität nimmt bei zunehmender Raumfülle ab. Die Raumfülle begünstigt somit das Nahrungsangebot für Carabiden und ist wahrscheinlich eine der Ursachen für die im Rahmen der vorliegenden Untersuchung erfaßte hohe Individuen- und Artenanzahl der carnivoren Carabiden auf der Lichtung.

Adulte Laufkäfer überwintern oft in Baumstümpfen oder liegendem Totholz. Oft sind dies nach THIELE (1977) euryhyrische bis xerophile Arten wie *Carabus granulatus*, *Pterostichus oblongopunctatus* und *Loricera pilicornis*. Eine erhöhte Laufaktivität in Bereichen mit einer hohen Totholzdichte konnte für die genannten Arten im Rahmen dieser Untersuchung nicht nachgewiesen werden. Nur *Harpalus quadripunctatus* zeigte einen positiven

Zusammenhang zwischen der Laufaktivitätsdichte und der Nähe zu Baumstümpfen.

Seit langem ist bekannt, daß ein Zusammenhang zwischen der Carabidenverteilung und der Bodenart besteht (LINDROTH 1949). SZYSKO (1974) schreibt: 'Bodenverhältnisse scheinen die Verteilung der Carabiden-Fauna in Wäldern zu steuern.' Viele Autoren sind der Meinung, daß die Körnung des Bodens wahrscheinlich indirekt auf die Carabiden wirkt, da durch ihn der Wasserhaushalt und die Pflanzendecke beeinflußt werden (KIRCHNER 1960). Die höhere Anzahl von Carabiden auf lehmigem Boden ist nach HEYDEMANN (1964) vermutlich nicht nur ein Ergebnis des bevorzugten Mikroklimas, sondern gleichsam der generell höheren Produktivität von organischen Substanzen, welche wiederum eine bessere Nahrungsgrundlage bieten. Unterschiedliche Verteilungsmuster aufgrund der Bodenart wurden im Rahmen dieser Untersuchung nicht festgestellt.

Einen Einfluß des pH-Wertes auf die Carabidenverteilung konnten unter anderem KROGERUS (1960), WIENERT (1979) und PAJE & MOSSAKOWSKI (1984) feststellen. Mikroklimatische Faktoren, die mit dem pH-Wert verknüpft sind, können aber eine Wirkung des pH-Wertes vortäuschen. Zum Beispiel haben kalkhaltige Böden ein charakteristisches Mikroklima (Trockenheit und hohes Temperaturminimum). Doch sind dort lebende Carabiden weniger kalkliebend als auf hohe Temperaturen angewiesen (LINDROTH 1949). In Wäldern auf sauren Böden unterliegen die oberflächennahen Bodenschichten größeren Feuchtigkeits- und Temperaturschwankungen als in Buchenwäldern (THIELE & KOLBE 1962).

Ein Einfluß des pH-Wertes auf die Carabidenverteilung konnte im Rahmen dieser Untersuchung aufgrund der geringen pH-Unterschiede im Untersuchungsgebiet nicht nachgewiesen werden. Dennoch dürfte der pH-Wert eine indirekte Rolle spielen: So ist zum Beispiel die Dichte von Anneliden und Mollusken nach LOREAU (1988) vom pH-Wert abhängig. Auf Böden mit niedrigem pH-Wert ( $\leq 3,8$ ) ist sie niedrig. Damit dürfte auch im untersuchten Buchenwald das Nahrungsangebot gerade für große *Carabus*-Arten eingeschränkt sein.

Auch zwischen der Verteilung der Carabiden und der Ausbildung einer Streuschicht wurde ein Zusammenhang nachgewiesen (NIEMELÄ & SPENCE 1994). Viele Carabidenarten sind thigmotaktisch, daß heißt sie bevorzugen den Aufenthalt in oder auf der Streu (THIELE 1977). HEYDEMANN (1956) weist darauf hin, daß die Fangergebnisse von der Höhe der Streuauflage beeinflußt werden. LOREAU (1987) fand außerdem heraus, daß sich einzelne Carabidenarten (z. B. *Pterostichus oblongopunctatus*) in verschiedenen Tiefen der Streuschicht und der Humusschicht des Bodens bewegen. DEN BOER (1965) und NIEMELÄ (1990) konnten eine starke positive Korrelation zwischen der Häufigkeit von *P. oblongopunctatus* und der Mächtigkeit der Streuschicht nachweisen. Auch indirekt dürfte die Ausbildung der Streuschicht auf die Carabiden wirken. So ist die Besiedlungsdichte der Collembolen, die die Hauptnahrungsquelle für *Notiophilus biguttatus* stellen, in alter zersetzter Laubstreu besonders hoch (HEYDEMANN 1957).

