

SONDERDRUCK AUS

BIOSOZIOLOGIE

BERICHT ÜBER DAS
INTERNATIONALE SYMPOSIUM IN STOLZENAU/WESER
1960

DER
INTERNATIONALEN VEREINIGUNG FÜR VEGETATIONSKUNDE

HERAUSGEGEBEN VON
REINHOLD TÜXEN

VERBREITUNG VON CARABIDEN UND IHR
ZUSAMMENHANG MIT VEGETATION UND BODEN

von

P. J. DEN BOËR

VERLAG Dr. W. JUNK — DEN HAAG — 1965

VERBREITUNG VON CARABIDEN UND IHR ZUSAMMENHANG MIT VEGETATION UND BODEN

von

P. J. DEN BOER

(Mitteilung der Biologischen Station, Wijster, No. 92)

Obwohl die Fragestellung der zoologischen Forschung, die seit einem Jahre an der Biologischen Station in Wijster vorgenommen wird, in erster Linie eine verbreitungsökologische ist, wage ich es dennoch, einen Vortrag vor dieser Gesellschaft zu halten, weil die Technik dieser Untersuchungen in gleichem Maße biozöologischen Zwecken dienen könnte (BALOGH 1958) und demzufolge auch die Ergebnisse leicht über die Grenzen der Autökologie hinausgehen. Die Fragestellung, die dieser zoologischen Forschung zugrunde liegt, lautet: „Welches sind die wichtigsten Faktoren, die den Lebensort (= habitat der englischen Ökologen) bestimmter Tierarten bedingen?“

I. Diese Fragestellung kann methodologisch ganz verschiedene Untersuchungen veranlassen:

1. Man kann eine einzige Tierart (oft repräsentativ gedacht für eine größere Gruppe) auswählen und an einer geeigneten Stelle im Freien oder im Laboratorium zu analysieren versuchen, welche Faktoren die Populationsdichte am stärksten beeinflussen. Um die wichtigsten Faktoren kennenzulernen, wird es im allgemeinen aber notwendig sein, den Einfluß vieler – oft nebensächlicher – Faktoren zu analysieren.

2. Es ist deshalb praktischer, sich diese Hauptfaktoren so weit wie möglich durch die Natur selber zeigen zu lassen mittels eines Studiums der quantitativen Verteilung der Art über verschiedene Biotope (Dauerflächen). Der Zusammenhang dieser Verteilung mit quantitativ zu fassenden Eigenschaften der Biotope wird öfter mittelbar oder unmittelbar auf diese Hauptfaktoren hinweisen.

Zu diesem Zwecke wurden in den von BARKMAN schon besprochenen Dauerflächen je drei Arthropodenfallen – eine Äthylenglykolfalle und zwei Fallen ohne Flüssigkeit (Fangbüchsen) – eingegraben; das ganze Jahr hindurch wurden jede Woche die gefangenen Tiere gesammelt.

Den Vorteil dieser Methode gegenüber der vorher erwähnten analytischen Methode möchte ich mit einem der vorläufigen Ergebnisse meiner Untersuchungen von 1959 erläutern:

a. *Pterostichus oblongopunctatus* Fbr. wurde in allen untersuchten Wäldern (9 Dauerflächen) gefangen – insgesamt 923 Exemplare –, während kein einziges Exemplar in den acht Dauerflächen außerhalb der Wälder gefangen wurde. Die wichtigsten Faktoren, die den Lebensort bedingen, sind jetzt zu präzisieren als Eigenschaften, die alle Wälder (sowohl immergrüne wie winterkahle Laubwälder, immergrüne wie

winterkahle Nadelforste, halbnatürliche wie Kulturwälder, lichte wie dunkle Wälder) im Untersuchungsgebiet unterscheiden von „Nicht-Wäldern“.

b. Innerhalb der Wälder ist die quantitative Verteilung von *Pterostichus oblongopunctatus* über die Dauerflächen sehr stark positiv korreliert (parameterfreie Korrelationsberechnung von KENDALL 1955) mit der Mächtigkeit der Streuschicht (Mittelwerte von sechzig Messungen pro Dauerfläche) in diesen Dauerflächen (Abb. 1).¹⁾ Die Hauptfaktoren dürften

