

Aus der Sektion Biowissenschaften der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg
Wissenschaftsbereich Zoologie

(Wissenschaftsbereichsleiter: Prof. Dr. J. Schuh)

Die Jahresrhythmik ausgewählter Carabidenarten (Coleoptera) in Kiefernforsten der Dübener Heide

Von **Annegret Stubbe**

Mit 8 Abbildungen und 7 Tabellen

(Eingegangen am 8. November 1981)

1. Einleitung

Im Rahmen eines mehrjährigen Forschungsprogrammes zur Suche und Festlegung pflanzlicher und tierischer Bioindikatoren, an dem neben anderen Instituten auch der Wissenschaftsbereich Zoologie der Sektion Biowissenschaften der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg beteiligt war, wurden im Rauchschaengebiet Dübener Heide die Carabidengemeinschaften unterschiedlich immissionsbelasteter Kiefernforste analysiert.

Anhand eines Materials von 36 125 Carabiden aus insgesamt 92 Arten konnten für verschiedene Species wertvolle Daten zur saisonalen Aktivität bzw. Jahresrhythmik gewonnen werden, die im folgenden vorgestellt werden sollen.

2. Untersuchungsgebiet und Untersuchungsflächen

Die Dübener Heide liegt nordöstlich des Halle-Leipziger Industriegebietes. Sie wird von den Flußauen der Mulde im Westen und der Elbe im Norden und Osten begrenzt. Die Niederung zwischen Torgau und Bad Dübén bildet den südlichen Abschluß. Geomorphologisch kann das Gebiet als Glazialhügelland mit einzelnen Talsandflächen betrachtet werden. Wichtigste Bodentypen im zentralen Teil der Dübener Heide sind Braunerden, Braunpodsole und Fahlerden auf pleistozänen Sanden, in Randlagen und Bachtälern sowie bei Staunässe treten verschiedene Gleyeformen auf (vgl. Mautschke et al. 1970).

Auf Grund der hochgradigen Belastung mit industriellen Schadstoffen, besonders SO_2 , NO_x und CaO-haltigen Stäuben, wurde die Dübener Heide von Lux und Stein (1977) anhand des Schadbildes, welches die Kiefer *Pinus sylvestris* zeigt, in Schadzonen eingeteilt (vgl. Abb. 1), wobei I die am stärksten belastete Zone ist (vgl. auch Stubbe 1981, Stubbe und Tietze 1982).

Zur Analysierung der Arthropodenzönosen und speziell der Carabidengemeinschaften der Kiefernforste wurden die in Abb. 1 dargestellten Untersuchungsflächen ausgewählt. Wir legten eine 24 km lange Trasse, beginnend bei Roßdorf (westlich von Burgkennitz) und endend bei Reinharz, durch die von Lux und Stein (1977) ausgewiesenen Schadzonen. Entlang dieses Transekts wurde außer an den Kilometern 9 (Ortschaft Gröbern), 14 (Ortschaft Hohenlubast) und 19 (nur Buchenwald) je eine Fangstelle in 40- bis 80jährigen Kiefernbeständen eingerichtet. Es liegen also 21 Fangplätze vor. Diese waren mit je acht Bodenfallen nach Barber (1931) bestückt (s. a. 4.). Außerdem wurden in der Mitte und am Ende der Trasse noch in verschiedenen alten

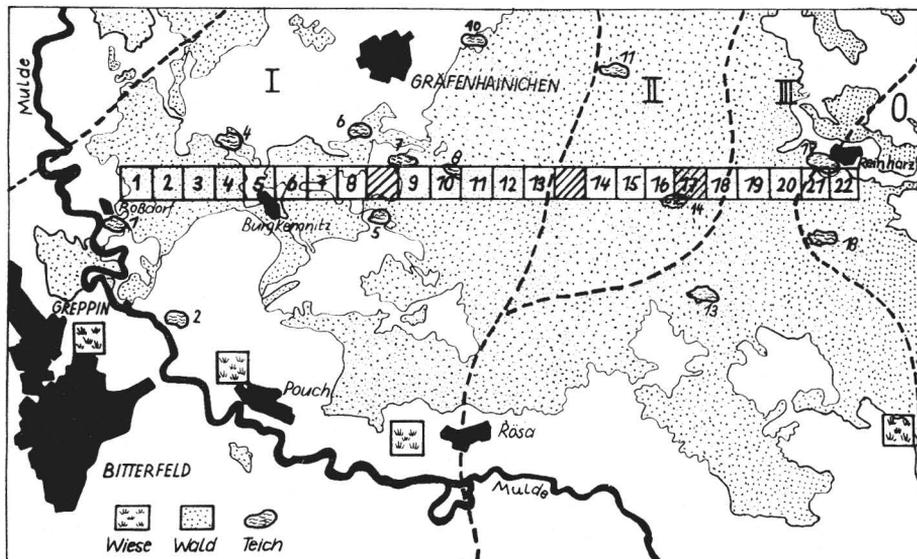


Abb. 1. Untersuchungsgebiet Dübener Heide. I, II, III, 0 = Schadzonen; 1, 2, 3... 22 = Untersuchungsflächen der Trasse

Kiefernforsten Untersuchungen durchgeführt. Der erste Komplex liegt um die Stelle 10, also noch in der Schadzone I, der zweite um die Versuchsfläche 21 in der Schadzone 0. Diese Kiefernforst-Sukzessionen umfassen jeweils folgende Altersklassen:

- 0 = Kahlschlag bzw. Neuanpflanzung
- I = Schonung
- I-II = Stangenholz, 20- bis 40jährig
- III-IV = 40- bis 80jähriger Bestand
- V-VI = Altholz, über 80jährig

Es ergibt sich folgende Nomenklatur der Flächen der Sukzessionen:

1. Schadzone I

- I₀ — Kahlschlag bzw. Neuanpflanzung, 1- bis 2jährige Jungkiefern (1978)
- I_I — Kiefern Schonung, 7jährig (1978)
- I_{I-II} — Stangenholz
- I_{III-IV₁} — 40- bis 80jähriger Bestand
- I_{III-IV₂} — Parallelfäche 40- bis 80jähriger Bestand
- I_{V-VI} — Altholz, über 80jährig

2. Schadzone 0

- 0₀ — Kahlschlag bzw. Neuanpflanzung, 2jährige Jungkiefern (1978)
- 0_I — Kiefern Schonung, 5jährig (1978)
- 0_{I-II} — Stangenholz
- 0_{III-IV₁} — 40- bis 80jähriger Bestand

- 0 III-IV₂ — Parallelfäche, 40- bis 80jähriger Bestand
 0 V-VI — Altholz, über 80jährig

Zum Vergleich wurde noch in den Schadzonen II und III (Lux und Stein 1977) jeweils eine Untersuchungsfläche in 40- bis 80jährigen Beständen ausgewählt, sie laufen unter der Bezeichnung II III-IV bzw. III III-IV.

Um die Zahlen der Untersuchungsflächen möglichst einzugrenzen, entsprechen sich die folgenden Stellen von Trasse und Sukzessionen:

Trasse	=	Sukzessionen
10	=	I III-IV ₂
15	=	II III-IV
21	=	0 III-IV ₁
22	=	0 III-IV ₂

3. Klima und Vegetation

Das Klima der Dübener Heide ist dem Hercynischen Binnenlandklima zuzuordnen. Im Westteil kommen kontinentale Einflüsse zur Geltung (Legler 1966), teilweise macht sich der Regenschatten des Harzes bemerkbar. Die mittleren jährlichen Niederschlagsmengen liegen zwischen 520 und 570 mm, die Jahresdurchschnittstemperaturen zwischen 8,5 und 9 °C. Damit läßt sich der westliche Teil der Dübener Heide vom Hercynischen Trockengebiet (Niederschläge bis 500 mm) abgrenzen. Als Beispiel für das Klima in der westlichen Heide sind die langjährigen Mittelwerte sowie der Klimaverlauf der Jahre 1977 bis 1979 der meteorologischen Station Bitterfeld in Abb. 2 wiedergegeben. Dabei macht sich hier noch ein industriebedingter Wärmeeffekt geltend, der nach Legler (1968) besonders vom Herbst bis zum Frühjahr auftritt (vgl. auch Brockhaus 1979). Der Südostteil der Heide ist mehr atlantisch beeinflusst. Die Endmoränenzüge bewirken ein Aufstauen feuchter Luftmassen, was über dem Ostteil der Heide zum Abregnen führt. Die Jahresdurchschnitte liegen bei den Niederschlägen zwischen 570 und 650 mm, bei den Temperaturen zwischen 8,0 und 8,5 °C. Abb. 3 gibt den Klimaverlauf an der meteorologischen Station Bad Schmiedeberg für die Jahre 1977 bis 1979 sowie die langjährigen Mittelwerte wieder. Es wird der stark ozeanische Klimacharakter deutlich. Die Dübener Heide stellt somit ein Übergangsbereich zwischen kontinental und ozeanisch beeinflusstem Klima dar. Dementsprechend gliedert sich auch die Vegetation in zwei pflanzengeographische Untereinheiten.

Jage (1962) trennt den Nordost- und Westteil vom Südostteil der Dübener Heide ab. Die Grenzlinie läuft von Kemberg über Schköna bis Bad Düben.

Im Südostteil mit stärker podsolierten Böden kommen einige Pflanzen mit atlantischer bzw. subatlantischer Verbreitung vor (Jage 1972 a, b), die im Westteil fehlen (z. B. *Teucrium scorodonia*, *Galium harcynicum*, *Potentilla anglica*, *Festuca tenuifolia*, *Thelypteris oreopteris*). Eine Häufung im Südostteil gegenüber dem Westteil zeigen *Ornithopus perpusillus*, *Teesdalia nudicaulis* und *Spergularia vernalis*. Demgegenüber zeichnet sich der westliche Teil der Heide durch verstärktes Auftreten kontinentaler und submediterraner Arten aus (*Epipactis atrorubens*, *Pulsatilla pratensis*, *Carlina vulgaris*, *Taraxacum laevigatum*).

Die natürliche Vegetation der Dübener Heide wird im wesentlichen von Eichen-Hainbuchen- und Traubeneichen-Rotbuchenwäldern gebildet. Dabei wird der zentrale Teil, besonders das Endmoränengebiet, von Hainsimsen-Traubeneichen-Rotbuchenwald bedeckt. Dieses Gebiet ist von einem Gürtel bodensaurer Eichen-Hainbuchenwälder,

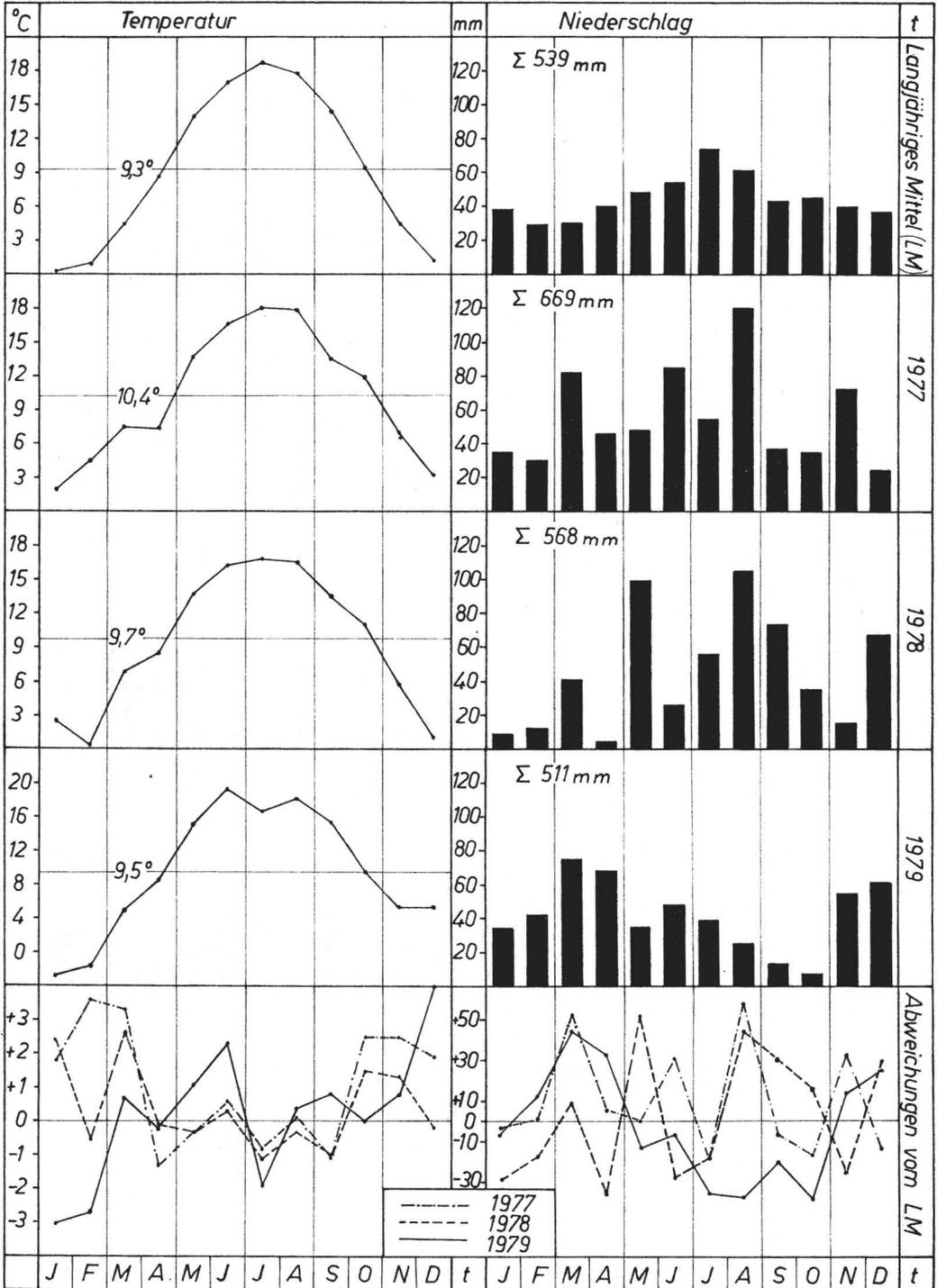


Abb. 2. Klimaverlauf an der meteorologischen Station Bitterfeld, 1977 bis 1979 und lang-jähriges Mittel