## Möglichkeiten des GIS-Einsatzes

Es gibt bereits einige Ansätze, zoologische Daten in ein GIS zu überführen und mit diesem Arbeitsinstrument auszuwerten (OLEIRE-OLTMANN & FRANZ 1990, KOHLUS 1993, ASCHE & SCHREIBER 1995). Allen Ansätzen gemein ist, daß, auf der Grundlage von zoologischem Fachwissen über Habitatwahl und Ausbreitungsverhalten einzelner Arten, von punktuellen Erfassungen auf bestehende und potentielle Verbreitungsgebiete der Arten geschlossen werden soll. Die aufgrund des hoch aufgelösten Untersuchungscales im Rahmen dieser Arbeit erfaßten Verteilungsmuster für bestimmte Carabidenarten bzw. Artengemeinschaften können neben bereits vorhandenen Kenntnissen über die Ökologie der Arten Grund-

lage für großflächigere Bewertungen von Flächen im Hinblick auf die Bedeutung für Carabiden sein z. B. ASCHE & SCHREIBER (1995). Ein Problem bei der Erstellung von Verbreitungskarten und der Bewertung von Flächen stellen die Grenzen der Flächen dar, da es für Tierarten keine 'harten Grenzen' gibt. Wie aber unter anderem die vorliegende Untersuchung zeigt, können mit Hilfe des GIS diese Grenzen aufgelöst werden, indem zum Beispiel Pufferzonen um Grenzen generiert werden; diese müßten für einzelne Tierarten unterschiedlich breit sein. Mit Hilfe der ermittelten Artenzahlen oder Abundanzen einzelner Arten pro Fläche und der erarbeiteten potentiellen Verbreitungskarten können Umweltstandards aus zoologischer Sicht gesetzt und Umweltqualitätsziele abgeleitet werden (OLEIRE-OLTMANN & FRANZ 1990).

## 6. Zusammenfassung

Die Heterogenitäten in der Struktur der Laufkäfer-Synusien sowie einzelner Laufkäferarten eines Buchenwaldes (*Asperulo-Fagetum*) wurde vom 06.04. – 18.10.1993 auf einer Fläche von 5 ha analysiert. Von insgesamt 98 Barberfallen wurden 91 im Buchenwald und weitere sieben in den angrenzenden Ökosystemen ausgebracht. Sie waren in einem quadratischen Meßnetz mit unterschiedlicher Dichte (10, 25 und 50 m) angeordnet. Zusätzlich wurden die Besiedlungsdichten in vier verschiedenen Habitattypen des Buchenwaldes mit 12 Eklektoren und je zwei integrierten Bodenfallen untersucht. Als potentielle Steuergrößen für die Aktivitätsdichte der Carabiden wurden die Vegetation der Krautschicht, die Lichtungen und die Verteilung des liegenden Totholzes und der Baumstümpfe kartiert und die Entfernung der Barberfallen zu den Waldrändern bestimmt. Aus parallel verlaufenden Untersuchungen konnten die pH-Werte und die Korngrößen des Bodens sowie die Mächtigkeit und Lagerungsdichte der Laubstreu übernommen werden.

Insgesamt bilden 15 370 Individuen aus 45 Arten, davon im Buchenwald 14 574 Individuen aus 36 Arten, die Grundlage der Auswertung. Aus den Laufaktivitätsdichten konnten mit der Clusteranalyse drei Laufkäfer-Synusien abgegrenzt werden: 'Waldinneres' (1), 'Lichtung' (2) und 'Waldrand' (3). Die drei dominanten Arten waren jeweils: (1) *Pterostichus oblongopunctatus* (52,3 %), *Abax parallelepipedus* (24,6 %) und *Carabus hortensis* (23,5 %); (2) *P. niger* (73,5 %), *C. hortensis* (35,3 %) und *P. oblongopunctatus* (33,3 %); (3) *C. hortensis* (58,9 %), *A. parallelepipedus* (29,4 %) und *P. oblongopunctatus* (14,4 %). Die Individuenanzahlen waren auf der 'Lichtung' (2) am höchsten, während die Artenanzahlen in etwa gleich verteilt waren. Als ebenso heterogen wie die Laufaktivitätsdichten erwiesen sich die Besiedlungsdichten. So wurden zum Beispiel für *P. oblongopunctatus* 4,1 (1), 5,9 (2) und 1,2 (3) Ind./m<sup>2</sup> und für *Harpalus latus* 0,3 (1), 5,0 (2) und 0,6 (3) Ind./m<sup>2</sup> ermittelt. Die Besiedlungsdichten lagen zwischen 5,5 (1), 15,1 (2) und 3,4 (3) Ind./m<sup>2</sup>, die Artenzahlen zwischen 10 (1), 18 (2) und 10 (3).

