

## Untersuchungen über die Laufkäfer (Coleoptera: Carabidae) verschieden alter Brachlandflächen: Besiedlung und Sukzession

Regine Strüve-Kusenber

Abstract: The carabid fauna of three areas of fallow land in Göttingen (Southern Lower Saxony) was analysed by pitfall traps and by using the extraction method developed by KEMPSON. Fiftytwo species (4543 individuals) were caught between July 1977 and September 1978. The three fallow areas differed in age, origin and the stage of succession of their plant communities. Two of them were 10 and 11 years old, respectively, and were in a later, stabilized stage of succession. The diversity of their carabid fauna was high (21 species, 104 individuals). The third fallow area was two years old and had been formed by bulldozing the earth from construction excavations. In the early stage of succession the majority of the pioneer colonists among the carabid beetles were euryerous species of cultivated land and were characterized by minor body size and the ability to fly. Dominant opportunistic species were *Bembidion tetracolum*, *B. lampros*, *B. quadrimaculatum*, *Trechus quadristriatus* and *Calathus melanocephalus*. Compared with sites of dense vegetation the number of carabid beetles caught increased significantly in sites of sparse vegetation. The tendency of succession in the carabid fauna of the young fallow area was recognizable in the change of the dominant position among the species of *Bembidion* and *Calathus*, as well as in their distribution depending on the structure and density of vegetation. The classification of the carabid fauna of the three different fallow areas by means of MOUNTFORD's index of similarity confirmed the low similarity of the carabid fauna between young and older fallow areas. Within the young fallow land samples taken in 1977 and 1978 from the same control plots showed little similarity. The speed of succession in the pioneer stage of the young area was high when compared to the older areas.

1. Einleitung
2. Untersuchungsflächen
3. Material und Methode
4. Artenspektrum und Biotopbindung
5. Aktivitätsdichte - Siedlungsdichte
6. Die alten Brachflächen als fortgeschrittenes Sukzessionsstadium
7. Besiedlung der jungen Brachfläche
  - 7.1. Ausbreitungsverhalten
  - 7.2. Sukzession
  - 7.3. Verteilungsmuster und Raumstruktur
8. Verwandtschaft der Carabidengemeinschaften
9. Diskussion
  - Zusammenfassung
  - Literatur

### 1. Einleitung

Im Zuge des strukturellen Wandels vieler Landschaftsteile - insbesondere im Bereich der Siedlungsräume (vgl. FRANKIE u. EHLER 1978) - wird die Bewirtschaftung vieler landwirt-



schaftlicher Nutzflächen aufgegeben. In aufgelassenem Kulturland beschränkt sich der anthropogene Einfluß meist auf die Entstehung dieser Brachlandflächen; danach bleiben sie sich selbst überlassen und können sich mehr oder weniger ungestört entwickeln, so daß Brachflächen in der Kultur- und Siedlungslandschaft auch als „ökologische Ausgleichsräume“ (KLOFT 1978) - vergleichbar Feldgehölzen und Hecken (TISCHLER 1980) - zunehmend Bedeutung erlangen.

Gegenstand der vorliegenden Untersuchung sind drei Brachlandflächen in einem urbanen Lebensraum. Während sich zwei der Flächen entsprechend ihrem Alter und ihrer Weiterentwicklung auf Kulturboden hinsichtlich ihrer Vegetation in einem fortgeschrittenen Sukzessionsstadium befanden, war die dritte Brachfläche erst knapp zwei Jahre alt und infolge ihrer Entstehung aus Baugrubenaushub ein Extrembiotop, dessen Wiederbesiedlung mit saprophagen, phytophagen und zoophagen Tiergruppen teilweise verfolgt werden konnte (STRÜVE-KUSENBERG im Druck). Unter den zoophagen Arthropoden - insbesondere denen des jungen Brachlandes - nahmen die Laufkäfer (Carabidae) eine zentrale Stellung ein. Aufgrund ihres empfindlichen und sehr differenzierten Reaktionsvermögens auf sich verändernde Umweltqualitäten sind Carabiden für die Beschreibung einer Sukzession gut geeignet - nicht zuletzt auch deshalb, weil sie in ihrem ökologischen Verhalten experimentell intensiv untersucht sind (THIELE 1977).

Im Mittelpunkt der Untersuchung stehen folgende Fragen: Wie wirken sich pflanzliches Sukzessionsstadium und Habitatstruktur der verschiedenen Flächen auf die Besiedlung mit Laufkäfern aus? Welche ökologischen und präadaptiven Merkmale sind für Carabiden günstig, um den instabilen Lebensraum „Junges Brachland“ zu besiedeln, und zeichnen sich insbesondere hier parallel dem Wandel der Fläche in der Vegetation Sukzessionen in der Carabidengemeinschaft ab?

Herrn Prof. Dr. M. SCHAEFER, Göttingen, danke ich für die Förderung dieser Arbeit, Herrn Priv.-Doz. Dr. W. SCHMIDT, Göttingen, für die Überlassung der Untersuchungsflächen.

## 2. Untersuchungsflächen

Die drei untersuchten Brachlandflächen befinden sich am nördlichen Stadtrand von Göttingen (Südniedersachsen) im Neubaugebiet der Universität. Göttingen liegt im subatlantischen, schwach kontinental beeinflussten Klimabereich.

Die als junges Brachland (Brachland I) bezeichnete Fläche war bei Untersuchungsbeginn 1977 im zweiten Brachejahr. Sie entstand aus planiertem Baugrubenaushub, der zuvor über viele Jahre als aufgeschütteter Hügel existiert hatte. Nach der Einebnung wurde die ca. 2 ha große Fläche sich selbst überlassen. Ihre höchste Erhebung beträgt 10 m. Umgeben ist sie im Norden und Westen - getrennt durch einen schmalen asphaltierten Weg - von weiteren, wesentlich älteren Brachflächen. Im Osten befindet sich ein Acker, im Süden das Rasengelände der Chemie-Institute.

Aus dem planierten Erdreich entstand ein sehr heterogener, tiefgründiger Rohboden, zahlreich durchsetzt mit Kalksteinen und Bauschuttmaterial wie Betonstücken und Holz. Insbesondere die Bodenoberfläche war sehr heterogen, bedingt durch viele große und kleine Steine sowie kleine Geröllflächen, Risse und Spalten. Entsprechend mosaikhaft entwickelte sich 1977, also im zweiten Brachejahr, die Vegetation. Offen exponierte, spärlich bewachsene Areale lagen häufig in der Nachbarschaft von dichter bewachsenen Bereichen, in denen mannshoher, üppig wachsender Steinklee (*Melilotus alba* MED.) über Gräser (*Poa trivialis* L., *Dactylis glomerata* L., *Apera spica-venti* [L.]) und Kleearten (*Trifolium*-Arten, *Medicago lupulina* L.) dominierte (vgl. Abb. 1). 1977 herrschte auf dem vielerorts kahlen Rohboden ein trocken-warmes Mikroklima. Messungen der Bodentemperatur ergaben Differenzen von durchschnittlich 6,3° C zwischen sonnenexponierten





(a)



(b)



(c)

Abb. 1: Ansicht der untersuchten Brachlandflächen. (a) Die junge Brachfläche 1977, im Vordergrund ein spärlich bewachsener Fallenstandort, dahinter hochwüchsiger Steinklee (*Melilotus alba*). (b) Ansicht der jungen Brachfläche im Sommer 1978 mit üppig wachsenden Gräsern. (c) Ansicht der alten Brachfläche IIA, vorn der Queckenbestand (*Agropyron repens*) mit eingestreuten Goldrutenstauden (*Solidago canadensis*) und Sträuchern, im Hintergrund Gehölzgruppen mit vorwiegend *Salix spec.*



und bewachsenen Arealen (wöchentliche Maxima, gemessen in 2 cm Bodentiefe). - 1978 bot sich ein insgesamt homogeneres Bild pflanzlicher Besiedlung. Dominant war wiederum *Melilotus alba*, jedoch erreichten die zahlreichen Pflanzen der zweijährigen Art nur eine Höhe von ca. 40 cm. Sie waren in der ersten Hälfte der Vegetationsperiode flächenbeherrschend, wurden jedoch im Frühsommer durch die Grünlandvertreter (vor allem die Gräser) stark zurückgedrängt (Abb. 1). Parallel zur Zunahme von Vegetationshorsten der Gräser und Kleearten verlief eine intensive Verdichtung der Vegetation an der unmittelbaren Bodenoberfläche. Gleichzeitig wurden mit zunehmendem Deckungsgrad der Pflanzen die mikroklimatischen Extreme gedämpft.

