

Vorkommen und Diversität von Laufkäfer-Gemeinschaften in verschiedenen Ökosystemen (Col., Carabidae)*

Werner Topp

Abstract: Occurrence and diversity of ground beetle assemblages in several ecosystems (Col., Carabidae). - Ground beetles were surveyed in Franconia (50°N) by using pitfalls in 6 different habitats. A total of 5.058 individuals and 70 species were trapped. The results - compared with earlier investigations in Holstein (55°N) - indicate: ground beetle associations are more similar in agro-ecosystems than in forest sites. If the same species are found in both areas, habitat preference is not always the same. Some species are hygrophilic in the south and meso- or xerophilic in the north (*Carabus problematicus*, *Agonum mülleri*, *Brachynus crepitans*), others prefer the forest or open fields in the south but are more synanthropic in the north (*Carabus nemoralis*, *Pterostichus melanarius*, *Bembidion lampros*). Within the habitats species abundance curves fitted a logarithmic series distribution. Among the habitats diversity showed high relationship (Wainstein-Index) not only between adjacent forests and neighbouring fields but also between the distant terrestrial fluvial zone and the agro-ecosystems.

1. Einleitung

Laufkäfer sind sowohl taxonomisch als auch ökologisch ausführlich bearbeitet und daher als Indikatoren zur Kennzeichnung von Lebensräumen gut geeignet (TIETZE 1968, THIELE 1973). Da in Oberfranken bisher nur wenige Untersuchungen zur Arthropodenfauna vorliegen, sollten Laufkäfer-Aufsammlungen in der Nähe von Bayreuth (50°N) erste Charakterisierungen verschiedener Biotope ermöglichen. Doch nicht nur der Kennzeichnung der einzelnen Lebensräume, sondern auch einem Vergleich zwischen ihnen sollten die Laufkäfer dienen, um so einen Eindruck von der faunistischen Eigenständigkeit benachbarter Standorte zu erhalten und über mögliche Übereinstimmungen der „Naturlandschaft“ am Beispiel einer Auwiese zur Kulturlandschaft Auskunft zu erhalten (TISCHLER 1965).

Ein Vergleich zu vorhergehenden und mit gleicher Methodik durchgeführten Untersuchungen in Schleswig-Holstein (u. a. TOPP 1979, TRITTELVITZ u. TOPP 1980) sollte darüber hinaus zur Klärung der Biotopbindungen von Laufkäfern und ihrer zoogeographischen Besonderheiten beitragen.

2. Methodik

An sechs Standorten wurden je 6 Barberfallen mit einer inneren Öffnungsweite von 55 mm in 10 m Abstand voneinander aufgestellt. Die Fallen waren mit 4%igem Formalin und einigen Tropfen Detergentien bis zur Hälfte gefüllt. Sie standen von April bis Novem-

* Herrn Prof. Dr. W. Tischler zum 70. Geburtstag gewidmet.

ber 1980 und wurden im Gelände alle 14 Tage ausgetauscht. Weder Regenschutz-Dächer, die das Mikroklima beeinflussen können, noch Kragenmanschetten am Deckelgewinde der Gläser, die einen Störfaktor darstellen konnten, fanden Verwendung.

Die Standorte wurden so gewählt, daß die extensiv genutzten Flächen (I = Auwiese, II = lichter Fichtenwald, III = geschlossener Mischwald) und die intensiv (bzw. früher intensiv) genutzten Flächen beieinander lagen (IV = Wiese, V = Sommergerste, VI = Brache). Außerdem sollten Auwiese einerseits, Mahdfläche und Brache andererseits voneinander entfernt liegen, um mögliche zufällige Dispersionsbewegungen der Käfer zwischen ihnen ausschließen zu können. Der Abstand zwischen Auwiese und Agrarfläche betrug 4 km.

3. Artenspektrum

Auf 6 ausgewählten Flächen wurden während des Untersuchungszeitraumes etwas mehr als 5000 Laufkäfer gefangen, die sich auf 70 Arten verteilten. Die weitaus größte Anzahl kam in den landwirtschaftlich genutzten Flächen vor. Sowohl im Dauergrünland (Standort IV, Wiese) als auch in Feldkulturen (Standort V, Sommergerste) war nicht nur die Individuenzahl, sondern auch die Artenzahl besonders hoch (Tab. 1). Auffallend wenig Individuen kennzeichneten hingegen - allerdings bei großem Artenreichtum - die Brachfläche (Standort VI). Die Vergleichsflächen in den Wäldern, lichter Fichtenwald (Standort II) und geschlossener Mischwald (Standort III), unterschieden sich von allen anderen Habitaten durch ihre geringe Artenzahl.

