Tageszeitliche Aktivität der Makroarthropoden (Isopoda, Diplopoda, Coleoptera) eines Kalkbuchenwaldes

Diurnal activity of the macroarthropods (Isopoda, Diplopoda, Coleoptera) of a beech forest on limestone

LIN YUZHEN, JÜRGEN SCHAUERMANN und MATTHIAS SCHAEFER

The diurnal periodicity was determined for macroarthropod groups (Isopoda, Diplopoda, Coleoptera) of a beech forest on limestone using time-sorting traps as photo-electors for the period from May to November 1986. The isopods (dominant species: *Oniscus asellus*) and diplopods were mainly nocturnal. The majority of the coleopterans were diurnal. Day-activity was observed especially for the staphylinids, with the dominant species *Coprophilus striatulus*, *Oxypoda umbrata*, *Omalius* spp., *Eusphalerum* spp.; it was less apparent in carabids and curculionids. It appeared that important factors determining diurnal periodicity were: moisture (isopods), temperature (staphylinids), food (e. g. detritus, microphytes on tree bark, open flowers). The effect of predator pressure or resource partitioning by interspecific competition could not be assessed.

1. Einleitung

Die Verteilung der tageszeitlichen Aktivität einer Tierpopulation ist ein Teil ihrer ökologischen Nische und sollte für die Bewertung der ökologischen Rolle einer Art in einer Lebensgemeinschaft oder einem Ökosystem bekannt sein (REMMERT 1969, TISCHLER 1984). So sind viele Arthropoden nur zu bestimmten Zeiten des 24-Stunden-Tages aktiv. Über tageszeitliche Aktivitätsmuster der

Makroarthropoden ist jedoch weitaus weniger bekannt als über Jahresperiodizität und Phänologie (SCHAEFER 1991a). Dieses Kenntnisdefizit liegt darin begründet, daß die sichere Zuordnung des Typs der Tagesrhythmik methodisch aufwendiger ist als die Erstellung von Phänogrammen, denen häufig Fänge mit Bodenfallen zugrundeliegen.

Im Rahmen einer langfristig angelegten Ökosystemstudie über Struktur und Funktion der Bodenfauna sind viele

biologische und ökologische Daten über die Arthropodenfauna eines Kalkbuchenwaldes erarbeitet worden (Überblick in SCHAEFER 1989, 1990, 1991a, 1991b, 1991c, SCHAEFER & SCHAUERMANN 1990). Während eines Untersuchungsjahres waren 3 Boden-Photoelektoren mit einer im Zwei-Stunden-Abstand wechselnden Fangdose aufgestellt. Auf dem Hintergrund der allgemeinen ökologischen Informationen über die einzelnen Populationen lassen sich Aussagen über die tageszeitliche Verteilung des Aktivitätsmusters dominanter Arthropoden machen mit einer Bewertung möglicher ursächlicher Faktoren für den gefundenen Typ der Tagesperiodizität.

Es stehen also folgende Fragestellungen im Vordergrund der Studie:

- (1) Typisierung der Tagesaktivität;
- (2) mögliche Beziehung des Aktivitätsmusters zu den Faktoren „Feuchte“ oder „Temperatur“;
- (3) Bedeutung trophischer Faktoren für das Aktivitätsmuster;
- (4) Bedeutung von Feindvermeidung;
- (5) mögliche ökologische Separation oder Koexistenz nahe verwandter (intra-generischer) Arten oder von ähnlichen funktionellen Gruppen.

Es bestand die Absicht, folgende Hypothesen zu prüfen:

- (1) Arten der höheren Strata haben eingegrenztere Aktivitätsperioden als Arten der Streu und des Bodens;
- (2) biotische Faktoren spielen eine geringere Rolle für die Ausprägung der Tagesrhythmik als abiotische Faktoren;
- (3) trophische Faktoren haben häufig Bedeutung für die Ausprägung der Tagesrhythmik;
- (4) Vorgänge der Separation oder Koexistenz sind weniger wichtig als in anderen Nischenachsen (z. B. Jahreszeit, Nahrung).

Es zeigte sich, daß hygrophile, saprophage, streubewohnende Gruppen stärker nachtaktiv waren, daß viele Prädatoren zur Tagaktivität tendierten und daß die Tiere der höheren Strata des Waldes (aus ökoklimatischen Gründen?) vor allem am Tag aktiv waren.

Danksagung. Für die Mithilfe bei der Determination und Bearbeitung des Tiermaterials danken wir Frau Dipl. Biol. Susanne Henke und Herrn Dipl. Biol. Michael Sayer.

2. Untersuchungsgebiet und Methoden

Der Buchenwald liegt auf einem Plateau in etwa 420 m über NN im Göttinger Wald 8 km östlich von Göttingen. Die etwa 12 ha große Versuchsfläche befindet sich innerhalb eines größeren Waldareals, das von Buche dominiert wird, nahe der östlichen Abbruchkante oberhalb von Mackenrode (Mackenröder Spitze).