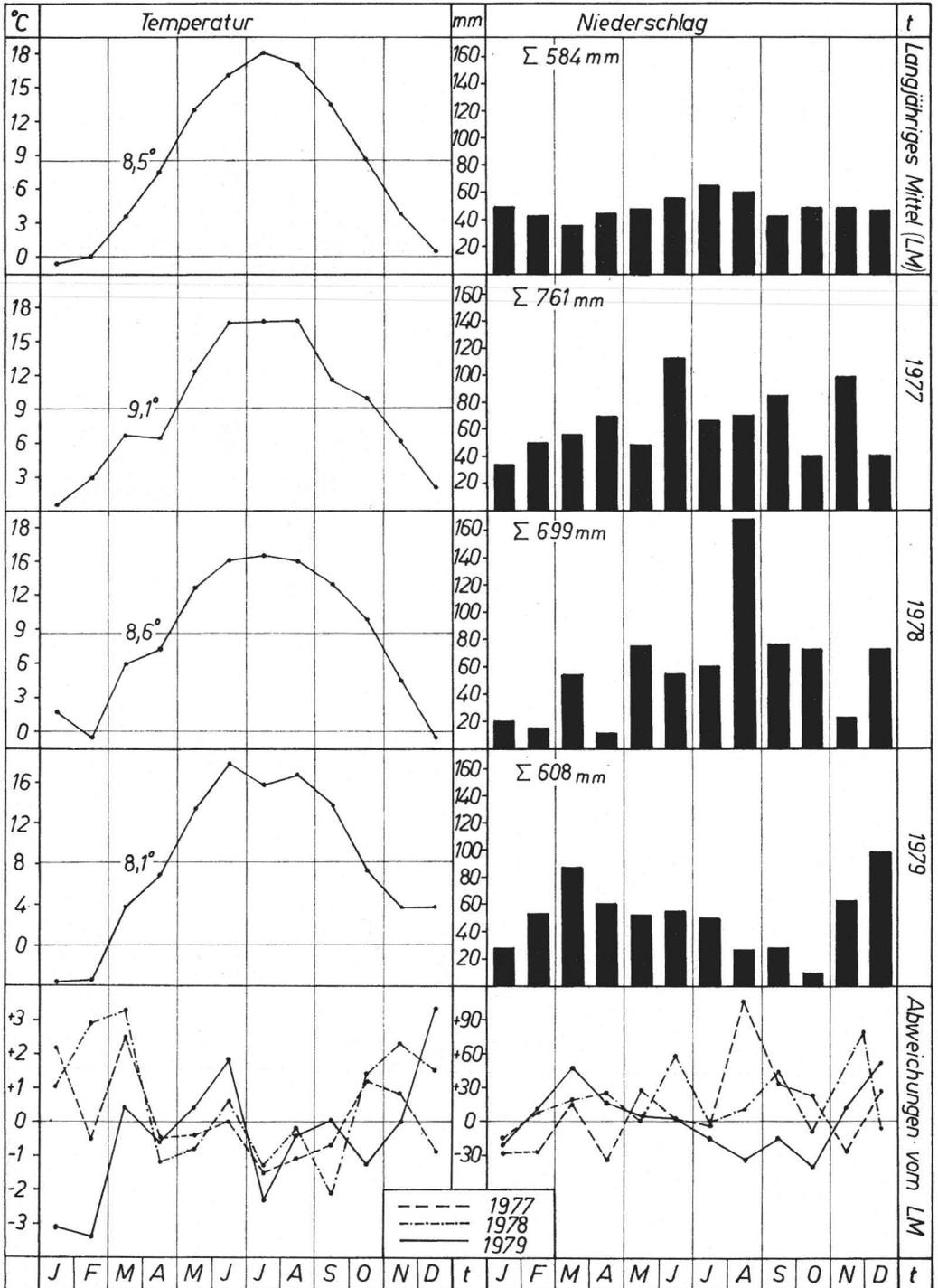


Abb. 3. Klimaverlauf an der meteorologischen Station Bad Schmiedeberg, 1977 bis 1979 und langjähriges Mittel

gemischt mit Kiefern, umgeben, an den sich im Nordwesten und Süden kiefernreichere Birken-Stieleichenwälder anschließen (Jäger et al. 1979).

Seit dem 19. Jahrhundert wird die Heide intensiv forstwirtschaftlich genutzt. Dadurch sind heute die natürlichen Laub- und Mischwälder im wesentlichen von Kiefernmonokulturen verdrängt worden. Nur in den Endmoränengebieten sind größere Laubwaldbestände, in denen die Rotbuche dominiert, erhalten geblieben. Die ursprünglichen Waldgesellschaften sind lediglich noch reliktiert im östlichen und zentralen Teil der Dübener Heide verbreitet (Legler 1968).

Für alle Untersuchungsflächen des Transekts und der Sukzessionen liegen Pflanzenaufnahmen der Baum-, Strauch- und Krautschicht vor. Sie können ebenso wie die Werte der Mikroklimamessungen in den Sukzessionen beim Autor abgerufen werden (vgl. Stubbe 1981). Die Mikroklimamessungen wurden 10 cm über dem Erdboden

Tabelle 1. Mittlere Temperaturen und mittlere Luftfeuchte sowie Durchschnitts-amplituden von Temperatur und Luftfeuchte, gemessen 10 cm über dem Erdboden während der Fangzeit

Temperatur (°C)						
Stelle	Jahresmittel			Amplitude		
	1977	1978	1979	1977	1978	1979
I ₀	15,4	13,1	12,7	13,8	11,8	12,9
I _I	14,9	9,9	12,8	11,5	10,9	10,5
I _{I-II}	13,7	11,6	9,5	7,3	8,3	8,4
I _{III-IV₂}	15,1	13,8	13,6	10,9	9,5	9,2
I _{V-VI}	13,1	13,5	12,1	9,4	9,0	8,8
O ₀		12,7	12,1		11,1	10,9
O _I		12,1	12,4		13,1	12,6
O _{I-II}		10,3	12,6		8,1	8,2
O _{III-IV₁}		11,1	12,4		7,4	8,1
O _{V-VI}		10,2	10,9		8,2	8,8
Luftfeuchte (‰)						
Stelle	Jahresmittel			Amplitude		
	1977	1978	1979	1977	1978	1979
I ₀	79,8	80,3	75,7	39,1	36,6	45,0
I _I	85,2	79,6	81,0	29,6	36,1	35,6
I _{I-II}	87,0	80,9	81,1	26,6	34,3	33,8
I _{III-IV₂}	86,1	82,2	79,9	34,0	32,9	36,5
I _{V-VI}	90,8	82,8	77,4	24,3	32,1	37,9
O ₀		78,8	79,2		41,5	34,2
O _I		78,8	79,4		40,3	39,1
O _{I-II}		81,4	82,5		33,3	32,9
O _{III-IV₁}		82,2	85,0		33,3	27,6
O _{V-VI}		82,7	82,4		30,3	33,3

durchgeführt und umfaßten Lufttemperatur, -feuchte und -druck. Die Aufzeichnungen erfolgten kontinuierlich über die gesamte Fangperiode. Als Anhaltspunkt seien an dieser Stelle nur die Mittelwerte und Durchschnittsamplituden für die Sukzessionen angegeben (Tab. 1).

4. Material und Methode

Das Tiermaterial wurde mit Hilfe von Bodenfallen nach dem Prinzip von Barber (1931) gewonnen. Als Fangflüssigkeit diente 4%ige Formaldehydlösung, die mit einem Entspannungsmittel versetzt war.

Die Barberfallen standen in zwei Parallelreihen zu vier Stück, wobei von Falle zu Falle und Reihe zu Reihe 10 m Abstand eingehalten wurde. Bei einem Versuchszeitraum von mehreren Jahren ist ein Leerfangeffekt bei dieser Fallenanordnung kaum zu erwarten. Der Leerungsrhythmus der Fallen betrug 14 Tage. 1977 erstreckte sich der Untersuchungszeitraum von April bis Oktober, 1978 und 1979 von März bis November in den Sukzessionen und entlang der Trasse 1978 bis Dezember und 1979 bis November.

5. Phänologie und Entwicklungstypen

Die Carabiden der gemäßigten Zone sind univoltin (Thiele 1977 a). Sie überwintern im 1. Lebensjahr als Larven oder Imagines. Viele Arten werden älter als ein Jahr und können mehrfach zur Fortpflanzung kommen, so daß innerhalb einer Population mehrere Generationen nebeneinander auftreten. Die Hauptaktivitätszeit der Carabiden wird mit dem Fortpflanzungszeitpunkt gleichgesetzt. Larsson (1939) teilte die Carabiden erstmals in verschiedene Fortpflanzungstypen ein. Er unterschied „Herbsttiere“, die sich im Herbst vermehren, deren Larven überwintern und deren neue Generation im Frühsommer der nächsten Vegetationsperiode schlüpft, und „Frühlingstiere“. Letztere pflanzen sich im Frühling fort, ihre Larven entwickeln sich im Sommer. Die neue Generation erscheint im Spätsommer oder Herbst und überwintert. Die Frühlingstiere (F) werden in zwei Formen untergliedert, in die, welche noch einen Herbstgipfel aufzeigen (mit Herbstbestand), und jene, die erst im Frühjahr des nächsten Jahres, also nach der Überwinterung aktiv werden.

Lindroth (1949) bezeichnete die Herbsttiere (H) als Imagoüberwinterer (I) und die Frühjahrstiere (F) als Larvenüberwinterer. Gleichzeitig erkennt er einen dritten Typ, der als Imago und als Larve überwintern kann, er weist also eine instabile Jahresrhythmik auf.

Hürka (1973) beschreibt für die Gattungen *Carabus* und *Procerus* folgende Entwicklungstypen:

1. Ohne larvale Diapause (mit imaginaler Diapause) (*C. arcensis*, *C. nitens*, *C. nemoralis*).
2. Mit larvaler Diapause
Variante A: ohne imaginale Diapause (*C. glabratus*, *C. violaceus*).
Variante B: mit imaginaler Diapause (*C. coriaceus*, *C. hortensis*).
3. Mit diapausefreier Entwicklung (*C. auronitens*).

Thiele (1971, 1977 a, b, c) weist bei seinen Untersuchungen zum Photoperiodismus und zur annualen Rhythmik folgende Typen nach:

1. Frühlingstiere mit Sommerlarven und obligatorischer, v. a. photoperiodisch gesteuerter Imaginaldormanz (Parapause) ohne larvale Dormanzen (*Pterostichus nigrita* et *angustatus* et *oblongopunctatus*; Thiele 1971, 1977 a).

2. Frühlingstiere mit fakultativer Imaginaldormanz ohne larvale Dormanzen (*Agonum assimile*; Thiele 1977 a).
3. Herbsttiere mit thermischer Hibernationsparapause der Larven und dormanzfreier Imaginalentwicklung (*Pterostichus vulgaris*; Thiele 1977 a).
4. Herbsttiere mit thermischer Hibernationsparapause der Larven und photoperiodischer Aestivationsparapause der Imagines (*Leistus ferrugineus*, *Nebria brevicollis*; Thiele 1971).
5. Arten, die weder als Larven noch als Imagines eine obligatorische Dormanz zeigen (*Abax ater*; Löser 1970).
6. Arten, die einen mehrjährigen (2) Entwicklungszyklus haben (*Carabus silvestris*; Hürka 1973, *Abax ovalis*; Lampe 1975).