Im Bereich der Auwiese (Standort I), auf der Mahdfläche (IV) und der Brache (VI) war *Pterostichus (Poecilus) versicolor* dominant; die nächst häufigen Arten unterschieden sich jedoch voneinander. Es waren *Pterostichus melanarius*, *Nebria brevicollis* bzw. *Pterostichus ovoideus*. Im Getreidefeld überwog *Pterostichus cupreus*, in den Waldstandorten waren es hingegen *Pterostichus niger* bzw. *Pt. oblongopunctatus*.

Bei den dominant auftretenden Laufkäfern handelt es sich überwiegend um Arten, die nicht nur im süddeutschen Raum, sondern auch in Norddeutschland und Dänemark sehr häufig sein können. Dies ergeben sowohl Untersuchungen auf Feldern, in Feldgehölzen und Wallhecken (TISCHLER 1958, FUCHS 1969, PAUER 1975) als auch die Befunde aus Buchenwäldern (JØRUM 1976). Besonders die Felder in Nord- und Süddeutschland sind durch die gleichen dominanten Arten gekennzeichnet.

Regionale Besonderheiten der „Feld-Arten“ gelten höchstens für die subdominant auftretenden Laufkäfer mit einem Individuenanteil $< 10\%$. So kamen in den vorliegenden Aufsammlungen auf den landwirtschaftlich genutzten Flächen einige Arten vor, die von der cimbrischen Halbinsel nicht bekannt sind oder dort sehr selten sein dürften. Es sind *Carabus ullrichi*, *Pterostichus ovoideus*, *Pt. macer* und *Bembidion lunulatum*. Die beiden zuletzt genannten Arten sind flugfähig und besitzen eine sehr große Dispersionskraft, so daß sie hin und wieder an der Nord- und Ostseeküste gefunden werden konnten (z. B. TOPP 1979 a); als charakteristische Feldarten fehlen sie jedoch in Norddeutschland. Dies gilt auch für *Brachynus crepitans*. Während der Bombardierkäfer im Untersuchungsgebiet auf Feldern zwar nicht häufig aber doch regelmäßig auftritt, ist er in seinem Vorkommen in Norddeutschland und Skandinavien auf Wärmeinseln angewiesen und dort kaum von Feldern bekannt.

Die Wälder Nord- und Süddeutschlands sind durch größere faunistische Unterschiede gekennzeichnet als die Agro-Ökosysteme. So machen die Carabiden der Standorte II und III, die aus den feuchten Wäldern Norddeutschlands unbekannt sind, mehr als 15 % der Aufsammlungen aus. Es handelt sich um *Carabus problematicus*, *Abax parallelus* und *Pterostichus aethiops*. Hingegen fehlten im Untersuchungsgebiet Arten oder waren

Tab. 1: Verteilung der Laufkäfer auf 6 verschiedene Standorte. I = Auwiese, II = lichter Fichtenwald, III = Mischwald, IV = Mahdfläche, V = Sommergerste, VI = Brache; I-III und IV-VI grenzen aneinander (Zahlen = Individuen).

