

Aus der Sektion Biowissenschaften der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg
Wissenschaftsbereich Zoologie
(Wissenschaftsbereichsleiter: Prof. Dr. J. O. Hüsing)

Zur Ökologie, Soziologie und Phänologie der Laufkäfer (Coleoptera - Carabidae) des Grünlandes im Süden der DDR

V. Teil (Schluß)

Zur Phänologie der Carabiden des untersuchten Grünlandes

Von

Franz Tietze

Mit 10 Abbildungen und 5 Tabellen

(Eingegangen am 25. September 1973)

Inhalt

(Fortsetzung des IV. Teils)

8.1. Einleitung	47
8.2. Zur Phänologie der diagnostisch wichtigen Arten	48
8.3. Zur Verbreitung der Entwicklungstypen im untersuchten Grünland	53
8.4. Zur Aspektfolge und Artenverteilung im Jahresgang	57
9. Zusammenfassung der Ergebnisse	60
Schrifttum	64

8.1. Einleitung

Die Phänologie adulter Carabiden wird, wie bei der Mehrzahl der Insekten, durch ein temporäres Auftreten im Jahresgang geprägt. Die Zeitspanne ihres phänologischen Erscheinens kann wenige Wochen bis mehrere Monate betragen. Je nach Phasenlage ihres Entwicklungszyklus liegt die Populationskurve entweder innerhalb eines Jahresganges oder erstreckt sich bei überwinternden Arten bis zur nächsten Vegetationsperiode. Dabei lösen sich auch innerhalb eines Siedlungsraumes die verschiedenen Arten untereinander ab. Die vollständige Erfassung und Beurteilung eines Artenbestandes und seiner Abundanzdynamik erfordert deshalb eine sich über die gesamte Vegetationsperiode erstreckende Kontrolle. Nur diese Methode der Bestandsaufnahme gibt ausreichend Gewähr dafür, daß alle wichtigen, am biozönotischen Geschehen beteiligten Arten und Individuen auch tatsächlich erfaßt werden. Die Anzahl der in einem Biotop maximal nachweisbaren Arten liegt zwar im allgemeinen noch geringfügig darüber, doch handelt es sich dann um solche Arten, die aus benachbarten Lebensorten einzeln oder in wenigen Exemplaren einwandern und als Influenten keine große Bedeutung für eine Populationsanalyse besitzen. Die vorliegenden Untersuchungen erfüllen mit einer zweijährigen Fangzeit und hoher Fallenzahl (siehe Teil I, Material und Methode) diese Bedingungen vollauf und ergeben mit etwa 25 000 registrierten Individuen aus 142 Arten ein aussagefähiges Vergleichsmaterial.

8.2. Zur Phänologie der diagnostisch wichtigen Arten

Die Abundanzdynamik der im untersuchten Grünland lebenden Carabiden weist in synökologischer Sicht eine ausgeprägt zweigipfelige Kurve auf. Die beiden Populationsoptima liegen im Frühjahrs- bzw. im Herbstaspekt und rekrutieren sich aus den sich überlagernden Populationskurven der Frühjahrs- und Herbstbrüter. Die beiden Optima sind ungleich ausgebildet. Der Schwerpunkt der Individuendichte liegt im Frühjahrsaspekt. Hier treten etwa 2/3 des registrierten Gesamtfanges auf (Frühjahrsaspekt: 16 094 Individuen \triangleq 65 %, Herbstaspekt: 8720 Individuen \triangleq 35 %).

Verdeutlicht werden diese Verhältnisse durch die Abb. 27, in der sowohl der Gesamtfang als auch je 7 dominierende Frühjahrs- und Herbstbrüter in ihrer Populationsentwicklung charakterisiert werden. Daraus geht hervor, daß die Frühjahrsbrüter mit steil ansteigender Populationskurve bereits im Mai ihre höchste Dichte erreichen. Im Juni fällt sie geringfügig und im Juli rapide ab; doch kommen mit abnehmender Tendenz bis in den Spätherbst hinein Frühjahrsbrüter vor. Die Populationskurve der Herbstbrüter steigt dagegen flach an. Bereits ab April existiert ein geringer Bestand, der im Verlaufe der 1. Vegetationsperiode allmählich zunimmt. Im August liegt das Optimum der Populationsdichte. Ein starker Rückgang tritt bereits im September ein, und im Oktober sind nur noch wenige Individuen nachweisbar.

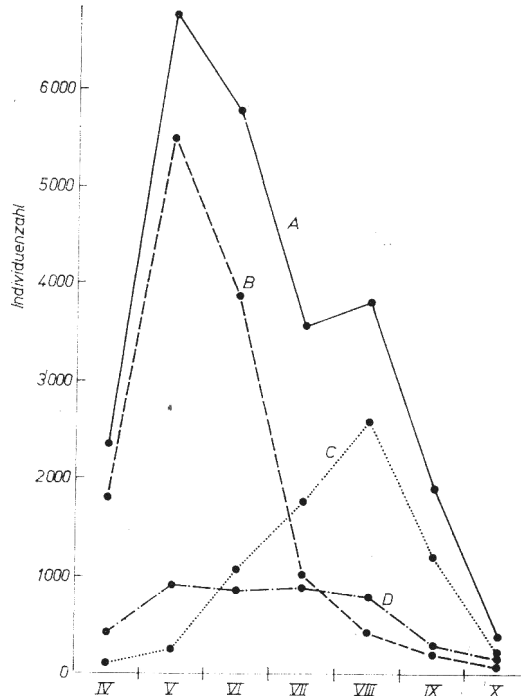


Abb. 27. Abundanzdynamik der im Grünland lebenden Carabiden
A Gesamtfang, B dominante Frühjahrsbrüter, C dominante Herbstbrüter,
D übrige Arten aller Entwicklungsformen

Im phänologischen Geschehen der einzelnen Arten finden sich die beiden Populationspitzen im Frühjahrs- und im Herbstaspekt wieder. Sie entsprechen weitgehend den von Larsson (1937–1940) beschriebenen Grundformen der Entwicklung. Das trifft vor allem für die dominierenden Arten zu, aber auch die übrigen diagnostisch wichtigen Arten (Tab. 65) entsprechen weitgehend diesem Entwicklungsverlauf. In An-

Tabelle 65. Die Phänologie der diagnostisch wichtigen Carabiden des untersuchten Grünlandes (Arten in systematischer Reihenfolge, FB Frühjahrsbrüter, HB Herbstbrüter)

	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	Typ
<i>Carabus violaceus</i>	—	9	38	108	81	13	1	HB
<i>Carabus convexus</i>	7	8	—	—	—	—	—	FB
<i>Carabus auratus</i>	134	851	1117	49	9	1	—	FB
<i>Carabus granulatus</i>	95	279	108	61	28	6	3	FB
<i>Carabus clathratus</i>	—	6	7	5	2	—	—	FB
<i>Carabus cancellatus</i>	39	11	1	47	84	16	1	FB
<i>Carabus arcensis</i>	—	55	49	10	3	1	—	FB
<i>Carabus nemoralis</i>	16	19	8	1	13	7	3	FB
<i>Leistus rufescens</i>	—	—	—	2	4	1	—	HB
<i>Leistus ferrugineus</i>	1	1	14	10	8	21	6	HB
<i>Notiophilus palustris</i>	4	5	18	2	3	—	—	FB
<i>Notiophilus hypocrita</i>	—	—	—	—	2	3	1	HB
<i>Lorocera pilicornis</i>	6	51	22	16	9	1	6	FB
<i>Clivina fessor</i>	18	69	39	40	15	6	—	FB
<i>Dyschirius globosus</i>	10	43	59	44	41	5	7	FB
<i>Bembidion lampros</i>	59	113	41	13	7	5	1	FB
<i>Bembidion varium</i>	—	3	1	—	—	—	—	FB
<i>Bembidion gilvipes</i>	7	26	22	24	8	10	48	FB
<i>Bembidion biguttatum</i>	1	16	19	7	—	1	12	FB
<i>Bembidion guttula</i>	—	8	3	3	2	7	18	HB
<i>Epaphius secalis</i>	—	—	20	54	209	27	1	HB
<i>Trechus quadristriatus</i>	—	—	1	1	6	7	17	HB
<i>Panagaeus bipustulatus</i>	—	1	2	2	1	1	—	FB
<i>Chlaenius nigricornis</i>	—	5	6	—	1	—	—	FB
<i>Badister bipustulatus</i>	3	7	11	8	12	4	5	FB
<i>Harpalus azureus</i>	1	1	1	—	1	1	—	FB
<i>Harpalus griseus</i>	—	—	—	1	1	—	—	HB
<i>Harpalus pubescens</i>	2	25	122	174	88	35	2	HB
<i>Harpalus aeneus</i>	13	8	8	13	7	1	—	FB
<i>Harpalus distinguendus</i>	2	—	—	—	—	2	—	FB
<i>Harpalus smaragdinus</i>	2	1	3	18	27	—	—	HB
<i>Harpalus autumnalis</i>	2	—	—	—	—	—	—	FB
<i>Harpalus latus</i>	4	34	65	38	10	—	—	FB
<i>Harpalus luteicornis</i>	2	—	—	2	6	—	—	FB
<i>Harpalus rubripes</i>	—	—	3	1	—	1	—	FB
<i>Harpalus rufitarsis</i>	1	5	1	—	—	—	—	FB
<i>Harpalus servus</i>	1	5	—	1	3	—	—	FB
<i>Harpalus tardus</i>	1	8	3	1	1	—	—	FB
<i>Harpalus anxius</i>	3	7	3	1	—	—	—	FB
<i>Harpalus flavescens</i>	—	—	—	—	2	—	—	HB
<i>Harpalus picipennis</i>	7	2	3	3	—	—	—	FB
<i>Harpalus vernalis</i>	1	3	2	—	—	—	—	FB
<i>Anisodactylus binotatus</i>	—	13	6	4	1	—	—	FB
<i>Amara plebeja</i>	9	21	158	135	37	17	1	FB
<i>Amara similata</i>	1	8	3	—	—	—	—	FB
<i>Amara montivaga</i>	—	19	46	29	1	—	—	FB
<i>Amara nitida</i>	1	63	119	26	7	4	—	FB