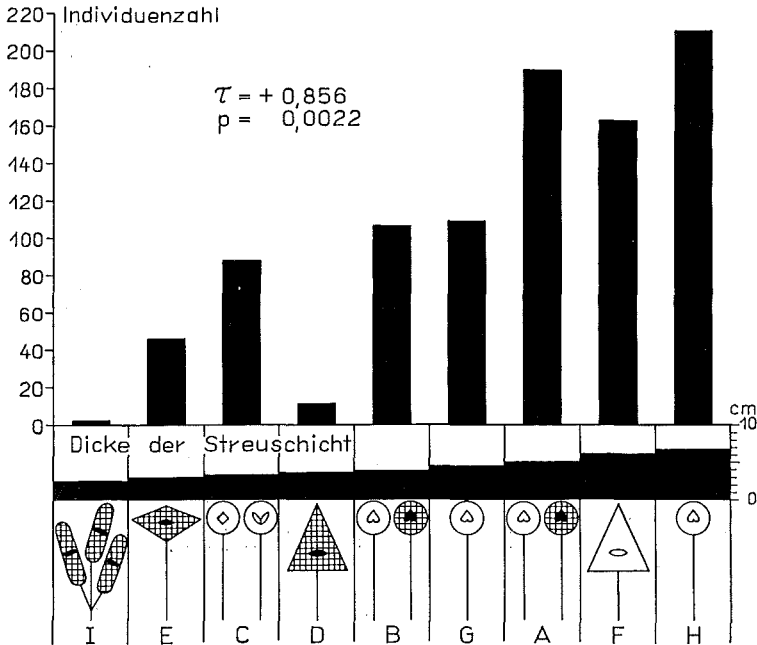


Abb. 1. *Pterostichus oblongopunctatus* Fbr. Individuenzahl und Dicke der Streuschicht der Dauerflächen 1959.

also mittelbar oder unmittelbar mit dieser Eigenschaft verknüpft sein. Daß die Mächtigkeit der Streuschicht nicht der einzige wichtige Geländefaktor sein kann, folgt daraus, daß auch einige der untersuchten Heiden eine Streuschicht besitzen (Mächtigkeit der Streuschicht in der Heide K = 1 cm).

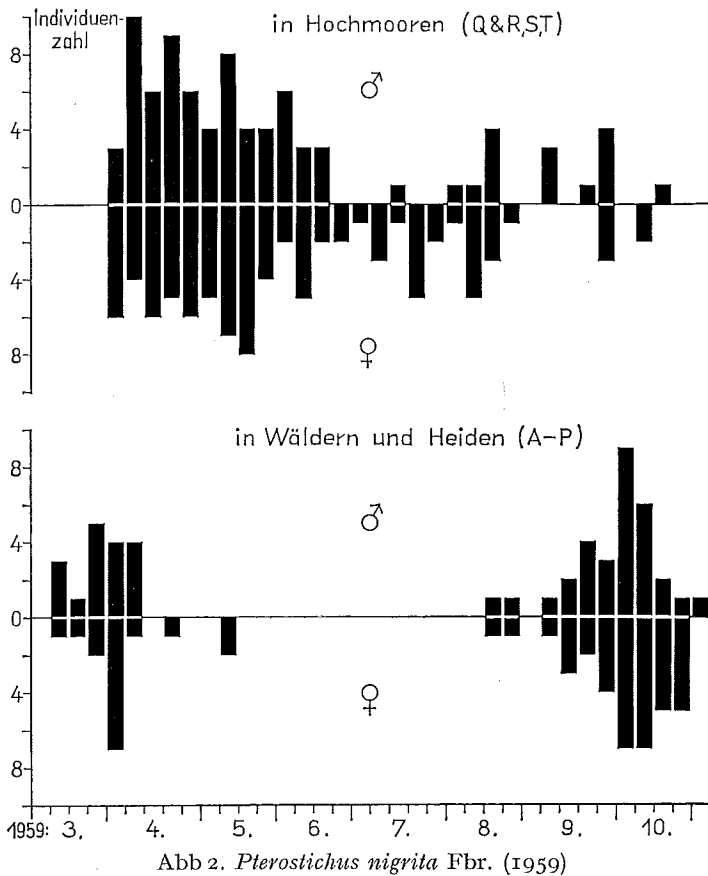
Obwohl die in Frage kommenden Faktoren noch nicht genau angedeutet werden können, zeigt schon dieses Beispiel, daß unsere Forschungsmethode gleich anfangs eine beträchtliche Beschränkung der Probleme ergibt und vor einigen falschen Verallgemeinerungen bewahrt.

Das Beispiel von *Pterostichus oblongopunctatus* macht verständlich, daß es auch für das Studium einer einzigen Art notwendig ist, auf einer Anzahl verschiedener Dauerflächen zugleich zu arbeiten. Sonst wäre es niemals deutlich geworden, daß *Pterostichus oblongopunctatus* in Drente eine

¹⁾ Obwohl diese positive Korrelation nicht in allen folgenden Jahren so stark war wie 1959, hat sich doch gezeigt, daß die Hauptfaktoren, die den Lebensort dieser Art bedingen, eng mit der Mächtigkeit der Streuschicht zusammenhängen (bestätigt durch Experimente).

exclusive Waldart ist, die aber in einer großen Mannigfaltigkeit von Waldtypen lebt und dort quantitativ an die Dicke der Streuschicht gebunden ist.