	I	II	III	IV	V	VI	Σ
<i>Abax parallelepipedus</i> (MILLER et MITTERPACHER) 1783	9	41	140	1	2	-	193
<i>Abax parallelus</i> (DUFTSCHMID) 1812	3	22	4	-	2	-	31
<i>Agonum fuliginosum</i> (PANZER) 1809	1	-	-	-	-	-	1
<i>Agonum mülleri</i> (HERBST) 1785	1	3	3	57	8	3	75
<i>Amara aenea</i> (DEGEER) 1774	-	-	-	1	1	1	3
<i>Amara aulica</i> (PANZER) 1797	-	-	-	1	-	5	6
<i>Amara bifrons</i> (GYLLENHAL) 1810	-	-	-	-	1	-	1
<i>Amara communis</i> (PANZER) 1797	3	-	-	5	-	1	9
<i>Amara familiaris</i> (DUFTSCHMID) 1812	-	-	-	1	-	-	1
<i>Amara lunicollis</i> SCHIÖDTE 1837	8	-	-	1	-	4	13
<i>Amara majuscula</i> CHAUDOIR 1850	-	-	-	-	1	-	1
<i>Amara montivaga</i> STURM 1825	-	-	-	1	-	-	1
<i>Amara piebeja</i> (GYLLENHAL) 1810	-	-	-	-	-	1	1
<i>Amara similata</i> (GYLLENHAL) 1810	1	-	-	-	-	-	1
<i>Badister bipustulatus</i> (FABRICIUS) 1792	-	-	-	-	-	12	12
<i>Bembidion lampros</i> (HERBST) 1784	-	3	-	23	12	-	38
<i>Bembidion lunulatum</i> (FOURCROY) 1785	10	16	-	144	19	3	192
<i>Bembidion obtusum</i> SERVILE 1821	-	-	-	-	23	11	34
<i>Bembidion properans</i> STEPHENS 1829	-	-	-	24	-	-	24
<i>Bembidion tetracolum</i> SAY 1823	1	-	-	-	-	-	1
<i>Bembidion quadrimaculatum</i> (LINNÉ) 1761	-	-	-	-	4	-	4
<i>Brachinus crepitans</i> (LINNÉ) 1758	-	-	-	-	2	1	3
<i>Calathus fuscipes</i> (GOEZE) 1777	-	-	-	24	2	2	28
<i>Calathus melanocephalus</i> (LINNÉ) 1758	-	-	-	-	-	2	2
<i>Calathus micropterus</i> (DUFTSCHMID) 1812	-	3	-	-	-	-	3
<i>Calathus piceus</i> (MARSHAM) 1812	-	-	-	-	1	-	1
<i>Carabus auratus</i> LINNÉ 1761	-	-	-	-	1	1	2
<i>Carabus cancellatus</i> ILLIGER 1798	40	9	-	45	63	-	157
<i>Carabus convexus</i> FABRICIUS 1775	-	2	-	3	-	-	5
<i>Carabus granulatus</i> LINNÉ 1758	9	2	-	18	35	1	65
<i>Carabus nemoralis</i> MÜLLER 1784	14	12	17	-	-	-	43
<i>Carabus problematicus</i> HERBST 1786	-	29	12	-	-	-	41
<i>Carabus ullrichi</i> GERMAR 1824	-	-	-	3	9	4	16
<i>Carabus violaceus</i> LINNÉ 1758	4	21	16	-	-	1	42
<i>Clivina fossor</i> LINNÉ 1758	28	-	-	67	7	1	103
<i>Dyschirius globosus</i> HERBST 1783	4	-	-	127	-	-	131
<i>Harpalus aeneus</i> (FABRICIUS) 1775	-	-	-	1	-	-	1
<i>Harpalus dimidiatus</i> (ROSSI) 1790	-	-	-	-	-	9	9
<i>Harpalus latus</i> (LINNÉ) 1758	16	-	-	-	-	-	16
<i>Harpalus rufipes</i> (DEGEER) 1774	-	-	-	4	70	-	74
<i>Harpalus ruficornis</i> STURM 1818	-	-	-	-	-	6	6
<i>Leistus ferrugineus</i> (LINNÉ) 1758	-	-	-	-	-	6	6
<i>Leistus rufescens</i> (FABRICIUS) 1775	1	-	-	-	-	-	1
<i>Loricera pilicornis</i> (FABRICIUS) 1775	-	-	-	8	6	-	14
<i>Molops elatus</i> (FABRICIUS) 1801	1	-	-	1	-	-	2
<i>Microlestes minutulus</i> (GOEZE) 1777	-	-	-	1	1	-	2
<i>Nebria brevicollis</i> (FABRICIUS) 1792	18	3	3	402	312	-	738
<i>Notiophilus aquaticus</i> (LINNÉ) 1758	-	-	-	1	-	-	1
<i>Notiophilus biguttatus</i> (FABRICIUS) 1779	-	22	3	-	-	-	25
<i>Notiophilus palustris</i> (DUFTSCHMID) 1812	-	1	-	5	-	-	6
<i>Patrobus atrorufus</i> (STROEM) 1768	1	-	-	-	1	-	2
<i>Platynus assimilis</i> (PAYKULL) 1790	-	1	1	-	-	-	2
<i>Platynus dorsalis</i> (PONTOPPIDAN) 1763	-	-	-	-	1	1	2
<i>Pterostichus aethiops</i> (PANZER) 1797	-	-	60	-	-	-	60
<i>Pterostichus anthracinus</i> (ILLIGER) 1798	-	-	-	105	-	-	105
<i>Pterostichus cupreus</i> (LINNÉ) 1758	6	-	-	113	820	13	952
<i>Pterostichus longicollis</i> (DUFTSCHMID) 1812	-	-	-	-	-	1	1
<i>Pterostichus macer</i> (MARSHAM) 1802	-	-	-	-	14	10	24
<i>Pterostichus melanarius</i> (ILLIGER) 1798	86	-	-	207	211	4	508
<i>Pterostichus niger</i> (SCHALLER) 1783	23	59	16	-	-	-	98
<i>Pterostichus nigrita</i> (PAYKULL) 1790	1	-	-	-	-	-	1
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> (FABRICIUS) 1787	-	57	144	-	-	-	201
<i>Pterostichus ovoideus</i> (STURM) 1824	-	-	-	15	1	22	38
<i>Pterostichus vernalis</i> (PANZER) 1796	5	-	-	81	5	8	9
<i>Pterostichus versicolor</i> (STURM) 1824	189	3	-	436	27	41	696
<i>Stomis pumicatus</i> (PANZER) 1796	-	-	-	-	1	1	2
<i>Synuchus nivalis</i> (PANZER) 1797	1	-	-	1	4	-	6
<i>Trechus secalis</i> (PAYKULL) 1790	11	17	2	1	-	-	31
<i>Trechus quadristriatus</i> (SCHRANK) 1781	1	-	-	13	12	18	44
<i>Trichotichnus laevicollis</i> (DUFTSCHMID) 1812	-	1	-	-	-	-	1
	496	327	421	1941	1679	194	5058