Die Baumschicht besteht aus 100–120 Jahre alten Buchen (*Fagus sylvatica*); in geringer Dichte eingestreut sind weitere Baumarten, vor allem Esche (*Fraxinus excelsior*) und Spitzahorn (*Acer platanoides*), seltener Ulme (*Ulmus glabra*), Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*) und Hainbuche (*Carpinus betulus*). Der Haltenwald ist vertikal wenig gegliedert; eine Strauchschicht fehlt fast völlig. In der nach ihrer Zusammensetzung diversen Krautschicht dominieren unter anderem Waldbingelkraut (*Mercurialis perennis*), Bärlauch (*Allium ursinum*), Anemone (*Anemone nemorosa*) und Waldmeister (*Galium odoratum*). Pflanzensoziologisch ist dieser subozeanisch-submontane, bodenfrische Kalkbuchenwald ein Melico-Fagetum der Subassoziations-Gruppe von *Lathyrus vernus*

(DIERSCHKE 1989; DIERSCHKE & SONG 1982).

Die geologische Formation ist „Untere Muschelkalk“ mit spätglazialen und postglazialen Lößeinwehungen. Die Bodentypen variieren kleinräumig; es dominieren flachgründige, bis etwa 10 cm tiefe Rendzinen und tiefergründige (bis 40–50 cm tiefe) Terra fusca (mit Mischformen) (MEIWES et al. 1981). Stärker lößhaltige Braunerden sind in geringem Anteil vertreten. Die Humusform ist Mull. Der pH-Wert liegt meist im schwach sauren bis fast neutralen Bereich. Stärker versauert sind die Stammbüschbereiche der Buchen mit pH-Werten um 3,5–4. Das Klima ist subatlantisch-submontan und kühlgemäßigt; für die Versuchsfläche wurden eine Jahresmitteltemperatur von etwa 7 °C in 2 m Höhe, eine Temperatur-Jahresschwankung von etwa 17 °C und ein Jahresniederschlag von etwa 700 mm gemessen (MEIWES, mündl. Mitteilung) (Weitere Einzelheiten in SCHAEFER 1989, 1990).

Zur Erfassung der Arthropoden wurden Boden-Photoeklektoren eingesetzt, die nach dem Prinzip einer Zeitsortierfalle konstruiert waren (REICH et al. 1986). Es erfolgte ein automatischer Wechsel der Fangdosen in 2-Stunden-Intervallen. Die Eklektoren deckten eine Bodenfläche von 1 m² ab. Die Fangdose befand sich in etwa 70 cm Höhe über der Bodenoberfläche als Abschluß des aus schwarzem Tuch bestehenden Stoffzeltes. Licht fiel nur über diese Dose in das Zeltinnere. Diese Lichtarmut könnte zur „Verwischung“ einer exogen durch den täglichen Licht-Dunkel-Zyklus gesteuerten Rhythmik führen.

Drei Eklektoren wurden am 1.5.1986 in jeweils etwa 5 m Entfernung voneinander in der *Mercurialis*-Variante des

Kalkbuchenwaldes aufgestellt. Leerungstermine waren nach anfänglich täglicher Kontrolle: 17.5., 30.5., 5.6., 15.6., 6.7., 30.7., 20.9., 5.11.1986. Die Eklektoren wurden nicht umgesetzt und enthielten eine Bodenfalle.

In die Fangdosen der Eklektoren gelangen im Prinzip Individuen, denen ein unterschiedliches Aktivitätsmuster zugrundeliegt. Zum einen kann ein gezielter Stratenwechsel in die höhere Vegetationsschicht – durch positive Phototaxis oder negative Geotaxis – Ursache der Dispersionsbewegung sein; zum anderen kann es sich um zufällige Bewegungen auf einer Unterlage handeln, die – wenn auch vertikale Flächen begangen werden – zum Fang in der Eklektordose führen.

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1. Überblick

Von den in den Eklektoren gefangenen Tieren wurden die Asseln (Isopoda), Doppelfüßer (Diplopoda) und Käfer (Coleoptera) näher ausgewertet (Tab. 1).

Die Asseln und Diplopoden sind als saprophage Makroarthropoden im Schwerpunkt der Aktivität stärker nachtaktiv; auch die 5 im Untersuchungszeitraum erbeuteten Regenwürmer waren in der Nacht (und am Morgen; zwischen 0–10 Uhr) aktiv. Für die Asseln und Diplopoden ist zu vermuten, daß die notwendige Regulation des Wasserhaushaltes ein Verlassen der Streuschicht nur des Nachts gestattet (GRUNER 1966, LÖSER 1980).

Hingegen lag das Maximum der Tagaktivität der Käfer mit vorwiegend räuberischen und pflanzenfressenden Arten mehr am Tage mit einem Gipfel zwischen 14 und 18 Uhr. Hierbei erfor-

Tab. 1: Überblick über die Fangzahlen für Isopoda, Diplopoda und Coleoptera im Tagesverlauf, registriert in 2-Stunden-Intervallen; die Zahlen sind Summenwerte der Individuen aus 3 im Göttinger Kalkbuchenwald aufgestellten Bodenphotoelektoren für die Zeit vom 1.5.–5.11.1986.