Vergleichsflächen zum jungen Brachland waren eine zehnjährige, der jungen Fläche schräg gegenüberliegende Brachfläche (Brachland IIA), sowie eine elf Jahre alte Brache (Brachland IIB), die sich in ca. 700 m Entfernung östlich von den beiden ersten Versuchsflächen an einem Nordwesthang (2-3° geneigt) befindet. Beide alten Brachen wurden nach ihrer Auffassung nicht mehr anthropogen beeinflusst und befanden sich hinsichtlich der Sukzession ihrer Vegetation im Stadium aufkommender Gehölze (Gebüschstadium, Abb. 1). Nach dem Brachfallen hatte sich auf beiden ehemaligen Ackerflächen ein Mosaik aus dicht und teilweise hoch wachsenden *Solidago-canadensis*- und *Agropyron-repens*-Gesellschaften entwickelt, häufig durchsetzt von kleineren Strauch- und Baumgruppen (*Rosa canina* L., *Crataegus monogyna* JACQ., *Cornus sanguinea* L., *Corylus avellana* L., und *Salix spec.*). Begünstigt durch die stark entwickelte, ungestörte Vegetationsdecke der Quecken- (*Agropyron repens* L.) und Goldrutenbestände (*Solidago canadensis* L.), herrschte auf den Flächen ein ausgeglichenes, mildes Mikroklima. Durch ihre sonnenexponierte Lage am Hang war die alte Brachfläche IIB ein tendenziell etwas wärmerer Standort. Ebenfalls im Unterschied zur alten Branche IIA befanden sich in der Nähe von Fläche IIB einige verwilderte Gebüschkomplexe.

### 3. Material und Methode

Zur Erfassung der Aktivitätsdichte der Carabiden wurden auf allen drei Brachflächen Barberfallen (Durchmesser 6 cm, Höhe 11 cm) eingesetzt. Als Wetterschutz dienten Plastik- und Glasdächer, als Fangflüssigkeit wäßrige Pikrinsäure unter Zusatz eines Entspannungsmittels. Im Fangzeitraum (2. 7. 1977 - 2. 10. 1978) erfolgte die Leerung der Fallen wöchentlich, in den Wintermonaten in vierzehntägigem und monatlichem Abstand.

Auf dem jungen Brachland wurden als Fallenstandorte zwei schütter bewachsene und zwei mit Vegetation bedeckte Planquadrate (je 100 m<sup>2</sup>) ausgewählt. In jedem Planquadrat standen vier Bodenfallen. Je acht Bodenfallen waren auf die beiden alten Brachflächen verteilt.

Von Juli 1977 bis Oktober 1978 wurden - mit Ausnahme von drei Monaten - zur quantitativen Erfassung der Bodenfauna auf allen Brachflächen monatlich vierundzwanzig Bodenproben entnommen und im Labor nach KEMPSON et al. (1963) extrahiert. Die Entnahme der Bodenproben erfolgte zufallsverteilt mit einem Stechzylinder (314 cm<sup>2</sup> Grundfläche) bis in 5 cm Bodentiefe.

Für die Berechnung der Verwandtschaft der Carabidengemeinschaften wurden Ähnlichkeitsindices ermittelt, Basis hierfür war der SIMPSON-Index der Diversität (I):

$$I = \frac{N}{\sum_{i=1}^N p_i^2}$$

$p_i$  = Anteil der i-ten Art an der Gesamtindividuenzahl  
 $N$  = Artenzahl



Der Index gibt an, mit welcher Wahrscheinlichkeit zwei einer Grundgesamtheit entnommene Individuen derselben Art angehören. Er ist nach MOUNTFORD (in DUFFEY 1968) geeignet als Basis zur Berechnung der Ähnlichkeit J zwischen zwei Grundgesamtheiten I (1) und I (2) nach der Formel:

$$J = \frac{\left[ \sum_{i=1}^N p_i \pi_i \right]^2}{I(1) \cdot I(2)}$$

$$I(1) = \sum_{i=1}^N p_i^2$$

$$I(2) = \sum_{i=1}^N \pi_i^2$$

Der Ähnlichkeitsindex (J) berücksichtigt auch diejenigen Arten und deren relative Individuenzahlen, die den zu vergleichenden Flächen nicht gemeinsam sind.

#### 4. Artenspektrum und Biotopbindung

Von Juli 1977 bis Oktober 1978 wurden in insgesamt 32 Bodenfallen der drei Brachlandflächen 4543 Carabiden aus 52 Arten gefangen (Tab. 1). Davon entfallen auf die junge Fläche 4439 Individuen (= 97,7 %) aus 43 Arten und auf beide alten Brachen zusammen 104 Individuen (= 2,3 %), die 21 Arten angehören. Auffällig ist die individuenarme Besiedlung der alten Brachen mit Carabiden bei gleichzeitig hoher Artenvielfalt. Mit 54 gefangenen Laufkäfern aus 20 Arten lag das Fangergebnis auf Brachland IIB nur geringfügig über dem der jungen Fläche gegenüberliegenden Brache IIA mit 50 Exemplaren aus 21 Arten.

Zusätzlich konnten 345 Carabiden aus 22 Arten - überwiegend Kleincarabiden - aus Bodenproben extrahiert werden (Tab. 1). Auch hier entfallen 89 % aller Individuen auf die junge Brachfläche. Eine hohe Fangdifferenz existierte nicht nur zwischen jungem und altem Brachland. Innerhalb der jungen Brache wurden im gesamten Untersuchungszeitraum in spärlich bewachsenen Fallenstandorten 85 % mehr Laufkäfer erbeutet als in der gleichen Fallenzahl in bewachsenen Fallenarealen.

Die dominierende Stellung in der Carabidengemeinschaft der jungen Brachfläche nahmen *Bembidion tetracolum*, *B. lampros* und *B. quadrimaculatum* ein, gefolgt von *Trechus quadristriatus*, *Calathus*-Arten, *Nebria brevicollis*, *Leistus ferrugineus*, verschiedenen *Amara*-Arten und *Harpalus aeneus* (Tab. 1). Die *Bembidion*- und *Calathus*-Arten stellten zusammen mit *Trechus quadristriatus* fast 90 % des Gesamtfangs. Fast alle genannten Arten - und ebenfalls der überwiegende Teil der rezedenten Species - gehören zum Komplex der relativ euryöken, trocken-warme und wechselfeuchte Biotope bevorzugenden Feldtiere (THIELE 1977; TIETZE 1973). Gleichzeitig sind es überwiegend synanthrope Arten, die den Schwerpunkt ihrer Verbreitung insbesondere auf Kulturfeldern der Agrarlandschaft haben (TISCHLER 1965) und auch häufig in Biotopen der Siedlungslandschaft angetroffen werden. Die ursprünglich euryöke Waldart *Nebria brevicollis* wird in hohen Populationsdichten auffallend häufig in stark anthropogen belasteten Einzugsbereichen von Großstädten angetroffen (SCHAEFER u. KOCK 1979; POSPISCHIL u. THIELE 1979). Die heterogene Bodenoberfläche des jungen Brachlandes mit ihren zahlreichen Unterschlupfmöglichkeiten in Form von Steinen und Bodenspalten sowie der mosaikhafte Bewuchs bildeten ein Gradientengefälle für Temperatur, Feuchtigkeit und Licht, in dem die Lebensbedingungen einer Vielzahl von Carabidenarten erfüllt waren. *Bembidion lampros* ist wie *Trechus quadristriatus* eine stark euryöke Laufkäferart; beide sind in ganz Mitteleuropa weit verbreitet. Der 1977 auf der jungen Brache absolut dominante *Bembidion tetracolum* wird von THIELE (1977) den Litoraea-Arten zugeordnet, besiedelt aber gleichsam Kulturfelder (PAUER 1975) und Mülldeponien (TOPP 1971). Xerophil und lichtliebend sind generell die Arten der Gattungen *Amara*, *Harpalus* und *Calathus* (vgl. THIELE 1977). Die im frühen Sukzessionsstadium des Bodens der jungen Brache häufi-



Tab. 1: Verteilung, Fortpflanzungstyp und Flugvermögen von Laufkäfern (Carabidae) verschieden alter Brachlandflächen im Fangzeitraum Juli 1977 bis September 1978. Die Angabe der Fangziffern erfolgt getrennt nach Bodenfallen und Bodenproben (vgl. Kap. 3). schü. bew. = schütter bewachsen, Veg. = Vegetation; die Spalte „Ökologischer Typ“ gibt den Fortpflanzungstyp an: F = Frühjahrsbrüter, H = Herbstbrüter, + = mit Herbstbestand; Angaben zum Flugvermögen: m = macropter, b = brachypter, dim = dimorph, + = fliegend beobachtet. Die Nomenklatur richtet sich nach FREUDE, HARDE und LOHSE (1976).