Auf diese Einteilung wird sich in der folgenden Ausführung über Carabiden der Dübener Heide gestützt. Schließlich sei noch auf die Untersuchungen von Paarmann hingewiesen, der sich im wesentlichen mit der Jahresrhythmik der Carabiden der tropischen und subtropischen Regionen befaßte (Paarmann 1970, 1973, 1974, 1975, 1976 a, b, c, d) und in seiner Arbeit: „Ideas about the evolution of the various animal reproduction rhythms in carabid beetles of the different climatic zones“ (1979) einen Überblick über alle bisher bekannten Entwicklungstypen gibt, wobei er die Erkenntnisse der oben genannten Autoren zur Phänologie der Carabiden der gemäßigten Zone einfließen läßt.

Aus den Tabellen 2 und 3 sind Jahresrhythmik und der Fortpflanzungstyp ausgewählter Arten der Trasse ersichtlich. Die Ergebnisse beruhen auf der Summation aller Fangstellen. 1978 konnten die Fallen der Trasse vom 11. 7. bis 4. 9. nicht geleert werden, 1979 vom 15. 8. bis 12. 9. Daraufhin wurden die Fangzahlen der Stellen der Trasse halbiert. Die Fallen innerhalb der Sukzessionen sind regelmäßig in 14tägigem Abstand kontrolliert worden. Die Werte für die oben genannten Zeiträume ergeben sich also aus den halbierten Fangzahlen der Kontrollflächen der Trasse und den realen Fangzahlen der Stellen 10, 15, 21 und 22, die innerhalb der Trasse und der Sukzessionen betrachtet werden. Die Abbildungen 4 bis 8 zeigen die Phänologie ausgewählter Arten in den verschiedenen Altersklassen der Sukzessionen.

6. Jahresrhythmik der betrachteten Carabidenarten der Dübener Heide

6.1. Jahresrhythmik ausgewählter Arten der Trasse

6.1.1. Arten mit instabilem Fortpflanzungszyklus

Innerhalb der Trasse zeigt *Abax ater* (Villiers 1789) 1978 und 1979 eine zweigipflige Verteilung der Jahresaktivität, die Maxima liegen zwischen Mitte Mai und Anfang Juni sowie Mitte Juli bis Mitte August. Faßt man die Fänge monatlich zusammen (Tab. 2), ist 1978 das Frühsommermaximum (V/VI) und 1979 das Spätsommermaximum (VII/VIII) als Hauptgipfel ausgeprägt. Dies stimmt mit den Ergebnissen von Krause (1974) überein, der die Carabidenfauna der Sächsischen Schweiz untersuchte. Löser (1970) bezeichnet das zweigipflige Aktivitätsmuster als typisch für Populationen der Ebene, während im Mittelgebirge Populationen mit nur einem Aktivitätsmaximum vorliegen; dazwischen gibt es alle Übergänge. Lauterbach (1964) zeigt eine Abwandlung der Aktivitätsverteilung von der Zwei- zur Eingipfligkeit vom warmen zum kühlen Waldstandort auf. Entsprechend findet Krause (1974) in der Sächsischen Schweiz eingipflige Populationskurven ebenso bei Einteilung eines Monats in drei Dekaden wie bei Betrachtung der Monatssummen. Lauterbachs (1964) und Lösers (1970) Darstellungen betreffen Prozent des Jahresfanges pro Monat. Bei Barber-

Tabelle 2. Jahresrhythmik ausgewählter Carabidenarten der Dübener Heide (Monatssummen)

Arten	Fortpflan- zung / Über- winterung	1978									
		16. 3. bis 2. 4.	2. 4. bis 27. 4.	27. 4. bis 3. 6.	3. 6. bis 11. 7.	11. 7. bis 4. 9.		4. 9. bis 2. 10.	2. 10. bis 30. 10.	30. 10. bis 27. 11.	27. 11. bis 20. 12.
1. <i>Abax ater</i>	instabil	4	30	<u>385</u>	314	304	159	104	30	3	—
2. <i>Abax parallelus</i>	F/I	10	20	<u>50</u>	16	23	12	34	<u>75</u>	11	3
3. <i>Carabus convexus</i>	F/I	16	19	<u>26</u>	3	4	13	4	<u>10</u>	2	—
4. <i>Carabus hortensis</i>	H/L	—	—	<u>19</u>	11	67	80	<u>171</u>	<u>54</u>	1	—
5. <i>Carabus nemoralis</i>	F/I	98	158	<u>306</u>	59	47	71	<u>101</u>	81	5	—
6. <i>Carabus violaceus</i>	H/L	—	—	<u>5</u>	21	<u>114</u>	92	17	1	—	—
7. <i>Cychrus caraboides</i>	H/L	—	—	1	2	<u>5</u>	<u>10</u>	2	—	—	—
8. <i>Leistus ferrugineus</i>	H/L; I-Aest.	—	—	<u>15</u>	7	3	<u>10</u>	<u>27</u>	3	4	1
9. <i>Nebria brevicollis</i>	H/L; I-Aest.	—	—	<u>26</u>	<u>24</u>	1	2	<u>6</u>	—	1	—
10. <i>Pterostichus niger</i>	H/L	—	1	<u>—</u>	<u>13</u>	<u>64</u>	<u>46</u>	9	2	—	—
11. <i>Pt. oblongopunctatus</i>	F/I	8	18	<u>43</u>	18	<u>6</u>	2	9	<u>25</u>	8	—
		1979									
		15. 3. bis 24. 4.	24. 4. bis 25. 5.	25. 5. bis 20. 6.	20. 6. bis 18. 7.	18. 7. bis 15. 8.		15. 8. bis 12. 9.	12. 9. bis 12. 10.	12. 10. bis 9. 11.	9. 11. bis 23. 11.
1. <i>Abax ater</i>	instabil	7	520	1240	1498	<u>1877</u>		1087	251	22	—
2. <i>Abax parallelus</i>	F/I	16	<u>71</u>	47	<u>74</u>	<u>34</u>		38	60	29	1
3. <i>Carabus convexus</i>	F/I	61	<u>74</u>	<u>74</u>	6	33		15	7	—	—
4. <i>Carabus hortensis</i>	H/L	—	<u>99</u>	<u>209</u>	82	<u>336</u>		<u>389</u>	<u>119</u>	3	—
5. <i>Carabus nemoralis</i>	F/I	269	<u>387</u>	<u>288</u>	59	<u>233</u>		<u>439</u>	<u>626</u>	<u>119</u>	—
6. <i>Carabus violaceus</i>	H/L	—	<u>19</u>	104	153	<u>332</u>		134	—	—	—
7. <i>Cychrus caraboides</i>	H/L	—	2	4	9	<u>24</u>		15	9	1	—
8. <i>Leistus ferrugineus</i>	H/L; I-Aest.	—	3	2	—	—		11	<u>14</u>	11	—
9. <i>Nebria brevicollis</i>	H/L; I-Aest.	—	3	14	4	—		6	<u>16</u>	1	—
10. <i>Pterostichus niger</i>	H/L	—	15	50	158	<u>391</u>		<u>158</u>	<u>1</u>	—	—
11. <i>Pt. oblongopunctatus</i>	F/I	59	<u>139</u>	107	35	<u>16</u>		2	15	13	—

F = Frühlingsfortpflanze, H = Herbstfortpflanze, L = Larvalüberwinterer,
I = Imaginalüberwinterer, I-Aest. = Aestivation als Imago

Tabelle 3. Jahresrhythmik ausgewählter Carabidenarten der Dübener Heide (entsprechend Fallenleerung)

Art	1978												
	2. 4.	15. 4.	27. 4.	10. 5.	3. 6.	24. 6.	11. 7.	4. 9.	2. 10.	30. 10.	27. 11.	20. 12.	
1.	4	9	21	105	280	155	159	<u>304</u>	159	104	30	3	—
2.	10	7	13	<u>25</u>	<u>25</u>	8	8	<u>23</u>	12	34	<u>75</u>	11	3
3.	<u>16</u>	13	6	<u>12</u>	<u>14</u>	3	—	4	13	4	<u>10</u>	2	—
4.	—	—	—	—	19	9	2	67	80	171	54	1	—
5.	98	82	76	142	<u>164</u>	48	11	47	71	101	81	5	—
6.	—	—	—	—	<u>5</u>	10	11	<u>114</u>	92	17	1	—	—
7.	—	—	—	—	1	1	1	<u>5</u>	9	2	—	—	—
8.	—	—	—	1	14	6	1	3	<u>10</u>	<u>27</u>	3	4	1
9.	—	—	—	—	<u>26</u>	24	—	1	2	<u>6</u>	—	—	—
10.	—	—	1	—	—	5	8	<u>64</u>	46	9	2	—	—
11.	8	8	10	14	<u>29</u>	13	5	<u>6</u>	2	9	25	8	—

	1979																
	12. 4.	24. 4.	9. 5.	25. 5.	6. 6.	20. 6.	4. 7.	18. 7.	3. 8.	15. 8.	12. 9.	27. 9.	12. 10.	25. 10.	10. 11.	23. 11.	
1.	—	7	23	497	728	512	721	777	<u>1113</u>	764	569	518	180	71	19	3	—
2.	2	14	22	<u>49</u>	37	10	34	40	<u>24</u>	10	13	25	20	40	22	7	1
3.	27	34	22	<u>52</u>	50	24	3	3	14	19	10	5	2	5	—	—	—
4.	—	—	—	<u>99</u>	88	121	28	54	174	162	203	186	76	43	3	—	—
5.	93	176	138	249	193	95	49	10	72	161	200	239	<u>340</u>	286	95	24	2
6.	—	—	1	18	66	38	41	112	<u>171</u>	161	88	46	—	—	—	—	—
7.	—	—	—	2	1	3	8	1	<u>9</u>	<u>15</u>	9	6	5	4	1	—	—
8.	—	—	—	3	1	1	—	—	—	—	4	7	<u>10</u>	4	6	5	—
9.	—	—	1	2	3	11	4	—	—	—	2	4	<u>10</u>	6	1	—	—
10.	—	—	—	15	20	30	74	84	<u>197</u>	<u>194</u>	101	57	<u>1</u>	—	—	—	—
11.	6	53	36	<u>103</u>	78	29	31	4	<u>13</u>	<u>3</u>	1	1	2	13	11	2	1

fallenfängen im nordöstlichen Harzvorland weist Stubbe (1982) in wärmegetönten Laubwaldbeständen des Hakel ebenfalls zwei Aktivitätsspitzen (VI, VIII) aus, während Herrmann (1970) direkt am Nordharzrand in einem Untersuchungsjahr einen und im nächsten zwei Peaks angibt.

In der Dübener Heide wurden warme Nadelholzstandorte in der Ebene (höchste Erhebung 191 m NN) untersucht. Bei Aufsummierung der Fangzahlen je Monat (Tab. 2) ergibt sich nur ein Maximum, während bei Aufschlüsselung auf die einzelnen Leerungsdaten (Tab. 3) zwei Populationsgipfel auftreten (vgl. auch 6.2.1.).

6.1.2. Frühjahrsfortpflanzer

Hierzu zählen von den betrachteten Arten *Abax parallelus*, *Carabus convexus* et *nemoralis* sowie *Pterostichus oblongopunctatus*.

Abax parallelus pflanzt sich im Frühjahr und Frühsommer fort, die Entwicklung zur Imago erfolgt im Sommer. Im Herbst treten Jungkäfer auf, die nicht mehr zur Vermehrung kommen, sondern überwintern. Gleichzeitig stirbt im Herbst die alte Generation ab. Löser (1970) untersuchte die Art unter Freiland- und Laborbedingungen. Seine Ergebnisse stimmen gut mit denen aus der Dübener Heide überein. Die Jahresaktivität (Tab. 2) ist dreigipflig, das erste Maximum liegt Ende Mai, das zweite im Juli, das dritte Ende September bis Mitte Oktober. 1978 ist die Aktivität im Herbst größer als im Frühjahr. Bei Aufschlüsselung auf die einzelnen Leerungsdaten (Tab. 3) ergeben sich in Übereinstimmung mit den Fortpflanzungs- und Entwicklungsphasen vier Gipfel. Die beiden ersten (Mitte Mai bis Anfang Juni und Juli) fallen mit der Eiablage der Weibchen zusammen, das dritte und vierte Maximum (Ende August bis Mitte September und Mitte bis Ende Oktober) mit dem Auftreten der Jungkäfer. Entsprechend der Entwicklungsdauer von vier Monaten liegen erster und dritter sowie zweiter und vierter Gipfel jeweils etwa vier Monate auseinander. Im Vergleich zu Löser (1970) und Krause (1974) ist die erste Aktivitätsphase etwas in den Mai hinein verschoben, beide geben Mitte April als Aktivitätsbeginn an. Diese Abweichung kann witterungsbedingt sein. Zu diesem Schluß führen auch die Untersuchungsergebnisse von Herrmann (1970), der witterungsabhängige Verschiebungen der Aktivitätsspitzen innerhalb verschiedener Untersuchungsjahre aufzeigt.