	Uhrzeit												
	0-2	2-4	4-6	6-8	8-10	10-12	12-14	14-16	16-18	18-20	20-22	22-24	Σ
Isopoda	38	28	13	15	3	6	0	8	10	23	67	33	244
Diplopoda	10	9	1	0	1	4	0	0	0	2	3	9	39
Coleoptera	9	15	10	20	26	82	90	183	155	93	17	17	717

den die einzelnen Käfergruppen jedoch eine differenzierte Betrachtung (s. Kap. 3.4.).

Die aufsummierten Individuenzahlen beziehen sich auf eine Fangfläche von 3 m². Auf 1 m² wurden also während der gesamten Aktivitätsperiode 81 Asseln, 13 Diplopoden und 239 Käfer gefangen. Die mittleren Jahresdichten für die Asseln des Göttinger Waldes liegen in der Größenordnung von 300–1000 Ind. m⁻² (STRÜVE-KUSENBERG 1987), also weit über der Fangzahl in den Tagesrhythmus-Fallen. Dies gilt nicht so stark für die Diplopoden (mit einer mittleren Dichte im Jahr von 55 Ind. m⁻²; SPRENGEL 1986). Die Käfer hingegen wurden, wie weiter unten (Kap. 3.4.) dargestellt, zu einem großen Teil durch die Eklektoren erfaßt.

3.2. Asseln (Isopoda)

Unter den Asseln waren drei Arten vertreten: *Oniscus asellus* LINNAEUS (159 Individuen), *Trichoniscus pusillus* BRANDT (59 Individuen), *Ligidium hypnorum* (CUVIER) (26 Individuen) (Tab. 2). Unter den nach STRÜVE-KUSENBERG (1987) in

dem Kalkbuchenwald vorkommenden Arten fehlen die bodenlebende Form *Haplophthalmus mengii* ZADDACH und die seltenen *Porcellium conspersum* (C. L. KOCH) und *Armadillidium pictum* BRANDT.

Oniscus asellus wurde mit 53 Ind. m⁻² gefangen (Tab. 2); dies ist ein weitaus höherer Wert als von STRÜVE-KUSENBERG (1987) für „Optimalstandorte“ des Untersuchungsgebietes gefunden. Es ist demnach der Schluß erlaubt, daß ein Großteil der Population im Zuge einer Vertikalbewegung höhere Straten zu besiedeln suchte und dabei abgefangen wurde. *O. asellus* ist während der gesamten Spanne der Nacht aktiv. 78 der insgesamt 159 Individuen wurden in der Zeitspanne vom 20.9. bis 5.11.1986 – also in der kühl-feuchteren Jahreszeit – gefangen. Auch GRUNER (1966) und LÖSER (1980) fanden für *O. asellus* Nachtaktivität; allerdings verschwindet der Rhythmus bei Dauerdunkel. Da dies bei den Asseln im Untersuchungsgebiet nicht der Fall war, reicht offenbar das durch die Fangdose in den Eklektor einfallende Licht in seiner Intensität aus, um den diurnalen Rhythmus der Tiere zu erhalten.

Tab. 2: Überblick über die Fangzahlen für die Arten der Isopoda im Tagesverlauf, registriert in 2-Stunden-Intervallen; die Zahlen sind Summenwerte der Individuen aus 3 im Göttinger Kalkbuchenwald aufgestellten Bodenphotoeklektoren für die Zeit vom 1.5.–5.11.1986.

	Uhrzeit													Σ
	0–2	2–4	4–6	6–8	8–10	10–12	12–14	14–16	16–18	18–20	20–22	22–24		
<i>Oniscus asellus</i>	36	21	9	9	1	0	0	1	6	14	32	30	159	
<i>Trichoniscus pusillus</i>	1	7	4	3	1	1	0	3	1	5	33	0	59	
<i>Ligidium hypnorum</i>	1	0	0	3	1	4	0	4	3	4	3	3	26	

Die Assel *O. asellus* hat in ihrer täglichen Dynamik einen Stratenwechsel eingebaut, der es ihr erlaubt, auf höher gelegenen Substraten (wie vor allem Baumrinde) den als Nahrung hochwertigen Mikrophytenbewuchs abzuweiden; STRÜVE–KUSENBERG (1987) fing Individuen dieser Art regelmäßig in Baumeklektoren. Dementsprechend findet man bei Untersuchungen des Darminhaltes einen höheren Anteil an Algen und Flechten (STRÜVE–KUSENBERG 1987, 1989). Die Population füllt bei ihren Nahrungswanderungen – biologisch sinnvoll – den gesamten Nachtzeitraum mit ihrer Aktivität in der Zeitspanne aus, die vom Wasserhaushalt her „erlaubt“ ist. Dabei können sich die Tiere auch zeitweise an trockeneren Stellen aufhalten (GRUNER 1966).