selten, die wie *Carabus hortensis* und *Calathus micropterus* in Norddeutschland zu den häufigsten Waldbesiedlern zählen (JØRUM 1976, TOPP 1979 b).

Wenn auch viele derselben Arten sowohl in Norddeutschland als auch in Süddeutschland für die Agro-Ökosysteme oder die Wälder charakteristisch sind, so bedeutet dies nicht, daß ihre Habitatbindung in beiden Regionen gleich ist. So können z. B. dieselben Arten in Süddeutschland Getreidefelder auf Lehm Böden, in Norddeutschland aber Getreidefel-

der auf sandigen Böden besiedeln, oder es sind dieselben Arten, die in Süddeutschland feuchte Buchenwälder, in Norddeutschland aber trockene Kiefernwälder bewohnen. Beispiele für derartige relative Biotopbindungen geben, wie es bereits für *Brachynus crepitans* verdeutlicht wurde, einige der aufgefundenen Käferarten.

Agonum mülleri bevorzugt im Untersuchungsgebiet Quellhorizonte, verläßt diese, sobald sie an Sonnentagen austrocknen. - In Skandinavien ist *A. mülleri* jedoch für mäßig feuchte Böden charakteristisch. „Das Feuchtigkeitsbedürfnis der Imago ist nicht sehr groß, da sie oft an oberflächlich ganz trockenem, rissigem Lehm auftritt“ (LINDROTH 1945).

Ein noch auffälligeres Beispiel für die sich verändernde Feuchtigkeitsbindung weit verbreiteter Arten zeigt *Carabus problematicus*. Während diese Art im Untersuchungsgebiet gemeinsam mit *Pterostichus niger*, *Pt. oblongopunctatus*, *Abax parallelepipedus* und *Carabus violaceus* vorkommt, feuchte Habitate besiedelt und sogar nasse Lehmböden nicht meidet, ist sie im nördlichen Europa auf trockene Habitate angewiesen. LINDROTH (1945) bezeichnet *C. problematicus* als „eine ausgesprochene xerophile Art, die auf vollkommen offenem oder mit Kiefern ganz licht bewachsenem Heidegrund lebt und nur ganz niedrige Bodenvegetation meist von Reisern (z. B. *Calluna* und *Empetrum*) und Flechten verträgt. Stets auf Kiesgrund, gewöhnlich Moräne.“ Diese Eigenschaft weit verbreiteter Arten, in ihrem südlichen Areal hygrophiler, in ihrem nördlichen xerophiler zu sein, ist auch von anderen Insektengruppen bekannt. Weitere Beispiele gibt TISCHLER (1965). Die Individuen von *Carabus problematicus* lassen in den verschiedenen geographischen Gebieten Europas auch morphologische Unterschiede erkennen, die sich u. a. in der Form des Pronotums und der Flügeldeckenskulptur äußern. In der Umgebung von Bayreuth lebt die Subspezies *C. p. problematicus* (natio: *obenbergerianus*); in Schleswig-Holstein kommt auf den diluvialen Sandböden der Geest die Subspezies *C. p. gallicus* (natio: *diluvialis*) vor (BLUMENTHAL u. NÜSSLER 1967).