3. Außerdem ist es für das Studium einer einzigen Art notwendig, das ganze Jahr hindurch Proben zu entnehmen, weil nicht jede Art während des ganzen Jahres am selben Lebensort zu finden ist. Dies wird am deutlichsten durch den Fall von *Pterostichus nigrita* Fbr. erläutert (Abb. 2). Diese Art wurde im Frühjahr in Hochmooren gefangen, wo sie sich zweifelsohne fortpflanzt. Im Herbst wandern die neu geschlüpften Imagines offenbar in Wälder oder Heiden ein, um dort den Winter zu verbringen; im Vorfrühling müssen sie dann wieder in die Hochmoore zurückkehren (Abb. 2).



Bei dieser Art ist also der Fortpflanzungsort offenbar ganz verschieden vom Überwinterungsort.

4. Auch ist es notwendig, den Lebensort für jedes Untersuchungsgebiet (z.B. Drente) aufs neue zu bestimmen, weil viele Arten in verschiedenen Teilen ihres Areals in verschiedenen Biotopen leben. In Skandinavien lebt *Carabus problematicus* Hbst. in vollkommen offener oder mit Kiefern ganz licht bewachsener Heide (LINDROTH, 1945-1949); in Mitteleuropa und auch in Drente ist die Art aber überwiegend ein Waldtier. *Carabus*

arvensis Hbst. dagegen lebt in Skandinavien, Dänemark, England (LINDROTH 1945–1949, LARSSON 1939) und auch in Drente auf offenen oder mit Bäumen ganz licht bewachsenen Heiden. In Deutschland ist die Art offenbar aber ein echtes Waldtier. *Carabus nitens* L. lebt in Finnland und Mitteleuropa an trockenen Stellen, während er in Dänemark, West-Deutschland, England (LINDROTH 1945–1949) und auch in Drente in Hochmooren und auf feuchten Heiden auftritt.

Dieser Biotop-Wechsel in verschiedenen Teilen des Areals einer Art kann wichtige Fingerzeige geben für die wichtigsten Faktoren, welche den Lebensort bedingen. Über *Agonum obscurum* Hbst. zum Beispiel berichtet LINDROTH (1945–1949): „Für versumpfte Laubwälder ganz besonders typisch. In größter Individuenzahl tritt sie in Beständen von *Alnus glutinosa* auf, wo Bäume und Stümpfe auf sockelartigen Erhebungen stehen; sie hält sich mit Vorliebe im nassen Laub der dazwischenliegenden Mulden auf. Diesen typischen Biotop bewohnt die Art auch in Mitteleuropa“. In Drente wurde die Art in größter Individuenzahl gefangen in Dauerfläche M, in einer ausgedehnten, dichten Vegetation von *Molinia coerulea* (L.) Moench ohne Bäume oder Sträucher. In dieser Vegetation gibt es aber auch sockelartige Erhebungen mit dazwischenliegenden Mulden. Vielleicht ist die Art an diese eigentümliche Struktur gebunden¹). 5. Wir haben gesehen, daß die Fallenfangtechnik in gleicher Weise angewendet wird, gleichgültig ob man nur eine Art oder viele Arten zugleich studiert. Da dies nicht nur für diese Arbeitsweise, sondern für die üblichen Techniken der Probeentnahme überhaupt zutrifft, liegt in der Verbreitungsökologie eine vergleichende Methode wohl sehr nahe. Gerade in der Verbreitungsökologie kann nicht erwartet werden, daß die eine untersuchte Tierart repräsentativ wäre (siehe unter I.1) für eine größere systematische oder ökologische Gruppe (z.B. eine Familie oder gar eine Gattung, oder z.B. für Predatoren). Nebst genauer Analyse der Bindung an den Lebensort einer oder einiger Tierarten ist es also notwendig, viele Arten miteinander zu vergleichen. Nur eine vergleichende Methode ermöglicht es Gesetzmäßigkeiten aufzufinden.

II. Da ich von vornherein gute Ergebnisse von einer vergleichenden Verbreitungsökologie erwartete, sind die zoologischen Untersuchungen an der Biologischen Station in Wijster gleich anfangs vergleichend angelegt worden. Wie schon erwähnt, wird in einer Anzahl verschiedener Dauerflächen eine kontinuierliche Probe der aktiven Arthropoden der Bodenoberfläche entnommen; so kann für jede vorhandene Carabidenart (und hoffentlich in der Zukunft auch für andere Tierarten) die quantitative Verteilung über die Dauerflächen bestimmt werden. Die Anzahl der in einer Dauerfläche während eines Jahres gefangenen Exemplare einer Carabidenart nenne ich die Aktivitätsdichte²) der Art. Ihre Größe wird bestimmt sowohl von der mittleren jährlichen Populationsdichte wie von der Durchschnittsgröße der individuellen Aktivität. Da es nicht zu

¹ In folgenden Jahren hat sich herausgestellt, daß diese Art überhaupt gebunden ist an sehr feuchte Stellen (sowohl im Walde wie auch auf der Heide).