Trichoniscus pusillus fing sich mit einer Gesamtzahl von 20 Ind. m⁻² (Tab. 2) eher zufällig in den Eklektoren, legt man eine mittlere jährliche Siedlungsdichte von 574 Ind. m⁻² in dem untersuchten Wald für das Jahr 1986 zugrunde (STRÜVE–KUSENBERG 1987). *T. pusillus* hatte im Gegensatz zu *O. asellus* ein deutliches Maximum in der Zeit von 20–22 Uhr.

Davon abgesehen, traten Individuen mehr oder weniger gleichmäßig über fast den ganzen Tag verteilt in den Eklektoren auf. *T. pusillus* ist stärker an tiefere Streuschichten gebunden, außerdem ist diese Asselart ausgesprochen feuchtigkeitsbedürftig (GRUNER 1966; STRÜVE–KUSENBERG 1987). Auf diesem biologischen Hintergrund ist die Vermutung berechtigt, daß die Tiere im Rahmen einer zufällig bedingten Dispersion während der Bewegung auf den Wänden der Eklektoren gefangen werden. Eine Interpretation des Aktivitätsgipfels am späten Abend fällt auf diesem Hintergrund schwer.

Für *Ligidium hypnorum* fand STRÜVE–KUSENBERG (1987) eine mittlere jährliche Abundanz von 15 Ind. m⁻²; mit 9 Ind. m⁻² wurde offenbar ein größerer Teil der Population in der Zeitsortierfalle gefangen. Für diese Asselart war eine zufällige Verteilung der Aktivität auf die Tageszeit charakteristisch (Tab. 2). *L. hypnorum* ist stark hygrophil (GRUNER 1966) und hält sich im Wald vorwiegend in der Streuschicht feuchter Senken auf (STRÜVE–KUSENBERG 1987). Individuen dieser Art gelangen wohl eher zufällig

Tab. 3: Überblick über die Fangzahlen für die Arten der Carabidae im Tagesverlauf, registriert in 2-Stunden-Intervallen; die Zahlen sind Summenwerte der Individuen aus 3 im Göttinger Kalkbuchenwald aufgestellten Bodenphotoelektoren für die Zeit vom 1.5.–5.11.1986.

	Uhrzeit												Σ
	0–2	2–4	4–6	6–8	8–10	10–12	12–14	14–16	16–18	18–20	20–22	22–24	
<i>Abax ovalis</i>	0	0	0	0	0	1	1	4	0	0	0	1	7
<i>Loricera pilicornis</i>	0	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	5
<i>Pterostichus metallicus</i>	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	0	0	4
Carabidae	1	0	0	2	1	3	3	11	3	0	2	5	31

(und bei feuchter Witterung?) in höhere Vegetationsschichten, in denen dann hochwertigere Nahrung (epiphytische Algen) genutzt werden kann. STRÜVE-KUSENBERG (1989) fand bei einem geringen Teil untersuchter Dämme Algen und Flechten als Nahrungssubstrat.

3.3. Doppelfüßer (Diplopoda)

Unter den Doppelfüßern dominierte *Glomeris* mit der Art *Glomeris marginata* (VILLERS). Die Art ist in ihrer Aufwärtswanderung deutlich nachtaktiv, wenn auch die Fangzahlen für die Diplopoden insgesamt gering sind und keinen eindeutigen sicherbaren Trend erkennen lassen (vgl. Tab. 1). LÖSER (1980) fand für *G. marginata* und weitere Diplopoden ebenfalls Nachtaktivität. Auch wenn nur für einen Bruchteil der Diplopoden eine Dispersionsbewegung aufwärts registriert wurde (s. Kap. 3.1.), nutzen die Tiere vermutlich bei günstigen Witterungsbedingungen den Algenbewuchs auf Buchenstämmen als Nahrung.

3.4. Käfer (Coleoptera)

Unter den Käfern werden hier genauer betrachtet die Carabidae, Staphylinidae und Curculionidae, die mit 31, 414 bzw. 35 Individuen zu einem höheren Anteil im Gesamtfang von 717 Käfer-Individuen vertreten waren. Wegen der spärlichen Information über Tagesaktivität der einzelnen Käferarten in der ökologischen Literatur werden bei der folgenden Betrachtung auch Arten mit geringerer Abundanz berücksichtigt.

3.4.1. Laufkäfer (Carabidae)

Von den Laufkäfern wurde der überwiegende Teil in den Elektoren gefangen: einer Fangzahl von 10 Ind. m⁻² ist eine mittlere jährliche Dichte von etwa 5 Ind. m⁻² (MARTIUS 1986, SCHAEFER 1983 b) gegenüberzustellen. Aus den geringen Fangzahlen für die Laufkäfer lassen sich nur unsichere Schlüsse ableiten. Für die in 4 und mehr Individuen gefangenen Arten *Abax ovalis* (DUFTSCHMID), *Loricera pilicornis*

Tab. 4: Überblick über die Fangzahlen für die Arten der Staphylinidae im Tagesverlauf, registriert in 2-Stunden-Intervallen; die Zahlen sind Summenwerte der Individuen aus 3 im Göttinger Kalkbuchenwald aufgestellten Bodenphotoelektoren für die Zeit vom 1.5.–5.11.1986.