Brachfläche (Bra)	Brachfl. I		BraIIA	BraIIB	Bra		Ökolog. Typ	
	Bra I	Bra IIA+IIB	Bra I	Bra IIA+IIB	Bra I	Bra IIA+IIB		
Methode	Bodenfalle				Bodenprobe		s.o.	Flugfähigkeit
Anzahl d. Fallen/Bodenproben	8	8	8	8	152	152		
Probenstelle	schütt. bew.	Veg.	ges.	ges.	ges.	ges.		
<i>Bembidion tetracolum</i> SAY	1572	233			18		F-	dim +
<i>Bembidion 4-maculatum</i> (L.)	239	132			88		F+	m +
<i>Bembidion lampros</i> (HERBST)	425	524	2	1	78	1	F+	dim
<i>Trechus 4-striatus</i> (SCHRANK)	146	180	3	1	42		H	m +
<i>Calathus ambiguus</i> (PAYKULL)	147	48	1				H	dim
<i>Calathus melanocephalus</i> (L.)	111	192			7		H	dim
<i>Calathus fuscipes</i> (GOEZE)	18	14					H	b
<i>Harpalus aeneus</i> (FABRICIUS)	31	15	1		1		F+	m +
<i>Nebria brevicollis</i> (FABRICIUS)	84						H	m +
<i>Amara bifrons</i> (GYLLENHAL)	31	21	2		3		H	m +
<i>Amara plebeja</i> (GYLLENHAL)	1	29	2		5	1	F-	m +
<i>Amara eurynota</i> (PANZER)	5	2						
<i>Amara aenea</i> (DEGEER)		3					F+	m +
<i>Amara ovata</i> (FABRICIUS)	1	1						
<i>Agonum dorsalis</i> (PONTOPIIDAN)	4	2				1	F+	m +
<i>Anisodactylus binotatus</i> (FABRICIUS)		3					F-	m +
<i>Asaphidion flavipes</i> (L.)	10	5					F-	m +
<i>Bembidion obtusum</i> SERVILLE		7			9	1	F+	dim
<i>Bembidion biguttatum</i> (FABRICIUS)	1						F	m +
<i>Bembidion pygmaeum</i> (FABRICIUS)		1						
<i>Clivina fossor</i> (L.)	1						F+	m +
<i>Dromius melanocephalus</i> DEJEAN	1							
<i>Notiophilus pusillus</i> WATERHOUSE	7	10		1	1			
<i>Notiophilus biguttatus</i> (FABRICIUS)	1	24			4		F+	m
<i>Pterostichus cupreus</i> (L.)	1	7					F+	m +
<i>Pterostichus cursor</i> (DEJEAN)	1	1						
<i>Harpalus rufipes</i> (DEGEER)	2	13	1				H	m +
<i>Loricera pillicornis</i> (FABRICIUS)	1	3					F+	m +
<i>Synuchus nivalis</i> (PANZER)	2	1	1				H	dim
<i>Trechoblemus micros</i> (HERBST)	1						F	
<i>Acupalpus meridianus</i> (L.)	2	2		1	10	2	F+	m +
<i>Harpalus atratus</i> LATREILLE	1	5						
<i>Tachys parvulus</i> (DEJEAN)					2		F	
<i>Leistus ferrugineus</i> (L.)	30	40	6	5		1	H	m
<i>Harpalus schaubergerianus</i> PUEL		2	7	7				
<i>Harpalus rubripes</i> (DUFTSCHMID)	5	6	3	2	1			
<i>Bradycellus csikii</i> LAZCÓ	5	3	6	1	31	7		m
<i>Panageus bipustulatus</i> (FABRICIUS)		2	2	5		1	F	m
<i>Carabus coriaceus</i> L.		1	2	2			H	b
<i>Pterostichus melanarius</i> (ILLIGER)		2		4			H	dim
<i>Pterostichus madidus</i> (FABRICIUS)		1		6			H	
<i>Amara apricaria</i> (PAYKULL)	2		1				H	m +
<i>Amara aulica</i> (PANZER)	1		3	7			H	m +
<i>Microlestes maurus</i> (STURM)	4			3		2		
<i>Amara cursitans</i> ZIMMERMANN			3	2			F	m
<i>Pterostichus niger</i> (SCHALLER)				1			H	dim
<i>Agonum gracilipes</i> (DUFTSCHMID)				1				
<i>Bradycellus verbasci</i> (DUFTSCHMID)			1	1	7	1	H	dim +
<i>Bradycellus collaris</i> (PAYKULL)			1			14		dim +
<i>Badister bipustulatus</i> (FABRICIUS)			1	1			H	m
<i>Dromius linearis</i> (OLIVIER)				2		2	F+	dim
<i>Dyschirius globosus</i> (HERBST)			1				F-	dim

gen Collembolen, Milben und Dipterenlarven stellten offenbar eine optimale Nahrungsressource dar. Die drei *Bembidion*-Arten und ebenfalls *Trechus quadristriatus* gelten als Räuber von Diptereiern (z. B. VAN DINTHER u. MENSINK 1965; MITCHELL 1963).

Die geringe Fangzahl von Laufkäfern der beiden artenreich besiedelten älteren Brachflächen gestattet kaum Rückschlüsse auf ihre Biotopbindung (Tab. 1). 7 Carabidenarten wurden ausschließlich auf beiden alten Flächen gefangen, nur 3 Arten davon waren bei den Biotopen gemeinsam: *Badister bipustulatus*, *Amara cursitans* und *Bradycellus col-*



*laris*. Erstere Art ist ebenso wie *Pterostichus niger*, *Pt. madidus* und *Carabus coriaceus* eine euryöke Waldart; sie alle besiedeln aber bei ausreichendem Bewuchs auch die offene Landschaft sowie Hecken und Gebüsche. Eher Hecken und Trockenwiesen zugehörig ist *Leistus ferrugineus* (vgl. TIETZE 1973), der wie *Harpalus rubripes* und *Bradycellus csikii* auf allen untersuchten Brachländern vorkam, schwerpunktmäßig jedoch die junge Fläche besiedelte.

## 5. Aktivitätsdichte - Siedlungsdichte

Das Problem des Aussagewerts und der Interpretation von Fangergebnissen aus Bodenfallen ist Gegenstand zahlreicher diesbezüglicher Untersuchungen (z. B. ADIS 1979) und soll hier nicht weiter diskutiert werden. Da die Summe der Laufaktivität (= Aktivitätsdichte) nicht ohne weiteres proportional ist der Siedlungsdichte der betreffenden Art (BRIGGS 1961), läßt sich die mit Bodenfallen ermittelte Aktivitätsdichte nicht mit der stationären Dichte in Beziehung setzen.