² Als Ergebnis der Diskussion wurde der ursprünglich verwendete Begriff „Ökologische Dominanz“ durch „Aktivitätsdichte“ ersetzt.

erwarten ist, daß die Durchschnittsgröße der individuellen Aktivität in einer Population genau dieselbe ist in jeder Dauerfläche, wird die Aktivitätsdichte nicht immer ein genaues Maß für die relative Populationsdichte sein, aber wohl ein Maß für den relativen ökologischen Einfluß der Population (je größer z.B. die Aktivität eines Predatorindividuums ist, um so größer wird im allgemeinen sein ökologischer Einfluß sein).

Trotzdem wird die Verteilung der gefangenen Exemplare einer Art über die Dauerflächen (die Verteilung der Aktivitätsdichte) in vielen Fällen (besonders bei stenoklimatischen Arten) doch eine brauchbare Approximation für die Verteilung der relativen Populationsdichten sein.

Wie schon für *Pterostichus oblongopunctatus* gezeigt wurde, wird die quantitative Verteilung jeder Art korreliert mit quantitativ zu fassenden Eigenschaften der Dauerflächen.

An dieser Stelle schließt die zoologische Forschung eng an die botanische an. Mit der Zusammensetzung und Struktur der Vegetation und mit der Morphologie des Bodenprofils hoffen wir viele der Geländefaktoren zu fassen, die mittelbar oder unmittelbar das Milieu der an der Bodenoberfläche lebenden Tiere bestimmen. Chemische, physikalische und strukturelle Eigenschaften des Bodens wirken zurück auf die Zusammensetzung und Struktur der Vegetation, und so kann eine Tierart mittelbar an eine bestimmte Vegetation gebunden sein. Natürlich kann die Bindung an Eigenschaften der Böden auch unmittelbar sein (z.B.: Bodenfeuchtigkeit).

Jedes Mikroklima ist eine lokale Modifikation des Großklimas. Diese Modifikation wird in vielen Fällen hauptsächlich durch die Struktur der Vegetation bedingt. In dieser Weise kann eine Tierart mittelbar an eine bestimmte Vegetationsstruktur gebunden sein. Bei stark beweglichen Tieren kann die Bindung außerdem unmittelbar sein, indem die Struktur einen rein mechanischen Widerstand für die Aktivität darstellen kann.

Wie zu erwarten war, haben die Fallenausbeuten schon nach einem Jahre einige gute Beispiele geliefert von der Bindung an eine bestimmte Vegetationsstruktur:

Die Aktivitätsdichte von *Pterostichus diligens* Sturm und *Amara lunicollis* Schiödte ist pro Dauerfläche stark und positiv korreliert mit der Gesamtdeckung (Gruppenmenge) der Graminoiden (Pflanzen mit einer Grasstruktur) (Schätzungen von BARKMAN) wie Abb. 3 zeigt. *Pterostichus diligens* wurde gefangen in Heiden und Hochmooren (Dauerflächen K-T), *Amara lunicollis* nur in Heiden (Dauerflächen K-P). Es ist also wahrscheinlich, daß *Pterostichus diligens* und *Amara lunicollis* (und vielleicht auch *Amara communis* Panz.) im Untersuchungsgebiet wenigstens in grasreichen Heiden zusammentreffen¹).

III. Mit dem letzten Beispiel (Abb. 3) wurden die Grenzen der Autökologie überschritten und der Anschluß an die Synökologie erreicht. Da die Fallenfangtechnik nicht nur verbreitungsökologischen, sondern auch

¹ Diese Korrelationen waren nur 1959 deutlich und vielleicht die Folge der extremen Witterungsverhältnisse in diesem Jahre. Es ist also unbedingt notwendig, mehrere Jahre hintereinander Proben zu entnehmen, um einwandfreie Ergebnisse zu bekommen. Überdies wird es erforderlich sein genaue Messungsmethoden für die Gesamtdeckung zu entwickeln.

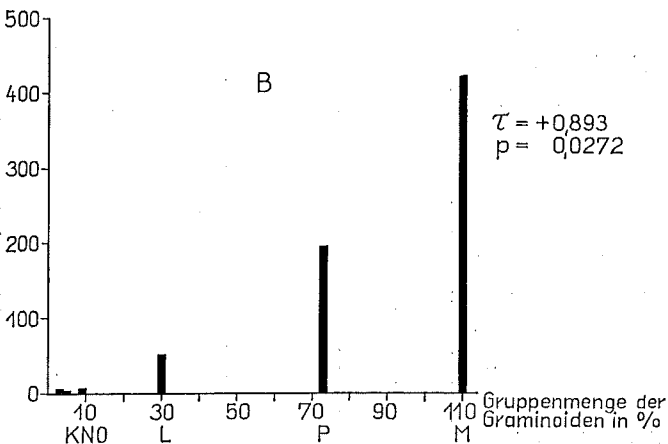
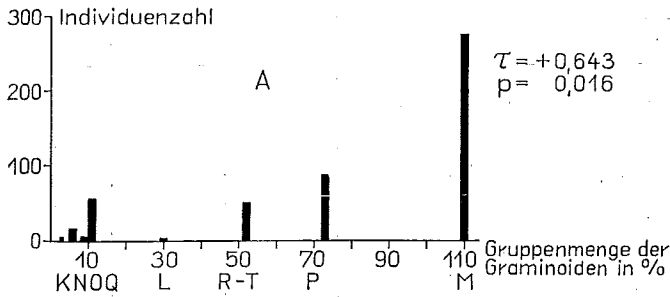