Über *Carabus convexus* gibt es noch keine weiterreichenden Untersuchungen. Larsson (1939) stellt ihn zu den Frühlingstieren mit Herbstbestand. Hürka (1973) gibt als Fortpflanzungsperiode Mitte April bis Mitte Juni an. Die Imagines sollen von März bis Oktober aktiv sein. Die neue Generation schlüpft im Juli und August und ist noch vor dem Überwintern aktiv. Das gleiche stellte schon Burmeister (1939) fest. Tietze (1971) findet bei geringen Fangzahlen nur eine Aktivität im April und Mai, und Geiler u. Bellmann (1974) weisen Ende April das Frühjahrsmaximum aus. In der Dübener Heide ergeben sich zwei Hauptgipfel bei Betrachtung der monatlichen Aktivitätsdichten. Übereinstimmend mit Hürka liegt der erste Mitte Mai bis Mitte Juni und deckt sich mit der Eiablage und der zweite (Mitte Juli bis August) mit dem Auftreten der Jungkäfer. Bei Aufschlüsselung in kurze Zeitintervalle ergeben sich jedoch deutlich zwei Aktivitätsmaxima im Frühjahr, eines im April und eines Ende Mai/Anfang Juni.

Carabus nemoralis wird zu den Frühlingstieren mit Herbstbestand gerechnet. Die Aktivität in der Dübener Heide setzt bereits sehr früh ein, Mitte März bis Anfang April werden die ersten Tiere gefangen. Sie reicht bis in den November. Der Frühjahrsgipfel tritt Mitte Mai bis Anfang Juni, das Herbstmaximum Mitte September bis Anfang Oktober auf. Ende Juni bis Mitte Juli sind kaum Käfer aktiv (Tab. 3), nach Burmeister (1939) halten die Altkäfer Sommerschlaf und sterben dann meist ab Mitte August ab. Hürka (1973) gibt ebenfalls Aestivation an. Die Jungkäfer erscheinen nach

Hürka (1973) ab Ende Juni. Zweimaliges Überwintern scheint die Ausnahme zu sein. 1979 liegt der Herbstgipfel deutlich über dem Frühjahrsmaximum, im Gegensatz zu 1978 und Literaturbeispielen (Tietze 1971, Barndt 1976). Herrmann (1970) hingegen findet im ersten Untersuchungsjahr einen höheren Herbst- und im zweiten einen höheren Frühjahrspeak. Im Frühjahr scheint es in der Dübener Heide zwei Hauptphasen der Reproduktionsaktivität zu geben (Tab. 3), eine im April und eine Ende Mai.

Pterostichus oblongopunctatus wird von Thiele (1971, 1977 a) als Frühlingstier mit temperaturabhängiger photoperiodischer Parapause bezeichnet. Der Frühjahrs-gipfel liegt in der Dübener Heide Ende Mai bis Anfang Juni, das stimmt mit den Angaben von Krause (1974) überein. Barndt (1976) und van Heerdt et al. (1976) weisen das Frühjahrsmaximum bereits für Ende April bis Mitte Mai nach, Lachmanov und Koto-menko (1974) in subariden Gebieten Kasachstans für Mitte April bis Anfang Mai. Es fällt mit der Reproduktionsphase zusammen. In Tab. 3 deuten sich zwei Phasen im Frühjahrs-gipfel an, der erste Pik im April, der zweite Ende Mai. Bei Geiler und Bellmann (1974), Barndt (1976) und von Heerdt et al. (1976) fällt dies ebenso auf. Letzterer Autor weist darauf hin, daß im Frühjahr drei Generationen nebeneinander existieren und sich fortpflanzen. Die älteste, im dritten Jahr, stirbt dann im Juni/Juli ab, und es bleiben nur zwei Generationen; im September/Oktober erscheinen dann die Jungkäfer der neuen Generation. Ihr Auftreten fällt mit dem Herbstgipfel zusammen. Bei Untersuchungen in den Niederlanden wurden sogar Tiere gefunden, die vier Winter überlebten (den Boer 1979). Das Herbstmaximum scheint in der Dübener Heide etwas in den Oktober hinein verschoben zu sein, während es bei Barndt (1976) in den August vorverlegt ist. Dies entspricht allerdings dem früheren Aktivitätsbeginn (s. o.) im Jahresverlauf bei Barndt (1976) und könnte auf eine Entwicklungsdauer im Freiland von etwa vier Monaten hindeuten.

6.1.3. Herbstfortpflanzler

Hierzu zählen *Carabus hortensis* et *violaceus*, *Cychnus caraboides*, *Pterostichus niger* sowie *Nebria brevicollis* und *Leistus ferugineus*. Die beiden letzten Arten haben außer der für alle Herbstbrüter obligatorischen Larvaldormanz noch eine Aestivationsdormanz im Imaginalstadium vor der Reproduktionsphase.

Carabus hortensis reproduziert sich im Spätsommer und Herbst. Hürka (1973) gibt an: „Die Eier legen wahrscheinlich nur die Weibchen der Generation, die gemeinsam mit den Larven (besonders der ersten zwei Stadien) überwintern. Ein beträchtlicher Prozentsatz der überwinternden Imagines gehört der neuen Generation an.“ Diese schlüpft von Juni bis Ende August und ist vor dem Überwintern völlig aktiv. Für die Dübener Heide ergeben sich zwei Aktivitätsmaxima, im Juni und September (Tab. 2 u. 3). Dies deckt sich mit den Angaben von Krause (1974) und Jørum (1976 a). Allerdings ist bei Krause (1974) das Frühjahrsmaximum stärker als der Herbstgipfel ausgeprägt. Schjötz-Christensen (1968) kann nur den Herbstgipfel bei der Auswertung des Gesamtfanges zweier Jahre gesichert nachweisen, Geiler und Bellmann (1974) bezeichnen *C. hortensis* als Frühlingstier mit Herbstbestand im Untersuchungsgebiet „Tharandter Wald“. Diese Schlußfolgerung wird allerdings nur aus Fallenfangergebnissen und nicht aus Untersuchungen der Ovarien gezogen.

Carabus violaceus wird von Hürka (1973) zu den Herbsttieren mit larvaler Diapause ohne Diapause der Imagines gezählt. Tietze (1971) führt die Art unter „im Sommer auftretende Arten, deren Zuordnung zu den Frühjahrs- oder Herbstbrütern aufgrund der Populationsentwicklung nicht eindeutig ist“. Er fand ein Aktivitätsmaximum im Juli. Larsson (1939) schließt auf Herbstfortpflanzung und Lindroth (1945) für einen kleinen Teil der Tiere auch auf Frühjahrsfortpflanzung. Nach Krause (1974)

liegt das Maximum bei Formalinfallenfängen Ende Juni bis Mitte August mit dem Hauptgipfel im Juli. Geiler und Bellmann (1974) zeigen ein Maximum im August und Jørum (1967 a) Ende August sowie eine geringe Aktivitätserhöhung Ende Juni/Anfang Juli.

In der Dübener Heide ist der Hauptgipfel der Aktivität Anfang August zu finden (Tab. 3). Das Maximum reicht von der zweiten Julihälfte bis Anfang September, Ende September ist praktisch keine Aktivität mittels Fallenfängen mehr nachweisbar. Anfang Juni zeigt sich ein erster Aktivitätsschub (vgl. auch 6.2.2. und Abb. 6). Die Entwicklung der Art verläuft nach Hürka (1973) wie folgt: „Die Weibchen legen ihre Eier ab Juni (die schon einmal überwinterte Generation) über Sommer bis in den Herbst (die neue Generation). In bezug auf die rasche Entwicklung der Eier und der ersten zwei Larvalstadien erreicht die Mehrzahl der Larven das III. Stadium noch vor der Überwinterungszeit. Besonders dieses Larvalstadium überwintert also gemeinsam mit der Elterngeneration. (Welcher Prozentsatz der Käfer zweimal überwintert, ist nicht bekannt.) Die Käfer der neuen Generation schlüpfen von Mai an.“ Danach könnte die Aktivitätserhöhung im Juni durch die bereits einsetzende Eiablage der Altkäfer und das Schlüpfen der Jungkäfer bedingt sein, während das Herbstmaximum mit der Reproduktionsphase der neugeschlüpften Generation zusammenfallen dürfte.

Cychnus caraboides soll nach Larsson (1939) und Lindroth (1945) als große Larve überwintern. Nach Burmeister (1939) erfolgt die Larvalentwicklung im Mai/Juni unter Steinen und Moos, die Verpuppung Mitte Juni in Erdhöhlen dauert vier Wochen, und die Jungkäfer erscheinen ab Juli. Nach Lindroth (1945) ist der Vermehrungszyklus noch unklar. Krause (1974) und Thiele (1977 a) stellen sie zu den Herbstbrütern. In der Dübener Heide ist die Art von Ende Mai bis Mitte Oktober aktiv. Das Aktivitätsmaximum liegt im August, mit dem Auftreten der ersten Jungkäfer geht Anfang Juli eine Erhöhung der Fangzahlen einher. In der Sächsischen Schweiz liegt es nach Krause (1974) Mitte Juli bis Anfang August. Dies würde etwa mit den Ergebnissen aus der Dübener Heide übereinstimmen.

Pterostichus niger gehört ebenfalls zu den Herbstfortpflanzern mit Larvalüberwinterung. Besonders Witzke (1976) und Jørum (1980) untersuchten die Art genauer. Danach verläuft die Entwicklung „... nach einem arteigenen einjährigen Zyklus, der durch Klimafaktoren reguliert wird. Die Eiablage erfolgt hauptsächlich von Anfang August bis Mitte September. Das kälteresistente 3. Larvenstadium überwintert und verwandelt sich nach der Kälteperiode. Die jungen Käfer treten von Mai bis Juli auf“, Witzke (1976). Außerdem überwintert auch ein Teil der Imagines, die sich dann schon im Frühjahr fortpflanzen sollen. In der Dübener Heide tritt die Art von Ende Mai (Ausnahme 1978, 1 Exemplar am 27. 4.) bis Ende Oktober mit einem Maximum im August, welches sich mit der Fortpflanzungsperiode deckt, auf. Anfang August bis Mitte August ist die höchste Aktivitätsdichte erreicht worden, das stimmt mit Angaben anderer Freilanduntersuchungen von Tietze (1971), Krause (1974), Geiler und Bellmann (1974), Jørum (1976 a, 1980) und Stubbe (1982) überein. Imagines im Winterquartier, vorwiegend Weibchen in Baumstümpfen, wurden in der Dübener Heide ab Anfang September gefunden.

6.1.4. Herbsttiere mit imaginaler Aestivation

Leistus ferrugineus und *Nebria brevicollis* zählen nach Thiele (1969, 1971) zu diesem Entwicklungstyp.

Nebria brevicollis hat nach Jørum (1976 b) eine dreigipflige Aktivität, im April/Mai wird das Maximum durch erhöhte Laufaktivität überwinterter Tiere hervorgerufen, im Mai/Juni ist deren Aktivität wieder reduziert. Die Jungkäfer schlüpfen im Juli (Jørum, 1976 b), nach Thiele (1971) im Frühling bzw. Frühsommer. Den Boer

(1979) nennt Mai/Juni als Schlupftermin. Anschließend beginnt die Aestivationsphase (Mitte Juli bis Ende August nach Jørum 1976 b). Thiele (1971) gibt eine zwei- bis dreimonatige Reifezeit für die Weibchen an, die durch Übergang vom Kurz- zum Langtag hervorgerufen wird, also von der Sommersonnenwende bis September/Okttober dauert. Genau dann erscheint auch bei Jørum (1976 b) das Herbstmaximum, das mit der Fortpflanzungsperiode zusammenfällt. Flügge und Levens (1977) sowie Jones (1979) finden zwei Gipfel, im Mai/Juni und im September/Okttober. Im nordöstlichen Harzvorland weist Stubbe (1982) ebenfalls zwei Peaks nach (IV/V und IX/X). Im Juli und August werden kaum Tiere gefangen. Demgegenüber erreicht nach Untersuchungen von Späh (1977) die Art im August ihr Hauptmaximum, im Oktober und von April bis Juni findet er nur wenige Tiere; im Juli ist keine Aktivität vorhanden, doch ist zu beachten, daß diese Ergebnisse auf äußerst niedrigen Fangzahlen basieren. In der Dübener Heide sind bei relativ geringen Fangzahlen ebenfalls zwei Maxima ausgeprägt, im Juni und Ende September.

Leistus ferrugineus zeigt genau das gleiche Verhalten wie *Nebria brevicollis*. Es ergibt sich ein Gipfel im Mai/Juni und einer Ende September/Anfang Oktober. Die Aktivität im Juli und August ist sehr gering oder Null (Tab. 3).

6.2. Jahresrhythmik ausgewählter Arten der Sukzessionen

6.2.1. *Abax ater* (Villiers 1789)

Abb. 4 stellt die Jahresrhythmik anhand der absoluten Fangzahlen und Abb. 5 den prozentualen Anteil vom Gesamtfang der entsprechenden Kontrollfläche dar. Die Altersklassen 0 und I sind nur der Vollständigkeit halber mit aufgeführt, die geringen Individuenzahlen lassen keine Rückschlüsse auf die Phänologie zu. Es ist zu erkennen, daß die Fangzahlen von 1977 zu 1978 absinken und sich 1979 dann immens erhöhen, außerdem ist in der Schadzone I eine größere Dichte von *Abax ater* in den höheren Altersklassen (I–II, III–IV, V–VI) zu verzeichnen als in der Schadzone 0.