Der Bedeckungsgrad der Krautschicht und die Totholzdichte haben den stärksten Einfluß auf die Verteilung der Carabiden. Beide Faktoren hängen mit dem Strukturkomplex 'Lichtung' zusammen. Der Einfluß des 'Waldrandes' ist abhängig von den angrenzenden Nutzungen. *Harpalus quadripunctatus* ist als einzige Art in der Nähe von Baumstümpfen lauffaktiver als an anderen Standorten. Zusammenhänge zwischen der Laufaktivität der Carabiden und Bodenkenngrößen bzw. Mächtigkeit und Lagerungsdichte der Laubstreu konnten nicht nachgewiesen werden.

Die Ergebnisse machen deutlich, daß der 'Buchenwald' für die Carabiden kein homogener Biotop ist, sondern räumliche Heterogenitäten beherbergt. Um Aussagen über einen Biotop als Ganzes treffen zu können, müssen daher die einzelnen Habitattypen einbezogen werden. Es wurde nachgewiesen, daß innerhalb eines Biotoptyps bereits wenige Barber-

fallen zu aussagekräftigen Ergebnissen im Hinblick auf die Charakterisierung der Carabiden-Synusien führen.

Wegfangeffekte durch die hohe Rasterdichte konnten nicht signifikant belegt werden. Sie sind dennoch im 10 m-Raster für sechs große (>18 mm) Arten des Buchenwaldes nicht auszuschließen.

Variogrammanalysen ergaben, daß die Abundanzen der Arten nicht auf die Fläche interpoliert werden können. Die räumliche Verteilung der Laufaktivitätsdichten konnte aber mit Hilfe aktivitätsbeeinflussender Umweltfaktoren flächenbezogen modelliert werden (z. B. für *Pterostichus niger*, *Carabus hortensis*, *Pterostichus oblongopunctatus*). Die Modellierung wurde mit Hilfe eines Geographischen Informationssystems, gestützt durch Varianzanalysen und lineare Regressionen, vorgenommen.

## 7. Summary

The spatial heterogeneity of beetle communities and single species were investigated from April 6th to October 18th, 1993 in a five-hectare beech forest area (*Asperulo-Fagetum*). Out of total 98 pitfall traps, 91 were installed in the beech forest, 7 in adjacent ecosystems. They were ordered in a grid with variable densities (10, 25 and 50 meters distance). In addition, the population densities in four different habitat types of the beech forest were investigated, using 12 emergence traps with two integrated pitfalls each. The vegetation of the herb layer, clear cuts, the distribution of dead wood and stumps, and the distance from the forest margin were mapped. Furthermore, pH values, soil particle size, and both thickness and density of the litter layer were available.

In total and separately in the beech forest 15,370 individuals of 45 different species and 14,574 individuals of 36 species respectively were determined. Three beetle communities were differentiated by means of a cluster analysis: (1) 'forest centre', (2) 'clear cut', and (3) forest margin. The following species were dominant: (1) *Pterostichus oblongopunctatus* (52,3 %), *Abax parallelepipedus* (24,6 %) and *Carabus hortensis* (23,5 %); (2) *P. niger* (73,5 %), *C. hortensis* (35,3 %) and *P. oblongopunctatus* (33,3 %); (3) *C. hortensis* (58,9 %), *A. parallelepipedus* (29,4 %) and *P. oblongopunctatus* (14,4 %). Abundance was highest in the 'clear cut' (2), whereas species richness showed no differences. Activity densities seemed to be as heterogenous as population densities for single species, eg., *P. oblongopunctatus* 4.1 ind. m<sup>-2</sup> in (1), 5.9 ind. m<sup>-2</sup> in (2) and 1.2 ind. m<sup>-2</sup> in (3), *Harpalus latus* 0.3 ind. m<sup>-2</sup> in (1), 5.0 ind. m<sup>-2</sup> in (2) and 0.6 ind. m<sup>-2</sup> in (3). Total densities and species richness varied between 5.5 ind. m<sup>-2</sup> in (1), 15.1 ind. m<sup>-2</sup> in (2), 3.4 ind. m<sup>-2</sup> in (3), and 10 (1), 18 (2), 10 (3) respectively.

