

**ZUR TAGESZEITLICHEN LAUFAKTIVITÄT DER LAUFKÄFER,
KURZFLÜGELKÄFER UND SPINNEN IN EINER HECKE UND EINER
ANGRENZENDEN BRACHFLÄCHE (Carabidae, Staphylinidae, Araneae)**

Brigitte Henatsch & Theo Blick

Tierökologie I, Universität Bayreuth

Abstract: The diurnal activity of carabids, staphylinids and spiders (Carabidae, Staphylinidae, Araneae) in a hedge and a neighbouring fallow land. The diurnal activity of carabids, staphylinids and spiders in two different habitats, a hedge and a fallow land, has been investigated with time-sorting pitfall traps in Upper Frankonia, Germany. Former investigations indicate the existence of habitat-specific activity patterns with more activity being stated in woodlands at night. In open habitats, however, daytime activity seems to be preferred. In the hedge the distribution of the diurnal activity in the three investigated taxa shows remarkable differences with the proportion of night activity decreasing: carabids (80%), spiders (60%) and finally staphylinids (30%). A relation between the size of the examined species, their morphology and the proportion of night activity is suggested in this report. In the fallow land all three taxa are mainly active at daytime (about 70%). Compared with the activity in the hedge the active period of the species is more restricted, which is likely to be due to the low temperatures at night in open habitats. The temporal separation of certain species and guilds or the change of the active period provoked by the changing of the habitat points out the influence biotic factors such as competition, predation and food supply may have.

Key words: Araneae, Carabidae, Staphylinidae, diurnal activity, hedge, fallow land.

Dipl.-Biol. B. Henatsch, Dipl.-Biol. T. Blick, Tierökologie I der Universität, PF 101251, D-8580 Bayreuth.

Abiotische Faktoren sind von großer Bedeutung für das Verhalten und die Aktivität der Tiere. Viele dieser Faktoren wie z.B. Temperatur und relative Luftfeuchtigkeit zeigen dabei tageszeitliche Veränderungen, was die Aktivitätsrhythmen der Arten, je nach ihren spezifischen Ansprüchen an die Umweltbedingungen, beeinflusst. In verschiedenen Biotoptypen herrscht aufgrund der unterschiedlichen Pflanzendecke ein jeweils eigenes Mikroklima, das die dortigen Lebensbedingungen prägt. Waldartige Bestände, wie z.B. Hecken, zeichnen sich dabei im Vergleich zu offenen Landschaften durch eine größere klimatische Ausgeglichenheit aus. Diese zeitlichen und biotopspezifischen Unterschiede können zur Ausbildung verschiedener, an die jeweiligen Umweltbedingungen angepasster Aktivitätsmuster führen (HEYDEMANN 1967; DONDALE 1972; GREENSLADE 1963). Dabei wird in offenen Biotopen Tagaktivität begünstigt, während in waldartigen Beständen Nachtaktivität vorzuherrschen scheint.

Material und Methoden

Das Untersuchungsgebiet befindet sich in Oberwaiz (420 m ü. NN; Lkr. Bayreuth, Oberfranken, Bayern, BR Deutschland). Die zwischen 6 und 10 m breite Hecke stockt auf bodensaurem Untergrund (Übergang zwischen Rhätolias und Arietensandstein) und zeigt einen ausgeprägten Niederwaldcharakter. Es dominieren die Baumarten Hainbuche, Eiche und Hasel, Straucharten treten weitgehend zurück (Altersstadium des Rhamno-Cornetum). Der Unterwuchs ist sehr spärlich, bis in den Herbst findet sich eine dicke Streuauflage. Die an die Hecke angrenzende Brachfläche kann als mesophiles Ödland bezeichnet werden. Die dominierenden Arten sind *Festuca ovina*, *Avena pubescens*, *Carex hirsuta*, *Dianthus deltoides*, *Campanula rotundiflora* und *Potentilla recta*.

Die tageszeitliche Laufaktivität wurde mit Hilfe automatischer Zeitsortierfallen ermittelt. Es handelte sich dabei um zylinderförmige Fallen mit zwölf in einem Kreis angeordneten Fanggläsern. Diese wurden über eine elektrische Schaltuhr alle zwei Stunden weitergedreht. Je eine Zeitbodenfalle war in der Heckenmitte und in 15 m Entfernung in der Brache eingegraben. Zur Erhöhung der Fangeffizienz wurde jede Falle mit zwei zuleitenden PVC-Dachrinnen (1 m Länge) versehen. Der Fangzeitraum erstreckte sich von Anfang August bis Ende Oktober 1989.