Tabelle 4. Jahresrhythmik von *Abax ater* in den Sukzessionen, Summe der Jahre 1977 bis 1979

Monat	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.
Stelle								
I ₀	—	—	1	—	2	—	—	—
I _I	—	—	—	1	2	4	—	—
I _{I–II}	7	125	191	<u>313</u>	<u>279</u>	176	28	3
I _{III–IV₁}	3	21	74	87	<u>88</u>	33	10	—
I _{III–IV₂}	3	64	80	172	<u>312</u>	149	16	—
I _{V–VI}	14	92	137	239	<u>331</u>	181	35	9
0 ₀	—	—	1	1	3	4	—	—
0 _I	—	1	—	5	4	6	1	—
0 _{I–II}	2	47	<u>172</u>	168	<u>176</u>	73	15	4
0 _{III–IV₁}	4	81	89	117	<u>135</u>	47	17	5
0 _{III–IV₂}	2	18	28	31	<u>52</u>	17	10	4
0 _{V–VI}	7	53	110	<u>155</u>	<u>165</u>	64	12	1

1977 stimmt die Phänologie im wesentlichen in den größeren Altersklassen mit den von Löser (1974) gefundenen Ergebnissen überein: „... Vergleicht man jedoch den Entwicklungszustand der Ovarien mit der Eiablage der Wildfänge im Laboratorium

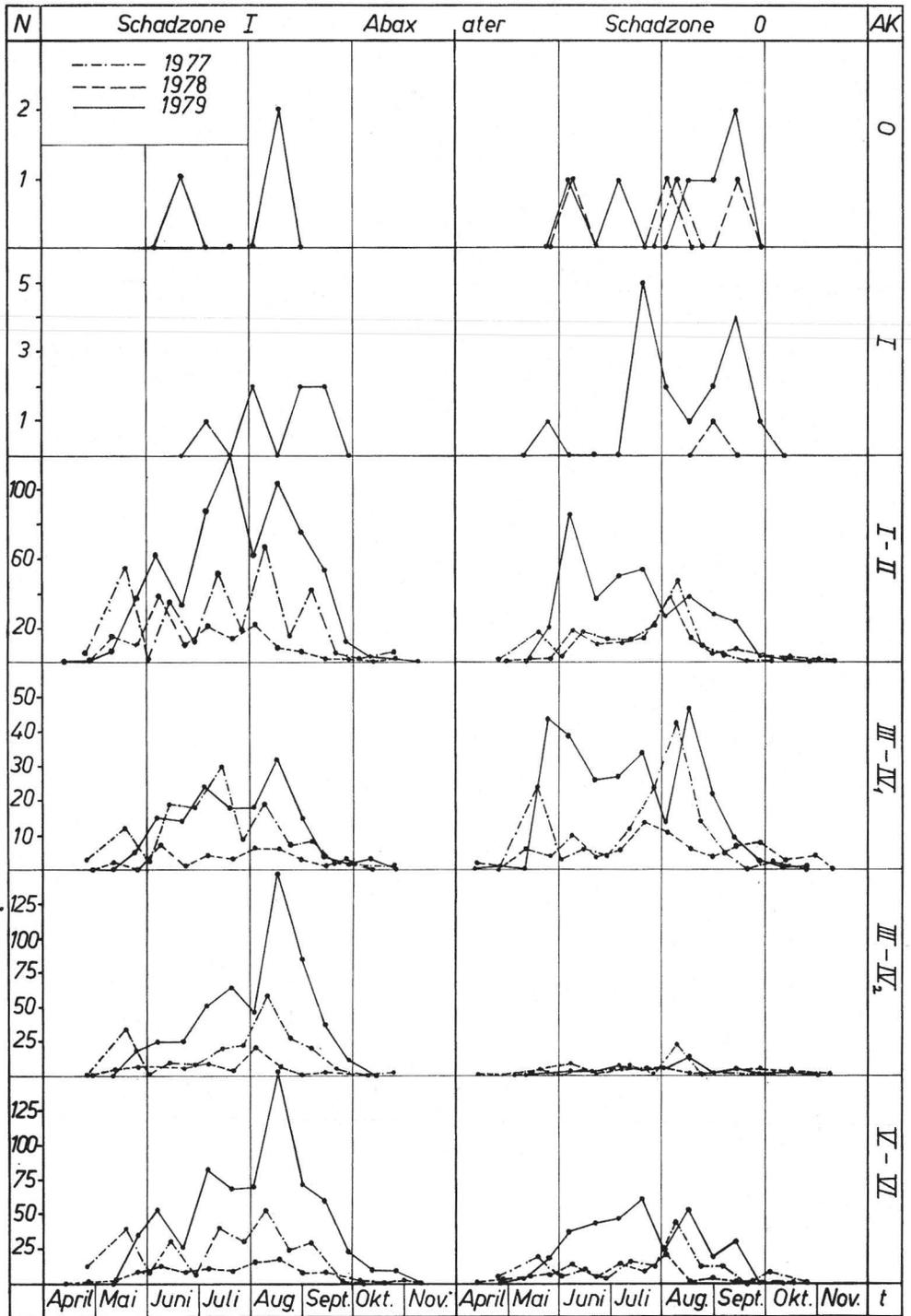


Abb. 4. Jahresrhythmik (Phänologie) von *Abax ater* in den Sukzessionen, ausgedrückt in absoluten Fangzahlen, 1977 bis 1979

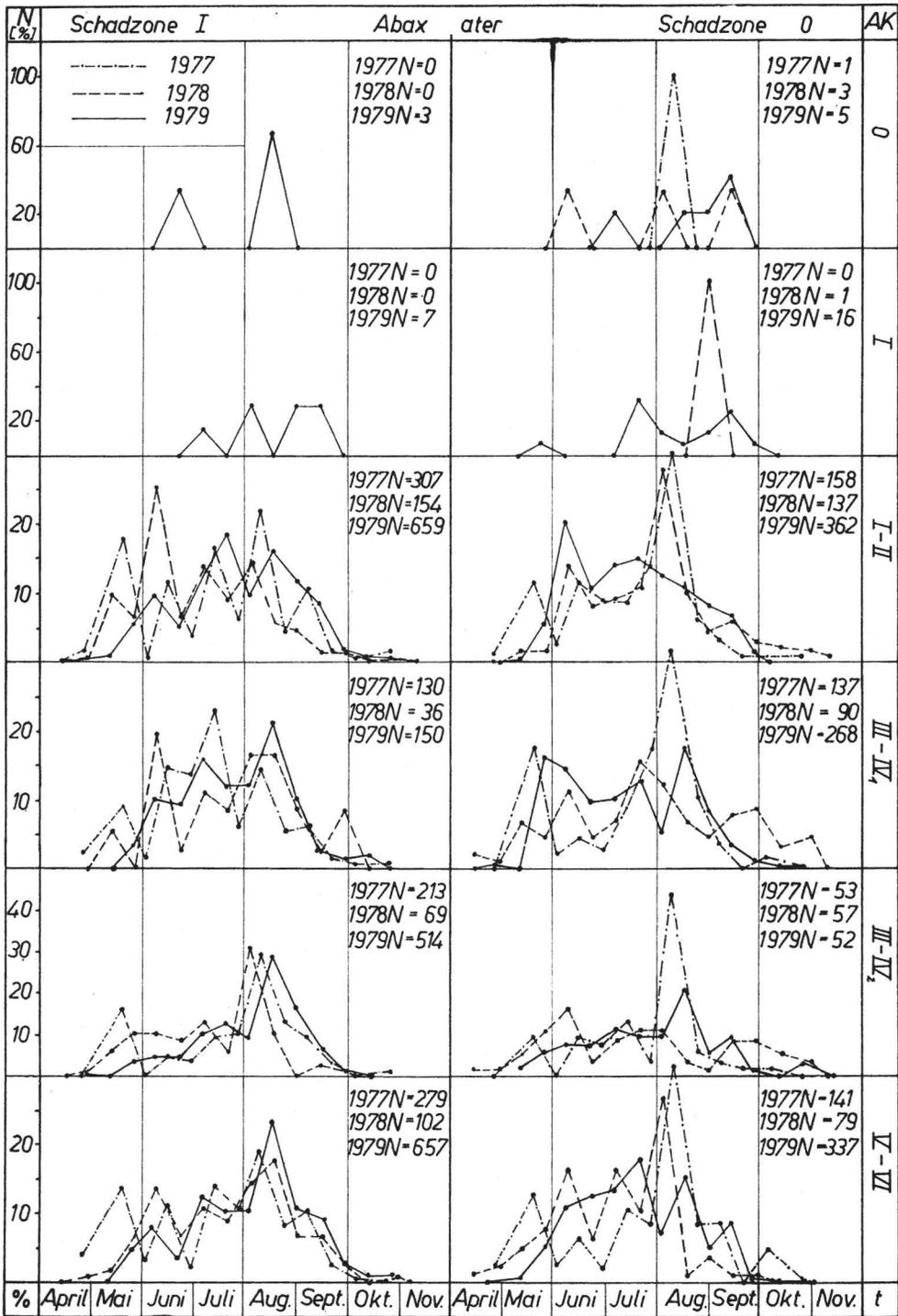


Abb. 5. Jahresrhythmik (Phänologie) von *Abax ater* in den Sukzessionen in Prozent des jeweiligen Jahresfanges, 1977 bis 1979

und beides zusammen mit der wöchentlich gemessenen Aktivität, so ergibt sich eine fast völlige Übereinstimmung der Reproduktionsphasen mit den Aktivitätsmaxima in diesem Zeitraum (1. Phase: April, Mai; 2. Phase: Mitte Juni bis Mitte Juli; 3. Phase: Ende Juli bis Ende August). Die geringe Aktivität im September und Oktober (4. Maximum) dürfte zum größten Teil von Tieren stammen, die sich fortgepflanzt haben. Die in diesem Zeitraum geschlüpften Tiere sind kaum aktiv.“ 1978 sind diese vier Phasen auf Grund der niedrigeren Fangzahlen in Abb. 4 nicht so deutlich ausgeprägt. 1979 ist der Aktivitätsbeginn durch den strengen Winter und den im Vergleich mit den Vorjahren kühleren März verschoben; das 1. Maximum liegt erst Anfang Juni. Innerhalb der Schadzone I ist das Spätsommermaximum sehr deutlich ausgeprägt. Betrachtet man die prozentuale Verteilung (Abb. 5), dominiert eindeutig die 3. Reproduktionsphase Ende Juli bis Ende August (Löser 1970). Nur 1978, wofür insgesamt geringere Individuendichten vorliegen, gibt es Abweichungen an einigen Kontrollflächen zugunsten des 2. Maximums (I_{I-II} und I_{III-IV_1} , sowie 0_{III-IV_2}). Faßt man die Aktivität monatlich zusammen, so erhält man genau wie Löser (1970) im ganzen eine eingipflige Jahreskurve. In Tab. 4 sind die Werte für alle drei Untersuchungsjahre aufsummiert. Diese Eingipfligkeit würde nach Löser (1970) Standorten mit niedrigerer Temperatur und höherer Abundanz entsprechen, wie sie für Mittelgebirgslagen typisch ist. Für die warmen Kiefernbestände der Dübener Heide, die in der Ebene liegt, wären demnach zweigipflige Jahresaktivitätskurven (Individuenzahlen/Monat) zu erwarten gewesen (vgl. auch 6.1.1.). Bei kürzeren Fangintervallen prägen sich die einzelnen Aktivitätsgipfel entsprechend der Reproduktionsphasen jedoch sehr deutlich aus (s. o.). *Abax ater* zählt zu den Arten mit instabilem Reproduktionszyklus ohne obligatorische Larval- oder Imaginaldormanz. Niedrigere Temperaturen senken die Mortalität der Entwicklungsstadien. Larven können ebenso wie Imagines überwintern. Genauso ist die gesamte Entwicklung einer Generation im Sommer möglich (Löser 1970).

6.2.2. *Carabus violaceus* Linné, 1758

Der Entwicklungszyklus der Art wurde bereits unter 6.1.3. beschrieben. In Abb. 6 ist die Phänologie von *Carabus violaceus* anhand der absoluten Fangzahlen für die einzelnen Kontrollflächen der beiden Sukzessionen dargestellt. Die Anzahl der gefangenen Tiere liegt in der Schadzone I generell niedriger als in der Schadzone 0. Die Populationsdichte nimmt von 1977 zu 1978 zu (Tab. 5).