Herb cover and dead wood had the highest influence on the distribution of the Carabidae. Both factors were related with clear cut. The influence of the edge effect depended on the land use of the adjacent areas. Only *Harpalus quadripunctatus* showed higher activity densities near tree stumps. No relations were found between activity densities and both thickness and density of litter layer. The indentifications show clearly that the beech forest is a heterogenous ecosystem on spatial aspect. The investigation proved that only few pitfall traps are sufficient to gain strongly testifiable results regarding the characterization of Carabidae communities. The grid-size used for the pitfall traps has no significant effect on most of the ground beetle species. However, there might be an effect on the six large species (> 18 mm) in the 10-meter-grid. Variogramm analysis had no significant results. The spatial distribution of activity density could be modelled by the correlations between activities of species and environmental factors (e.g., *Pterostichus niger*, *Carabus hortensis*, *Pterostichus oblongopunctatus*). The modell was executed by a geographic information system (GIS), based on variance analysis, and linear regressions.

## 8. Literatur

- ADIS, J. (1976): Bodenfallenfänge in einem Buchenwald und ihr Aussagewert. Mitt. des Lehrstuhls f. Ökologie u. Morphologie d. Tiere, Universität Ulm.
- ASCHE, A. & SCHREIBER, K.-F. (1995): EDV-gestützte ökologische Karten. Einsatz von GIS-Technologie in der Biotopverbundplanung. *Natur & Landschaft* 70, 159-165.
- BAARS, M. A. (1979): Catches in pitfall traps in relation to mean densities of carabid beetles. *Oecologia* 41, 25-46.
- BAUER, T. (1975): Zur Biologie und Autökologie von *Notiophilus biguttatus* F. und *Bembidion foraminosum* Strm. (Coleopt., Carabidae) als Bewohner ökologisch extremer Standorte. - Zum Lebensformtyp des visuell jagenden Räubers unter den Laufkäfern (II). *Zool. Anz.* 194, 305-318.
- BARBER, H. S. (1931): Traps for cave-inhabiting insects. *Sci. Soc.* 46, 259-266.
- BEINHAUER, R. (1988): Klimatologische Einordnung des Untersuchungsraumes. *Int. Mittl. Ökosystemforschung Bornhöveder Seenkette* 2, 53-62.
- BILL, R. & FRITSCH, D. (1991): Grundlagen der Geo-Informationssysteme. Band 1: Hardware, Software und Daten. Wichmann Verlag, Karlsruhe.
- BLICK, T. (1991): Spinnen und Laufkäfer am Waldrand – ein Vergleich. *D.G.a.a.E.-Nachrichten* 5, 43-44
- BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie. 3. Auflage. Wien, 865 S.
- BRUNSTING, A. M. H., SIEPEL, H. & SCHAICK ZILLESSEN, P. G. VAN (1986): The role of larvae in the population ecology of Carabidae. In: DEN BOER, P. J., LUFF, M.L., MOSSAKOWSKI, D., & WEBER, F. (eds.) Carabid beetles. Their adaptations and dynamics. Fischer, Stuttgart, New York, 399-411.