Abb. 3. A = *Pterostichus diligens* Sturm in Heiden und Hochmooren (1959).
 B = *Amara lunicollis* Schiödte in Heiden (1959).

biozönologischen Zwecken dienen kann, haben die Fallenbeuten aus 1959 auch einige biozönologische Ergebnisse gebracht.

1. In Abb. 4 ist die Verteilung aller Wald-Carabiden über die neun Wälder dargestellt worden (einzelne Exemplare von Arten, die sicher nicht in Wäldern zu Hause sind (Irrgäste), wurden nicht in Abb. 4 aufgenommen).

Die meisten Arten wurden in Laubwäldern gefangen, besonders im feuchten Eichenwald, d.h. in den Dauerflächen A, B und C. Sechs Arten (*Abax ater* Vill., *Agonum assimile* Payk., *Agonum moestum* Dfts., *Carabus granulatus* L., *Harpalus quadripunctatus* Dej. und *Stomis pumicatus* Panz.) wurden ausschließlich und zwei Arten (*Trichocellus placidus* Gyll. und *Calathus piceus* Marsh.) fast ausschließlich (mehr als 89% der gefangenen Exemplare) in diesen Dauerflächen gefangen. Vielleicht sind einige dieser Arten mittelbar oder unmittelbar an diesen Waldtypus gebunden. Nur die Untersuchung von vielen neuen Dauerflächen in verschiedenen Waldtypen kann hierüber entscheiden. Nur zwei Arten (*Notiophilus rufipes* Marsh. und *Agonum fuliginosum* Panz.) wurden fast ausschließlich (mehr als 90%) im trockenen Eichenwald gefangen, d.h. in den Dauerflächen G und H. Die Nadelforsten F, E und D und das Wacholdergebüsch I besitzen überhaupt keine spezifischen Arten. (Auch *Leistus rufescens* Fbr. ist keine Nadelforst-Art, weil sie auch in Heiden

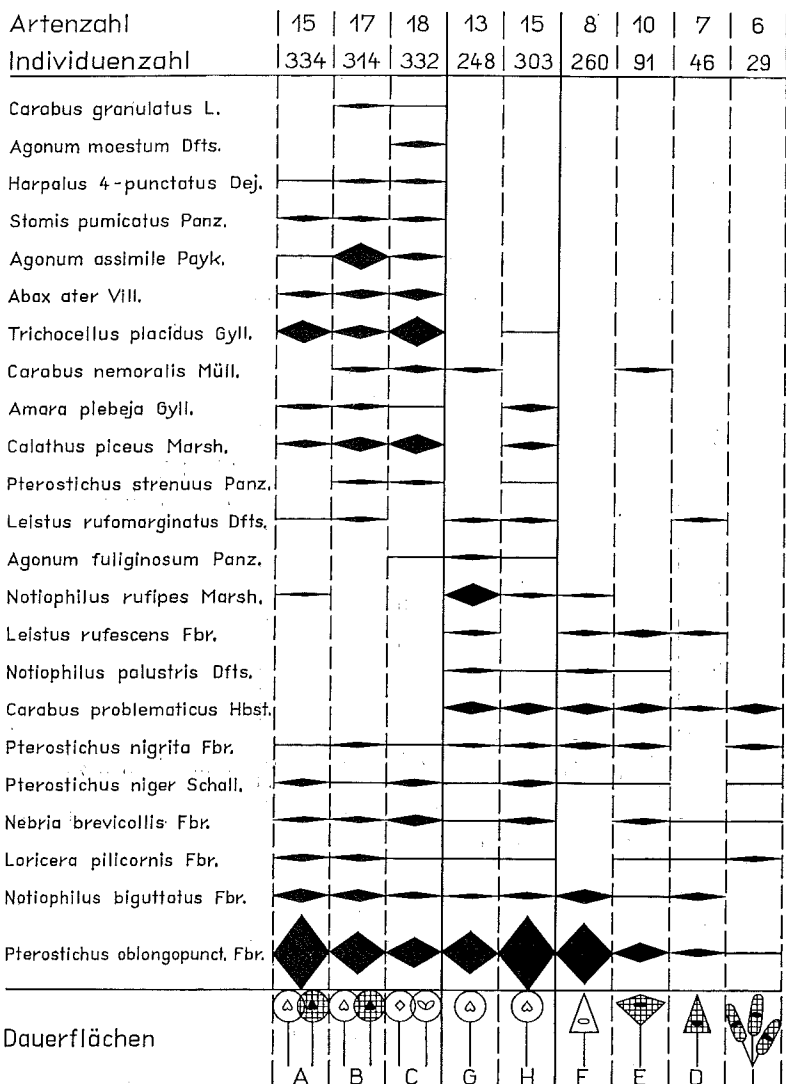


Abb. 4. Verteilung der Waldarten über die Dauerflächen in Wäldern (1959).