Nicht nur die regionale Feuchtigkeitsbindung ändert sich für Arten mit großer geographischer Verbreitung, auch die Bindung an den Siedlungsbereich des Menschen ist regional gerichtet. Sie wird vom Optimalbereich einer Art zu ihren Randzonen enger. So zeigen einige der aufgefundenen Laufkäfer die Tendenz der nach Norden zunehmenden Synanthropie (TISCHLER 1952, TOPP 1971). Hierzu gehören die in den Agro-Ökosystemen häufig auftretenden *Pterostichus melanarius*, *Harpalus rufipes* und *Bembidion lampros*. *Carabus nemoralis* und *Pterostichus niger*, für die eine solche Veränderung der regionalen synanthropen Habitatbindung ebenfalls gilt, kamen in den vorliegenden Fängen nicht in der Agrarlandschaft, wohl aber in den Waldstandorten und der extensiv genutzten Auwiese vor. In Mähren ist *C. nemoralis* in Niederungswäldern nicht selten (OBRTTEL 1971).

Laufkäfer sind in ihrem Lebensraum zoophag (z. B. *Pterostichus*) oder überwiegend phytophag (z. B. *Harpalus*). Nahe verwandte Arten, die in verschiedenen Lebensräumen vorkommen, können in diesen die gleiche ökologische Bedeutung haben. Über die Stellenäquivalenz oder Vikarianz von Arten geben Vertreter aus den Gattungen *Carabus* und *Agonum* deutliche Hinweise (TISCHLER 1958). Hier sind es *Pterostichus oblongopunctatus* im Wald, *Pterostichus* (*Poecilus*) *versicolor* in der Wiese und *Pterostichus* (*Poecilus*) *cupreus* auf dem Feld, die etwa gleich groß sind und als Frühlingstiere mit Imaginalüberwinterung (THIELE 1971) ökologische Gleichwertigkeit aufweisen dürften.

4. Artengemeinschaft und relative Abundanz (α -Diversität)

Führt man quantitative Aufsammlungen durch, so wird man meistens wenige Arten mit großer Individuenzahl und viele Arten mit geringer Individuenzahl finden. Diese Beziehungen der relativen Häufigkeiten sind nicht willkürlich, sondern treten in gesetzmäßiger Weise auf und scheinen die Möglichkeiten der Ausnutzung ökologischer Nischen in einem Gebiet widerzuspiegeln.

In Abbildung 1 sind die Artensequenzen für 6 verschiedene Habitate und Dominanzwerte der einzelnen Arten gegeneinander abgetragen. Die Daten zeigen an, daß sie - beson-

ders die Standorte II, III und IV - einer logarithmischen Serie folgen (s. auch BENGTON 1980). In den Standorten I, V und VI sind Abweichungen von der Log-Serie erkennbar. Diese werden zum größten Teil durch die häufigen Arten verursacht, die noch häufiger sind, als man erwarten sollte. Entsprechende Abweichungen von der Log-Serie fanden TAYLOR et al. (1976) bei Macrolepidoptera-Aufsammlungen.

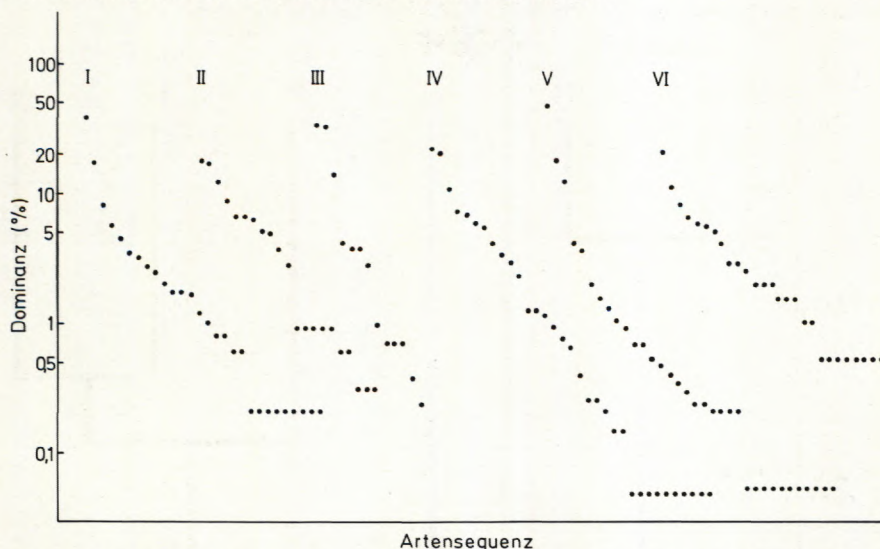


Abb. 1: Artensequenz-Abundanzkurven für Gemeinschaften von Laufkäfern in 6 verschiedenen Habitaten (cf. Tabelle 1).