Tabelle 65 (Fortsetzung)

	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	Typ
<i>Amara communis</i>	84	230	292	227	37	15	3	FB
<i>Amara convexior</i>	49	76	75	32	8	2	—	FB
<i>Amara lunicollis</i>	90	159	382	161	62	28	4	FB
<i>Amara aenea</i>	4	17	8	2	2	—	—	FB
<i>Amara eurynota</i>	4	1	—	6	—	—	—	FB
<i>Amara familiaris</i>	14	8	12	6	5	4	1	FB
<i>Amara bilrons</i>	—	—	—	4	7	3	1	HB
<i>Amara infima</i>	—	—	—	—	—	14	3	HB
<i>Amara apricaria</i>	1	1	—	—	6	7	1	HB
<i>Amara fulva</i>	—	—	—	—	1	1	—	HB
<i>Amara consularis</i>	1	—	—	—	—	—	1	HB
<i>Amara aulica</i>	2	6	7	26	99	39	2	HB
<i>Amara equestris</i>	—	2	3	11	38	19	—	HB
<i>Zabrus tenebrioides</i>	—	—	2	5	9	—	—	HB
<i>Stomis pumicatus</i>	2	5	7	5	5	5	4	FB
<i>Pterostichus punctulatus</i>	4	2	—	—	—	—	—	FB
<i>Pterostichus cupreus</i>	74	29	46	4	30	16	—	FB
<i>Pterostichus coerulescens</i>	1193	3735	1873	486	305	260	32	FB
<i>Pterostichus vernalis</i>	20	46	39	56	34	36	16	FB
<i>Pterostichus niger</i>	7	13	41	68	211	172	3	HB
<i>Pterostichus vulgaris</i>	39	190	679	1026	1175	538	35	HB
<i>Pterostichus nigrita</i>	65	166	41	19	2	1	1	FB
<i>Pterostichus minor</i>	6	10	13	8	3	1	1	FB
<i>Pterostichus diligens</i>	157	94	82	43	30	26	43	FB
<i>Calathus fuscipes</i>	2	1	12	14	87	50	10	HB
<i>Calathus erratus</i>	19	2	2	112	584	249	34	HB
<i>Calathus ambiguus</i>	3	—	—	1	7	4	1	HB
<i>Calathus melanocephalus</i>	7	—	55	159	276	189	91	HB
<i>Synuchus nivalis</i>	—	—	16	19	40	15	—	HB
<i>Agonum marginatum</i>	—	31	3	10	—	—	—	FB
<i>Agonum mülleri</i>	8	3	—	1	4	—	—	FB
<i>Agonum viduum</i>	6	19	8	4	6	4	2	FB
<i>Agonum dorsalis</i>	9	—	2	2	—	—	—	FB
<i>Agonum fuliginosum</i>	—	7	5	6	11	1	—	FB
<i>Agonum thoreyi</i>	—	1	—	2	3	1	—	FB
<i>Masoreus wetterhali</i>	—	—	1	2	3	—	—	HB
<i>Metabletus truncatellus</i>	4	11	7	2	—	5	—	FB
<i>Metabletus toveatus</i>	2	1	1	—	—	—	—	FB
<i>Cymindis angularis</i>	—	—	2	—	7	18	33	HB
<i>Brachynus explodens</i>	8	3	2	1	—	2	2	FB

lehnung an Larsson lassen sich die diagnostisch wichtigen Carabidenarten des untersuchten Grünlandes in folgende Grundformen und Modifikationen der Entwicklung einordnen:

- Frühjahrsbrüter ohne Herbstbestand (Abb. 28). Sie stellen nach Larsson eine Grundform der Carabidenentwicklung dar. Die steil ansteigende Populationskurve erreicht im Mai den Höhepunkt und fällt meist flach auslaufend gegen den Herbstaspekt

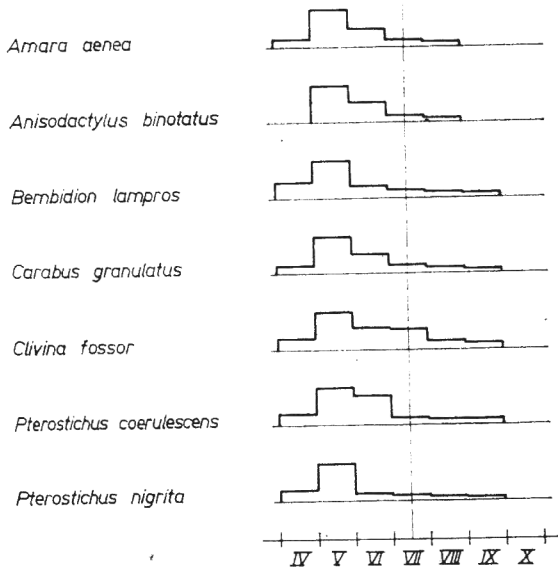


Abb. 28. Populationskurven von Frühjahrsbrütern

ab. Nur vereinzelt reicht die Population in den Herbstaspekt hinein. Zu dieser Entwicklungsform zählen z. B. *Carabus auratus*, *Carabus granulatus*, *Notiophilus palustris*, *Clivina fossor*, *Bembidion lampros*, *Harpalus latus*, *Harpalus tardus*, *Harpalus anxius*, *Harpalus vernalis*, *Anisodactylus binotatus*, *Amara nitida*, *Amara communis*, *Amara lunicollis*, *Amara aenea*, *Pterostichus coerulescens*, *Pterostichus nigrita*, *Pterostichus minor*, *Agonum marginatum*.

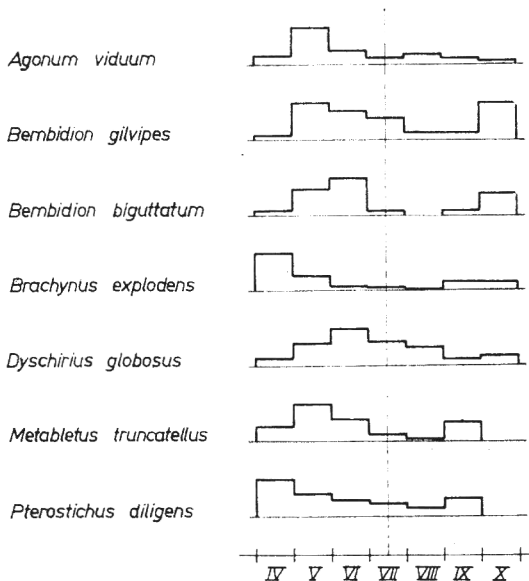


Abb. 29. Populationskurven von Frühjahrsbrütern mit Herbstbestand

- Frühjahrsbrüter mit Herbstbestand (Abb. 29). Diese Entwicklungsform stellt eine Modifikation des Grundtyps dar, bei der neben dem typischen Frühjahrsoptimum in der Populationskurve ein mehr oder weniger stark ausgeprägter herbstlicher Nebengipfel regelmäßig auftritt. Dieser Herbstbestand rekrutiert sich in der Regel aus frischgeschlüpften Tieren, die das Puppenlager verlassen und ein neues Winterquartier aufsuchen. Zu dieser Entwicklungsform zählen *Carabus nemoralis*, *Dyschirius globosus*, *Bembidion gilvipes*, *Bembidion biguttatum*, *Pterostichus cupreus*, *Pterostichus diligens*, *Agonum viduum*, *Agonum fuliginosum*, *Metabletus truncatellus*, *Brachynus explodens*.

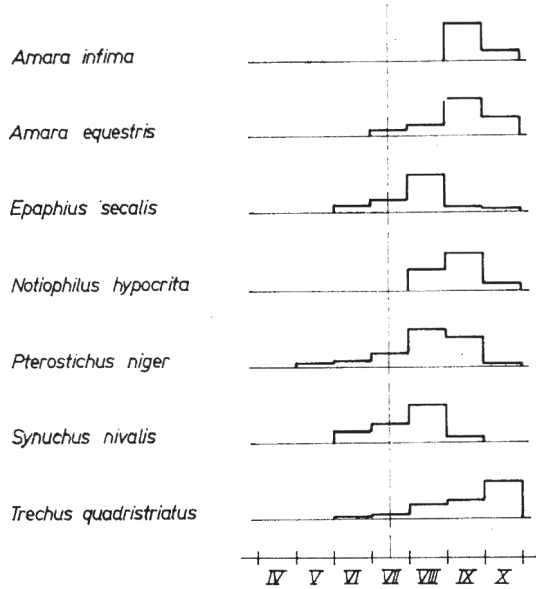


Abb. 30. Populationskurven von Herbstbrütern

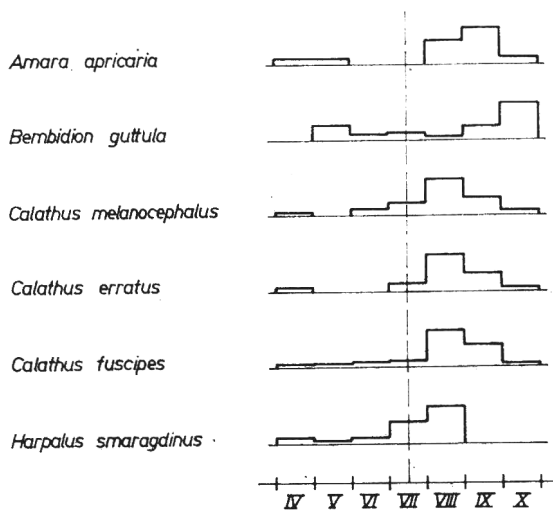


Abb. 31. Populationskurven von Herbstbrütern mit Frühjahrsbestand

- Herbstbrüter ohne Frühjahrsbestand (Abb. 30). Sie gehören zur zweiten Grundform der Carabidenentwicklung. Ihre Populationsoptima liegen in der Regel im August und September, seltener im Oktober. Zu dieser Entwicklungsform zählen *Leistus ferrugineus*, *Notiophilus hypocrita*, *Epaphius secalis*, *Trechus quadristriatus*, *Amara bifrons*, *Amara intima*, *Amara fulva*, *Amara aulica*, *Amara equestris*, *Zabrus tenebrioides*, *Pterostichus niger*, *Pterostichus vulgaris*, *Synuchus nivalis*, *Masoreus wetherhali*.
- Herbstbrüter mit Frühjahrsbestand (Abb. 31). Diese Form tritt relativ häufig auf, zumindest häufiger als die Herbstbrüter ohne Frühjahrsbestand. In der Regel entsteht das zweigipfelige Erscheinungsbild durch überwinternde Altkäfer, die im nächsten Frühjahr noch einige Zeit aktiv sind. Zu dieser Gruppe zählen *Bembidion guttula*, *Harpalus smaragdinus*, *Amara apricaria*, *Calathus fuscipes*, *Calathus erratus*, *Calathus ambiguus*, *Cymindis angularis*.