Tabelle 5. Anzahl gefangener Individuen von *Carabus violaceus* 1977 bis 1979

Untersuchungsflächen	1977	1978	1979	Σ
0_0	—	5	24	29
0_I	—	2	49	51
0_{I-II}	14	132	139	285
0_{III-IV_1}	27	110	126	263
0_{III-IV_2}	17	35	164	216
0_V-VI	6	6	80	92
I_0	—	—	2	2
I_I	—	—	2	2
I_{I-II}	2	8	38	48
I_{III-IV_1}	6	21	49	76
I_{III-IV_2}	4	7	37	48
I_V-VI	1	5	21	27

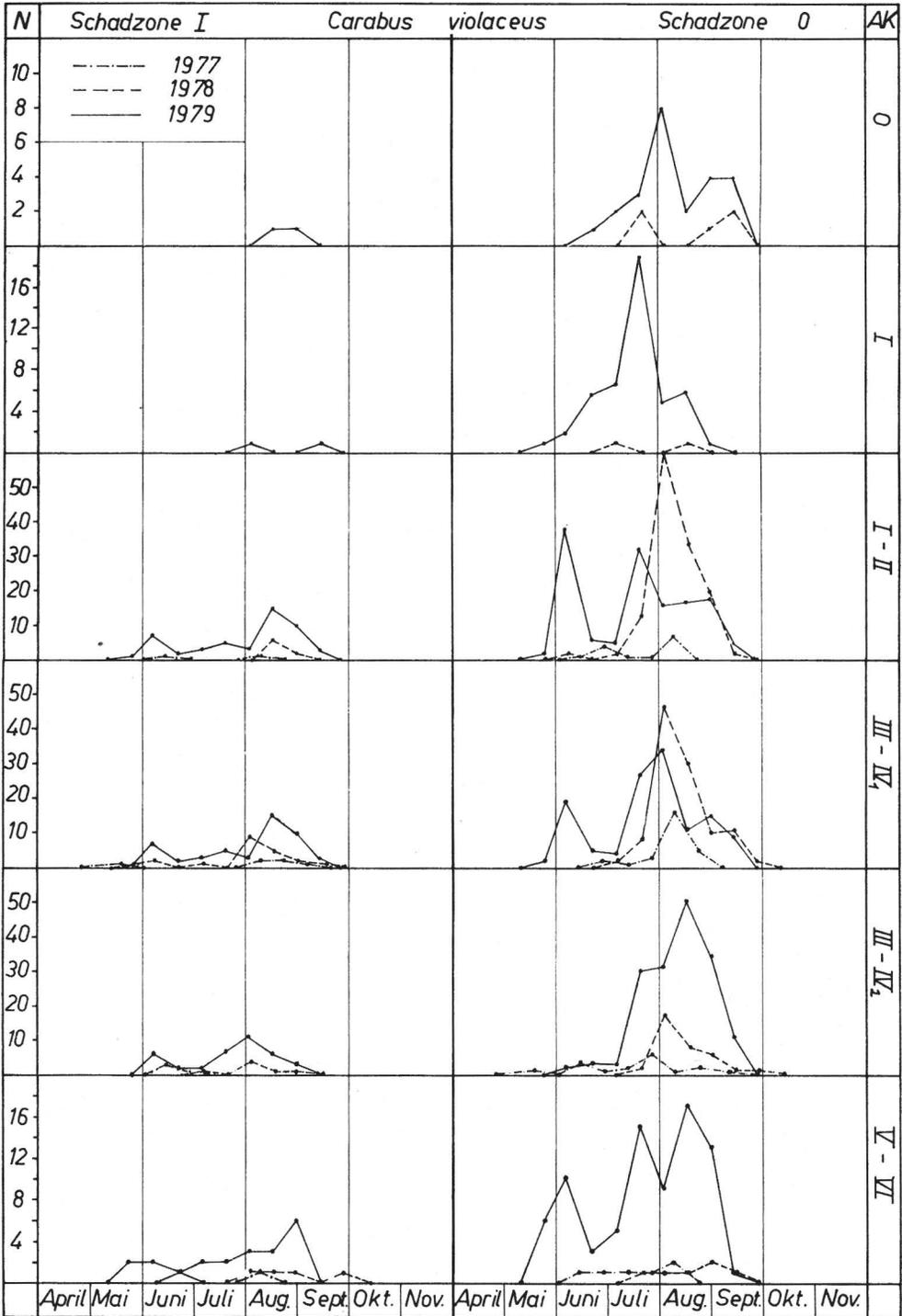


Abb. 6. Jahresrhythmik (Phänologie) von *Carabus violaceus* in den Sukzessionen, ausgedrückt in absoluten Fangzahlen, 1977 bis 1979

Die Art wird von Thiele (1977 a) als eurytop eingestuft. Bereits Burmeister (1939) gibt als Lebensraum „In Wäldern, auf Feldern, Weiden, Wiesen, in der Heide, Gärten, Höfe, Häuser, an See- und Meeresufer“ an. Mrozek-Dahl (1928) weist ihr den Wald als Lebensraum zu, schreibt aber auch, daß *C. violaceus* den „ganz dürren Kiefernwald“ meidet. Hürka (1973) bezeichnet ihn als polytop (was wohl mit Thieles „eurytop“ gleichzusetzen ist), doch sollen bestimmte „Rassen“ bestimmte Habitate bevorzugen, so z. B. *Carabus violaceus ssp. violaceus* L. die Waldanlagen und *ssp. purpurascens* F. die offenen Lagen der Felder und Wiesen. Die in unserem Raum verbreitete *ssp. violaceus* wird im Gegensatz zu Thiele (1977 a) von Krause (1974) zu den eurytopen Waldarten gestellt. Dem entspricht die Verteilung in den verschiedenen Altersklassen der Kiefernforste in der Dübener Heide. *Carabus violaceus* muß hier als Waldart betrachtet werden, denn auf den Kahlschlagflächen kommt er in der Schadzone I nur 1979 in zwei Exemplaren und in der Schadzone 0 auch erst 1979, wo erhöhter Populationsdruck in den umliegenden, an den Kahlschlag angrenzenden älteren Beständen herrscht, in nennenswerter Anzahl vor. Diese Aussage wird durch die Tatsache unterstützt, daß die näher zum Altholzbestand liegende Barberfallenreihe deutlich häufiger von *C. violaceus* frequentiert wurde als die 10 m weiter davon entfernte. Gleiches gilt für die Schonungen, die erst nach und nach von *C. violaceus* besiedelt werden. Die höchsten Dichten finden sich in den Beständen mit dem dichtesten Kronenschluß und dem kühlestem und feuchtestem Mikroklima (0_{I-II} , 0_{III-IV_1} , 0_{III-IV_2}). Im aufgelichteten Altholz (0_{V-VI}) sinken die Fangzahlen wieder. Die Populationen in der Schadzone I zeigen 1979 generell Zweigipfligkeit (Abb. 6) im phänologischen Auftreten; in den Jahren 1977/78 liegen die Fangzahlen zu niedrig, um Aussagen zu machen (vgl. auch Tab. 3 u. 5). In den höheren Altersklassen der Schadzone 0 erfolgt, bis auf Stelle 0_{III-IV_2} , mit der Erhöhung der Aktivitätsdichte von 1977 zu 1979 ein Übergang zur Ausprägung von zwei Aktivitätsmaxima (vgl. hierzu auch 6.1.3.).

6.2.3. *Calathus fuscipes* (Goeze 1777)

Die Biologie dieser Art wurde von Schjøtz-Christensen (1965) genauer untersucht. *Calathus fuscipes* ist ein Herbstbrüter. Nach Larsson (1939) und Lindroth (1945) erfolgt die Eiablage im Juli und August; im September geht die Populationsdichte stark zurück, doch überwintern auch Altkäfer mit den Larven. Diese gelangen aber kaum in einen zweiten Reproduktionszyklus, die meisten sterben bis Juli ab (Schjøtz-Christensen 1965). Burmeister (1939) und Schjøtz-Christensen beschreiben eine längere Reproduktionsphase (bis Mitte September). Die Jungkäfer schlüpfen nach etwa dreiwöchiger Puppenruhe im April/Mai (Burmeister 1939), nach Schjøtz-Christensen ab Mitte Juni.

In der Dübener Heide tritt *Calathus fuscipes* gemeinsam mit *Calathus ambiguus*, *erratus* et *melanocephalus* besonders auf dem Kahlschlag in der Schadzone I gehäuft auf. In den höheren Altersklassen ist er kaum zu finden, in der Schadzone 0 sind auch auf dem Kahlschlag nur wenige Exemplare vorhanden. Abb. 7 gibt die Jahresaktivitätskurven für 1977 bis 1979 für die Stelle I_0 wieder. 1977 wurden hier 397, 1978 2343 und 1979 1910 Individuen der Art gefangen. Es ist also ein enormer Anstieg von 1977 zu 1978 zu verzeichnen. In allen drei Untersuchungsjahren liegt die Hauptaktivität entsprechend dem Reproduktionszeitraum im August mit dem Maximum Mitte des Monats. Überwinterer wurden im April und Mai nur 1979 in größerer Anzahl erbeutet (April 7, Mai 16 Tiere). 1977 und 1978 trat lediglich im Mai je ein Tier auf. Der Hauptteil der Elterngeneration stirbt also noch im Herbst bzw. während der Überwinterung ab. Die Lage des Aktivitätsmaximums deckt sich außer mit oben aufgeführten Angaben auch mit den Ergebnissen von Tietze (1971), Barndt (1976) und Stubbe

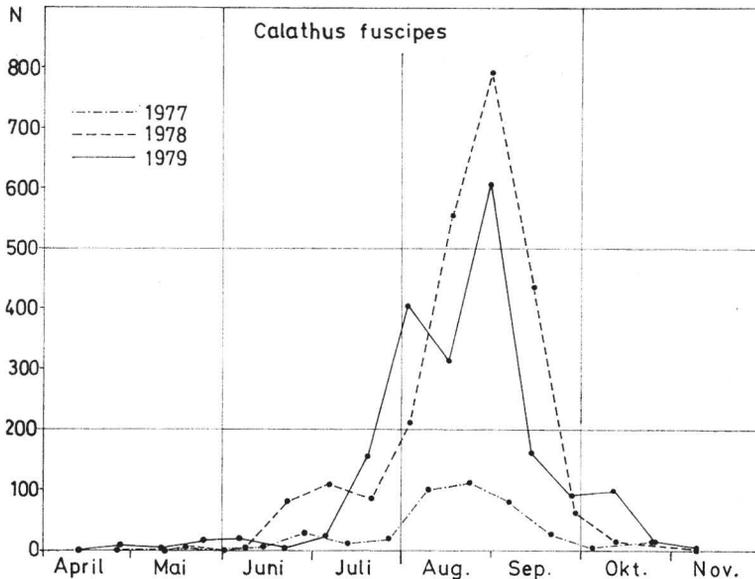


Abb. 7. Jahresrhythmik (Phänologie) von *Calathus fuscipes* auf dem Kahlschlag in der Schadzone I (Fläche I₀) von 1977 bis 1979

(1982). Dagegen fanden Flügge und Levens (1977) den Aktivitätsgipfel erst im September und im Oktober auch noch eine erhöhte Individuendichte.

6.2.4. *Calathus ambiguus* (Paykull 1798)

Calathus ambiguus ist ebenfalls ein Herbstbrüter mit Frühjahrsbestand. Nach Burmeister (1939) erscheinen die Käfer im April, selten schon im März, die Aktivitätsphase dauert bis September, manchmal auch Oktober/November. Tietze (1971) findet bereits im April eine Aktivität, im Mai und Juni treten keine Käfer auf, im August ist das Maximum erreicht. Auf Helgoland liegt der Aktivitätsgipfel in der zweiten Septemberhälfte, im Oktober ist die Anzahl gefangener Käfer nur wenig kleiner als im September (Flügge und Levens 1977).

Calathus ambiguus, der nach Burmeister (1939) besonders sandige, kalkhaltige Böden besiedelt, offenes Gelände bevorzugt, aber auch in die Waldungen geht, ist innerhalb der Kiefernwaldsukzessionen auf die Kahlschläge beschränkt. Auf dem Kahlschlag der Schadzone 0 wurden nur vereinzelt Tiere im Juli (1978/1979), September (1977) und Oktober (1978) gefangen. Der Boden ist zwar sandig, aber der pH-Wert (KCl) liegt bei 4,1. In der Schadzone I ist der Boden durch Flugasche aufgekalzt, auf dem Kahlschlag beträgt der pH-Wert (KCl) 5,1. Von 1977 zu 1978 baut sich eine stabile Population von *Calathus ambiguus* auf (Abb. 8). Das Aktivitätsmaximum tritt Ende August auf. Im Frühjahr erscheinen die Käfer, sicher witterungsbedingt, im April oder Mai. Vergleicht man die Kurven mit denen von *Calathus fuscipes*, scheint für *C. ambiguus* ein ähnlicher Reproduktionszyklus möglich. Auffallend ist der hohe Weibchenanteil der Population ($\delta/\delta/\eta/\eta$ 1977: 0,33; 1978: 0,216; 1979: 0,557). Die vom Frühjahrsbestand bis Juni abgefangenen Tiere sind ausnahmslos Weibchen gewesen.