(Dauerfläche O) gefangen wurde und außerhalb der Dauerflächen öfter von mir in Laubwäldern gesammelt wurde; außerdem fand HEYDEMANN (1955) die Art in Kulturfeldern).

Es sieht also danach aus, daß die Nadelforsten in Drente keine eigene, sondern nur eine dürftige Laubwald-Carabidenfauna, besonders des trockenen Eichenwaldes besitzen (Abb. 4). In dieser Hinsicht verhalten sich die Carabiden der Nadelforsten offenbar genau so wie die Gefäßpflanzen. Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Carabiden sind die Moose in den Nadelforsten Drentes mit vielen Arten vertreten. Darunter sind einige typische Nadelwaldarten (BARKMAN). Vielleicht ist nur die Ausbreitungsgeschwindigkeit von nordischen Nadelwald-Carabiden derart, daß sie die Nadelforsten von Drente noch nicht erreicht haben; es ist aber

wahrscheinlicher, daß das Milieu der Nadelforsten Drentes (z.B. das Klima) für solche Carabiden nicht geeignet ist.

2. Im Vergleich zu den Niederlanden als Ganzes ist die Provinz Drente reich an borealen und subborealen Carabiden-Arten (nach HÖRION 1951, 1955): 26% der 139 bis jetzt aus Drente bekannten (und 30% der 84 1959 in Fallen gefangenen) Arten gehören diesen Verbreitungsgruppen an, gegenüber nur 18% für die Niederlande als Ganzes. Die vorjährigen Fallenausbeuten haben außerdem gezeigt, daß in Heiden und Hochmooren sowohl absolut wie relativ mehr boreale und subboreale Carabiden-Arten leben (5-12 = 33-44% der Arten) als in Wäldern (1-5 = 17-29% der Arten, Abb. 5). Es liegt wohl sehr nahe zu vermuten, daß dieses Phänomen eine Folge des bekannten großen Unterschiedes im Mesoklima zwischen Wäldern einerseits und Heiden und Hochmooren andererseits ist, welcher wieder mit der Vegetations- und Bodenstruktur zusammenhängt.

3. Wenn für jede Dauerfläche die Gesamtzahl der gefangenen Carabiden-Individuen verglichen wird mit der Gesamtzahl der Carabiden-Arten, dann stellt sich heraus, daß im allgemeinen eine größere Individuenzahl zusammengeht mit einer größeren Artenzahl ($\tau = +0,636$, $p = 0,00022$; Irrgäste sind nicht berücksichtigt). Diese merkwürdige Tatsache könnte darauf hinweisen, daß je nachdem mehr „Plätze“ für Carabiden-Individuen verfügbar sind, diese von mehr Arten besetzt werden. Offenbar hängt diese Erscheinung mit der gesetzmäßigen Verteilung der Individuen über Arten in einer Probe im allgemeinen zusammen, wie sie von WILLIAMS u.a. (logarithmic series 1943, 1953) gefunden wurde.

Außerdem stellte sich heraus, daß sowohl die Gesamt-Individuenzahl von Carabiden ($\tau = +0,447$, $p = 0,01016$) wie die Zahl der Arten ($\tau = 0,468$, $p = 0,00906$) pro Dauerfläche positiv korreliert ist mit der

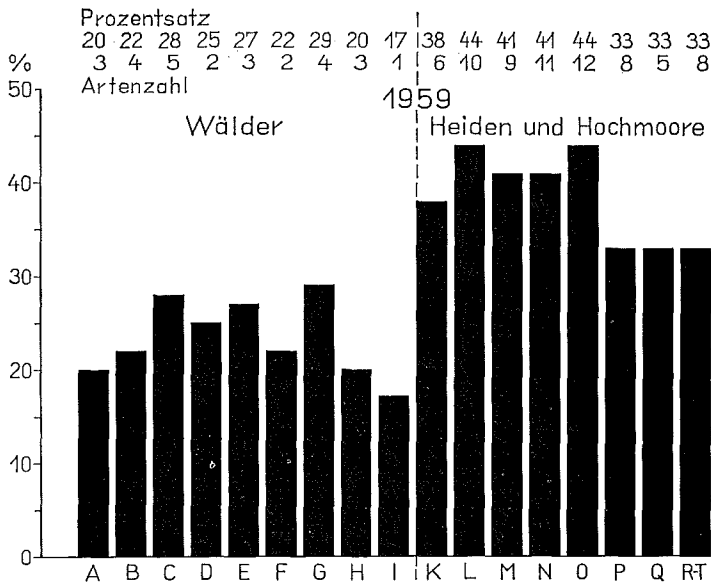


Abb. 5. Prozentsatz borealer und subborealer Arten pro Dauerfläche 1959.