Auf der jungen Brachfläche wurden von Juli 1977 bis Oktober 1978 aus insgesamt 152 Bodenproben 309 Kleincarabiden aus 16 Arten ausgetrieben. Für einige Arten ermöglichen die Fangzahlen Angaben zur monatlichen Siedlungsdichte (Tab. 2). Während die Aktivitätsdichte von *Bembidion tetracolum* 1977 deutlich die aller übrigen Arten übertraf (vgl. Tab. 1), erreichte nach Bodenproben *B. quadrimaculatum* im gleichen Zeitraum die höchsten Siedlungsdichten, obgleich in Bodenfallen nur 249 Individuen der Art gegenüber 1120 Tieren von *B. tetracolum* erbeutet wurden. Auch wenn man berücksichtigt, daß *B. quadrimaculatum* bei einer Körpergröße von ca. 4 mm wahrscheinlich häufiger in Bodenproben erfaßt wurde als die ca. 7 mm große Art *B. tetracolum*, sind die festgestellten Abundanzen ein Beweis dafür, daß die tatsächliche Dichte des offenbar sehr laufaktiven *B. tetracolum* weit geringer war als die des weniger vagilen *B. quadrimaculatum*. Bei nur geringer Aktivitätsdichte im Herbst und Winter 1977 (vgl. auch Abb. 3) besiedelte auch *Bembidion lampros* die junge Brachfläche in größerer Individuenzahl (Tab. 2). In Bodenproben war die Anzahl überwinternder Imagines erstaunlich hoch.

Tab. 2: Siedlungsdichte (Individuen/m<sup>2</sup>) von Kleincarabiden auf dem jungen Brachland. Der Berechnung der Abundanzen liegen die Fangzahlen aus Bodenproben zugrunde.

Probenmonat	1 9 7 7					1 9 7 8						
	7	8	9	10	11	1	3	4	5	6	7	10
Carabidae (gesamt)	21	40	116	84	64	75	79	117	32	111	55	104
<i>Bembidion tetracolum</i>	+	14	+	16	-	-	+	+	+	+	-	-
<i>Bembidion lampros</i>	+	+	+	21	19	21	38	48	+	+	8	30
<i>Bembidion 4-maculatum</i>	+	10	61	40	-	38	18	45	-	+	-	-
<i>Trechus 4-striatus</i>	+	+	16	+	+	-	+	+	-	53	32	+
<i>Bradycellus csikii</i>	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	-	48

Die Kleincarabiden der jungen Fläche sind überwiegend Frühjahrsbrüter mit Herbstbestand (vor allem die Bembidien), so daß die jeweiligen Aktivitätsmaxima (Abb. 3) wie auch die Maxima in der Siedlungsdichte im September 1977 und April 1978 (Tab. 2) in die Fortpflanzungsperiode der Arten fallen.

## 6. Die alten Brachflächen als fortgeschrittenes Sukzessionsstadium

Die Fangzahlen von Laufkäfern aus Bodenproben bestätigten für beide alten Brachflächen das Ergebnis der Bodenfallen. Mit 36 Exemplaren aus 12 Arten ergab sich auch bei der quantitativen Erfassung eine hohe Artenmannigfaltigkeit bei spärlicher Besiedlung.



Verglichen mit dem Gesamtfang von 104 Käfern aus Bodenfallen in 15 Monaten war die Ausbeute dagegen recht hoch, jedoch im wesentlichen zurückzuführen auf die überwiegende Erfassung der nicht räuberischen, wenig laufaktiven *Bradycellus*-Arten.

Das Artenspektrum der alten Brachflächen umfaßte hauptsächlich eurytopye Feld- und Waldarten großer ökologischer Plastizität (s. Kap. 5). Wahrscheinlich bot das Gebüschstadium der Sukzession mit weitgehend offenem Charakter weder strukturell noch mikroklimatisch ausreichende Lebensbedingungen für stenöke Feld- wie auch obligate Waldcarabiden. Größere Laufkäferarten - mit Ausnahme von *Carabus coriaceus* - fehlten auf beiden Flächen völlig. SCHERNEY (1960) stellte auf einer Ödlandfläche eine geringe Besiedlung mit Carabiden fest, die nur  $\frac{1}{10}$  der von benachbarten Kulturfeldern und nur  $\frac{1}{3}$  der Besiedlung von Wiesen entsprach.

## 7. Besiedlung der jungen Brachfläche

### 7.1. Ausbreitungsverhalten

Bei Untersuchungsbeginn 1977, also im zweiten Brachejahr, wurde das junge Brachland von einer Pioniergemeinschaft von Carabiden besiedelt, die derjenigen des vorangegangenen Jahres sehr ähnlich war und noch als Gemeinschaft des Initialstadiums gelten kann. In Abhängigkeit ihres Ausbreitungsverhaltes besiedelten die Pionierarten die planierte Fläche zunächst wahrscheinlich rein zufällig. Zu den typischen Kolonisten temporärer, instabiler Lebensräume zählen die Bembidien. Von Juli bis September 1977 erreichten die dominanten Arten *Bembidion tetracolum*, *B. lampros* und *B. quadrimaculatum* zusammen über 76 % des Gesamtfangs, *B. tetracolum* allein fast 60 % (Abb. 2). Ein so steiles Dominanzgefälle im Artenspektrum der Carabiden 1977 ist gleichbedeutend mit einer geringen Diversität und häufig charakteristisch für kurzlebige Habitate. Ausgehend von der Artenzahl, für die Hinweise bezüglich ihres Flugvermögens gefunden wurden, sind 67 % der Laufkäferarten der jungen Brache nachweislich flugfähig; 64 % aller

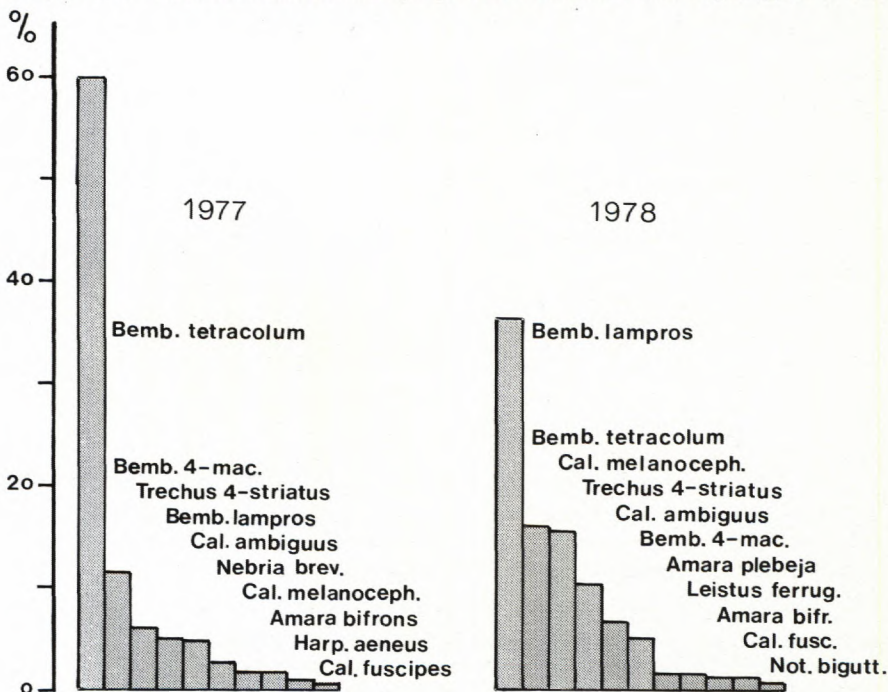


Abb. 2: Dominanzskala der Carabiden auf der jungen Brachfläche im Vergleich der Monate Juli bis September 1977 und 1978. Jeder Säule liegt der Fang aus 16 Bodenfallen zugrunde.