6.2.5. *Calathus erratus* (Sahlberg 1827)

Calathus erratus ist ein Herbstbrüter mit Frühjahrsbestand. Neben den Larven überwintert auch ein Teil der Elterngeneration (12,5% in Dänemark nach Schjøtz-

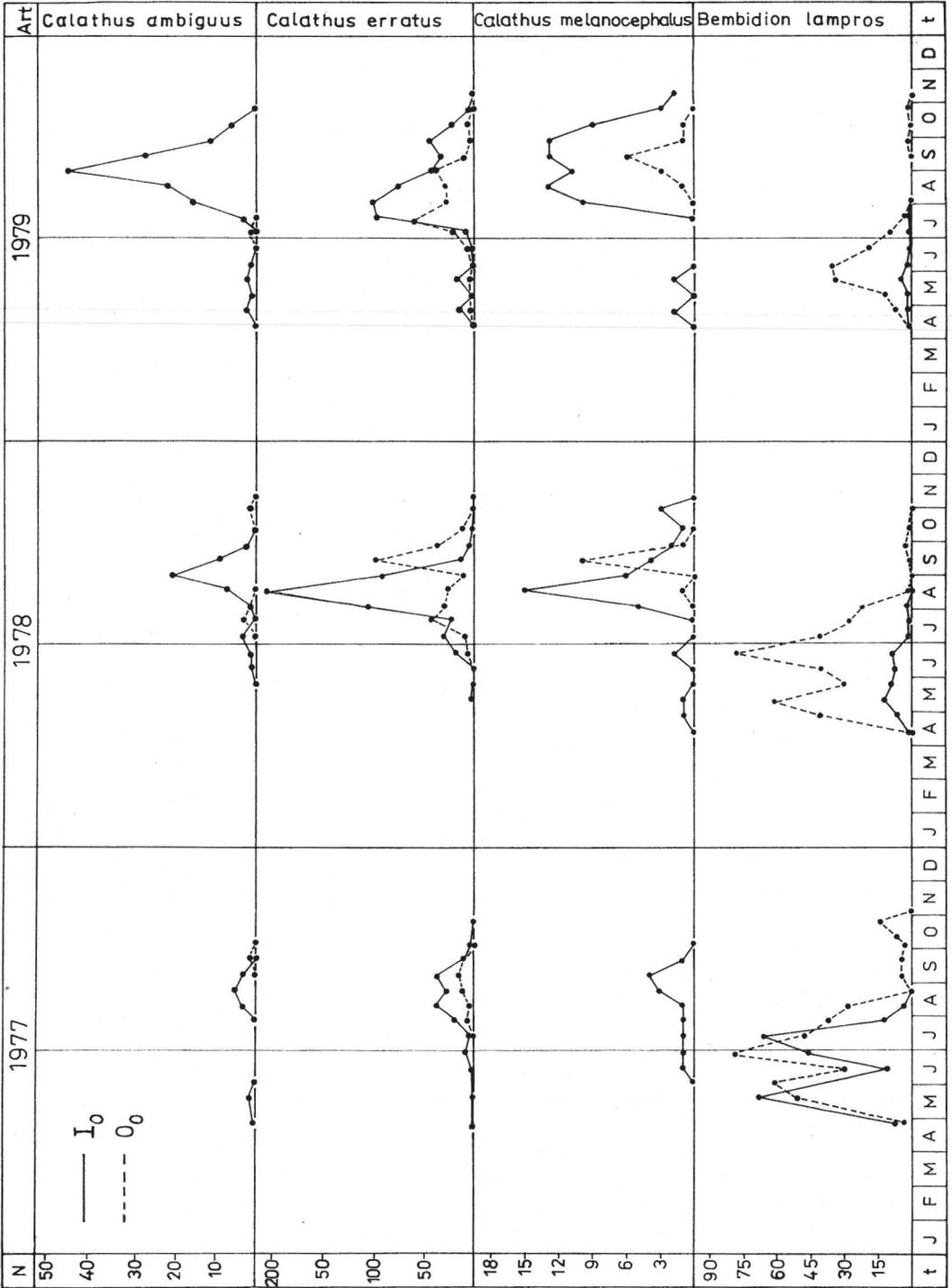


Abb. 8. Jahresrhythmen der *Calathus*-Arten und von *Bembidion lampros* auf den Kahlschlägen von 1977 bis 1979

Christensen 1965). Nur wenige Tiere nehmen an einem zweiten Reproduktionszyklus teil. Die jungen Käfer schlüpfen Ende Mai/Anfang Juni, einige sind aber noch eine Zeitlang relativ inaktiv, bis sie fertig ausgehärtet sind. Erst im Juli steigt die Aktivitätsdichte und erreicht im August ihr Maximum, das mit dem Reproduktionszeitraum zusammenfällt (Schjötz-Christensen, 1965). Mossakowski (1970) und Tietze (1971) finden neben einem geringen Frühjahrsbestand ebenfalls das Aktivitätsmaximum im August, während Barndt (1976) keine überwinterten Imagines nachweisen kann und nur einen Gipfel im September angibt. Geiler und Bellmann (1974) finden *C. erratus* in trockenen Kiefernforsten, Fichtenkulturen und Fichtenaltholzbeständen mit einem Aktivitätsmaximum im August.

In den Sukzessionen in der Dübener Heide kommt *Calathus erratus* häufig auf den Kahlschlägen und weniger oft in den Kiefern Schonungen vor. Abb. 8 zeigt den Aktivitätsverlauf in den drei Untersuchungsjahren für die Kahlschläge. In der Schadzone I ist die Dichte höher als in der Schadzone 0. Der Aktivitätsgipfel liegt für die Kontrollfläche I_0 in allen Jahren im August, während an der Stelle O_0 1977 und 1978 das Maximum erst im September und 1979 bereits im Juli erreicht wird. 1978 zeigt sich hier ein Nebengipfel im Juli und 1979 Anfang September. Hier könnte eventuell eine Desynchronisation zwischen dem Reifetermin der Jungkäfer und der Eiablage der schon einmal überwinterten Generation vorliegen. 1977 wurden bis Juli an der Stelle O_0 keine Käfer gefangen, es ergibt sich das gleiche Bild wie bei Barndt (1976). Daraus erkennt man, wie wichtig langjährige Untersuchungen sind, um sichere Aussagen zu machen. In den folgenden Jahren ist die Frühjahrsaktivität ausgeprägt.

6.2.6. *Calathus melanocephalus* (Linné 1758)

Diese Art kann nach Schjötz-Christensen (1965) als Herbstbrüter in Dänemark betrachtet werden, für Nordschweden wird Frühjahrsfortpflanzung vermutet (Lindroth 1945, Schjötz-Christensen 1965). In Südengland erstreckt sich die Eiablage von August bis März, ein Teil der Population wäre dann als Herbsttier und ein Teil als Frühlingstier einzustufen (Gilbert 1956). Tietze (1971) fand neben geringer Frühjahrsaktivität ein Maximum im September, Barndt (1976) und Flüge und Levens (1977) weisen minimale Frühjahrsbestände und einen Aktivitätsgipfel im September aus, der sich bei letztgenannten Autoren bis Ende Oktober fortsetzt. Mossakowski (1970) stellt für 1960 keinen Frühjahrsbestand und ein Septembermaximum und 1961 einen geringen Frühjahrsbestand an Männchen sowie ein Maximum im August bei beiden Geschlechtern dar. Van Dijk (1972) stellt zwei Generationen in einer Population fest. Die ältere, die den Winter als Imago verbrachte, pflanzt sich von Juli bis Anfang August fort, und die jüngere, die als Larve überwinterte und im Juni oder Juli geschlüpft ist, hat einen

Tabelle 6. *Calathus melanocephalus*, Phänologie in den Schonungen

	12. 7.	26. 7.	9. 8.	23. 8.	6. 9.	20. 9.	4. 10.	24. 10.
1977								
O_I	—	—	4	<u>5</u>	2	2	1	—
I_I	—	2	21	<u>29</u>	12	27	8	3
1978								
O_I	—	1	3	1	<u>5</u>	1	—	—
I_I	1	2	3	<u>15</u>	<u>9</u>	3	—	—
1979								
O_I	—	<u>6</u>	2	4	<u>5</u>	2	—	—
I_I	—	—	7	8	<u>11</u>	3	1	1

Reproduktionszeitraum von Ende August bis September. In weiteren Arbeiten wies van Dijk (1979 a, b) u. a. eine positive Korrelation zwischen der Länge der Reproduktionsphase und der Temperatur für *C. melanocephalus* nach.

In der Dübener Heide tritt *Calathus melanocephalus* in den Altersklassen 0 und I in beiden Sukzessionen auf. Der Bestand auf den Kahlschlägen ist höher als in den Schonungen. In Abb. 8 ist der Verlauf der Jahresaktivität der Art für die Kahlschläge dargestellt. Auf dem Kahlschlag der Schadzone 0 wurde 1977 kein Tier gefangen. 1978 und 1979 ist jeweils ein Maximum im September festgestellt worden, ein Frühjahrsbestand wurde nicht nachgewiesen. An der Stelle I₀ erhöhte sich die Dichte von 1977 bis 1979. Der Aktivitätsgipfel liegt 1977 im September und 1978 und 1979 bereits im August, wobei die Aktivität 1979 im September nochmals die Höhe des Augustgipfels erreicht. In allen drei Jahren ist die Aktivitätsdichte in der Schadzone I höher als in 0.

Innerhalb der Schonungen ist der Frühjahrsbestand durch Fallenfänge ebenfalls nicht nachzuweisen gewesen. Tab. 6 gibt einen Überblick über das Auftreten der Tiere zur Aktivitätszeit.

Das Aktivitätsmaximum liegt generell im August. Ab Mitte Oktober erscheint die Art nicht mehr in den Fallen.

6.2.7. *Bembidion lampros* (Herbst 1784)

Bembidion lampros ist ein Frühjahrsbrüter mit herbstreifen Jungkäfern (Burmeister 1939), der als Imago überwintert. Larsson (1939) zählt *B. lampros* zu den Frühlingstieren ohne Herbstbestand. Die Reproduktionsphase beginnt nach Jones (1979) Ende April und zieht sich bis in den Juni, gravide Weibchen wurden von Jones (1979) von Mai bis Juli und September/Okttober aus Barberfallenmaterial entnommen. Übereinstimmend mit Mitchell (1963) wurden immature Weibchen hauptsächlich im August und September gefunden. Mossakowski (1970) findet ein Maximum Mitte Mai, im darauffolgenden Jahr Mitte Juni, ein Herbstbestand wird nicht nachgewiesen. Bei Tietze (1971) liegt der Aktivitätsgipfel der Art im Mai, noch im Oktober wird ein Exemplar gefunden. Krause (1974) nennt ein Aktivitätsmaximum von April bis Juni, und Geiler und Bellmann (1974) weisen ein Vorfrühlingsmaximum um die Wende April/Mai aus, während die Hauptmasse der Tiere im Juni erscheint.

In den in der Dübener Heide untersuchten Kiefernwaldsukzessionen tritt *Bembidion lampros* als häufige Art auf den Kahlschlägen, weniger häufig in den Schonungen und sehr selten als Einzelexemplar in höheren Altersklassen auf. Abb. 8 zeigt den Jahresverlauf der Aktivität dieser Art auf den Kahlschlägen. Die Aktivitätsdichte sinkt von 1977 bis 1979 ab, besonders deutlich in der Schadzone I (I₀). Die Art ist in der Schadzone 0 deutlich häufiger als in der Schadzone I. Auf I₀ konnte keine Herbstaktivität nachgewiesen werden, während auf dem Kahlschlag der Schadzone 0 ein Herbstbestand vorhanden ist. Im Unterschied zu den Angaben aus der Literatur (bis auf Geiler und Bellmann 1974) ist die Frühjahrsaktivität 1977 und 1978 zweigipflig, erst bei niedrigeren Fangzahlen 1979, übereinstimmend mit anderen Autoren (Mossakowski 1970, Tietze 1971, Jones 1979), eingipflig. Für die Kontrollflächen 0₀ liegen die Aktivitätsmaxima 1977 Ende Mai und Ende Juni, 1978 Anfang Mai und Ende Juni sowie 1979 Ende Mai/Anfang Juni; die Tiere sind jeweils bis Ende Oktober in den Barberfallen vertreten. An der Stelle I₀ erscheinen die Aktivitätsgipfel 1977 Mitte Mai und Mitte Juli, 1978 Anfang Mai und Ende Juni sowie 1979 Ende Juni.

In den Schonungen wurden relativ wenige Tiere gefangen, eine Herbstaktivität der Jungkäfer trat nicht auf. 1978 liegt das Maximum in 0₁ bereits Mitte April (25 Tiere), ansonsten sind die Fangzahlen für phänologische Aussagen zu niedrig (vgl. Tab. 7).

Tabelle 7. *Bembidion lampros* auf den Kahlschlägen und in den Schonungen, Gesamtfangzahlen

Stelle	1977	1978	1979	Σ
O ₀	369	349	122	840
O _I	1	33	5	39
I ₀	256	54	16	326
I _I	—	2	1	3

Zusammenfassung

Anhand eines umfangreichen Untersuchungsmaterials werden Aussagen zur Jahresrhythmik von 16 Carabidenarten getroffen. Untersuchungsergebnisse anderer Autoren werden zum Vergleich und zur Ergänzung eigener Angaben herangezogen. Dabei werden klimatisch und geographisch bedingte Unterschiede in der Phänologie einzelner Arten verdeutlicht und diskutiert.