	Uhrzeit													Σ
	0-2	2-4	4-6	6-8	8-10	10-12	12-14	14-16	16-18	18-20	20-22	22-24		
<i>Coprophilus striatulus</i>	0	0	0	0	5	27	25	46	18	4	0	0	125	
<i>Oxyptoda umbrata</i>	0	0	0	3	1	6	2	12	22	5	0	0	51	
<i>Omalium caesum</i>	0	0	0	0	0	0	3	25	11	4	2	0	45	
<i>Omalium rivulare</i>	0	0	1	0	1	3	2	1	4	11	1	0	24	
<i>Eusphalerum stramineum</i>	0	0	0	0	2	3	2	5	4	0	0	0	16	
<i>Eusphalerum signatum</i>	0	0	0	0	2	2	4	2	5	0	0	0	15	
<i>Anthophagus angusticollis</i>	0	0	0	2	0	1	3	0	3	1	1	0	11	
weitere Aleocharinae	2	1	1	1	0	12	6	14	19	22	3	0	81	
Staphylinidae	2	1	2	8	14	58	57	118	95	52	7	0	414	

(FABRICIUS) und *Pterostichus metallicus* (FABRICIUS) läßt sich keine sicherbare Tendenz zu einer eingegrenzten Periode der Tagesaktivität sichern; allerdings ist ein Trend zur Tagaktivität erkennbar (Tab. 3); generell liegt der Schwerpunkt der diurnalen Aktivität der Carabiden am frühen Nachmittag.

Abax ovalis ist eine Art feuchtkühler Wälder und vor allem Aasfresser (KOCH 1989). *Loricera pilicornis* lebt ebenfalls im Laub feuchter Wälder (KOCH 1989) und ist nach DENNISON & HODKINSON (1983) tag- und nachtaktiv; diese Art frißt vor allem Collembolen (BAUER 1982). *Pterostichus metallicus* ist ebenfalls eine Waldart (ELLENBERG et al. 1986; KOCH 1989). Nach THIELE (1977) sind alle drei Arten als Silvikole nur zu einem geringen Teil tagaktiv. Dieser Autor wie auch LÖSER (1980) belegen, daß viele Laufkäferarten stärker nachtaktiv sind.

3.4.2. Kurzflügelkäfer (Staphylinidae)

Die Staphyliniden haben eine deutliche Tendenz zur Tagaktivität (Tab. 4). Von den 414 gefangenen Individuen gehörten neben *Oxyptoda umbrata* 81 zu den Aleocharinae, die hier nicht weiter bis zur Art aufgetrennt werden, für die jedoch der allgemeine, für die gesamte Familie geltende Trend ebenfalls zutrifft.

Von den insgesamt im Kalkbuchenwald nachgewiesenen 85 Arten (SCHAEFER 1983 a) wurden 33 in den Eklektoren gefunden und determiniert. Für die in höherer Individuenzahl (über 10) gefangenen Käfer – *Coprophilus striatulus* (FABRICIUS) (125 Ind.), *Oxyptoda umbrata* (GYLLENHAL) (51 Ind.), *Omalium caesum* GRAVENHORST (45 Ind.), *Omalium rivulare* (PAYKULL) (24 Ind.), *Eusphalerum stramineum* (KRAATZ) (16 Ind.), *Eusphalerum*

Tab. 5: Überblick über die Fangzahlen für die Arten der Curculionidae im Tagesverlauf, registriert in 2-Stunden-Intervallen; die Zahlen sind Summenwerte der Individuen aus 3 im Göttinger Kalkbuchenwald aufgestellten Bodenphotoelektoren für die Zeit vom 1.5.–5.11.1986.

	Uhrzeit												Σ
	0-2	2-4	4-6	6-8	8-10	10-12	12-14	14-16	16-18	18-20	20-22	22-24	
<i>Rhynchaenus fagi</i>	0	0	0	1	0	3	0	5	1	0	0	0	10
<i>Tropiphorus carinatus</i>	1	0	0	0	1	1	0	2	0	0	1	0	6
<i>Phyllobius argentatus</i>	0	2	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	5
<i>Acalles camelus</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	2	5
Curculionidae	2	3	2	1	2	6	4	8	1	2	2	2	35

signatum (MÄRKEL) (15 Ind.) und *Anthophagus angusticollis* MANNERHEIM (11 Ind.) – werden Aussagen im Detail versucht (Tab. 4). Alle diese Arten fügen sich in das für die Familie festgestellte Aktivitätsmuster ein. Lediglich *A. angusticollis* gehorcht in der Verteilung seiner tageszeitlichen Aktivität eher einem Zufallsmuster. Eine Tendenz zur Tagaktivität der Kurzflügler fand auch LÖSER (1980), während REICH et al. (1986) für zoophage Coleopteren eine Vorliebe für Nachtaktivität annehmen.