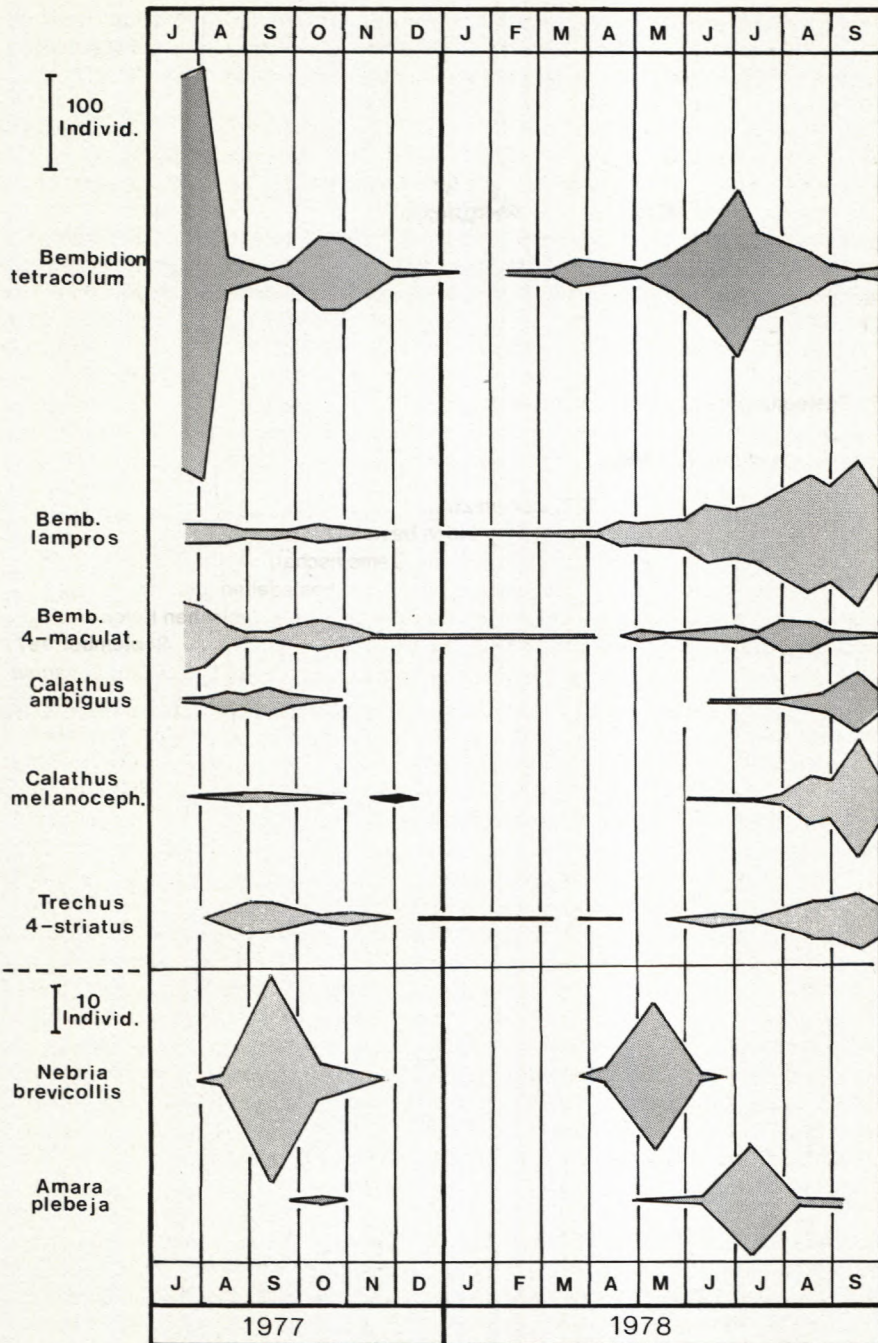


Abb. 3: Phänologie und Sukzession von dominanten Carabiden-Arten auf dem jungen Brachland. Zugrunde liegt der Gesamtfang aus 16 Bodenfallen.

gefangenen Individuen entfallen auf diese Arten. Im Vergleich mit Untersuchungen anderer temporärer Lebensräume wurden 80 % flugfähige Carabidenarten auf jungen Kippenstandorten ermittelt (NEUMANN 1971), ein fünfzigprozentiger Anteil geflügelter Arten in neu entstandenen Poldern (HAECK 1971). Ein deutliches Übergewicht potentiell flugfähiger Carabiden fand auch TOPP (1975) auf einer neu entstandenen Insel sowie in einem umbauten Stadtpark (TOPP 1972). Fast  $\frac{2}{3}$  aller Laufkäferarten des jungen Brachlandes sind im Arteninventar der von HEYDEMANN (1962) untersuchten Köge enthalten.



Ein weiteres adaptives Material expansiver Arten ist ihre geringe Körpergröße. 35 % aller Carabidenarten auf dem jungen Brachland waren kleiner als 7 mm - unter ihnen die dominanten Bembidien. Insgesamt 75 % der Arten überschritten nicht die Größe von 10 mm.

## 7.2. Sukzession

Eng verknüpft mit der sich 1978 stark entfaltenden Vegetation auf dem jungen Brachland war ein intensiver Wandel in Biotopstruktur, Bedeckungsgrad der Bodenoberfläche und Mikroklima. Parallel den zunehmend ausgeglicheneren Lebensbedingungen auf der Fläche verringerte sich die Differenz im Fangergebnis zwischen lichten und bewachsenen Fallenstandorten gegenüber dem Vorjahr um 43 % (vgl. Tab. 1). Dies wird auch im zunehmenden Gleichgewichtsverhältnis von Arten- zu Individuenzahl (Ansteigen der Diversität) für die gesamte Brachfläche deutlich (Abb. 2b). In der Dominanzskala erfolgte im Vergleich der beiden Untersuchungsjahre ein auffälliger Austausch der dominanten Positionen innerhalb der *Bembidion*- und *Calathus*-Arten. *Bembidion lampros* nahm 1978 die Position von *B. tetracolum* ein, *Calathus melanocephalus* die von *C. ambiguus*. Anhand der Phänologie dieser Arten werden ausgeprägte Veränderungen in der Aktivitätsdichte deutlich (Abb. 3): Im Juli 1978 wurden von *Bembidion tetracolum* nur noch 195 Exemplare gefangen gegenüber 840 Tieren im Vorjahrsmonat. In Temperatur und Niederschlag wichen die Sommermonate nur geringfügig voneinander ab. Für *Bembidion lampros* ergab sich dagegen ein starker Anstieg in den Fangziffern. Gegenüber lediglich 81 Tieren in Bodenfallen von Juli bis September 1977 konnten im gleichen Zeitraum 1978 630 Tiere der Art erbeutet werden. Eine für diesen Frühjahrsbrüter mit Herbstbestand typische Aktivitätsperiode ist nur sehr undeutlich ausgeprägt (Abb. 3). Da keine Angaben über die Flugfähigkeit der Art vorliegen, könnte als Ursache des atypischen Aktivitätsanstiegs von *B. lampros* eine kontinuierliche Zuwanderung aus Nachbarbiotopen und Randzonen zwecks Aufsuchen geeigneter Winterlager in Betracht kommen. In Bodenproben war *B. lampros* im vorangegangenen Winter in auffallend hoher Dichte vorhanden (vgl. Kap. 5 u. Tab. 2). Ein sich daraus ergebendes hohes Fortpflanzungspotential im Einklang mit günstigen Entwicklungsbedingungen könnte das frühzeitige Erscheinen einer neuen Generation im August und September 1978 zur Folge gehabt haben. Ebenfalls zum Herbst 1978 nahm auch die Aktivitätsdichte von *Calathus melanocephalus* deutlich zu. 258 Tiere der Art wurden 1978 gefangen, im gleichen Zeitraum des Vorjahres waren es nur 31 Individuen. Mit Ausnahme von *Bembidion lampros* waren bei den übrigen dominanten Carabidenarten des jungen Brachlandes im Verlauf des Untersuchungszeitraums die dem jeweiligen Fortpflanzungstyp entsprechenden Aktivitätsmaxima ausgeprägt (Abb. 3). Während *Amara plebeja* in 28 Exemplaren erst im Sommer 1978 in hoher Zahl erschien, wurde *Nebria brevicollis* im Herbst desselben Jahres nicht mehr in Bodenfallen gefunden. VAN HUIZEN (1977) stellte für *Amara plebeja* eine hohe Flugaktivität in den Monaten Mai und Juni fest und nennt Grasland als bevorzugten Fortpflanzungsbiotop.