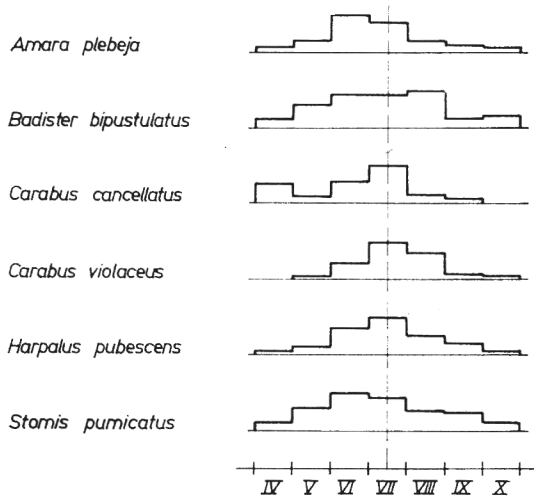


Abb. 32. Populationskurven von Frühjahrs- und Herbstbrütern mit sommerlichem Populationsoptimum

- Phänologisch den gesamten Sommer über in Erscheinung tretende Arten (Abb. 32). Ihre Zuordnung zu einer der beiden Grundformen ist nach den im Grünland gemachten Beobachtungen nicht eindeutig. Larsson führt einige als Frühjahrs- und andere als Herbstbrüter auf, wie z. B. *Amara plebeja* (FB), *Badister bipustulatus* (FB), *Carabus violaceus* (HB), *Harpalus pubescens* (HB), *Stomis pumicatus* (FB).

8.3. Zur Verbreitung der Entwicklungstypen im untersuchten Grünland

Daß engste Beziehungen zwischen den am Lebensort herrschenden Umweltfaktoren und den sie besiedelnden Carabiden bestehen, ist hinlänglich bewiesen und bedarf keiner weiteren Erklärung. Besonders die während der Larvalentwicklung herrschenden Faktoren entscheiden über die Eignung oder Nichteignung eines Lebensortes

als Brut-, Fortpflanzungs- und Lebensraum einer Art. Die im Laufe eines Jahres sich ändernden Faktorengefüge eines Lebensortes werden deshalb auch einen bestimmten Einfluß auf die Besiedlung durch die beiden Entwicklungsformen, die Frühjahrsbrüter und die Herbstbrüter, ausüben. Bereits Larsson hatte diese Problemstellung aufgeworfen und festgestellt, daß die Frühjahrsbrüter bevorzugt in Lebensorten vorkommen, die eine Feldschicht aufweisen, in baumbestandenen oder gar kahlen Örtlichkeiten dagegen weniger häufig auftreten und die Herbstbrüter ihren Verbreitungsschwerpunkt in Lebensorten mit weitgehend ausgeglichenem Mikroklima (Wälder u. ä.) haben.

Wir sind in diesem Zusammenhang der Frage nachgegangen, ob in ökologischer und ökofaunistischer Sicht Beziehungen zwischen der Besiedlung der verschiedenartigen Grünlandlebensorte und der Häufigkeit des Vorkommens der beiden Entwicklungsformen in diesen Biotopen bestehen. Bei einer derartigen Betrachtung der Verteilung muß allerdings stets berücksichtigt werden, daß im mitteleuropäischen Verbreitungsgebiet etwa 75 % aller Carabidenarten Frühjahrsbrüter sind und nur 25 % zu den Herbstbrütern zählen. Bewußt ausgeklammert wurden die Fragen der externen Entwicklungssteuerung. Es sei bei diesem Problemkreis auf Thiele (1971 u. a.) verwiesen, der an Frühjahrs- und Herbstbrüterarten diese Steuerungsfragen insbesondere im Hinblick auf die obligatorische oder fakultative Einschaltung einer Entwicklungsruhe aufgegriffen hat.

Wird als Ausgangsmaterial für eine derartige Gegenüberstellung die diagnostisch wichtige Artengruppenkombination der 5 Verbreitungsschwerpunkte zugrunde gelegt, so ergeben sich folgende Beziehungen:

Tabelle 66. Korrelationen in der Verteilung von Frühjahrs- und Herbstbrütern (FB und HB) in Abhängigkeit von ihrem Verbreitungsschwerpunkt im Grünland

VS-Gruppe	FB in %	HB in %
Dürre Lebensorte	45	55
Halbtrockenrasenlebensorte	65	35
Frischwiesenlebensorte	75	25
Feuchtwiesenlebensorte	75	25
Rieder	100	0

Den höchsten Anteil an Herbstbrütern weist die Artengruppe mit einem Verbreitungsschwerpunkt in den dünnen und trockenen Lebensorten auf. Mit 55 % Herbstbrütern am Gesamtbestand der diagnostisch wichtigen Arten liegen diese Lebensorte mehr als doppelt so hoch wie der Durchschnitt. Bei den diagnostisch wichtigen Arten der Trockenrasenlebensorte erreichen sogar die Herbstbrüter die absolute Mehrheit. Die für mitteleuropäische Verhältnisse typische Verteilung von 75 % Frühjahrsbrütern und 25 % Herbstbrütern tritt bei jenen Arten auf, deren Verbreitungsschwerpunkte in feuchten und frischen Lebensorten liegen. Bei den diagnostisch wichtigen Arten der nassen Lebensorte geht sogar der Anteil der Herbstbrüter auf 0 % zurück.

Werden als Ausgangsmaterial für den Vergleich alle erfaßten Arten der Bestandstypen zugrunde gelegt, so ergeben sich grundsätzlich ähnliche Verhältnisse, obwohl Arten aus unterschiedlichsten Verbreitungsschwerpunkten zusammengefaßt sind. Sie gliedern sich ebenfalls in die gleichen Beziehungsgefüge ein:

Tabelle 67. Korrelation in der Verteilung von Frühjahrs- und Herbstbrütern (FB und HB) in Abhängigkeit vom Lebensort im Grünland (Mittelwerte der Carabidenbestände)

Carabidenbestand	FB %	HB %
Sandpionierrasen	60	40
Trockenrasen	65	35
Halbtrockenrasen	75	25
Fettwiesen	75	25
Magerrasen	75	25
Feuchtwiesen	80	20
Rieder	90	10

Hier zeigt sich in der Verteilung die gleiche Tendenz, obgleich nicht so ausgeprägt. Der Carabidenbestand des Sandpionierrasens besitzt die höchsten Anteile an Herbstbrütern, gefolgt von dem des Trockenrasens. Die Halbtrockenrasen, Fettwiesen, Magerrasen und z. T. die Feuchtwiesen liegen im Mittelwert. Der Bestand der Rieder weist mit 10 % Herbstbrütern wiederum die niedrigsten Anteile auf.

Die ökologische Bedeutung der unterschiedlichen Verteilung muß in der besseren Übereinstimmung von Individualentwicklung der einzelnen Arten und den in dieser Zeit herrschenden Umweltfaktoren gesehen werden. Dabei dürften vor allem Bodenfeuchte- und Temperaturverhältnisse eine hervorragende Rolle spielen.

Das Grundschema der beiden Entwicklungstypen kann etwa folgendermaßen formuliert werden:

Die Frühjahrsbrüter, deren Aktivitätsspitze der Imagines im Mai liegt (Eiablage April bis Mai) durchlaufen ihre Embryonal- und Larvalentwicklung im Sommer. Für diese fast ausschließlich im Boden ablaufenden Entwicklungsphasen benötigen die Larven eine relativ hohe, ausgeglichene Bodenfeuchtigkeit. Solche Bedingungen sind im Grünland vor allem in den mesophilen, z. T. in den feuchten und trockenen Lebensorten mit ausreichender geschlossener Krautschicht gegeben. Diese Biotope repräsentieren jene Entwicklungsorte, in denen optimale bis erträgliche Umweltfaktoren für die Larven und ihre Beutetiere bzw. für die gesamte Nahrungskette bestehen. Bodenstruktur und -art sowie seine chemischen und physikalischen Eigenschaften spielen dabei offensichtlich eine zweitrangige Rolle. Die im Herbst einsetzende Verpuppung leitet einen wesentlich unempfindlicheren Lebensabschnitt ein. Häufig schlüpfen sogar nach einer kurzen Puppenruhe die Tiere und suchen ein neues Winterquartier auf.