Ausführliche Analysen der Diversitäten von Lebensgemeinschaften hat MAY (1975) durchgeführt. Danach beschreiben logarithmische Serien eine Lebensgemeinschaft, in der die an ihr beteiligten Arten nach dem „niche-preemption“-Modell (der erfolgreichsten Art steht eine Fraktion (k) des vorhandenen Ressourcen-Angebots zur Verfügung, der nächsten Art eine Fraktion (k) aus dem Rest, usw.) nacheinander die ihnen zur Verfügung stehenden Nischen auffüllen, dabei jedoch nicht in gleichen Abständen einen Lebensraum besiedeln - dies würde zur geometrischen Serie führen - sondern zufällig in einem Habitat eintreffen (BOSWELL und PATIL 1971). Diese Verteilung ist aber nur dann gültig, wenn es sich um eine relativ kleine, ökologisch homogene Gruppe von Arten handelt, deren Vorkommen von nur wenigen Parametern bestimmt wird. - Die Carabiden scheinen die Voraussetzungen zu erfüllen. Wenigstens für die dicht besiedelten Agro-Ökosysteme lassen sich Sonderung und Koexistenz der häufigsten Arten (i. e. 80-90 % aller Individuen) durch die beiden Parameter Größe und Phänologie erklären (TOPP in Vorb.).

Für eine große, ökologisch heterogene Artengemeinschaft hat die logarithmische Serie keine Gültigkeit mehr; für sie gibt die Lognormal-Verteilung die angemessenste Beschreibung, wie es am Beispiel der Laufkäfer für die Knechtsand-Fauna verdeutlicht werden konnte (TOPP 1975). Die Lognormal-Verteilung gibt keine Information über Lebensgemeinschaften; dominante Arten sind solche mit einer großen Zuwachsrates (r), zu unterschiedlichen Zeiten können verschiedene Arten dominant sein. Ist die Umwelt zufälligen Veränderungen unterworfen, oder sind zahlreiche Parameter für das Vorkommen von Arten bedeutsam, so darf man eine Lognormal-Verteilung als statistisches Gesetz der großen Zahlen vermuten.

5. Biozönotische Ähnlichkeit (β -Diversität)

Die β -Diversität gibt einen Vergleich der qualitativen und quantitativen Ausstattung von verschiedenen Lebensgemeinschaften. Besonders in der Pflanzenökologie sind derarti-

ge vergleichende Untersuchungen von Standorten durchgeführt und viele Methoden hierzu entwickelt worden (SOUTHWOOD 1978). Für die vorliegenden Aufsammlungen habe ich den Index von WAINSTEIN (1967) verwendet, der die Jaccardsche Zahl $C_j = j / (a+b-j)$ und die Renkonensche Zahl für die Dominanz-Identität miteinander verbindet (Abb. 2). Dieser Index hat den Vorteil, daß weder die seltenen Arten überbewertet, noch Arten vernachlässigt werden, die nur in einem der Habitats auftreten.