Bemerkenswert erscheint das Vorkommen von *Bradycellus csikii*, einer kleinen saprophagen Carabidenart, die sich 1978 in nur 5 Exemplaren in Fallen fing, jedoch nach Bodenproben im Oktober des Jahres einer Siedlungsdichte von 48 Individuen/m<sup>2</sup> entsprach (vgl. Tab. 2). Offenbar stand das zahlreiche Erscheinen der Art in Zusammenhang mit der stark faulenden Pflanzenstreu der jungen Brache zu diesem Zeitpunkt. Die gefangenen Tiere waren ausnahmslos macropter.

## 7.3. Verteilungsmuster und Raumstruktur

Eine detaillierte Analyse der Aktivitätsdichte der 3 sympatrischen *Bembidion*-Arten in Abhängigkeit von der sich wandelnden Biotopstruktur des jungen Brachlandes bestätigte die sukzessive Ablösung der Arten untereinander (Abb. 4). Im Verteilungsbild der Arten gemäß den einzelnen Fallengruppierungen erwies sich der euryöke *Bembidion lampros*



als indifferent gegenüber der Dichte und dem Deckungsgrad der Vegetation. Im Gegensatz dazu waren die erheblich rückläufigen Fangzahlen von *B. tetracolum* - und ebenfalls die von *B. quadrimaculatum* - eng korreliert mit der zunehmenden Bewuchsdichte. Während *B. lampros* die Brachfläche in beiden Untersuchungs Jahren sehr gleichmäßig besiedelte, wurden *B. tetracolum* und *B. quadrimaculatum* möglicherweise 1978 aus Mangel an geeigneten Laufflächen auf die verbliebenen durchlichteten Areale zurückgedrängt. Beide Arten sind tagaktiv, sehr vagil und lichtliebend (THIELE 1977). Ähnlich wie die Häufung der Bembidien in bestimmten Fallengruppen stand das Verteilungsmuster der 3 *Calathus*-Vertreter *C. melanocephalus*, *C. ambiguus* und *C. fuscipes* in enger Beziehung

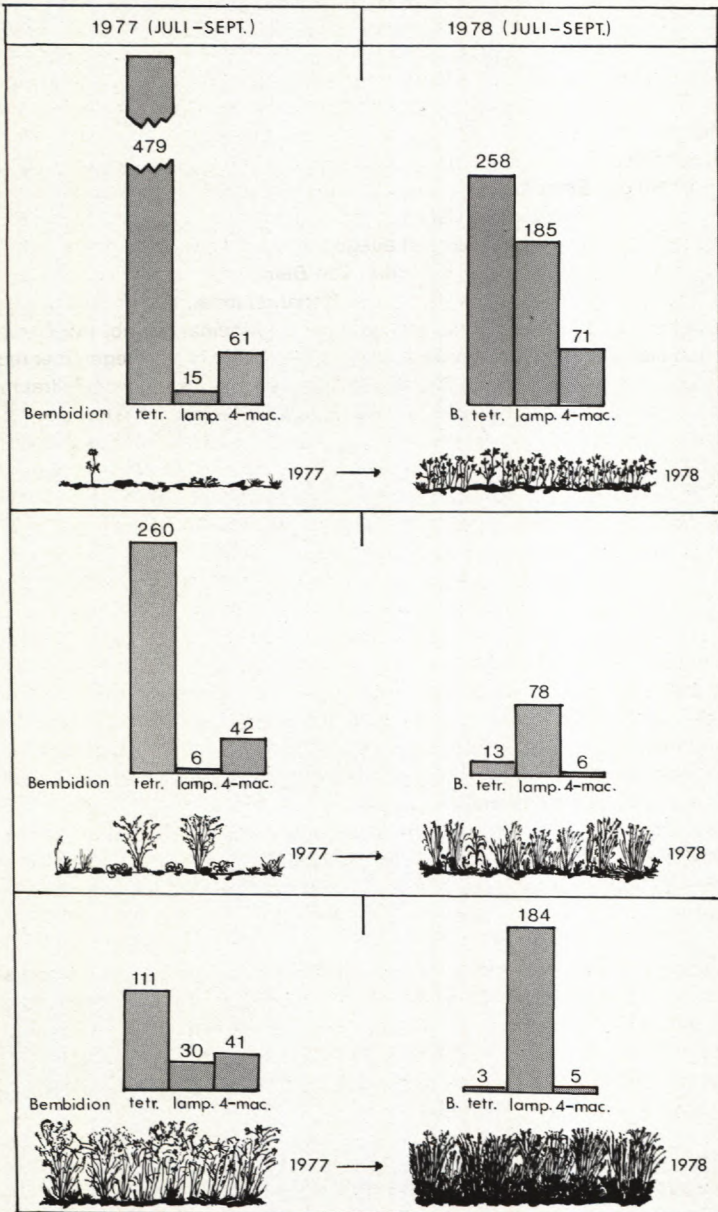


Abb. 4: Räumliche Verteilung von 3 *Bembidion*-Arten auf dem jungen Brachland in Abhängigkeit von der Entwicklung der Vegetation. Jeder Säule liegt der Fang einer Fallen-gruppe (4 Bodenfallen, vgl. Kap. 3) aus den Monaten Juli bis September 1977 und 1978 zugrunde.



zu ihrer jeweiligen artspezifischen ökologischen Differenzierung. *C. ambiguus* mied als xerophile, eher lichtpräferente Art die bewachsenen Fallenbereiche (vgl. TIETZE 1973), die kleinere Art *C. melanocephalus* bevorzugte deutlich die dichtere Vegetation, an die sie u. a. mittels kletternder Lebensweise ein hohes Anpassungsvermögen besitzt (SCHAEFER 1970).

### 8. Verwandtschaft der Carabidengemeinschaften

Aus der Berechnung der Ähnlichkeit zwischen den Carabidengemeinschaften der verschiedenen Brachflächen ergab sich mit einem Ähnlichkeitsindex von 0,006 eine scharfe Trennung der Lebensräume junges Brachland einerseits und alte Flächen andererseits (Abb. 5). Innerhalb der jungen Fläche waren bewachsene und lichte Areale von 1977 einander am ähnlichsten (Index von 0,862). Die Verwandtschaft zwischen Probeflächen gleicher Lage erwies sich dagegen im Vergleich zwischen 1977 und 1978 als gering. Dies trifft insbesondere auf die vegetationsbedeckten Areale zu (Index von 0,203). Der Carabidenbestand in dicht bewachsenen Bereichen der Brache von 1978 weist nur noch geringe Beziehungen zu den gleichen Fallenorten des Vorjahres auf und hebt sich ebenfalls deutlich von den verbliebenen lichten Arealen des gleichen Jahres ab. Hier macht sich vor allem der Wechsel in den Dominanzpositionen innerhalb der *Bembidion*- und *Calathus*-Arten bemerkbar.

Die Carabidenbestände beider alten Brachländer waren sich 1977 und 1978 untereinander ähnlicher als die jeweiligen Flächen im Vergleich beider Jahre. Hier ist allerdings zu berücksichtigen, daß bei einem Vergleich der alten Brachen untereinander nur sehr geringe Individuenzahlen in die Berechnung der verwandtschaftlichen Beziehungen eingehen.

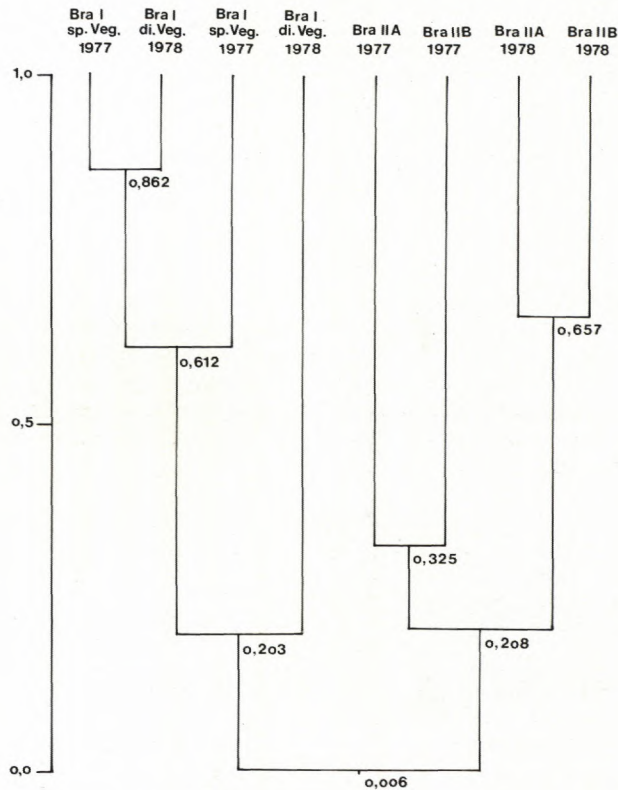


Abb. 5: Verwandtschaft zwischen Carabiden-Gemeinschaften des jungen Brachlandes und den beiden alten Brachflächen. Zahlen: Ähnlichkeitsindices (s. Kap. 3); Dendrogramm nach MOUNTFORD (1962). Weitere Erläuterungen im Text.