Die Herbstbrüter, deren Aktivitätsspitze im August liegt (Eiablage Juli bis September), beginnen ihre Embryonal- und Larvalentwicklung Ausgang des Sommers und im Herbst. Es werden aber nur die ersten Stadien der Larvalentwicklung durchlaufen, danach setzt eine Ruhephase (Parapause, Diapause) ein. Im folgenden Frühjahr geht die Entwicklung weiter und schließt etwa im Mai/Juni mit der Puppenruhe ab. In dieser Latenzphase können mehr oder weniger lange Perioden ungünstiger Lebensbedingungen (starke Austrocknung des Bodens, Mangel an Beutetieren u. a.) überdauert werden. Damit sind die Herbstbrüter besonders geeignet, extreme Trockenlebensorte zu besiedeln, da die Herbst- und Frühjahrsdurchfeuchtung des Bodens für die Larvalentwicklung ausreichend günstige Lebensbedingungen schafft. Auch hier spielt die Bodenart eine untergeordnete Rolle, denn sowohl in den Lößboden- als auch in den mageren Binnendünenlebensorten liegt der Anteil an Herbstbrütern fast gleich hoch (35 bis 40 %).

Die Analyse der Artenverteilung von Frühjahrs- und Herbstbrütern im Grünland bestätigt dieses Grundschema weitestgehend. Die ausgeglichensten Verhältnisse herrschen in den mesophilen, teils auch in den feuchten und trockenen Lebensorten des Grünlandes. Durch ihre relative Konstanz der Umweltfaktoren (Grundwasserspiegel, Bodenfeuchte, Nährstoffgehalt, Acidität, Nahrungsangebot u. a. m.) bieten sie allen Fortpflanzungstypen gleich günstige Entwicklungsbedingungen. Dementsprechend finden sich auch in diesen Lebensorten alle Typen in ausgewogener Zahl nebeneinander (Abb. 33).



Abb. 33. Schematische Darstellung des Entwicklungsablaufes diagnostisch wichtiger Arten des Carabidenbestandes der Fettwiesen (FB: HB-Verteilung = 75:25 %) Zeichenerklärung: Blöcke: Hauptaktivitätszeit der Adultes, Striche: Hauptlarvalphase, Punkte: Hauptpuppenzeit

In den dünnen Lebensorten dominieren die Herbstbrüter bzw. erreichen einen weit über dem Durchschnitt liegenden Anteil. Die Frühjahrsbrüter, die in diesem Biotop ihre Larvalentwicklung absolvieren, zeichnen sich durch eine sehr kurze Entwicklungszeit aus, so daß die Phase der extrem sommerlichen Austrocknung auf die Larven kaum Einfluß nimmt (Abb. 34).

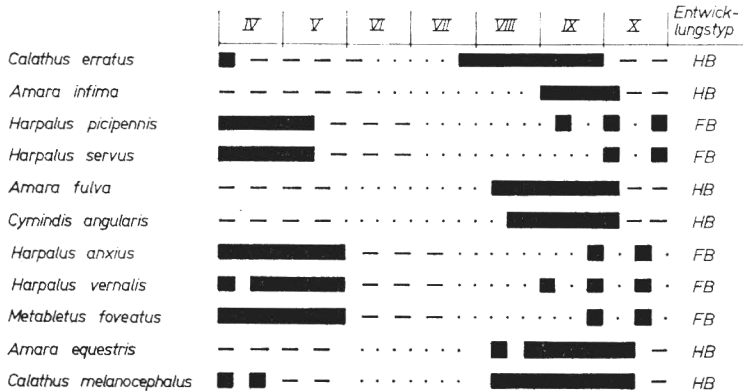


Abb. 34. Schematische Darstellung des Entwicklungsablaufes diagnostisch wichtiger Arten des Carabidenbestandes der Sandpionierassen (FB: HB-Verteilung = 60:40 %) Zeichenerklärung in Abb. 33

Den höchsten Anteil an Frühjahrsbrütern bei fast völligem Fehlen der Herbstbrüter weisen die sommernassen Lebensorte auf. Die meist staunassen Biotope bieten erst nach dem Rückgang der Frühjahrsvernässung geeignete Lebensbedingungen für die Larven. Die Larvalentwicklung liegt deshalb in den Sommermonaten. Die Puppenruhe ist meist kurz. Viele Tiere verlassen noch im gleichen Jahr die Puppenwiege und suchen neue Winterquartiere auf, die im allgemeinen über dem winterlichen Oberflächenwasser liegen. Zum Teil werden sogar weit entfernte, in trockenen Biotopen gelegene Überwinterungsquartiere gewählt. Dieser „Fluchtbestand“ wird allgemein als zweites Populationsmaximum registriert. Nur wenige Arten dieser nassen Lebensorte gehören zu den Herbstbrütern. Auch bei ihnen ist zu beobachten, daß die überwinternden Larven der winterlichen Vernässung ausweichen (Abb. 35).

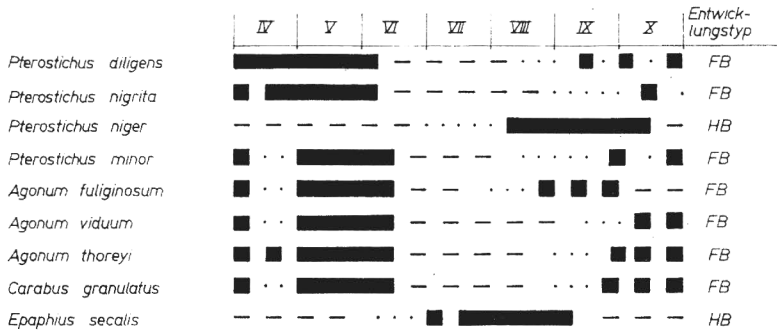


Abb. 35. Schematische Darstellung des Entwicklungsablaufes diagnostisch wichtiger Arten des Carabidenbestandes der Rieder (FB: HB-Verteilung = 90:10 %) Zeichenerklärung in Abb. 33

8.4. Zur Aspektfolge und Artenverteilung im Jahresgang

Das temporäre Auftreten der Arten im Laufe der Vegetationsperiode bedingt ihre unterschiedliche Verteilung im Jahresgang. Die höchste Dichte an Arten liegt erwartungsgemäß in den Monaten Mai und Juni; doch weisen auch Juli und August nur unwesentlich geringere Werte auf. Erst im April und September, aber besonders im Oktober sinken sie beträchtlich ab (Tab. 68).

Tabelle 68. Verteilung der Arten im Jahresgang (Gesamtartenzahl: 142)

	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Artenzahl / Monat	67	90	91	83	80	64	46
Prozent der Gesamtartenzahl	47	63	64	59	56	45	42

Dieses Bild der Artenverteilung wird, wie auch in der Abundanzdynamik, in starkem Maße durch den sukzessiven Wechsel von Frühjahrsbrüter- und Herbstbrüterarten geprägt. Im Gegensatz zur deutlich diphasischen Abundanzdynamik tritt aber in der Artendichte die mittsommerliche Depression nicht auf, da sich im Übergang vom Frühjahrsaspekt zum Herbstaspekt die Arten der beiden Entwicklungsformen ablösen und auf diese Weise während dieses Zeitabschnittes eine fast gleichbleibende Artendichte erhalten bleibt. In Abb. 36 wird versucht, die artendichtebestimmenden Kom-

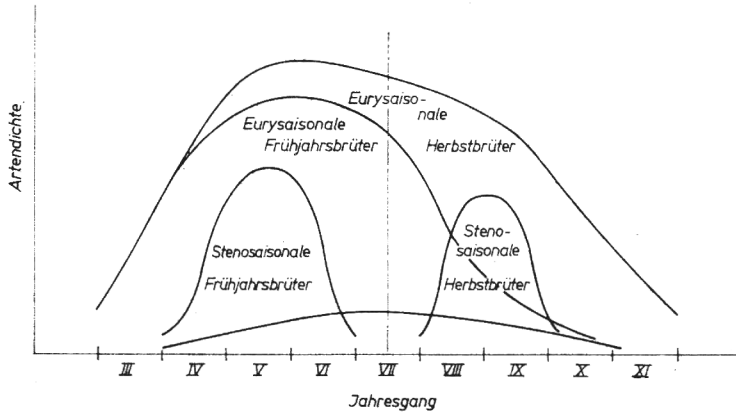


Abb. 36. Schematische Darstellung der phänologisch wirksamen Artengruppen

ponenten im Jahresgang zu erfassen und graphisch darzustellen. Insgesamt sind an diesem Geschehen eurysaisonale Frühjahrsbrüter-, eurysaisonale Herbstbrüter-, stenosaisonale Frühjahrsbrüter-, stenosaisonale Herbstbrüter- und einflussende, zeitlich im Biotop nicht determinierte Arten beteiligt.

Die stenosaisonalen Herbstbrüter- und Frühjahrsbrüterarten bewirken mit ihrer zeitlich engbegrenzten Phänologie auf eine Vegetationsperiode in der Regel eine totale Verschiedenheit des Arteninventars von Frühjahrs- und Herbstaspekt. Die eurysaisonalen Herbstbrüter- und Frühjahrsbrüterarten, die mit unterschiedlicher Abundanz in den anderen Aspekt hineinstreuen, bereichern auch dessen Artenvielfalt. Sie tragen auf diese Weise mit dazu bei, daß zwischen Frühjahrs- und Herbstaspekt eine mehr oder weniger enge Artenverwandtschaft entsteht. Neben diesen genannten Artengruppen treten noch weitere Arten, im allgemeinen mit geringer Abundanz und zu unterschiedlichen Zeiten, in Erscheinung. Sie vervollständigen je nach Lage und Charakter des jeweiligen Biotops das Arteninventar und verteilen sich mehr oder weniger gleichmäßig in Form einer stark gestauchten Zufallskurve über die gesamte Vegetationsperiode.