Schrifttum

- Barber, H. S.: Traps for cave-inhabiting insects. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* **46** (1931) 259–266.
- Barndt, D.: Das Naturschutzgebiet Pfauneninsel in Berlin. – Faunistik und Ökologie der Carabiden. Inaug.-Diss., Berlin (West) 1976.
- Brockhaus, Th.: Ökofaunistische Untersuchungen an Libellen (Odonata) ausgewählter Biotope der Dübener Heide unter besonderer Berücksichtigung anthropogener Einflüsse. Diplomarbeit, Sektion Biowiss. MLU Halle 1979.
- Burmeister, F.: Biologie, Ökologie und Verbreitung der europäischen Käfer auf systematischer Grundlage. – I: Adephega, I. Familiengruppe: Caraboidae. Krefeld 1939.
- Den Boer, P. J.: The individual behaviour and population dynamics of some Carabid beetles of forests. *Miscell. Papers* **18** (1979) 151–166.
- Flügge, H., und H. Levens: Die Carabiden und Isopoden der Bodenfauna Helgolands (Ins.: Coleoptera; Crust.: Malacostraca). *Abh. Verh. naturwiss. Ver. Hamburg (N. F.)* **20** (1977) 13–41.
- Geiler, H., und Ch. Bellmann: Zur Aktivität und Dispersion der Carabiden in Fichtenforsten des Tharandter Waldes. *Faun. Abh. Mus. Tierk. Dresden* **5** (1) (1974) 1–71.
- Gilbert, O.: The natural history of four species of *Calathus* (Coleoptera, Carabidae) living on sand-dunes in Anglesey, North-Wales. *Oikos* **7** (1956) 22–47.
- Herrmann, K.: Faunistisch-ökologische Studie an der Carabidenfauna (Coleoptera, Carabidae) des Wurmbachtales (Nordharz) unter Einschluß des Naturschutzgebietes Münchenberg. Diss., MLU Halle 1970.
- Hürka, K.: Fortpflanzung und Entwicklung der mitteleuropäischen *Carabus*- und *Procerus*-Arten. *Studie ČSAV, č. 9* (1973) 1–78. Praha.
- Jäger, E. J., E.-G. Mahn, R. Schubert, M. Stubbe und F. Tietze: Exkursion in das Rauchschadengebiet „Dübener Heide“. Exkursionsführer Int. Workshop Bioindication, Halle 1979 (hektogr. MS).
- Jage, H.: Beitrag zur Kenntnis der Flora der Dübener Heide und der angrenzenden Auengebiete. *Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-Nat.* **11** (1962) 179–192.
- Jage, H.: Ackerunkrautgesellschaften der Dübener Heide und des Flämings. *Hercynia N. F., Leipzig* **9** (1972 a) 317–391.
- Jage, H.: Beitrag zur pflanzengeographischen Gliederung der Dübener Heide und einiger Teile des Flämings unter besonderer Berücksichtigung der Ackerunkrautgesellschaften. *Arch. Naturschutz u. Landschaftsforsch.* **12** (1972 b) 241–271.
- Jones, M. G.: The abundance and reproductive activity of common Carabidae in a winter wheat crop. *Ecol. Ent.* **4** (1979) 31–43.
- Jørum, P.: A study on the composition and seasonal activity of the ground beetle fauna of a Danish beech forest (Coleoptera, Carabidae). *Ent. Meddr.* **44** (1976 a) 81–99.

- Jørum, P.: Life cycle and population density of *Nebria brevicollis* F. (Coleoptera, Carabidae) in a Danish beech forest. Vidensk. Meddr. dansk naturk. Foren. **139** (1976 b) 245–261.
- Jørum, P.: Life cycles and annual activity patterns of *Pterostichus melanarius* (Illig.) and *P. niger* (Schall.) (Coleoptera: Carabidae) in a Danish beech wood. Ent. Meddr. **48** (1980) 19–25.
- Krause, R.: Die Laufkäfer der Sächsischen Schweiz, ihre Phänologie, Ökologie und Vergesellschaftung (I). Faun. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden **5** (2) (1974) 73–179.
- Lachmanov, V. P., und V. Z. Kotomenko: A contribution to the biology of the mass species of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the Tzelinograd district. Zool. J. (Moskau) **53** (1974) 1636–1648.
- Lampe, K. H.: Die Fortpflanzungsbiologie und Ökologie des Carabiden *Abax ovalis* Dft. und der Einfluß der Umweltfaktoren Bodentemperatur, Bodenfeuchtigkeit und Photoperiode auf die Entwicklung in Anpassung an die Jahreszeit. Zool. Jb. Syst. **102** (1975) 128–170.
- Larsson, S. G.: Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden. Ent. Meddr. **20** (1939) 277–560.
- Lauterbach, A. W.: Verbreitungs- und aktivitätsbestimmende Faktoren bei Carabiden in sauerländischen Wäldern. Abh. Landesmus. Naturk. Münster Westf. **26** (1964) 1–100.
- Legler, B.: Beitrag zur naturräumlichen Gliederung im „Elbe-Mulde-Winkel“. Wiss. Z. KMU Leipzig **15** (1966) 753–761.
- Legler, B.: Regionalgeographische Untersuchung der Raumstruktur des Elbe-Mulde-Winkels (Dübener Heide). Inaug. Diss., KMU Leipzig 1968.
- Lindroth, C. H.: Die fennoskandischen Carabidae, eine tiergeographische Studie. I. Spezieller Teil. Göteborgs kungl. Vetenskaps-och Vitterhets-Samhälles, Sjätte Följden Ser. B **4** (1) (1945) 1–709.
- Lindroth, C. H.: Die fennoskandischen Carabidae. III. Allgemeiner Teil. Göteborgs kungl. Vetenskaps-och Vitterhets-Samhälles, Sjätte Följden, Ser. B **4** (3) (1949) 1–911.
- Löser, S.: Art und Ursachen der Verbreitung einiger Carabidenarten (Coleoptera) im Grenzraum Ebene-Mittelgebirge. Zool. Jb. Syst. **99** (1972) 213–262.
- Mautschke, J., A. Schubert, M. Altermann et al.: Bodengeologische Karte der DDR 1 : 100 000, Blatt Leipzig (Hrsg.: Zentrales Geolog. Institut, Berlin) 1970.
- Mitchell, B.: Ecology of two carabid beetles, *Bembidion lanpros* (Herbst) and *Trechus quadristriatus* (Schrank). 1. Life cycles and feeding behaviour. J. Anim. Ecol. **32** (1963) 289–299.
- Mossakowski, D.: Ökologische Untersuchungen an epigäischen Coleopteren atlantischer Moor- und Heidestandorte. Z. wiss. Zool. **181** (1970) 233–316.
- Mrozek-Dahl, T.: Coleoptera oder Käfer, I: Carabidae (Laufkäfer). In: Dahl, F.: Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile. Jena 1928.
- Paarmann, W.: Untersuchungen über die Jahresrhythmik von Laufkäfern (Coleoptera, Carabidae) in der Cyrenaika (Libyen, Nordafrika). Oecologia (Berlin) **5** (1970) 325–333.
- Paarmann, W.: Bedeutung der Larvenstadien für die Fortpflanzungsrhythmik der Laufkäfer *Broscus laevigatus* Dej. und *Orthomus atlanticus* Fairm. (Col. Carab.) aus Nordafrika. Oecologia (Berlin) **13** (1973) 81–92.
- Paarmann, W.: Der Einfluß von Temperatur und Lichtwechsel auf die Gonadenreife des Laufkäfers *Broscus laevigatus* Dej. (Coleoptera, Carabidae) aus Nordafrika. Oecologia (Berlin) **15** (1974) 87–92.
- Paarmann, W.: Freilanduntersuchungen in Marokko (Nordafrika) zur Jahresrhythmik von Carabiden (Coleoptera, Carabidae) und zum Mikroklima im Lebensraum der Käfer. Zool. Jb. Syst. **102** (1975) 72–88.
- Paarmann, W.: Jahreszeitliche Aktivität und Fortpflanzungsrhythmik von Laufkäfern (Coleoptera, Carabidae) im Kivugebiet (Ost-Zaire, Zentralafrika). Zool. Jb. Syst. **103** (1976 a) 311–354.
- Paarmann, W.: Die Trockenzeitdormanz der Carabiden des zentralafrikanischen Hochlandes und ihre Steuerung durch Außenfaktoren. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1976 (1976 b) 209.

- Paarmann, W.: Die Bedeutung exogener Faktoren für die Gonadenreifung von *Orthomus barbarus atlanticus* Fairm. Col. Carab.) aus Nordafrika. Ent. exp. appl. **19** (1976 c) 23–36.
- Paarmann, W.: The annual periodicity of the polyvoltine ground beetle *Pogonus chalceus* Marsh. (Col., Carabidae) and its control by environmental factors. Zool. Anz. **196** (1976 d) 150–160.
- Paarmann, W.: Ideas about the evolution of the various annual reproduction rhythms in carabid beetles of the different climatic zones. Miscell. Papers **18** (1979) 119–132.
- Schjõtzt-Christensen, B.: Biology and population studies of Carabidae of the Corynephoretum. Natura Jutlandica **11** (1965) 5–173.
- Schjõtzt-Christensen, B.: Some notes on the biology and ecology of *Carabus hortensis* L. (Col. Carabidae). Natura Jutlandica **14** (1968) 127–151.
- Späh, H.: Ökologische Untersuchungen an Carabiden zweier Auwälder der Rhein- und Erftniederung. Decheniana-Beihefte (Bonn) **20** (1977) 96–103.
- Stubbe, A.: Ökologische Untersuchungen an Carabiden in Kiefernforsten der Dübener Heide unter dem Aspekt anthropogen bedingter Umweltbelastung. Diss., MLU Halle 1981.
- Stubbe, A.: Untersuchungen zur Ökologie der Carabidenfauna (Insecta: Coleoptera) des Hakelwaldes im Nordharzvorland. Hercynia N. F., Leipzig **19** (1982) 42–73.
- Stubbe, A., und F. Tietze: Ökologische Untersuchungen an Carabidengesellschaften entlang einer Trasse immissionsgeschädigter Kiefernforste in der Dübener Heide. Arch. Naturschutz u. Landschaftsforsch. **22** (1982) 27–44.
- Thiele, H.-U.: The control of larvae hibernation and adult aestivation in the Carabid beetles *Nebria brevicollis* F. and *Patrobus atrorufus* Stroem. Oecologia (Berlin) **2** (1969) 347–361.
- Thiele, H.-U.: Die Steuerung der Jahresrhythmik von Carabiden durch exogene und endogene Faktoren. Zool. Jb. Syst. **98** (1971) 341–371.
- Thiele, H.-U.: Carabid beetles in their environment. Zoophys. Ecol. **10** (1977 a) Berlin, Heidelberg, New York.
- Thiele, H.-U.: Measurement of day-length as a basis for photoperiodism and annual periodicity in the Carabid beetle *Pterostichus nigrita* F. Oecologia (Berlin) **30** (1977 b) 331–348.
- Thiele, H.-U.: Differences in measurement of day-length and photoperiodism in two stocks from subarctic and temperate climates in the Carabid beetle *Pterostichus nigrita* F. Oecologia (Berlin) **30** (1977 c) 349–365.
- Tietze, F.: Zur Ökologie, Soziologie und Phänologie der im Grünland lebenden Laufkäfer (Coleoptera – Carabidae). Promotion B, MLU Halle 1971.
- Van Dijk, Th. S.: The significance of the diversity in age composition of *Calathus melanocephalus* L. (Col., Carabidae) in space and time at Schiermonnikoog. Oecologia (Berlin) **10** (1972) 111–136.
- Van Dijk, Th. S.: On the relationship between reproduction, age and survival in two carabid beetles: *Calathus melanocephalus* L. and *Pterostichus coerulescens* L. (Coleoptera, Carabidae). Oecologia (Berlin) **40** (1979 a) 63–80.
- Van Dijk, Th. S.: Reproduction of young and old females in two carabid beetles and the relationship between the number of eggs in the ovaries and the number of eggs laid. Miscell. Papers **18** (1979 b) 167–183.
- Van Heerdt, P. F., B. Blokhuis, C. van Haaften: The reproductive cycle and age composition of a population of *Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius) in the Netherlands (Coleoptera : Carabidae). Tijdschrift voor Entomologie **119** (1) (1976) 1–13.
- Witzke, G.: Beitrag zur Kenntnis der Biologie und Ökologie des Laufkäfers *Pterostichus (Platysma) niger* Schaller 1783 (Col., Carabidae). Z. Angew. Zool. **63** (1976) 145–162.

Dr. Annegret Stubbe
 Martin-Luther-Universität
 Sektion Biowissenschaften
 WB Zoologie
 DDR - 4020 Halle (Saale)
 Domplatz 4