Die extremen Gegensätze der verschiedenen Brachlandflächen in ihrer Besiedlung mit Laufkäfern waren in hohem Maße bedingt durch ihr jeweiliges Sukzessionsstadium und dessen spezifische Umweltbedingungen. Infolge ihrer zehnjährigen bzw. elfjährigen ungestörten Entwicklung auf ehemaligem Kulturboden befanden sich beide alten Brachländer im Gebüschstadium mit reich entwickelter Vegetation - eine stabile Sukzessionsstufe, deren Übergangscharakter und Habitatstruktur sich sehr ungünstig auf eine individuenreiche Besiedlung mit Carabiden auswirkten. Bei hoher Artenvielfalt besiedelten die überwiegend euryöken Feld- und Waldarten die Flächen nur in sehr geringer Aktivitätsdichte.

Mittlere Sukzessionsstufen sind häufig durch eine hohe Diversität gekennzeichnet (HORN 1974). NEUMANN (1971) fand in der Abfolge von frischen Kippenstandorten bis zum Hochwald bei Carabiden ein Maximum der Artenmannigfaltigkeit in jungen Buchenkulturen mit deckender Krautschicht, dem in der Kombination von Biotopstruktur und Mikroklima vielseitigstem Stadium. Ursache der spärlichen Besiedlung der beiden alten Brachen mit Carabiden könnte auch das Fehlen eines direkten Anschlusses der Flächen an Felder oder einen Wald gewesen sein.

In starkem Kontrast zum stabilisierten Sukzessionsstadium beider alten Flächen stand das Pionierstadium der Sukzession auf dem Rohboden der jungen Brache. Kennzeichen dieser Phase waren Umweltextreme bei hoher Instabilität des Lebensraumes als Folge der sich rasch wandelnden Vegetation. Dominant unter den Pionierbesiedlern der planierten Fläche waren euryöke Carabidenarten, die mittels Flugvermögen und geringer Körpergröße präadaptiert sind an eine schnelle und individuenreiche Besiedlung kurzlebiger Habitate. Typische Expansionsarten sind vor allem die kleinen *Bembidien*, die allein fast 70 % des Gesamtfangs an Laufkäfern der jungen Brache stellten. Für sie wurden zuweilen Massenflüge beobachtet (HAECK 1971). Ein hoher Anteil an Opportunisten (*r*-Strategen) konnte ebenfalls unter den saprophagen Kolonisten des Rohbodens der Fläche ermittelt werden (STRÜVE-KUSENBERG im Druck). Einige Laufkäferarten der Fläche, wie *Bembidion tetracolum* und Angehörige der Gattung *Bradycellus* - häufig als brachypter oder flügeldimorph eingestuft - hatten voll ausgebildete Flügel und waren wahrscheinlich flugfähig. Dimorphe Arten treten häufig in macropteren Populationen in Neuland auf, während sich dieselbe Art in stabilen Lebensräumen als brachypter erweist (DEN BOER 1979; HAECK 1971).

Auffällig ist das Fehlen von größeren Feldcarabiden (wie *Carabus*-Arten oder Angehörige der Gattung *Pterostichus*) im Arteninventar der jungen Brachfläche. Möglicherweise waren beschränkte Nahrungsressourcen die Ursache hierfür. Nach NEUMANN (1971) sind zuvor eingewanderte Beutetiere eine Voraussetzung für die Wiederbesiedlung von Kippenstandorten mit Carabiden. Regenwürmer, die offenbar als Beutetiere für größere Carabidenarten von Bedeutung sein können (THIELE 1977), besiedelten den Rohboden des Brachlandes noch nicht.

Im Vergleich beider Untersuchungsjahre signalisierte eine zunehmend ausgeglichene Dominanzskala 1978 eine steigende Diversität parallel dem homogeneren Bewuchs der Fläche. Begünstigt waren Carabidenarten mit Anpassungsvermögen an dichtere Vegetation wie *Calathus melanocephalus* und *Bembidion lampros*. Im Austausch der dominanten Positionen unter den *Bembidion*- und *Calathus*-Arten wurden Sukzessionstendenzen offensichtlich. 1978 eroberte der euryöke *Bembidion lampros* die gesamte Brachfläche. Fehlende Bearbeitungsmaßnahmen - die z. B. in Agrarbiotopen einen gravierenden Störfaktor für Carabiden-Populationen darstellen - begünstigten wahrscheinlich eine ungestörte Entwicklung von *B. lampros*. Mit zunehmendem Bewuchs verschlechterten sich dagegen die Lebensbedingungen für die eher lichtpräferenten Arten *B. tetracolum* und *B. quadrimaculatum*, die 1978 nur noch wenige offen exponierte Laufflächen vorfanden (vgl. ANDERSEN 1978). Das gehäufte Auftreten der beiden Arten in Bodenfallengruppen stärker durchlichteter Restareale kündigte die Aufgabe des Siedlungsraumes durch die Arten an. Ob eventuell Konkurrenz als regulierender Faktor für das räumliche Vertei-



lungsmuster der sympatrischen *Bembidion*-Arten eine Rolle spielte, läßt sich aus Freilandexperimenten nur schwer ermitteln. Vielmehr deutet der Expansionscharakter der Pionierbesiedler darauf hin, daß in hohem Maße die Umweltstabilität und die jeweiligen ökologischen Präferenda der Arten für ihr Verteilungsbild maßgeblich waren.

Für einige Carabidenarten des jungen Brachlandes, die 1978 nicht mehr auftraten oder zusätzlich gefangen wurden (*Nebria brevicollis* bzw. *Amara plebeja*), steht ihr Verschwinden oder ihr Erscheinen in enger Beziehung zur Fortpflanzungsperiode, in der einzelne Carabiden-Populationen einem erhöhten Ausbreitungsdruck unterliegen können (DEN BOER 1979; GREENSLADE 1964).

Charakteristisch für die Laufkäferfauna des jungen Brachlandes war ihre völlige Eigenständigkeit im Vergleich mit der Carabidengemeinschaft der beiden alten Brachen. Nach Ähnlichkeitsindices bestand keine Verwandtschaft zwischen jungem und altem Brachland. Unterstrichen wird dieser Befund durch die insulare Lage der Rohbodenfläche inmitten von ökologisch reiferen Lebensräumen. Ein inselartiger Charakter mit einer eigenständigen Artengemeinschaft von Carabiden und Spinnen wurde beispielsweise für Stadtparks nachgewiesen (SCHAEFER u. KOCK 1979).

Aus der Berechnung der Ähnlichkeit zwischen Teilflächen innerhalb des jungen Brachlandes geht hervor, daß der Carabidenbestand in Bereichen starker Entfaltung der Vegetation von 1978 schon eine deutliche Sonderstellung einnahm im Vergleich zu Probeflächen gleicher Lage von 1977. Dies könnte gleichzeitig ein Hinweis auf die hohe Sukzessionsgeschwindigkeit auf dem jungen Brachland sein.