Tabelle 69 veranschaulicht diese allgemeine Aussage über die Artenverteilung auf die beiden Aspekte an einigen repräsentativen Untersuchungsflächen. Es wird daraus deutlich, daß im Mittel etwa 30 % der Arten ausschließlich im Frühjahrsaspekt und etwa 25 % ausschließlich im Herbstaspekt auftreten. Daraus leitet sich ab, daß weniger als die Hälfte aller nachweisbaren Arten eines Lebensortes in beiden Aspekten erscheinen. Diese Differenzen im Arteninventar zwischen beiden Aspekten schlagen sich in relativ niedrigen Artidentitätswerten nieder. Sie erreichen mit 40 bis 50 % einen Verwandtschaftsgrad, wie er zwischen verschiedenartigen Lebensorten des gleichen Bestandstyps gängig ist. Ähnlich liegen die Verhältnisse zwischen den beiden Aspekten eines Lebensortes, wenn sie mit Hilfe des Dominantenvergleichs gegenübergestellt werden.

Die Kenntnis dieser Artenverteilung ist dort von Bedeutung und fordert eine Beachtung, wo eingeschätzt werden soll, welche Aussagekraft eine kurzfristige stichprobenartige Kontrolle eines Biotops besitzt. Es muß daraus der Schluß gezogen werden, daß Stichproben innerhalb eines Aspekts bei der hier untersuchten taxocoenotischen Tiergruppe der Carabiden nicht als repräsentativ angesehen werden dürfen; das auch

Tabelle 69. Die Artenverteilung ausgewählter Untersuchungsflächen auf den Frühjahrs- und den Herbstaspekt

	Glatthafer- wiese	Haarstrang- wiese	Rot- schwingel- wiese	Knick- fuchs- schwanz- wiese	Rasen- schmielen- wiese	Groß- seggen- wiese	Mittel- werte
	F9	A1	W1	K1	A2	K3	%
Artenzahl der Lebensorte	33	22	29	31	31	32	100
Arten, die ausschließlich im F-Aspekt auftreten	10	6	8	9	10	12	30
Arten, die ausschließlich im H-Aspekt auftreten	8	6	6	9	8	3	25
Arten, die in beiden Aspekten auftreten	15	10	15	13	13	17	45
Dominanzverwandtschaft zwischen F- und H-Aspekt in %	40	70	50	70	50	60	—
Artenidentität zwischen F- und H-Aspekt in %	45	45	50	40	40	50	—

dann nicht, wenn sie zum Zeitpunkt des Populations- und Artenmaximums im Frühjahrsaspekt genommen werden. Erst die Erfassung des zweiten Besiedlungsoptimums im Herbstaspekt ergibt eine ausreichende Übersicht über die bestandsbildenden und diagnostisch wichtigen Arten.

9. Zusammenfassung der Ergebnisse

Mit dem Übergang zur industriemäßigen Produktion in der sozialistischen Landwirtschaft der DDR geht eine tiefgreifende Umgestaltung des biologischen Haushaltes der Natur einher. Besonders durch die steigende Anwendung biologisch aktiver Substanzen zur Bekämpfung pflanzlicher und tierischer Schädlinge werden weitreichende Eingriffe vorgenommen, die zu einer beachtlichen Störung der Ökosysteme führen. Diese Eingriffe in die Ökosysteme unter Kontrolle zu halten, ist auch eine Voraussetzung für die nachhaltig optimale Produktivität der mehrfach und intensiv genutzten Agrarflächen. Die Kenntnis ihres biologischen Grundbestandes, vor allem in Hinblick auf eine Indikatorwirkung bestimmter taxocoenotischer Einheiten, muß als eine entscheidende Grundlage für die optimale Nutzung dieser natürlichen Ressourcen angesehen werden.

Unter dieser Zielstellung wurde der vorliegende Beitrag zur Ökologie, Soziologie und Phänologie der im Grünland lebenden Carabiden erarbeitet, der im genannten Sinne als eine Modellbearbeitung einer in der Agrocoenose dominierenden taxocoenotischen Kategorie zu verstehen ist. Im Südeil der DDR (hercynischer Raum) ausgewähltes Grünland der wichtigsten Feuchtestufen diente in den Jahren 1963 bis 1968 als Untersuchungsfläche, wobei insgesamt 35 Lebensorte der verschiedenen in der DDR auftretenden Vegetationsprofile herangezogen werden konnten. Sie beinhalten alle wichtigen Grünlandgesellschaften des Südeils der DDR vom Pleistozängebiet und den großen Flufauen über das Hügelland bis zum Bergland. Das Spektrum reicht dabei von den sauren, nährstoffarmen Braunseggen-Flachmoorwiesen, den schwach sauren, wesentlich besser mit Nährstoffen versorgten Großseggenwiesen, den basischen, wenig nährstoffreichen Kalkflachmooren über die verschiedenen Trophiestufen der mesophilen Wiesen bis zu den Fiederzwenken- und Federgrasrasen auf nährstoffreichen, schwach sauren Böden und den trockenen auf oligotrophen Sanden stockenden Silbergrasrasen.

Die mit Hilfe der Fallenfangmethode erfaßte Fauna sowie deren Dominanz- und Abundanzverhältnisse basieren auf einem umfangreichen Material (4900 Monatsfallenfänge mit annähernd 25 000 Individuen aus 142 Carabidenarten). Die Charakteristik der untersuchten Lebensorte stellt eine Einheit aus standortlichen und pflanzensoziologischen Bedingungen und ihrer Carabidenfauna, deren Dominanz- und Abundanzverhältnisse einschließlich der Dominanz- und Artenidentitätsverwandtschaft untereinander dar.

Unter Berücksichtigung der Verbreitungsmuster der wichtigsten Arten und ihres bisher bekannten Präferenzverhaltens sind Artengruppen mit hohem diagnostischen Aussagewert ausgesondert worden. Diese erarbeitete Artengruppenkombination ist als ein Entwurf zu werten, der durch künftige Untersuchungen weitere Ergänzungen, Präzisierungen und Korrekturen erfahren wird. Die Carabiden des Untersuchungsgebietes untergliedern sich in fünf Artengruppen mit definiertem Verbreitungsschwerpunkt:

- Artengruppe der Trockenrasen- und Sandpionierrasenlebensorte,
- Artengruppe der Halbtrockenrasenlebensorte,
- Artengruppe der Frischwiesenlebensorte,

Artengruppe der Lebensorte des feuchten Grünlandes,

Artengruppe der Lebensorte des nassen Grünlandes.

Auf der Basis der Verbreitungsschwerpunkte der diagnostisch wichtigen Arten konnten insgesamt 85 der 142 erfaßten Arten einem der fünf ausgeschiedenen Verbreitungsschwerpunkte zugeordnet werden. Eine unterschiedlich starke Streuung der einzelnen Arten erfordert eine weitere Differenzierung der abgetrennten Artengruppen. In der Regel untergliedert sich jede Gruppe in stenök und euryök reagierende Untergruppen, wobei wiederum Streuungsbreite und -intensität verschieden stark ausgebildet sein können.

Mit Hilfe der errechneten Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den einzelnen Grünlandlebensorten und den erarbeiteten Artenkombinationen lassen sich typische Carabidenbestände ermitteln. Sie vereinen jeweils diagnostisch wichtige Arten von Grünlandlebensorten mit engster Dominanz- und Artenidentitätsverwandtschaft. Die analysierten Grünlandlebensorte des Untersuchungsgebietes untergliedern sich in folgende Carabidenbestände: Sandpionierrasen, Trockenrasen, Halbtrockenrasen, Magerrasen, Fettwiesen, Feuchtwiesen, Rieder. Ihre Charakteristik gilt gleichermaßen, trotz bestehender Besonderheiten, für alle untersuchten Landschaften und Vegetationsprofile.

Der Carabidenbestand des Sandpionierrasens nimmt im Gesamtsystem des Grünlandes eine isolierte Stellung ein, zeichnet sich aber durch eine relativ hohe Anzahl an Influenten aus. Der Artenbestand wird vorwiegend von Elementen bestimmt, die ihren Verbreitungsschwerpunkt ausschließlich in ähnlichen Lebensorten haben. Zur diagnostisch wichtigen Artengruppe sind zu zählen: *Calathus erratus*, *Amara infima*, *Harpalus picipennis*, *Harpalus servus*, *Harpalus flavescens*, *Amara fulva*, *Cymindis angularis*, *Harpalus anxius*, *Harpalus vernalis*, *Masoreus wetterhali*, *Metabletus foveatus*, *Amara equestris*, *Calathus melanocephalus*.

Der Carabidenbestand des Trockenrasens zeigt eine gut abgegrenzte Stellung, auch zum pflanzensoziologisch eng verwandten Halbtrockenrasen. Verwandtschaftliche Beziehungen bestehen zum Sandpionierrasen und zum Halbtrockenrasen. Zur diagnostisch wichtigen Artengruppe sind zu zählen: *Harpalus smaragdinus*, *Harpalus griseus*, *Harpalus anxius*, *Harpalus vernalis*, *Harpalus distinguendus*, *Masoreus wetterhali*, *Metabletus foveatus*, *Metabletus truncatellus*.

Der Carabidenbestand des Halbtrockenrasens nimmt eine Mittlerstellung zwischen Trockenrasen und trockenen Frischwiesen ein. Seine Carabidenbesiedlung rechtfertigt die Aussonderung eines eigenen Bestandes. Zur diagnostisch wichtigen Artengruppe sind zu zählen: *Panagaeus bipustulatus*, *Amara eurynota*, *Amara consularis*, *Harpalus azureus*, *Leistus ferrugineus*, *Brachynus explodens*, *Zabrus tenebrioides*, *Amara familiaris*, *Harpalus aeneus*, *Agonum dorsalis*, *Amara apricaria*, *Cymindis angularis*, *Metabletus truncatellus*.

Der Carabidenbestand des Magerrasens weist eine deutlich abgrenzbare Stellung auf. Er steht dem Bestand der Fett- und Feuchtwiesen am nächsten. Die diagnostisch wichtigen Arten rekrutieren sich vorwiegend aus euryöken Elementen der Frischwiesen. Zur Artengruppe sind zu zählen: *Pterostichus coerulescens*, *Amara lunicollis*, *Amara communis*, *Carabus nemoralis*, *Harpalus latus*. Der Bestand läßt sich in eine Ausbildungsform der Ebene (mit *Harpalus rufitarsis*, *Amara familiaris*, *Pterostichus niger*, *Epaphius secalis*) und des Berglandes (mit *Carabus arcensis*, *Amara nitida*, *Amara montivaga*) untergliedern.