Zur biologischen Interpretation des tageszeitlichen Verteilungsmusters der Kurzflügler sei auf die erwähnten Arten näher eingegangen. Die Habitatangaben beziehen sich auf KOCH (1989).

Coprophilus striatulus lebt an faulenden Vegetabilien, im Detritus, an ausfließendem Baumsaft und auf Kräutern. *Oxyopoda umbrata* hat ähnliche Ansprüche, kommt außerdem in Nestern vor. *Omalium caesum* und *Omalium rivulare* leben in Streu, auch in Aas, Tierbauten, an Saftfluß. *Eusphalerum stramineum* und

Eusphalerum signatum sind floricol, leben besonders auf Bäumen und Sträuchern wie auch auf Umbelliferen und fressen möglicherweise auch Blütenteile. SCHAEFER (1983a) fand beide Arten in Blüten von *Primula*. *Anthophagus angusticollis* lebt als Blütenbewohner auf Kräutern und Gebüsch. Die letztere Art wurde von SCHAEFER (1983a) in dem untersuchten Wald in größerer Zahl in Baumelektoren gefangen.

Aus diesen Daten ergeben sich Gesichtspunkte zur Erklärung der vorwiegenden Tagaktivität der gefundenen Staphyliniden. Die aufgeführten Arten sind sämtlich flugfähig und suchen zum Nahrungserwerb und auch zur Fortpflanzung Strukturteile der höheren Vegetationsschicht oder bestimmte Biochorien (z. B. Aas) in der Streuschicht auf. Die Flugaktivität wird unter dem schattigen Kronendach des Buchenwaldes durch die höheren mittäglichen Temperaturen stärker gefördert. Blütenbesucher passen sich an die Öffnungsrythmik der Blüten an. Für prädatiori-

sche Arten mag sich die Beutefangeffizienz erhöhen, da Beutetiere (z. B. Collembolen) bei höheren Temperaturen des Tages stärker aktiv sind.

Die Staffelung in der diurnalen Aktivität von *O. caesum* (Maximum 14–18 Uhr) und *O. rivulare* (Maximum 18–20 Uhr) vermittelt den Eindruck einer intragenerischen Isolation in der Ressourcennutzung. Es ist jedoch unwahrscheinlich, daß diese Erklärung zutrifft. Dies gilt sicher auch für die Annahme von LÖSER (1980), daß sich Carabiden mit vorwiegender Nachtaktivität und die tagaktiven Staphyliniden Beute aufteilen.

2.4.3. Rüsselkäfer (Curculionidae)

Die Fangzahlen für die Rüsselkäfer sind zu gering, um eindeutige Aussagen zu gestatten. Die Familie ist im Gegensatz zu den Staphyliniden nicht durch einen bestimmten Typ der Tagesaktivität charakterisiert (Tab. 5). Im Fang waren 9 der insgesamt 34 Rüsselkäfer-Arten des Kalkbuchenwaldes (WAGNER & SCHAEFER 1989) vertreten. Die Ergebnisse für die mit mindestens 5 Individuen gefundenen Arten – *Rhynchaenus fagi* (LINNAEUS), *Tropiphorus carinatus* (MÜLLER), *Phyllobius argentatus* (LINNAEUS), *Acalles camelus* (FABRICIUS) – sind in der Tabelle dargestellt.

Rh. fagi ist ein Bewohner der Buchenkronen; *T. carinatus* lebt in der Streu und Krautschicht und frißt an *Mercurialis*; *Ph. argentatus* kommt polyphag auf Laubbäumen vor; *A. camelus* ist Bewohner der Streuschicht und xylophag auf Ästen und anderem Totholz (KOCH 1992). Nach KOCH (1992) sind *T. carinatus* und *A. camelus* nachtaktiv.

Zwei Interpretationen zu der tageszeitlichen Verteilung der Arten des Kalkbuchenwaldes seien gewagt, wobei sich

– als zusätzliche Komplizierung – das Dispersionsverhalten vor der Gonadenreife und nach dem Reifefraß unterscheiden kann. Der Buchenspringrüßler *Rh. fagi* als Kronenbewohner zeigt mehr Tendenz zur Tagaktivität. Die kraut- und streubewohnenden Arten auf der anderen Seite (*T. carinatus* und *A. camelus*) sind in ihrer Aktivität über Tag und Nacht verteilt.

3.5. Allgemeine Diskussion und Schlußfolgerungen

Für viele Tiergruppen des Kalkbuchenwaldes war eine Typisierung der Modi der Tagesrhythmik möglich. Deutlich nachtaktiv waren die saprophagen Asseln und Diplopoden, durch markante Tagaktivität waren die Staphyliniden charakterisiert.

Ein Problem ist die Deutung für die Ausprägung der Aktivitätsmuster. Gibt es keine eingegrenzte Aktivitätsperiode, läßt sich diese Form der Tagesrhythmik zwanglos als Ergebnis eines Zufallsmusters in der Dispersionsaktivität deuten.