Gesamtdeckung (Gruppenmenge) der Krautschicht (Schätzungen von BARKMAN). Dies würde darauf hinweisen, daß je größer die Gesamtdeckung der Krautschicht ist, desto mehr „Plätze“ für Carabiden-Individuen und für Carabiden-Arten verfügbar sind. Leider sind diese Korrelationen noch ganz rätselhaft und ich verfüge noch nicht über Fingerzeige hinsichtlich ihrer Bedeutung.

Zum Schluß möchte ich noch einmal betonen, daß alle erwähnten Ergebnisse nur vorläufig sind, weil die Untersuchungen erst seit einem Jahre vorgenommen werden und gerade das Jahr 1959 klimatologisch ein sehr extremes war. 1960 werden die Fallenfänge in einer Anzahl der Dauerflächen fortgesetzt, während einige Dauerflächen von neuen ersetzt worden sind. Wir hoffen, mehrere Jahre in dieser Weise weiterarbeiten zu können, damit einwandfreie Ergebnisse erreicht werden. Wenn eine genügend große Anzahl von Dauerflächen studiert worden ist, ist es vielleicht auch möglich, charakteristische Arten und Artenkombinationen aufzufinden. Eine weitgehende kausale Analyse der gefundenen Zusammenhänge zwischen der Aktivitätsdichte einiger Arten und der Vegetations- (bezw. Boden-)struktur wird erst gut möglich sein, wenn sich die Biologische Station diesen besonderen Zwecken anpaßt.

SUMMARY

The working method of the zoological investigation which is being carried out at the Biological Station, Wijster for the last year (1959) is discussed and the preliminary results are provisionally given. The problem of this investigation can be formulated thus: „What are the most important factors causing certain animal populations to be confined to a limited number of habitats“?

The quantitative distribution of a species over a number of different environments is assumed to be related to different levels of these determining factors. By uninterrupted trapping (pitfalls) in a number of environments (the samples are collected each week) the quantitative distribution of a number of ground-beetles is estimated and may be compared with the different values of properties of these environments which are supposed to influence the patterns of distribution. In 1959 the catches (all weekly samples together) of *Pterostichus oblongopunctatus* Fbr. in a number of quadrats in woods appeared to be strongly correlated with the thickness of the layer of litter in these quadrats (Fig. 1) (a good understanding of this correlation is obtained by trapping in following years and by some experiments). The catches of *Pterostichus nigrita* Fbr. (all week-samples together) show that some species do not live in the same habitat all the year round (Fig. 2); *Pterostichus nigrita* reproduces in peat-moor and hibernates in woods and heaths.

These examples illustrate the advantages of trapping in a number of different environments at the same time and of the application of the comparative method in investigations on distribution in general.

The differences in habitat-selection within the same species in different geographical areas may also give important information on the habitat-determining factors; some examples are discussed.

Catches („density of activity“) are not only influenced by population density but also by the mean value of individual activity („area of discovery“).

An attempt is made to correlate catches with estimations of the density of the vegetation cover (Fig. 3). New methods will be developed for measuring this factor.

Fig. 4 gives the distribution of catches of the ground-beetles of woods over nine quadrats in different types of woodland. Three groups of species can be distinguished: a. the species of moist oak woods (A, B and C); b. the species of dry oak woods (G and H) and c. the species of coniferous woods (F, E, D and I). The woods of group c obviously contain an impoverished fauna of group b.

The province of Drente is relatively rich in boreal and subboreal species of ground-beetles (26% in Drente and 18% in the Netherlands as a whole). The heaths and peat-bogs in Drente contain relatively more boreal and subboreal species than do the woodlands (Fig. 5).

A significant correlation between the catches of all carabid-species together and the number of species in each quadrat ($r = +0,636$, $p = 0,00022$) is found; logarithmic series (WILLIAMS 1953).

LITERATUR

- BALOGH, J.: Lebensgemeinschaften der Landtiere. — Budapest 1958.
FISHER, R. A., STEVEN CORBET, A. and WILLIAMS, C. B.: The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. — J. An. Ecol. 12: 42–58. 1943.
HEYDEMANN, B.: Carabiden der Kulturfelder als ökologische Indikatoren. — Ber. 7. Wandervers. dtsh. Entom. Berlin 1954, p. 172–185. 1955.
HORION, A.: Faunistik der deutschen Käfer. — 1941.
— Verzeichnis der Käfer Mitteleuropas, 1. Abt. — Alfred Kerner, Stuttgart 1951.
KENDALL, M. G.: Rank correlation methods. 2nd ed. — Charles Griffin, London. 1955.
LARSSON, S. G.: Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden. — Entom. Medd. 20: 227–547. 1939.
LINDROTH, C. H. K.: Die Fennoskandischen Carabidae. — Vet. Vitt. Samh. Handl. Stockholm 1945–1949.
WILLIAMS, C. B.: The relative abundance of different species in a wild animal population. — J. An. Ecol. 22: 14–31. 1953.