Obwohl der Carabidenbestand der Fettwiesen pflanzensoziologisch eine beachtliche Differenzierung aufweist, muß er tiersoziologisch als Einheit aufgefaßt werden.

Den Grundbestand dieses arten- und individuenreichsten Bestandes bilden vorwiegend euryöke und in mesophilen Bereichen weitverbreitete Arten: *Bembidion lampros*, *Carabus auratus*, *Harpalus pubescens*, *Synuchus nivalis*, *Amara aulica*, *Amara lunicollis*, *Amara communis*, *Amara convexior*, *Badister bipustulatus*, *Calathus melanocephalus*, *Pterostichus vulgaris*. Vor allem durch unterschiedliche Dynamik im Wasserhaushalt des Bodens bedingt, bestehen folgende Ausbildungsformen: Frischrockene Ausbildungsform (mit *Leistus ferrugineus*, *Brachynus explodens*, *Agonum dorsalis*, *Amara equestris*), Ausbildungsform der wechselfeuchten Lebensorte (mit *Carabus granulatus*, *Pterostichus niger*, *Amara plebeja*; es fehlen *Carabus auratus*, *Bembidion lampros*, *Amara aulica*) und die Ausbildungsform des Berglandes (mit *Amara montivaga*, *Amara nitida*; es fehlen *Carabus auratus*, *Badister bipustulatus*).

Der Carabidenbestand der Feuchtwiesen zeigt enge verwandtschaftliche Beziehungen zu den Fett- und Magerwiesen; die bestehenden Differenzen, insbesondere in der Individuendichte, rechtfertigen jedoch eine gesonderte Darstellung. Zum Grundbestand gehören neben den euryöken Frischwiesenbewohnern *Pterostichus vulgaris* und *Pterostichus coerulescens* folgende Arten: *Pterostichus niger*, *Pterostichus diligens*, *Pterostichus vernalis*, *Carabus granulatus*, *Clivina fossor*, *Dyschirius globosus*. In der eutrophen Ausbildungsform treten weiterhin *Lorocera pilicornis*, *Pterostichus nigrita*, *Amara plebeja* und in der oligotrophen Ausbildungsform *Epaphius secalis*, *Harpalus latus*, *Amara communis*, *Amara aulica* und *Carabus nemoralis* auf.

Der Carabidenbestand der Rieder umfaßt verschiedenartigste Lebensorte. Insgesamt besitzt er aber, trotz spezifischer Besonderheiten einzelner Vegetationskomplexe, eine relativ gut abgegrenzte Artengruppe. Verwandtschaftliche Beziehungen bestehen zum Bestand der Mager- und Fettwiesen. In der diagnostisch wichtigen Artengruppe treten auf: *Pterostichus diligens*, *Pterostichus nigrita*, *Pterostichus niger*, *Pterostichus minor*, *Agonum fuliginosum*, *Agonum viduum*, *Carabus granulatus*, *Epaphius secalis*, *Agonum thoreyi*.

Die Carabiden weisen in ihrer Mehrheit eine ausgeprägte Biotopbindung auf. Ihre Ursachen sind vielschichtig und hängen von biotischen und abiotischen Faktoren ab, die direkt oder indirekt, z. T. über mehrere Zwischenstufen (Relationen, Korrelationen, Interrelationen) Einfluß auf die Tiere nehmen können. Als abiotische Hauptfaktoren sind nach unseren bisherigen Kenntnissen die Feuchte-, Temperatur- und Helligkeitsbedingungen anzusehen, über die eine Reihe anderer Umweltfaktoren wie Bodenart, -struktur, -reaktion, Humusgehalt, Pflanzendecke u. a. indirekt auf die Carabidenbesiedlung einwirken. Die Beziehungen sind sowohl syn- als auch autökologisch nachweisbar.

Deutliche Interrelationen bestehen zwischen der Bodenqualität (insbesondere seinen Nährstoffverhältnissen) und der Carabidenbesiedlung. Arten- und Individuendichte liegen in eutrophen Grünlandgesellschaften um ein Vielfaches höher als in vergleichbaren Standorten mit geringerer Nährstoffversorgung. In Abhängigkeit davon lassen sich Beziehungen zwischen Bodenart, Humusgehalt, Menge der Bodenmikroorganismen, Kalkgehalt sowie Bodenreaktion und der Carabidenbesiedlung nachweisen.

Die markantesten Beziehungen treten zwischen Carabidenbesiedlung und Bodenfeuchteverhältnissen zutage, wobei sowohl Arten- als auch Individuendichte beteiligt sind. Die Artendichte zeigt von den nassen bis zu den frischen und z. T. sogar trockenen Lebensorten eine erheblich steigende Tendenz. Lediglich im Bereich der dünnen Lebensorte tritt wieder eine geringfügige Senkung ein. Die Individuendichte weist dagegen keine lineare Abhängigkeit auf. Hier gliedern sich zwei verschieden reagierende Gruppen von Lebensorten ab, deren erstere sich durch eine gleichbleibende

geringe und deren zweite sich durch eine mehrfach höhere Abundanz auszeichnet. Die erste Gruppe umfaßt die Mehrzahl der untersuchten Grünlandgesellschaften unterschiedlichster Beschaffenheit, die zweite fast ausschließlich die mesophilen, und zwar eutrophen Wirtschaftswiesen, deren hohe Individuendichte in der Regel durch das Massenaufreten einer oder weniger Arten verursacht wird.

Die auf dem jeweiligen Standort stockende Vegetation, selbst ein Ergebnis der spezifischen Umweltbedingungen, wirkt in starkem Maße regulierend auf die mikroklimatischen Verhältnisse der bodennahen Schichten ein und beeinflusst auf diesem Wege ihrerseits die Verbreitung der Carabiden. Über die Intensität der mittelbaren Beziehungen und damit über den Grad der Bindung von Arten oder Artengruppen an einen Lebensort entscheidet dabei weniger die pflanzensoziologische Spezifität eines Grünlandlebensortes, als vielmehr ihre Wuchsform, ihre Raumstruktur, ihre Mächtigkeit und andere damit im Zusammenhang stehende Faktoren. Vor allem Faktoren wie die Temperatur und deren Amplitude im Tagesgang, die Helligkeitsverhältnisse der bodennahen Schichten, die Stärke der Luftbewegung, der Grad des Raumwiderstandes, bedingt durch unterschiedliche Stengeldichte, und die Luftfeuchteverhältnisse werden in entscheidendem Maße von ihr beeinflusst.

Der von den einzelnen Carabidenarten bewohnbare Lebensraum wird weitgehend von ihren ökologischen Präferenzen, insbesondere der jeweils dominierenden Verhaltensnorm bestimmt. Die dadurch entstehenden Verbreitungsmuster weisen in der Regel für jede Art charakteristische Formen auf. Einen dominierenden Platz in der Biotopbindung nehmen die Feuchte- und die Temperaturbedingungen ein. Der Einfluß der Helligkeitsbedingungen ist in der Regel zweit- oder dritrangig, steht aber in direkter Beziehung zur Aktivitätsperiodik der Tiere.

Ökologische Existenz und ökologische Präferenz der diagnostisch wichtigen Arten des Grünlandes stehen in enger Wechselwirkung. Nach der Lage ihrer ökologischen Präferenzen können unter Berücksichtigung ihrer Verbreitungsmuster drei einheitlich reagierende Artengruppen ausgesondert werden. Die erste Artengruppe besiedelt Trocken- und Halbtrockenrasen und Sandpionierrasen. Sie reagiert in ihrem Präferenzverhalten gegenüber Feuchte oligohygr, Temperatur polytherm und Helligkeit oligophot und damit weitgehend biotopmäßig. Die zweite Artengruppe besiedelt das mesophile Grünland und zeichnet sich bei unterschiedlichstem Vorzugsverhalten durch ausgeprägt euryöke Präferenzen aus. Sie reagiert gegenüber Temperatur einheitlich polytherm, gegenüber Feuchte oligo- bis euryhygr und damit weitgehend biotopmäßig, gegenüber Licht oligo- bis euryphot und somit indifferent. Die dritte Gruppe besiedelt feuchtes und nasses Grünland und reagiert in ihrem Präferenzverhalten gegenüber den Feuchtebedingungen einheitlich poly- bis euryhygr und damit biotopmäßig. Sowohl gegenüber Temperatur als auch Licht bestehen die unterschiedlichsten Reaktionsweisen, so daß keiner der beiden Faktoren als biotopbindend angesehen werden kann.

Die drei ausgesonderten Artengruppen repräsentieren die Präferenznormen der wichtigsten im Grünland lebenden Carabiden. Ihre ökophysiologischen Verhaltensweisen dokumentieren gleichzeitig die Verwandtschaftsbeziehungen zu anderen ökologischen Gruppen außerhalb des Grünlandes, wobei in Abhängigkeit von der Feuchtestufe der Lebensorte die verschiedenartigsten Biocoenosen tangiert werden. Am Bestandsaufbau beteiligen sich im wesentlichen euryöke Elemente der Wälder, Elemente der Ackerbiocoenose (Kultursteppe), Elemente der Steppe und Elemente der Verlandungsformationen.

Engste Beziehungen bestehen zwischen den Carabidenbeständen des Grünlandes (insbesondere des mesophilen Bereiches) und der Ackerbiotope. Die gleiche historische Entwicklung, die ähnliche Biotopstruktur und die enge räumliche Verbundenheit

bedingen eine weitgehende Übereinstimmung im Artenspektrum. Die bestehenden Differenzen zwischen ihnen ergeben sich weitgehend aus den erheblichen quantitativen Unterschieden in der Besiedlungsdichte der einzelnen Arten und führen so bei relativ hoher Artenidentität zu beträchtlichen Abweichungen in der Dominanzverwandtschaft.