In der folgenden Auswertung wurden bei den Käfern (det. Henatsch) nur Arten berücksichtigt, die in einem der beiden Bereiche mit mindestens fünf Individuen, bei den Spinnen (det. Blick) - aufgrund der geringeren Aktivitätsdichte - mit mindestens drei Individuen auftraten. Die für offene bzw. waldartige Biotope charakteristischen Arten werden im weiteren als "Feldarten" bzw. "Waldarten" bezeichnet.

Tab. 1: Anteil der nachtaktiven Individuen in Hecke bzw. Brache.

Taxon	Hecke	Brache
Carabidae	83%	28%
Araneae	63%	32%
Staphylinidae	28%	36%

Tab. 2: Anteil der Nachtaktivität in Hecke bzw. Brache.

Art	Hecke	Brache
<i>C. auronitens</i>	68%	25%
<i>P. anthracinus</i>	91%	-
<i>P. vernalis</i>	69%	17%

Tab. 3: Aktivitätsverteilung der Carabidae auf die Zweistundenintervalle; die erste Zahl gibt die in der Hecke, die zweite die in der Brache gefangenen Individuen an; Legende: W = Waldart; WR = Waldrandart; F = Feldart; U = Ubiquist; e = euryök; h = hygrophil; x = xerophil (ökol. Angaben nach KOCH 1989).

Art	ökol. Typ	6-8	8-10	10-12	12-14	14-16	16-18	18-20	20-22	22-24	24-2	2-4	4-6
<i>Carabus auronitens</i>	eW	4/-	1/1	-	-/2	-/1	-/1	2/1	9/1	3/1	1/-	1/-	1/-
<i>C. nemoralis</i>	eW	-	-	-	-	-	-	-	4/-	2/1	7/-	5/-	6/-
<i>Nebria brevicollis</i>	eW	12/1	4/-	-	-/1	-	-	6/-	82/1	55/3	31/3	47/-	80/1
<i>Abax carinatus</i>	eW,h	-	-	-	-	-	-	-	1/-	2/-	3/-	1/-	1/-
<i>Pterostichus melanarius</i>	eF,h	-	-	-	-	-	2/-	-/2	3/-	5/-	1/-	-	-
<i>P. anthracinus</i>	eF,h	-	2/-	2/-	-	-/4	-/1	-	11/-	2/-	2/-	3/-	-
<i>P. vernalis</i>	eF	2/-	1/-	1/1	1/-	2/-	-/1	-/2	3/-	5/-	3/-	5/-	-
<i>Poecilus cupreus</i>	F	-	-	2/4	5/18	1/22	-/10	-/2	3/-	-	-	-	-
<i>P. versicolor</i>	eF	-	-	-/14	-/10	-/2	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trechus secalis</i>	eF,h	3/9	6/10	7/8	2/5	3/3	3/4	7/10	4/15	2/7	4/10	5/8	2/5

Carabidae: Unter den Carabiden dominieren in der Hecke mit 75% der Individuen Waldarten, deren häufigen Vertreter alle überwiegend nachts aktiv sind (Tab. 3). Insgesamt zeigen 83% der in der Hecke gefangenen Carabidenindividuen Nachtaktivität (Tab. 1). Dabei läßt sich ein Zusammenhang zwischen der Körpergröße der Käfer und ihrer Aktivitätsphase erkennen: je größer die Tiere, umso höher ist die zu verzeichnende Nachtaktivität (Abb. 1A). Den Großteil der Tagaktivität in der Hecke machen einstrahlende Feldcarabiden aus.

In der Brache herrschen mit 72% der Individuen tagaktive Arten vor. Außer *Trechus secalis* treten alle dominanten Feldcarabiden überwiegend während der Tagphase auf. Waldarten sind nur vereinzelt auf der Brachfläche zu finden. Vergleicht man die Aktivitätsphasen bei Arten, die in beiden Biotopen vorkommen, so zeigt sich bei einigen Carabiden (*C. auronitens*, *P. anthracinus*, *P. vernalis*) eine Verschiebung der Aktivitätsphase auf die im jeweils biotopfremden Bereich bevorzugte Tageszeit (Tab. 2).