- BOER, DEN P. J. (1965): Verbreitung von Carabiden und ihr Zusammenhang mit Vegetation und Boden. In: TÜXEN, R. (ed.) *Biozoologie*. Junk, Den Haag, 172-183.
- BOER, DEN P. J. (1971): On the dispersal power of carabid beetles and its possible significance. In: BOER, DEN P. J. (ed.) *Dispersal and dispersal power of carabid beetles*. Misc. Papers Landbouwhoges., Wageningen 8, 119-138.
- BOER, DEN P. J. (1973): Das Überleben von Populationen und Arten und die Bedeutung von Umwelt-heterogenität. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 66, 125-136.
- BOER, DEN P. J. (1979): The individual behaviour and population dynamics of some carabid beetles of forests. In: BOER DEN, P. J., THIELE, H. U. & WEBER, F. (eds.) *On the evolution of behaviour in carabid beetles*. Miscellaneous Papers 18. Wageningen. 151-166.
- BROEN, VON B. (1965): Vergleichende Untersuchungen über die Laufkäferbesiedlung einiger norddeutscher Waldbestände und angrenzender Kahlschläge. *Dtsch. Entomol. Z. N.F.* 12, 67-82.
- DESENDER, K., POLLET, M. & SEGERS, R. (1984): Carabid beetle distribution along humidity-gradients in rivulet-associated grasslands (Coleoptera, Carabidae). *Biol. Jb. Dodonaea* 52, 64-75.
- DIBBERN, I. (1994): Vergleichende Untersuchungen zur räumlichen Heterogenität boden- und vegetationskundlicher Variablen in einem Waldökosystem des Bornhöveder-Seengebietes. Diplomarbeit, Kiel.
- DÜLGE, R. (1992): Die Carabidenfauna (Coleoptera: Carabidae) ausgewählter Geestwälder nördlich von Bremen. *Abh. Naturw.Verein Bremen* 42, 95-111.
- FREUDE, H. (1976): Adephega 1. In: FREUDE, H., HARDE, K. W. & LOHSE, G. A. (Hrsg.) *Die Käfer Mitteleuropas*. Bd. 2. Goecke & Evers, Krefeld.
- FÄNZLE, O. & KUHN, G. (1983): Regional repräsentative Auswahl der Böden für eine Umweltprobenbank – Exemplarische Untersuchungen am Beispiel der Bundesrepublik Deutschland. *Umweltforschungsplan d. Bundesmin. d. Inneren, Forschungsbericht* 106 05 028
- GIERS, E. (1973): Die Habitatgrenzen der Carabiden (Coleoptera, Insecta) im Melico-Fagetum des Teutoburger Waldes. *Abh. Landesmuseum f. Naturkunde* 35, 3-36.
- GRAJETZKY, B., HANSSSEN, U., HINGST, R., IRMLER, U. & REUTER, H. (im Druck): The food web of a moder humus beech forest in North German lowlands. *EcoSys* 6,
- HAECK, J. (1971): The immigration and settlement of carabids in the new ijsselmeer- polders. *NISC-papers.landbouwhoges.* Wageningen. 8, 33-53.
- HESSISCHES MINISTERIUM FÜR LANDESENTWICKLUNG, WOHNEN, LANDWIRTSCHAFT, FORSTEN UND NATURSCHUTZ (1992): Naturwald-Reservate in Hessen. *Zoologische Untersuchungen – Konzept*. Mittl. der Hessischen Landesforstverwaltung 26.