Die Populationsentwicklung der im Grünland lebenden Carabiden wird von den beiden Grundformen der Fortpflanzung – den Frühjahrs- und Herbstbrütern – geprägt. Diese Besonderheit führt zur Ausbildung der zweigipfligen Jahrespopulationskurve. Frühjahrs- und Herbstpopulation überlagern sich dabei und reichen z. T. weit in den anderen Aspekt hinein. Die Frühjahrsbrüter erreichen mit steil ansteigender Populationskurve im Mai ihre höchste Dichte, während die Herbstbrüter nach allmählichem Anstieg ihr Optimum im August erlangen. Der Frühjahrsaspekt ist arten- und individuenreicher und umfaßt etwa $\frac{2}{3}$ der gesamten Jahrespopulation.

In der Phänologie der einzelnen Arten treten alle von Larsson (1937–1940) charakterisierten Modifikationen nebeneinander auf. Phänologische Abweichungen vom Mittel innerhalb des untersuchten Areals sind unerheblich. Lediglich in den Berglandlebensorten treten bei einigen Arten Verschiebungen auf, deren Hauptursache in der allgemeinen Verkürzung der Vegetationsperiode zu sehen ist.

Zwischen den verschiedenen Fortpflanzungstypen und den Faktorengefügen der von ihnen bewohnten Lebensorte bestehen engste Beziehungen. Sie finden in unterschiedlichen Anteilen von Frühjahrs- und Herbstbrütern ihren Niederschlag, wobei grundsätzlich mit zunehmender Bodenfeuchte die Anzahl an Frühjahrsbrütern und umgekehrt mit abnehmender Bodenfeuchte die Anzahl an Herbstbrütern steigt. Infolge des geringen Anteils an Herbstbrütern an der Gesamtfaua (in Mitteleuropa nur 25 % aller Carabidenarten) bleibt aber trotzdem der absolute Anteil an Frühjahrsbrütern relativ hoch. Die ökologische Bedeutung der unterschiedlichen Verteilung ist in der besseren Übereinstimmung zwischen Individualentwicklung und den im Jahresgang sich verändernden Umweltbedingungen zu sehen. Dabei spielen vor allem Bodenfeuchte- und Temperaturverhältnisse eine hervorragende Rolle, die bei normalem Witterungsverlauf insbesondere zum Zeitpunkt der Embryonal- und Larvalentwicklung als den sensibelsten Phasen optimale Lebensbedingungen schaffen.

S c h r i f t t u m

(Zitierte Titel; ein ausführliches Literaturverzeichnis findet sich bei Tietze 1971)

- Agrell, I.: The effect of the physiological state of insects (Carabides) on their thermal preference. *Opusc. Ent.* **12** (1957) 127–137.
- Balogh, J.: *Lebensgemeinschaften der Landtiere*. Berlin 1958.
- Belakova, A.: Carabidofauna troch polnohospodarskychkultur (repy, psenice a lucerny). *Acta F. R. N. Uni. Comen., Zoologia* **7** (1962) 94–117.
- Boness, M.: Die Fauna der Wiesen unter besonderer Berücksichtigung der Mahd. *Z. Morphol. Ökol.* **42** (1953) 225–277.
- Borchert, W.: *Die Käferwelt des Magdeburger Raumes*. Magdeburger Forschungen II. Magdeburg 1951.
- Broen, B. v.: Vergleichende Untersuchungen über die Laufkäferbesiedlung einiger norddeutscher Waldbestände und anschließender Kahlschlagflächen. *Dt. ent. Z.* **12** (1965) 67–82.
- Burmeister, F.: *Biologie und Verbreitung der europäischen Käfer I*. Krefeld 1939.
- Den Boer, P. J.: Verbreitung von Carabiden und ihr Zusammenhang mit Vegetation und Boden. *Biozoologie* (1965) 172–183.

- Dietze, H.: Die Cicindelidae und Carabidae des Leipziger Gebietes (Coleoptera). 1.–5. Teil. Mitt. ent. Ges. Halle
 H. 14 (1936) 37–52, 1. Teil; H. 15 (1937) 55–72, 2. Teil;
 H. 16 (1938) 41–48, 3. Teil; H. 17 (1939) 44–61, 4. Teil;
 H. 20 (1944) 21–35, 5. Teil.
- Dietze, H.: Die Cicindelidae und Carabidae des Leipziger Gebietes (Coleoptera). 6. Teil. Mitteilungsbl. Insektenkde. 5 (1961) 22–26, 77–80, 122–127.
- Doskocil, J., und K. Hurka: Entomofauna louky (svaz Arrhenatherion elatioris) a jeji vyvy. Rozpravy Ceskoslov. akad. ve. 72 (1962) 1–99.
- Franz, H.: Über die Bedeutung des Mikroklimas für die Faunenzusammensetzung auf kleinem Raum. Z. Morphol. Ökol. 22 (1931) 587–628.
- Fritsche, R., H. Geiler und U. Sedlag: Angewandte Entomologie. Jena 1968.
- Gabler, A.: Faunistische und ökologische Untersuchungen über Feldcarabiden thüringischer Kulturfelder. Diss. Univ. Halle – Wittenberg 1969.
- Geiler, H.: Zur Ökologie und Phänologie der auf mitteldeutschen Feldern lebenden Carabiden. Wiss. Z. Karl-Marx-Univ. Leipzig, Math.-Nat. R. 6 (1956/57) 35–61.
- Gersdorf, E. (1937): Ökologisch-faunistische Untersuchungen über die Carabiden der mecklenburgischen Landschaft. Zool. Jb. Syst. 70 (1937) 17–86.
- Gersdorf, E.: Die Carabidenfauna einer Moorweide und der umgebenden Hecke. Z. angew. Zool. 52 (1965) 475–489.
- Ghilarov, M.: Einige Probleme der zeitgenössischen Biozöologie und ihre Lösung bei agrar-entomologischen Studien. Beitr. Ent. 11 (1961) 241–255.
- Gilbert, O.: Field life-histories of four species of Calathus (Coleoptera, Carabidae). Nature 173 (1954) 731–732.
- Gorney, M.: Untersuchungen über die Laufkäfer (Coleoptera–Carabidae) der Feldschuthecke und angrenzender Feldkulturen. Bull. Entomol. Pol. 16 (1971) 387–415.
- Hermann, K.: Faunistisch-ökologische Studien an der Carabidenfauna (Coleoptera–Carabidae) des Wurmbachtals (Nordharz) unter Einfluß des Naturschutzgebietes Münchenberg. Diss. Univ. Halle – Wittenberg 1971.
- Heydemann, B.: Agrarökologische Problematik. Diss. Kiel 1953.
- Heydemann, B.: Carabiden der Kulturfelder als ökologische Indikatoren. Bericht über die 7. Wanderversammlung Dt. Entomologen, Berlin (1955) 172–185.
- Heydemann, B.: Die Frage der topographischen Übereinstimmung des Lebensraumes von Pflanzen- und Tiergesellschaften. Verh. Dt. Zool. Ges. Erlangen 19 (1956) 444–452.
- Heydemann, B.: Die Biotopstruktur als Raumwiderstand und Rauffülle für die Tierwelt. Verh. Dt. Zool. Ges. Hamburg 20 (1957) 332–347.
- Hiebsch, H.: Faunistisch-ökologische Untersuchungen an den Salzstellen bei Hecklingen und westlich der Numburg mit Angaben über die Biologie von Henestaris halophilus (BURM.). Diss. Univ. Halle – Wittenberg 1961.
- Horion, A.: Faunistik der deutschen Käfer I. Düsseldorf 1941.
- Hundt, R.: Beiträge zur Wiesenvegetation Mitteleuropas. 1: Die Auenwiesen an der Elbe, Saale und Mulde. Nova Acta Leop. N. F. 20 (1958) 1–206.
- Hundt, R.: Die Bergwiesen des Harzes, des Thüringer Waldes und des Erzgebirges. Pflanzensoziologie 14 (1964) 1–284.
- Hurka, K.: Versuch einer Zusammenfassung der montanen Carabidenfauna von Krkonoée (Riesengebirge). Acta faun. ent. musei nat. praeae 3 (1958) 31–52.
- Hurka, K.: Die Carabidenfauna des Sooser Moores in Westböhmen (Col. Carabidae). Acta Univ. Carol. – Biol. Suppl. (1960) 59–82.
- Hurka, K.: Über die Larven der mitteleuropäischen Cymindis-Arten (Coleoptera, Carabidae). Acta ent. bohem. 66 (1969) 100–108.
- Kabacik, D.: Beobachtungen über die Quantitätsveränderungen der Laufkäfer (Carabidae) auf verschiedenen Feldkulturen. Ekol. Pol. A 10 (1962) 307–323.