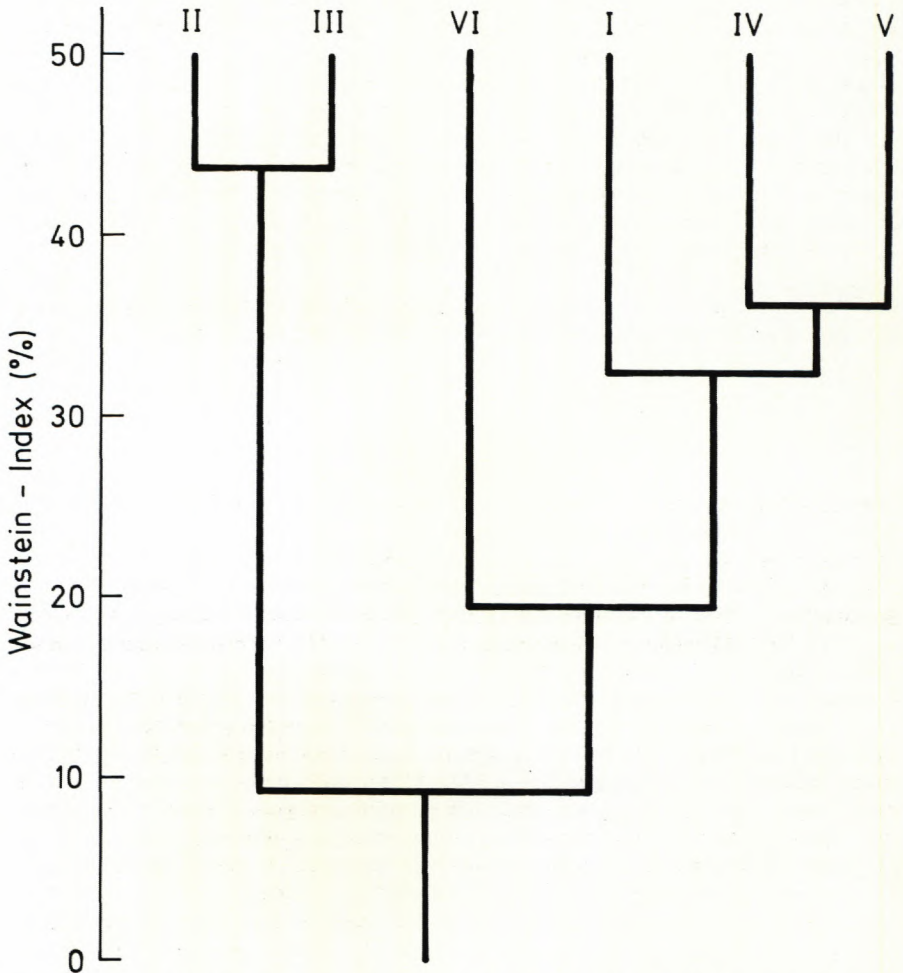


Abb. 2: Verwandtschaft der Habitats I-VI (cf. Tabelle 1) nach dem Wainstein-Index.

Der Wainstein-Index zeigt, daß die beiden benachbarten Wald-Standorte (II und III) eine besonders große Übereinstimmung aufweisen; dies gilt ebenso für die aneinandergrenzenden Agrarflächen (IV und V). Mit diesen beiden hat die Auwiese (I) große Ähnlichkeit, obwohl sie von den Agro-Ökosystemen etwa 4 km entfernt liegt, unmittelbar an die beiden Wald-Standorte angrenzt und charakteristische Waldarten wie *Carabus violaceus*, *C. nemoralis*, *Abax parallelepipedus* und *A. parallelus* in sie einstrahlen. Die große quantitative Übereinstimmung zwischen der Auwiese und den Agrarflächen zeigt, daß auch in Süddeutschland die Flußufer die ursprünglichen Lebensräume für die Laufkäfer der Felder bilden. Dies gilt wenigstens für solche Assoziationen, die Dauergrünland und Agrarflächen feuchter, lehmiger Böden charakterisieren. Die Brachfläche (VI) hat, obwohl in unmittelbarer Nähe der Kulturfelder gelegen, bereits eine deutliche faunistische Eigenständigkeit erreicht.

In 6 verschiedenen Standorten wurde die Laufkäferfauna untersucht (5058 Individuen, 70 Arten). Jeder Standort besitzt eine charakteristische Arten-Individuen-Zusammensetzung, die weitgehend der Logarithmischen Serie folgt. Ähnlichkeitsberechnungen zwischen den Standorten (Wainstein-Index) ergaben, daß nicht nur große Übereinstimmungen bei den benachbarten Waldstandorten und den benachbarten Feldern bestehen, sondern auch zwischen den voneinander entfernt gelegenen Agrarflächen und Auwiesen. Aufgelassene Felder hatten eine große faunistische Eigenständigkeit erreicht. Vergleiche zur Fauna Norddeutschlands und Fennoskandiens lassen eine größere Übereinstimmung bei den Feldarten, eine geringere bei den Waldarten erkennen. Zeigen Laufkäfer-Arten eine große zoogeographische Verbreitung, so kann ihre jeweilige Biotopbindung unterschiedlich sein. Dies gilt sowohl für die Feuchtigkeitsbindung von *Carabus problematicus*, *Agonum mülleri* und *Brachynus crepitans*, die im Süden stärker hygrophil und im Norden mehr meso- bis xerophil sind, als auch für die synanthropen Bindungen einzelner Arten. Bei *Carabus nemoralis* - in Franken eine Waldart - *Pterostichus melanarius* und *Bembidion lampros* nimmt der synanthrope Charakter nach Norden zu.

Drei Arten aus der Gattung *Pterostichus*, die jeweils in einem ihrer Besiedlungsareale dominant waren, weisen ökologische Gleichwertigkeit (Vikarianz) auf.