- HEYDEMANN, B. (1953): Agrarökologische Problematik, dargetan an Untersuchungen über die Tierwelt der Bodenoberfläche der Kulturfelder. Diss. Universität Kiel.
- HEYDEMANN, B. (1955): Carabiden der Kulturfelder als ökologische Indikatoren. Ber. 7. Wanderversamm. Deut. Entomol., 172-185.
- HEYDEMANN, B. (1956): Über die Bedeutung der „Formalinfallen“ für die zoologische Landesforschung. Faun. Mitt. Norddeutschland 6, 19-24.
- HEYDEMANN, B. (1957): Die Biotopstruktur als Raumwiderstand und Raumfülle für die Tierwelt. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 50, 332-347.
- HEYDEMANN, B. (1964): Die Carabidae der Kulturbiotop von Binnenland und Nordseeküste - ein ökologischer Vergleich (Coleoptera, Carabidae). Zool. Anz. 172, 49-86.
- HOLOPAINEN, J. K. (1992): Catch and sex ratio of Carabidae (Coleoptera) in pitfall traps filled with ethylene glycol or water. Pedobiologia 36, 257-261.
- JAROŠÍK, V. (1991): Are diversity indices of carabid beetle (Col., Carabidae) communities useful, redundant, or misleading? Acta Entomol. Bohemoslov. 88, 273-279.
- JONGMAN, R. H., TER BRAAK, C. J. F. & VAN TONGEREN, O. F. R. (1987): Data analysis in community and landscape ecology. Pudoc, Wageningen.
- KERRINNES, A. (1994): Vergleichende Untersuchungen zur räumlichen Heterogenität der Wasser- und Stickstoffhaushaltsgrößen anhand von Modellauswertungen in einem Waldökosystem des Bornhöveder Seengebietes. Diplomarbeit, Kiel.
- KIRCHNER, H. (1960): Untersuchungen zur Ökologie feldbewohnender Carabiden. Diss. Univ., Köln.
- KOCH, K. (1989): Ökologie der Käfer Mitteleuropas. Bd. 1. Goecke & Evers, Krefeld.
- KOHLUS, J. (1993): Anwendung eines geographischen Informationssystems im Landesamt für den Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer. Kap. 2.3: Extrapolation von Verbreitungsangaben: Beispiel Robben. Papier zum Seminar „Satellitendaten und ihre Verwendung für umweltbezogene Fragestellungen – Fernerkundung und Geo-Informationssysteme in Naturschutz und Umweltplanung“ am 11.11.1993 an der PH Kiel: 6-7
- KOLASA, J. & ROLLO, C. D. (1991): Introduction: The heterogeneity of heterogeneity: A glossary. In: KOLASA, J. & PICKETT, S. T. A. (eds.) Ecological heterogeneity. Springer, New York, 1-23.
- KROGERUS, R. (1960): Ökologische Studien über nordische Moorarthropoden. Commentat. Biol. 21, 1-238.
- LARSSON, S.G. (1939): Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden. Entomol. Meddr. 20, 277-560.
- LAUTERBACH, A.W. (1964): Verbreitungs- und aktivitätsbestimmende Faktoren bei Carabiden in sauerländischen Wäldern. Abhandl. Landesmus. Naturk. Münster 26, 1-100.
- LINDROTH, C. H. (1949): Die Fennoskandischen Carabidae, eine tiergeographische Studie. Teile I-III. Kungl. Vitterh. Samh. Handl. Göteborg.
- LOREAU, M. (1984): Population density and biomass of Carabidae (Coleoptera) in a forest community. Pedobiologia 27, 269-278.
- LOREAU, M. (1986): Niche differentiation and community organization in forest carabid beetles. In: BOER DEN, P. J., LUFF, M.L., MOSSAKOWSKI, D., & WEBER, F. (eds.) Carabid beetles. Their adaptations and dynamics. Fischer, Stuttgart, New York, 465-487
- LOREAU, M. (1987): Vertical distribution of activity of carabid beetles in a beech forest floor. Pedobiologia 30, 173-178.
- LOREAU, M. (1988): Determinants of the seasonal pattern in the niche structure of a forest carabid community. Pedobiologia 31, 75-87.
- LUFF, M. L. (1986): Aggregation of some Carabidae in pitfall traps. In: BOER DEN, P. J., LUFF, M.L., MOSSAKOWSKI, D., & WEBER, F. (eds.) Carabid beetles. Their adaptations and dynamics. Fischer, Stuttgart, New York, 385-397.
- MEIJER, J. (1974): A comparative study of the immigration of carabids (Coleoptera, Carabidae) into a new polder. Oecologia 16, 185-208.
- MLETZKO, G. (1972): Ökologische Valenzen von Carabidenpopulationen im Fraxino-Ulmetum (Tx 52, Oberst 53). Beitr. Ent. 22, 471-485.
- MÜHLENBERG, M. (1989): Freilandökologie. 2. Aufl. Quelle & Meyer, Heidelberg, Wiesbaden.
- MÜLLER-MOTZFELD, G. (1989): Laufkäfer (Coleoptera, Carabidae) als pedobiologische Indikatoren. Pedobiologia 33, 145-153.
- NAGL, W. (1992): Statistische Datenanalyse mit SAS. Campus Verlag, Frankfurt, New York