FRANZ:

Die Erscheinung, daß Arten im Laufe des Jahres wandern, ist von einer nicht geringen Anzahl von Käfer- und Hemipteren-Arten bekannt, z.B. *Oodes gracilis*, einer Art, die im Sommer in feuchten Standorten lebt und sich dort auch vermehrt, und regelmäßig im Winter an xerotherme Standorte fliegt, ebenso in Schweden bei Stockholm, wo ihre Nordgrenze ist, wie in Österreich im Leithagebirge an den xerothermsten Standorten im Winter, wo ich sie unter Steinen und dann später im Sommer am Neusiedlersee im Sumpf fand. Das ist eine allgemeine Erscheinung, die im Zusammenhang mit früheren Diskussionen noch einmal erwähnt werden mag, weil sie quer durch die Biotope geht und unter Umständen ganz verschiedene Korrelationen mit sich bringt. Hier ist eine gewisse Korrelation

zwischen verschiedenen Biotopen notwendig, damit die Art existieren kann.

Es gibt biozönotisch gesehen keinen größeren Gegensatz, als den zwischen beschatteten und lichten Biotopen. Die Heidewälder zeigen in dieser Hinsicht— das gilt nicht nur für die Carabiden—eine enge Verwandtschaft mit den Heiden und mit den Hochmooren, die ebenfalls heliophile Gesellschaften sind. Der Wasserfaktor spielt hier eine viel geringere Rolle als die Klimafaktoren (Licht).

Wir wissen nur sehr wenig über die Autökologie der einzelnen Tierarten. Es ist daher so außerordentlich schwierig, das Verhalten der Tiere in bestimmten Probeflächen richtig zu beurteilen. Ich habe, um diese Lücke zu füllen und Fehlschlüsse zu vermeiden, in drei Jahrzehnten umfangreiche Karteien angelegt, in die ich alle nur erreichbaren Funde der Land-Avertebraten eingetragen habe, aus denen man einigermaßen ermessen kann, wie sich die Arten tatsächlich in einem breiten Raum verhalten. Nur so erreicht man eine Kontrolle der Feststellungen in einem engen Raum. Ich möchte einen Erfahrungsaustausch unter den Landbiozönotikern empfehlen, für den ich gern zur Verfügung stehe.

FRIEDERICHs:

Was wird unter „Lebensort“ verstanden? Es ist wohl eine Übersetzung von „Biotop“? Oder ist „habitat“ gemeint, das im englischen gleich „Biotop“ wäre?

Wenn es sich wirklich um das „Habitat“ d.h. eine ganz bestimmte Stelle innerhalb des Biotops handelt, dann weiß ich nicht, wie das für Carabiden infrage kommt, denn Rückkehrfähigkeit ist m. W. bei ihnen nicht festgestellt. Sie sind wandernde Arten. Ich bin mit den Carabiden gut vertraut und kann vieles von dem Gesagten von anderen Orten aus eigener Erfahrung bestätigen.

DEN BOER:

Mit Lebensort ist nicht Biotop gemeint, weil nach der Meinung des Referenten Biotop das Milieu einer Biozönose ist und nicht einer Art. Lebensort ist gemeint als Analogon von Standort (kann natürlich nicht für Tiere angewendet werden). Es umfaßt die Faktoren an einer Stelle, die für die Art von Bedeutung sind (abiotische und biotische Faktoren) und ist also dem Begriff „habitat“ von ELTON gleich.

SCHMITHÜSEN:

Wie sichert man sich gegen eine Verfälschung der Ergebnisse durch das laufende Fangen der Tiere? Man fängt ja in Kellern die Mäuse so lange, bis keine mehr da sind.

DEN BOER:

Die Frage, ob der Fallenfang die Populationsdichte der gefangenen Tiere beeinflusst, kann nicht bei Arthropoden nach Mäusen in Kellern beurteilt werden, die man vollständig mit Fallen wegfangen kann. Unsere Erfahrungen in den Dünen der Niederlande und auch die Erfahrungen anderer Forscher (z.B. v. D. DRIFT, I.T.B.O.N., Niederlande) weisen darauf hin,

daß nur ein sehr kleiner Prozentsatz der Population der meisten Arten gefangen wird, der abhängig ist von der Aktivität der Arten. Wahrscheinlich fängt man in vielen Fällen weniger als 1% (wenn eine Falle auf 100 m² oder mehr steht wie in diesen Untersuchungen). Seltene Arten fängt man vielleicht gar nicht.

FRANZ:

Der Ausdruck „Aktivität“ bedarf der Kritik. In Fallen werden Arten mit verschiedenem Verhalten in verschiedenem Prozentsatz gesammelt, Auch ist das Jagdgebiet der Arten verschieden. Alle Fallenmethoden ergeben daher kein treues Bild von der Abundanz.