#### Zusammenfassung

Von Juli 1977 bis Oktober 1978 wurden mit Bodenfallen auf drei in Alter, Herkunft und pflanzlichem Sukzessionsgrad unterschiedlichen Brachflächen am Stadtrand von Göttingen (Südniedersachsen) 4543 Laufkäfer (Carabidae) aus 52 Arten gefangen. Zusätzlich wurde die Siedlungsdichte dominanter Kleincarabiden mit Bodenproben (Extraktion nach KEMPSON) erfaßt. Zwei der Brachflächen, zehn und elf Jahre alt, befanden sich im Gebüschstadium der Sukzession und waren bei hoher Artenmannigfaltigkeit sehr individuenarm mit euryöken Feld- und Waldcarabiden besiedelt. Im Mittelpunkt der Untersuchung steht eine zwei Jahre alte Brachfläche, deren heterogener Rohboden aus planiertem Baugrubenaushub entstand. Die Pioniergemeinschaft der Carabiden der Fläche bestand aus überwiegend flugfähigen, euryöken Laufkäferarten geringer Körpergröße. Unter den Opportunisten dominierten *Bembidion tetracolum*, *B. lampros*, *B. quadrimaculatum*, *Trechus quadristriatus* und *Calathus melanocephalus*. Die Aktivitätsdichte der Carabiden war in offen exponierten, wenig bewachsenen Teilflächen deutlich höher als in vegetationsbedeckten Arealen. Sukzessionstendenzen in der Carabidengemeinschaft - bedingt durch den intensiven Wandel der Fläche in der Ausbildung der Vegetation - wurden sichtbar im Wandel der Dominanzpositionen unter den *Bembidion*- und *Calathus*-Arten sowie im Verteilungsmuster dieser Arten in Abhängigkeit von der Struktur und dem Bedeckungsgrad der Vegetation. Eine Klassifikation der Carabidenfauna der unterschiedlichen Brachflächen nach dem Ähnlichkeitsindex von MOUNTFORD bestätigte die geringe Verwandtschaft der Carabidengemeinschaften zwischen jungem und altem Brachland. Innerhalb der jungen Brachfläche erwies sich die Ähnlichkeit zwischen Probeflächen gleicher Lage im Vergleich zwischen 1977 und 1978 als gering. Die Geschwindigkeit der Sukzession war also hier - im Vergleich zum alten Brachland - hoch.

#### Literatur:

- ADIS, J. (1979): Problems of interpreting arthropod sampling with pitfall traps. - Zool. Anz. **202**: 177-184.  
 ANDERSEN, J. (1978): The influence of the substratum on the habitat selection of *Bembidiini* (Col., Carabidae). - Norw. J. Ent. **25**: 119-138.



- BOER, den P. J. (1979): The significance of dispersal power for the survival of species with special reference to the carabid beetles in a cultivated countryside. - In: Population Ecology **25**: 79-94. Stuttgart, New York: Gustav Fischer.
- BRIGGS, J. B. (1961): A comparison of pitfall trapping and soil sampling in assessing populations of two species of ground beetles (Col., Carabidae). - Rep. E. Malling Res. Sta. 108-112.
- DINTHER, van J. B. M., u. F. T. MENSINK (1965): Egg consumption by *Bembidion tetracolum* and *Bembidion lampros* (Carabidae) in laboratory prey density experiments with house fly eggs. - Meded. Landb. Hogesch. Opzoek. Stns. Gent **30**: 1542-1554.
- DUFFEY, E. (1968): An ecological analysis of the spider fauna of sand dunes. J. Anim. Ecol. **37**: 641-674.
- FRANKIE, G. W., u. L. E. EHLER (1978): Ecology of insects in urban environments. - Ann. Rev. Entomol. **23**: 367-387.
- FREUDE, H., HARDE, K. W., u. G. A. LOHSE (1976): Die Käfer Mitteleuropas, Bd. 2 (Carabidae). Krefeld: Goecke und Evers.
- GREENSLADE, P. J. M. (1964): The distribution, dispersal and size of a population of *Nebria brevicollis*, with comparative studies on three other carabidae. - J. Anim. Ecol. **33**: 311-333.
- HAECK, J. (1971): The immigration and settlement of carabids in the new IJsselmeer-polders. - Misc. Pap. Landbouwhogesch. Wageningen **8**: 33-53.
- HEYDEMANN, B. (1962): Die biozönotische Entwicklung vom Vorland zum Koog, II. Teil: Käfer (Coleoptera). - Abh. Akad. Wiss. Lit. Mainz. Math.-naturwiss. Kl. **11**: 170-370.
- HORN, H. S. (1974): The ecology of secondary succession. - Ann. Rev. Ecol. Syst. **5**: 25-37.
- HUIZEN, van T. H. P. (1977): The significance of flight activity in the life cycle of *Amara plebeja* (Coleoptera, Carabidae). - Oecologia (Berl.) **29**: 27-41.
- KEMPSON, D., LLOYD, M., u. GHELARDI, R. (1963): A new extractor for woodland litter. - Pedobiologia **3**: 1-21.
- KLOFT, W. J. (1978): Ökologie der Tiere. - Stuttgart: Eugen Ulmer.
- MITCHELL, B. (1963): Ecology of two carabid beetles, *Bembidion lampros* and *Trechus 4-striatus*. II. Studies on populations of adults in the field, with special reference to the technique of pitfall trapping. - J. Anim. Ecol. **32**: 377-392.
- MOUNTFORD, M. D. (1962): Index of similarity and its application to classificatory problems. - In: Progress in Soil Zoology, London: 43-50.
- NEUMANN, U. (1971): Die Sukzession der Bodenfauna (Carabidae, Coleoptera; Diplopoda und Isopoda) in den forstlich rekultivierten Gebieten des Rheinischen Braunkohlenreviers. - Pedobiologia **11**: 193-226.
- PAUER, R. (1975): Zur Ausbreitung der Carabiden in der Agrarlandschaft, unter besonderer Berücksichtigung der Grenzbereiche verschiedener Feldkulturen. - Z. Angew. Zool. **62**: 457-489.
- POSPISCHIL, R., u. H.-U. THIELE (1979): Bodenbewohnende Käfer als Bioindikatoren für menschliche Eingriffe in den Wasserhaushalt eines Waldes. - Verh. Ges. Ökol. Münster 1978: 453-463.
- SCHAEFER, M. (1970): Einfluß der Raumstruktur in Landschaften der Meeresküste auf das Verteilungsmuster der Tierwelt. - Zool. Jb. Syst. **97**: 55-124.
- SCHAEFER, M., u. K. KOCK (1979): Zur Ökologie der Arthropodenfauna einer Stadtlandschaft und ihrer Umgebung. I. Laufkäfer (Carabidae) und Spinnen (Araneida). - Anz. Schädlingskde. Pflanzen-Umweltschutz **52**: 85-90.
- SCHERNEY, F. (1961): Beiträge zur Biologie und ökonomischen Bedeutung räuberisch lebender Käferarten. - Z. Angew. Ent. **48**: 163-175.
- STRÜVE-KUSENBERG, R. (1980): Sukzession und trophische Struktur der Bodenfauna von Brachlandflächen. - Pedobiologia (im Druck).
- THIELE, H.-U. (1977): Carabid beetles in their environments. - Zoophysiol. Ecol. **10**. Berlin, Heidelberg, New York: Springer.
- TIETZE, F. (1973): Zur Ökologie, Soziologie und Phänologie der Laufkäfer (Coleoptera, Carabidae) des Grünlandes im Süden der DDR. - Hercynia **10**: 111-126.



- TISCHLER, W. (1965): Agrarökologie. Jena: Gustav Fischer.  
TISCHLER, W. (1980): Biologie der Kulturlandschaft. Stuttgart, New York: Gustav Fischer.  
TOPP, W. (1971): Zur Ökologie der Müllhalden. - Ann. Zool. Fenn. **8**: 194-222.  
TOPP, W. (1972): Die Besiedlung eines Stadtparks durch Käfer. - Pedobiologia **12**: 336-346.  
TOPP, W. (1975): Zur Besiedlung einer neu entstehenden Insel. Untersuchungen am „Hohen Knechtsand“. - Zool. Jb. Syst. **102**: 215-240.

Anschrift des Verfassers:

Dipl.-Biol. Regine Strüve-Kusenberg, II. Zoologisches Institut der Universität Göttingen,  
Abt. Ökologie, Berliner Straße 28, D-3400 Göttingen