Araneae: Die in der Hecke häufigen Araneen sind ausschließlich Waldarten (Tab. 4); Offenlandarten treten nur in Einzelindividuen auf. Bei einer Gesamtnachtaktivität von 63% (Tab. 1) sind lediglich die großen Waldaraneen *Coelotes terrestris*, *C. inermis* und *Cybaeus angustiarum* überwiegend während der Dunkelphase aktiv. Alle übrigen durchwegs kleinen Arten aus der Familie der Linyphiiden zeigen hauptsächlich Tagaktivität (Abb. 1B).

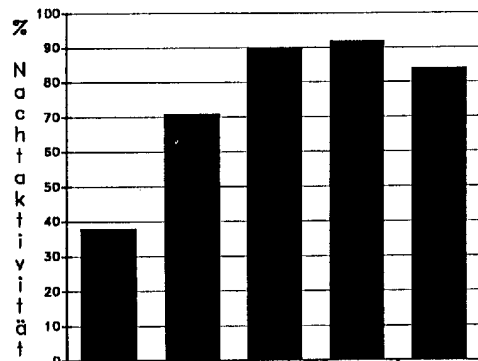


Abb. 1: Anteil der Nachtaktivität der einzelnen Größenklassen in der Hecke (Einteilung für Carabiden und Araneen nach RUZICKA 1985; für Staphyliniden nach BOHAC & RUZICKA 1990).

1A: Carabidae Hecke.

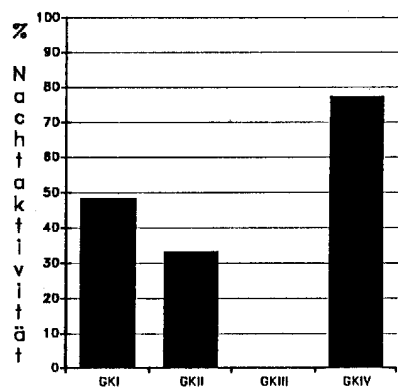


Abb. 1B: Araneae Hecke.

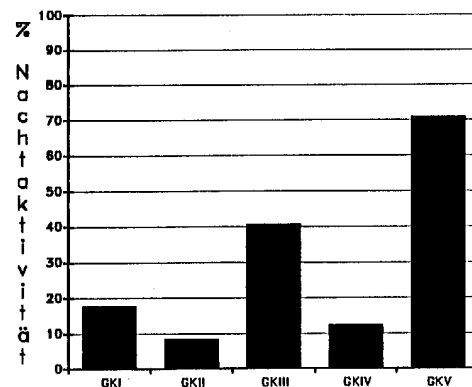


Abb. 1C: Staphylinidae Hecke.

Tab. 4: Aktivitätsverteilung der Araneae auf die Zweistundenintervalle in Hecke/Brache; Legende s. Tab. 3 (ökol. Angaben nach versch. Autoren und unpubl. Daten).

Art	ökol. Typ	6-8	8-10	10-12	12-14	14-16	16-18	18-20	20-22	22-24	24-2	2-4	4-6
Centromerus sylvaticus	eW	1/4	1/1	-2	-1	-1	-1	-	-	-2	1/4	-1	-3
Coelotes terrestris	eW	-	-	-	-3	-1	2/2	10/-	11/-	11/-	4/-	4/1	1/-
C. inermis	W	-	-	-	-	-	1/-	6/-	1/-	1/-	-	-	-
Cybaeus angustiarum	W	-	-	-	-	-	-	1/-	2/-	2/-	2/-	-	-
Diplostyla concolor	eW,h	1/-	-	-	1/-	2/-	1/-	1/-	1/-	2/-	3/-	1/-	-
Lepthyphantes pallidus	eW,h	-	-1	-	-	-	-	-	-1	-1	-	-	-1
L. tenebricola	eW	1/-	3/-	2/-	1/-	-	-	2/-	2/-	1/-	1/-	1/-	-
Micrargus herbigradus	eW	-1	1/-	-1	-1	1/-	-1	-	-	-1	1/-	1/-	-
Trochosa terricola	WR	-	-	-	-1	-1	-1	-3	-1	1/-	-1	-1	-
Cnephalocotes obscurus	F	-	-1	-	-	-	-1	-	-	-	-1	-	-
Pardosa pullata	F,h	-	-3	-3	-2	1/-	-	-	-	-	-	-	-
Zelotes latreillei	eF	-	-	-	-1	-1	-1	-	-	-	-	-	-

Auch in der Brachfläche überwiegen nach Arten- und Individuenzahl die Waldspinnen. Artenspektrum und Dominanzverhältnisse unterscheiden sich jedoch deutlich in den beiden Biotopen. Analog zu den Carabiden herrscht in der Brache unter den Araneen mit ebenfalls ca. 70% Tagaktivität vor. Mit Ausnahme einer Art, *Lepthyphantes pallidus*, wurden alle Waldarten wie die Offenlandarten überwiegend tagsüber gefangen. Selbst die in der Hecke dominierende und dort nachtaktive (ca. 70%) Waldart *Coelotes terrestris* zeigt in der Brache ihre Hauptaktivität während der Mittagsstunden.