Hat die Art in einem bestimmten Zeitraum ein Maximum der lokomotorischen Aktivität, liegt es nahe, diese Form der Tagesrhythmik auf dem Hintergrund einer biologischen Anpassung zu interpretieren. Als Faktoren kommen abiotische Einflüsse (z. B. Temperatur, Feuchte), das Fortpflanzungsverhalten (z. B. Eingrenzung der Zeit für die Geschlechterfindung), Verfügbarkeit von Nahrungsressourcen und biotische Einflüsse wie Feinddruck oder interspezifische Konkurrenz in Frage.

Das Datengebäude war zu gering, um diese Ursachen zu prüfen und zu gewichten. Es ergeben sich jedoch einige wahrscheinliche Wirkungen, die die in der Einleitung formulierten Hypothesen

mindestens teilweise bestätigen könnten:

Für die nachtaktiven Asseln und Diplopoden spielte der Faktor „hohe Feuchte“, für die tagaktiven Staphyliniden der Faktor „höhere Temperatur“ in der Ausprägung des tageszeitlichen Aktivitätsmusters eine größere Rolle.

Die Rolle des Nahrungsangebots ist schwer einschätzbar; Beispiele trophischer Wirkungen könnten sein: Nachtaktivität – Fraß an (in der Nacht feuchterer) Streu, Fraß an Mikrophyten der Baumrinde; Tagaktivität – Fraß an (am Tage offenen) Blüten, Nutzung tagaktiver Beutegruppen.

Über die Bedeutung von Feindvermeidung läßt sich nur spekulieren; die Nachtaktivität größerer Carabiden wird in dieser Richtung interpretiert (THIELE 1977; DENNISON & HODKINSON 1983). Anzeichen für eine mögliche ökologische Separation zwischen nahe verwandten Arten oder ähnlichen Artengruppen – im Sinne einer „Aufteilung der Ressourcen“ – ließen sich nicht finden und sind auch schwer nachweisbar. Das Artenpaar *Omalium caesum* – *O. rivulare* entspricht sicherlich nur äußerlich diesem Muster der Nischentrennung. Bisherige Analysen (z. B. von MÜLLER (1985) für Carabiden-Arten) konnten nicht glaubhaft machen, daß für die tageszeitliche Einnischung nahe verwandter Arten interspezifische Konkurrenz der verantwortliche Evolutionsfaktor ist. Ebenso ist, wie oben diskutiert, eine konkurrenzbedingte tageszeitliche Trennung von Staphyliniden und Carabiden recht unwahrscheinlich.

4. Zusammenfassung

Für die Zeit von Mai bis November 1986 wurde mit Zeitsortierfallen auf der Basis von Boden-Photoelektoren die Tagesperiodizität von Gruppen der Makroarthropoden eines

Kalkbuchenwaldes bestimmt. Die Asseln (Isopoda) – dominant *Oniscus asellus* – wie auch die Doppelfüßer (Diplopoda) waren vorwiegend nachtaktiv. Ein Großteil der Käfer war tagaktiv. Dies war besonders deutlich für die Kurzflügler (Staphylinidae) – dominant *Coprophilus striatulus*, *Oxypoda umbrata*, *Omalium* spp., *Eusphalerum* spp. – , weniger ausgeprägt bei Laufkäfern (Carabidae) und Rüsselkäfern (Curculionidae). Wichtige, die Tagesrhythmik bestimmende äußere Faktoren waren offenbar: Feuchte (Asseln), Temperatur (Kurzflügler), Nahrung (Detritus, Mikrophytenbewuchs an Baumrinde, Angebot offener Blüten). Nicht einschätzbar war die Wirkung von Feinddruck oder Ressourcenaufteilung durch interspezifische Konkurrenz.

5. Literatur

- BAUER, T., (1982): Predation by a carabid beetle specialized for catching Collembola. *Pedobiologia* 24: 160–179.
- DIERSCHKE, H., (1989): Kleinräumige Vegetationsstruktur und phänologischer Rhythmus eines Kalkbuchenwaldes. – *Verh. Ges. Ökol.* 17: 131–143.
- DIERSCHKE, H., & Y. SONG (1982): Vegetationsgliederung und kleinräumige Horizontalstruktur eines submontanen Kalkbuchenwaldes. In: (Red. H. DIERSCHKE) *Struktur und Dynamik von Wäldern. Berichte der internationalen Symposien der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde*, Rinteln 1981. pp. 513–539. – Vaduz.
- DENNISON, D. F., & I. D. HODKINSON (1983): Structure of the predatory beetle community in a woodland soil ecosystem. II. Diurnal activity rhythms. – *Pedobiologia* 25: 169–174.
- ELLENBERG, H., R. MAYER, & J. SCHAUERMANN (1986): Ökosystemforschung: Ergebnisse des Sollingprojektes. – Stuttgart.
- GRUNER, H.-E., (1966): *Krebstiere oder Crustacea V. Isopoda 2.* – Die Tierwelt Deutschlands, Teil 53. – Jena.
- KOCH, K., (1989, 1992): *Die Käfer Mitteleuropas, Ökologie.* Band 1,3. – Krefeld.