- NEUMANN, U. (1971): Die Ausbreitungsfähigkeit von Carabiden in den forstlichen Rekultivierungen des rheinischen Braunkohlenreviers. In: BOER DEN, P. J. (ed.) Dispersal and dispersal power of carabid beetles. Misc. Papers Landbouwhoges., Wageningen 8, 89-103.
- NIEMELÄ, J. (1990): Spatial distribution of carabid beetles in the southern finnish Taiga: The question of scale. In: STORK, N. E. (ed.) The role of ground beetles in ecological and environmental studies. Intercept, Andover, Hampshire, 143-169.
- NIEMELÄ, J. & SPENCE, J. R. (1994): Distribution of forest dwelling carabids (Coleoptera): spatial scale and the concept of communities. *Ecography* 17, 166-175.
- OLIEIRE-OLTMANN, W. d' & FRANZ, H. P. (1991): Das zoologische Informations-system (ZOO LIS) der Nationalparkverwaltung Berchtesgarden. *Verh. Ges. Ökol.* 20, 685-693.
- PAJE, F. & MOSSAKOWSKI, D. (1984): pH-preferences and habitat selection in carabid beetles. *Oecologia* 64, 41-46.
- RENKONEN, O. (1938): Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore. *Ann. zool. Soc.-Bot. Fenn.* 6, 1-231.
- RIEKEN, U. & RIES, U. (1993): Zur Bewertung und Bedeutung naturnaher Landschaftselemente in der Agrarlandschaft. Teil II: Laufkäfer (Coleoptera: Carabidae): *Verh. Ges. Ökol.* 22, 241-248.
- ROESER, B. (1988): Saum- und Kleinbiotope - ökologische Funktion, wirtschaftliche Bedeutung und Schutzwürdigkeit in Agrarlandschaften. *Ecomed Verl., Landsberg*, 258 S.
- SACHS, L. (1984): *Angewandte Statistik. Anwendung statistischer Methoden.* 6. Aufl. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- SAS INSTITUTE, INC. (1985): *SAS User's Guide: Basics, Statistics.* Version 5 Edition. Cary, NC
- SCHERELIS, G. & BLÜMEL, W. D. (1988): Geostatistik und ihre Anwendungsperspektiven in der Geoökologie am Beispiel des Kriging-Verfahrens. *Karlsruher Manuskripte zur Math. u. Theor. Wirtschafts- und Sozialgeogr.* 92.
- SCHILLER, W. & WEBER, F. (1975): Die Zeitstruktur der ökologischen Nische der Carabiden. Untersuchungen in Schatten- und Strahlungshabitaten des NSG „Heiliges Meer“ bei Hopsten. *Abh. Landesmuseum f. Naturkunde* 37, 1-34.
- SCHWERDTFEGER, F. (1979): *Ökologie der Tiere. Bd. 2: Demökologie.* 2. Aufl. Parey, Hamburg, Berlin.
- STEINHAUSEN, D. & LANGER, K. (1977): *Clusteranalyse. Einführung in Methoden und Verfahren der automatischen Klassifikation.* Springer, Berlin, New York.
- STORCK, R. (1997): Räumliche Heterogenität von Kenngrößen des Bodenkohlenstoffhaushaltes in einem Waldökosystem des Bornhöveder Seengebietes. *Diplomarbeit, Kiel.*
- SZYSZKO, J. (1974): Relationship between the occurrence of epigeic carabids (Coleoptera, Carabidae), certain soil properties, and species composition of a forest stand. *Ekologia Polska* 22, 237-274.
- TER BRAAK, J. F. (1988): CANOCO – a FORTRAN program for canonical community ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1). *Technical report LWA-88-02, Groep. Landbouwwiskunde, Wageningen*
- THIELE, H.-U. (1964): Experimentelle Untersuchungen über die Ursachen der Biotopbindung bei Carabiden. *Z. Morphol. Ökol. Tiere* 53, 387-452.
- THIELE, H.-U. (1971): Wie isoliert sind Populationen von Waldcarabiden in Feldhecken? In: BOER DEN, P. J. (ed.) Dispersal and dispersal power of carabid beetles. Misc. Papers Landbouwhoges., Wageningen 8, 105-110.
- THIELE, H.-U. (1977): *Carabid beetles in their environments.* Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- THIELE, H.-U. & KOLBE, W. (1962): Beziehungen zwischen bodenbewohnenden Käfern und Pflanzengesellschaften in Wäldern. *Pedobiologia* 1, 157-173.
- TOPP, W. (1989): Laufkäfer als Bioindikatoren in der Kulturlandschaft. *Verh. IX. SIEEC Gotha 1986*, 78-82
- WIENERT, U. (1979): Experimentelle Untersuchungen zur Biotopbindung bei Laufkäfer (Carabidae). *Staatsexamensarbeit. Univ., Bremen.*

**Anschrift der Verfasserin:**

Imke Bortmann  
Fittjenberg 22  
28717 Bremen