Sowohl in der Hecke als auch in der Brache lassen etwa gleich häufig auftretende Arten derselben Familie, die aufgrund ähnlicher ökologischer Ansprüche den jeweils größten Konkurrenzdruck aufeinander ausüben dürften, eine Trennung der Aktivitätsphasen erkennen. So zeigen die Linyphiidenarten *Diplostyla concolor* und *Lepthyphantes tenebricola* eine zeitliche Verschiebung ihrer Aktivitätspeaks um ca. zwei Stunden (Abb. 2A). Von den beiden Lycosidenarten ist *Trochosa terricola* v.a. während der Dämmerung aktiv, während *Pardosa pullata* hauptsächlich am Vormittag auftritt (Abb. 2B).

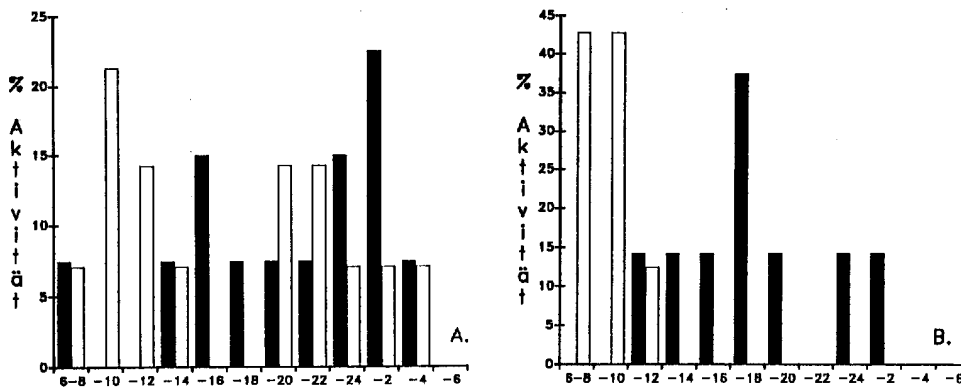


Abb. 2: Tageszeitliche Aktivitätsverteilung auf die Zweistundenintervalle. A: *Diplostyla concolor* (schwarze Säulen), *Lepthyphantes tenebricola* (weiße Säulen); B: *Trochosa terricola* (schwarze Säulen), *Pardosa pullata* (weiße Säulen).

Staphylinidae: Die Staphyliniden zeigen sowohl in der Hecke als auch in der Brache mit ca. 70% überwiegend Tagaktivität (Tab. 5). Selbst von den in der Hecke dominierenden Waldstaphyliniden sind nur zwei Arten überwiegend nachtaktiv, darunter mit *Philonthus decorus* die größte der dort gefangenen Arten. Wie Carabiden und Araneen zeigen auch die größeren Staphyliniden in der Hecke höhere Nachtaktivität (Abb. 1C). Auch unter den Offenlandarten und Ubiquisten, die in der Brache die dominierende Rolle spielen, überwiegen die tagaktiven Arten.

Tab. 5: Aktivitätsverteilung der Staphylinidae auf die Zweistundenintervalle in Hecke/Brache; Legende s. Tab. 3 (ökol. Angaben nach KOCH 1989).