- Kirchner, H.: Untersuchungen zur Ökologie feldbewohnender Carabiden. Diss. Köln 1960.
- Knülle, W.: Die Bedeutung natürlicher Faktorengelände für tierökologische Untersuchungen, demonstriert an der Verbreitung der Spinnen. Verh. Dt. Zool. Ges. Wilhelmshaven 16 (1952) 418–433.
- Larsson, S. G.: Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden. Ent. Medd. 20 (1937–40) 277–560.
- Lauterbach, A. W.: Verbreitungs- und aktivitätsbestimmende Faktoren bei Carabiden in sauerländischen Wäldern. Abh. Landesmus. Naturk. 26 (1964) 1–103.
- Lehmann, H.: Ökologische Untersuchungen über die Carabidenfauna des Rheinuferes in der Umgebung von Köln. Z. Morphol. Ökol. 55 (1965) 597–630.
- Lindroth, C. H.: Die fennoskandischen Carabidae. Göteborg. Kgl. Vetensk. Vitterhets-Samh. Handl. F. 6, B. 4. 1 (1945) 1–709, 2 (1945) 1–277, 3 (1949) 1–911.
- Louda, J.: Über den Einfluß von Bewirtschaftungsmaßnahmen und der chemischen Zusammensetzung des Bodens auf das Erscheinen von Carabidae. Sbornik PF v. Hradci Královce 5 (1968) 219–236.
- Mossakowski, D.: Ökologische Untersuchungen an epigäischen Coleopteren atlantischer Moor- und Heidestandorte. Z. wiss. Zool. 181 (1970) 233–316.
- Murdoch, W. W.: Aspects of the population dynamics of some marsh Carabidae. J. An. Ecol. 35 (1966) 127–156.
- Murdoch, W. W.: Life history patterns of some British Carabidae (Coleoptera) and their ecological significance. Oikos (Kbh.) 18 (1967) 25–32.
- Niemann, G.: Zum biotopmäßigen Vorkommen von Coleopteren. Z. angew. Ent. 53 (1963/64) 82–110.
- Nürnberg, W.: Faunistische Notizen zu den Carabiden Mecklenburgs nebst biologischen Anmerkungen. Arch. Ver. Naturg. Mecklenburg 7 (1933) 47–60.
- Paarmann, W.: Vergleichende Untersuchungen über die Bindung zweier Carabidenarten (*P. angustatus* DFT. und *P. oblongopunctatus* F.) an ihre verschiedenen Lebensräume. Z. wiss. Zool. 174 (1966) 83–176.
- Passarge, H.: Pflanzengesellschaften des Norddeutschen Flachlandes I. Pflanzensoziologie 13 (1964) 1–324.
- Perttunen, V.: The humidity preferences of various carabid species (Col., Carabidae) of wet and dry habitats. Ann. Ent. Fenn. 17 (1951) 72–84.
- Petruska, F.: Strevlikoviti jako součást Entomofauna Repnych Poli Unicovské Roviny (Col. Carabidae). Acta Univ. Palackianae olomucensis Fak. Rer. Nat. 25 (1967) 121–243.
- Rapp, O.: Die Käfer Thüringens unter besonderer Berücksichtigung der faunistisch-ökologischen Geographie I. Erfurt 1933.
- Rabeler, W.: Die Tiergesellschaften hannoverscher Talfettwiesen. Mitt. Flor.-soziol. Arbeitsgem. N. F. 3 (1952) 130–140.
- Rabeler, W.: Biozönotik auf Grundlage der Pflanzengesellschaften. Mitt. Flor.-soziol. Arbeitsgem. N. F. 8 (1960) 311–352.
- Rabeler, W.: Die Tiergesellschaften von Laubwäldern (*Quercus-Fagetae*) im oberen und mittleren Wesergebiet. Mitt. Flor.-soziol. Arbeitsgem. N. F. 9 (1962) 200–229.
- Remmert, H.: Über tagesperiodische Änderungen des Licht- und Temperaturpräferendums bei Insekten (Untersuchungen an *Cicindela campestris* und *Gryllus domesticus*). Biol. Zbl. 79 (1960) 577–583.
- Remmert, H.: Biologische Periodik. Handbuch der Biologie 5 (1965) 335–411.
- Renkonen, O.: Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore. Ann. Zool. Vanamo 6 (1938) 1–226.
- Renkonen, O.: Die Carabiden- und Staphylinidenbestände eines Seeufers in SW-Finnland. Ein Beitrag zur Theorie der statistischen Insektensynökologie. Ann. Ent. Fenn. 10 (1944) 33–104.
- Ricou, G.: Etude biocoenotique d'un milieu „naturell“ la prairie permanente paturee. Diss. Univ. Paris (1967).

- Röber, H.: Insekten als Indikatoren des Mikroklimas. *Naturw. Rdsch.* 2 (1949) 496–499.
- Rothmaler, W.: *Exkursionsfauna von Deutschland*. Berlin 1958.
- Sanders, W.: Zur Analyse der Beziehungen zwischen Insekt und Außenwelt. *Z. angew. Ent.* 53 (1964) 132–139.
- Scamoni, A.: *Einführung in die praktische Vegetationskunde*. Jena 1963.
- Scherney, F.: Untersuchungen über Vorkommen und wirtschaftliche Bedeutung räuberisch lebender Käfer in Feldkulturen. *Z. Pfl.bau Pfl.schutz* 6 (1955) 49–73.
- Scherney, F.: *Unsere Laufkäfer, ihre Biologie und wirtschaftliche Bedeutung*. Wittenberg 1959.
- Scherney, F.: Beiträge zur Biologie und ökonomischen Bedeutung räuberisch lebender Käferarten, Teil II. *Z. angew. Ent.* 47 (1960) 231–255.
- Scherney, F.: Beiträge zur Biologie und ökonomischen Bedeutung räuberisch lebender Käferarten. Beobachtungen und Versuche zur Überwinterung, Aktivität und Ernährungsweise der Laufkäfer (Carabidae); Teil III. *Z. angew. Ent.* 48 (1961) 163–175.
- Schjotz-Christensen, B.: Biology and Population Studies of Carabidae of the Corynephorum. *Nat. Jut.* 11 (1965) 5–173.
- Schmidt, G.: Die Bedeutung des Wasserhaushalts für das ökologische Verhalten der Caraben. *Z. angew. Ent.* 40 (1957) 390–398.
- Schwerdtfeger, F.: *Ökologie der Tiere, Bd. 1: Autökologie. Die Beziehungen zwischen Tier und Umwelt*. Hamburg, Berlin 1963.
- Schwerdtfeger, F.: *Ökologie der Tiere. Bd. 2: Demökologie. Struktur und Dynamik tierischer Populationen*. Hamburg, Berlin 1968.
- Skuhavy, V.: Bionomie der Feldcarabiden. *Rozpravy ceskoslovenske akademie Ved. MPV* 69 (1959).
- Sokolowski, K.: Faunistische und ökologische Bemerkungen zu einigen deutschen Laufkäfern. *Ent. Bl.* 54 (1958) 102–111.
- Stein, W.: Die Zusammensetzung der Carabidenfauna einer Wiese mit stark wechselnden Feuchtigkeitsverhältnissen. *Z. Morphol. Ökol.* 55 (1965) 83–99.
- Strenzke, K.: Grundfragen der Autökologie. *Acta biotheor.* 9 (1951) 163–184.
- Szymczkowski, W.: Zur Kenntnis der xerothermophilen Käferfauna der Kleinpolnischen Hochebene. *Pol. Pismo ent.* 30 (1960) 173–242.
- Thiele, H.-U.: Experimentelle Untersuchungen über die Ursachen der Biotopbindung bei Carabiden. *Z. Morphol. Ökol.* 53 (1964) 387–452.
- Thiele, H.-U.: Ein Beitrag zur experimentellen Analyse von Euryökie und Stenökie bei Carabiden. *Z. Morphol. Ökol.* 58 (1967) 355–372.
- Thiele, H.-U.: Formen der Diapausesteuerung bei Carabiden. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Heidelberg* 31 (1968) 358–364.
- Thiele, H.-U.: Die Steuerung der Jahresrhythmik von Carabiden durch exogene und endogene Faktoren. *Zool. Jb. Syst.* 98 (1971) 341–371.
- Thiele, H.-U., und W. Kolbe: Beziehungen zwischen bodenbewohnenden Käfern und Pflanzengesellschaften in Wäldern. *Pedobiologia* 1 (1962) 157–173.
- Thiele, H.-U., und H. Lehmann: Analyse und Synthese im tierökologischen Experiment. *Z. Morphol. Ökol.* 58 (1967) 373–380.
- Tietze, F.: Zur Laufkäfer-Fauna der Rabeninsel bei Halle (Saale) (Coleoptera, Carabidae). *Hercynia N. F.* 3 (1967) 387–399.
- Tietze, F.: Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Bodenfeuchte und Carabidenbesiedlung in Wiesengesellschaften. *Pedobiologia* 8 (1968) 50–58.
- Tietze, F.: *Zur Ökologie, Soziologie und Phänologie der im Grünland lebenden Laufkäfer (Col.-Carabidae)*. Diss. B. Univ. Halle – Wittenberg 1971.
- Tischler, W.: *Synökologie der Landtiere*. Stuttgart 1955.
- Tischler, W.: Ist der Begriff „Kultursteppe“ in Mitteleuropa berechtigt? *Forsch. Fortschr.* 29 (1955) 353–356.

- Tischler, W.: Synökologische Untersuchungen an der Fauna der Felder und Feldgehölze. Z. Morphol. Ökol. **47** (1958) 54–114.
- Tischler, W.: Agrarökologie. Jena 1965.
- Vlijm, L., und Th. S. van Dijk: Ecological Studies on Carabid Beetles II. General Pattern of Population Structure in *Calathus melanocephalus* L. at Schiermonnikoog. Z. Morphol. Ökol. **58** (1967) 396–404.
- Vlijm, L., L. Hartsuijker und C. J. J. Richter: Ecological studies on carabid beetles. I. *Calathus melanocephalus* (L.). Arch. néerl. Zool. **14** (1961) 410–422.
- Weber, F.: Zur tageszeitlichen Aktivitätsverteilung der *Carabus*-Arten. Zool. Jb. Physiol. **72** (1966) 136–156.
- Winkler, A.: *Catalogus coleopterorum regionis palaearticae*. Wien 1924–1934.
- Wolf, E.: Ökologisch-faunistische Untersuchungen über den Einfluß klimatologischer Faktoren auf die Carabidenfauna von Schacht- und Stollenhalden sowie der angrenzenden Feldflur. Diss. Univ. Halle – Wittenberg 1969.

Dr. Franz Tietze
Wissenschaftsbereich Zoologie
DDR - 402 H a l l e (Saale)
Domplatz 4