- LÖSER, S., (1980): Zur tageszeitlichen Aktivitätsverteilung von Arthropoda der Bodentreu (Coleoptera, Diplopoda, Isopoda, Opiliones, Araneae) eines Buchen-Eichen-Waldes (Fago-Quercetum). – Entomol. gen. 6: 169–180.
- MARTIUS, C., (1986): Die Laufkäferfauna (Coleoptera: Carabidae) eines Kalkbuchenwaldes. – Drosera '86: 1–11.
- MEIWES, K. J., F. BEESE & J. PRENZEL (1981): Variabilität chemischer und physikalischer Eigenschaften eines Bodens auf Muschelkalk. – Mitt. deutsch. bodenkundl. Ges. 32: 609–622.
- MÜLLER, J. K., (1985): Konkurrenzvermeidung und Einnischung bei Carabiden (Coleoptera). – Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 23: 299–314.
- REICH, M., W. FUNKE, R. HEINLE & S. KUPTZ (1986): Die zeitliche Struktur der Insektenzönose im Ökosystem „Obstgarten“. – Verh. Ges. Ökol. 14: 142–150.
- REMMERT, H., (1969): Tageszeitliche Verzahnung der Aktivität verschiedener Organismen. – Oecologia 3: 214–226.
- SCHAEFER, M., (1983a): Kurzflügler (Coleoptera: Staphylinidae) als Teil des Ökosystems „Kalkbuchenwald“. – Verh. Ges. Ökol. 11 (Ellenberg Festschrift): 361–372.
- SCHAEFER, M., (1983b): Räuberische Arthropoden in der Streuschicht eines Kalkbuchenwaldes: Biomasse, Energiebilanz, „Feinddruck“ und Aufteilung der Ressourcen. – Verh. deutsch. zool. Ges. 1983: 206.
- SCHAEFER, M., (1989): Die Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: ein Ökosystemforschungsprojekt. – Verh. Ges. Ökol. 17: 203–212.
- SCHAEFER, M., (1990): The soil fauna of a beech forest on limestone: trophic structure and energy budget. – Oecologia 82: 128–136.
- SCHAEFER, M., (1991a): The animal community: diversity and resources. In: E. RÖHRIG & B. ULRICH (eds): Temperate deciduous forests (Ecosystems of the World). pp. 51–120. – Amsterdam.
- SCHAEFER, M., (1991b): Ecosystem processes: secondary production and decomposition. In: E. RÖHRIG & B. ULRICH (eds): Temperate deciduous forests (Ecosystems of the World). pp. 175–218. – Amsterdam.
- SCHAEFER, M., (1991c): Animals in European temperate deciduous forests. In: E. RÖHRIG & B. ULRICH (eds): Temperate deciduous forests (Ecosystems of the World). pp. 503–525. – Amsterdam.
- SCHAEFER, M., & J. SCHAUERMANN (1990): The soil fauna of beech forests: comparison between a mull and a moder soil. – Pedobiologia 34: 299–314.
- SPRENGEL, T., (1986): Die Doppelfüßer (Diplopoda) eines Kalkbuchenwaldes und ihre Funktion beim Abbau der Laubstreu. – Dissertation, Göttingen.
- STRÜVE-KUSENBERG, R., (1987): Die Asseln (Isopoda) eines Kalkbuchenwaldes: Populationsökologie und Nahrungsbiologie. – Dissertation, Göttingen.
- STRÜVE-KUSENBERG, R., (1989): Zur Nahrungsbiologie der Asseln. – Verh. Ges. Ökol. 17: 267–272.
- THIELE, H.-U., (1977): Carabid beetles in their environment. – Berlin, Heidelberg.
- TISCHLER, W., (1984): Einführung in die Ökologie. 3. Aufl. – Stuttgart.
- WAGNER, B., & B. SCHAEFER (1989): Rüsselkäfer und Blattkäfer als Phytophage. – Verh. Ges. Ökol. 17: 273–278.

Prof. Dr. Lin Yuzhen
 Fachbereich Biologie, Shandong Lehrer
 Universität, Wenhua-Oststraße, 250014 Jinan/
 Shandong, VR China.

Dr. Jürgen Schauer
 Prof. Dr. Matthias Schaefer,
 II. Zoologisches Institut der Universität,
 Abteilung Ökologie,
 Berliner Str. 28, D-37073 Göttingen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Göttinger Naturkundliche Schriften](#)

Jahr/Year: 1994

Band/Volume: [3](#)

Autor(en)/Author(s): Yuzhen Lin, Schauermann Jürgen, Schaefer Matthias

Artikel/Article: [Tageszeitliche Aktivität der Makroarthropoden \(Isopoda, Diplopoda, Coleóptera\) eines Kalkbuchenwaldes 67-77](#)