Literatur:

- BENGTSON, S. - A. (1980): Species assemblages and coexistence of Faroe Island ground beetles (Coleoptera: Carabidae). - *Entomologia Generalis* **6**: 251-266.
- BLUMENTHAL, C. L., u. H. NÜSSLER (1967): *Carabus (Mesocarabus) problematicus* Herbst in Mitteleuropa (Coleoptera, Carabidae). - *Mitt. Münchener Entomol. Ges.* **54**: 82.
- BOSWELL, M. T., and G. P. PATIL 1971: Chance mechanisms generating of the logarithmic series distribution used in the analysis of number of species and individuals. In: G. P. PATIL, E. C. PIELOU, and W. E. WATERS, eds. *Statistical Ecology*. Vol. 3, 99-130. Pennsylvania State Univ. Press, Univ. Park, Pa.
- FUCHS, G. (1969): Die ökologische Bedeutung der Wallhecken in der Agrarlandschaft Norddeutschlands am Beispiel der Käfer. - *Pedobiologia* **9**: 432-458.
- LINDROTH, C. H. (1945): Die Fennoskandischen Carabidae. - *I. Medd. Göteborgs Mus. Zool. Avd.* **109**: 1-709.
- MAY, R. M. (1975): Patterns of species abundance and diversity. In: M. L. CODY, and J. M. DIAMOND, eds. *Ecology and Evolution of Communities*, pp. 81-120. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- OBTEL, R. (1971): Soil surface coleoptera in a lowland forest. - *Acta Sc. Nat. Brno* **5**: 1-47.
- PAUER, R. (1975): Zur Ausbreitung der Carabiden in der Agrarlandschaft, unter besonderer Berücksichtigung der Grenzbereiche verschiedener Kulturen. - *Z. angew. Zool.* **62**: 457-489.
- JØRUM, P. (1976): En undersøgelse af løbebillfaunaens sammensætning og saesonaktivitet i en dansk bøgeskov (Coleoptera, Carabidae). - *Ent. Meddr.* **44**: 81-99.
- SOUTHWOOD, T. R. E. (1978): *Ecological methods*. Chapman and Hall, London.
- TAYLOR, L. R., KEMPTON, R. A., u. I. P. WOJWOD (1976): Diversity statistics and the log-series model. - *J. Anim. Ecol.* **45**: 255-272.
- THIELE, H. U. (1971): Die Steuerung der Jahresrhythmik von Carabiden durch exogene und endogene Faktoren. - *Zool. Jb. Syst.* **98**: 341-371.
- THIELE, H. U. (1973): Physiologisch-ökologische Studien an Laufkäfern zur Kausalanalyse ihrer Habitatbindung. *Verh. Ges. Ökologie, Saarbrücken*, pp. 39-54.

- TIETZE, F. (1968): Untersuchungen über die Beziehung zwischen Bodenfeuchte und Carabidenbesiedlung in Wiesengesellschaften. - *Pedobiologia* **8**: 50-58.
- TISCHLER, W. (1952): Biozönotische Untersuchungen an Ruderalstellen. - *Zool. Jb. Syst.* **81**: 122-174.
- TISCHLER, W. (1958): Synökologische Untersuchungen an der Fauna der Felder und Feldgehölze. - *Z. Morph. Ökol. Tiere* **47**: 54-114.
- TISCHLER, W. (1965): *Agrarökologie*, Fischer, Jena.
- TOPP, W. (1971): Zur Ökologie der Müllhalden. - *Ann. Zool. Fennici* **8**: 194-222.
- TOPP, W. (1975): Zur Besiedlung einer neu entstehenden Insel. Untersuchungen am „Hohen Knechtsand“. - *Zool. Jb. Syst.* **102**: 215-240.
- TOPP, W. (1979a): Insekten der Watten und Strände des „Hohen Knechtsandes“. - *Beitr. Naturk. Niedersachsens* **32**: 106-112.
- TOPP, W. (1979b): Verteilungsmuster epigäischer Arthropoden in einer Binnendünenlandschaft. - *Schr. Naturw. Ver. Schlesw.-Holst.* **49**: 61-79.
- TRITTELVITZ, W., und W. TOPP (1980): Verteilung und Ausbreitung der epigäischen Arthropoden in der Agrarlandschaft I. Carabidae. - *Anz. Schädlingsskde., Pflanzenschutz, Umweltschutz* **53**: 17-20.
- WAINSTEIN, B. A. (1967): Some methods of evaluation of similarity of biocoenoses. - *Zool. Zh.* **46**: 981-986 (russ.).

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. W. Topp, Lehrstuhl für Tierökologie der Universität Bayreuth,
Universitätsstr. 30, D-8580 Bayreuth