Art	ökol. Typ	6-8	8-10	10-12	12-14	14-16	16-18	18-20	20-22	22-24	24-2	2-4	4-6
<i>Philonthus decorus</i>	eW	1/-	1/-	3/-	4/-	14/-	4/-	2/-	17/-	28/-	8/-	4/-	9/-
<i>Othius myrmecophilus</i>	eW	1/-	2/1	2/1	1/2	-	1/3	1/-	1/-	-	-2	1/-	-
<i>O. punctatulus</i>	eW	-	-1	-	-2	-1	-2	-	-	-	-	-	-
<i>Atheta crassicornis</i>	W	1/-	-	3/-	9/-	42/-	45/-	4/-	-	-	-	-	-
<i>A. fungicola</i>	eW	-	-	-	-	9/-	9/-	-	-	-	-	-	-
<i>Ocalea badia</i>	eW,h	-8	-	-	-5	-1	-3	-14	1/3	3/4	-4	-5	-2
<i>Quedius molochinus</i>	F	-	-	1/1	-	2/2	-	-2	-	1/-	-1	-	-1
<i>Amischa soror</i>	eF	-	-1	-1	2/1	1/2	2/1	-	-3	-	1/1	-	-
<i>A. analis</i>	eF	-	-1	-11	-11	4/4	-15	-13	-2	-7	-3	-	-
<i>Othius melanocephalus</i>	F	-	-3	-3	-1	-2	-1	-6	-5	-1	-1	-2	-
<i>Xantholinus linearis</i>	eF	-	-	-1	-1	-2	-1	-1	-	-1	-	-	-
<i>Tachyporus chrysomel.</i>	eF	-	-	-	-	-2	-	-	-2	-	-2	-	-
<i>Drusilla canaliculata</i>	eF,x	-	-1	-	-2	-2	-3	-7	-2	-3	-1	-	-
<i>Atheta fungi</i>	U	4/-	-	1/-	-1	2/1	2/1	1/-	1/-	-1	-	1/-	-1
<i>A. repanda</i>	U	-	-	-	-	1/-	4/-	17/-	5/-	-	-	-	-
<i>Proteinus brachypterus</i>	U	-	-	-	-	1/-	3/-	5/-	1/-	-	-	-	-
<i>Liogluta pagana</i>	U	-	-	2/-	1/-	-	1/-	1/-	-	-	-	-	1/-
<i>Conosoma immaculatum</i>	U	-	-	-1	-1	-1	-3	-1	-3	-	-2	-3	-1
<i>Oxyropa soror</i>	U	-1	-1	-1	-2	-4	-1	-1	-1	-	-	-	-

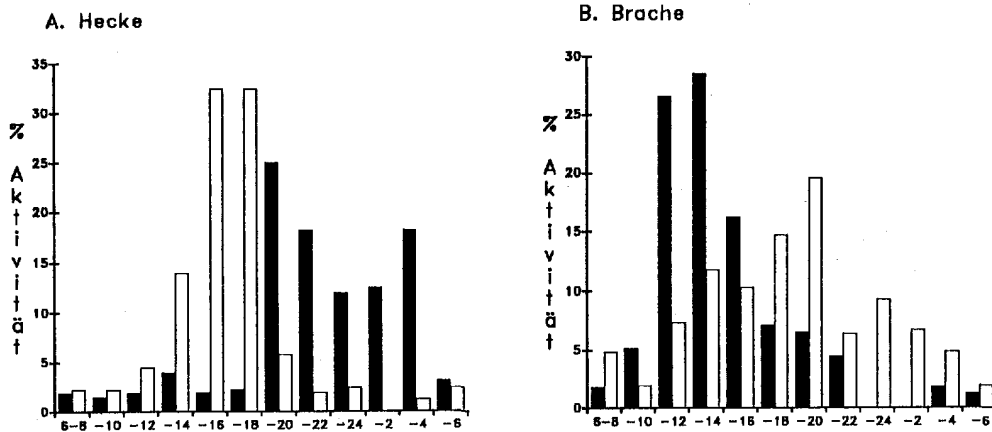


Abb. 3: Tageszeitliche Aktivitätsverteilung der kleinen Staphyliniden (Größenklassen I & II; weiße Säulen) und der größeren räuberischen Carabiden und Staphyliniden (ab Größenklasse III; schwarze Säulen) in Hecke (A) und Brache (B).

Die kleinen Staphylinidenarten (3 - 4,5 mm), die in Hecke und Brache etwa 2/3 des Gesamtfangs ausmachen und als mögliche Beute für größere Carabiden und Staphyliniden in Betracht kommen, zeichnen sich in den beiden Biotopen durch verschieden hohe Nachtaktivität aus: Während diese in der Hecke bei nur knapp 9% liegt, ist sie in der Brache, trotz der dort wesentlich ungünstigeren nächtlichen Temperaturverhältnisse, dreimal so hoch. Dies führt in beiden Biotopen, besonders in der Hecke, zu einer zeitlichen Trennung gegenüber den größeren, räuberischen Arten (Abb. 3).

Diskussion

Aufgrund der geringen Fallenzahl und des kurzen Fangzeitraums können die dargestellten Ergebnisse nur Tendenzen aufzeigen. Dennoch ergeben sich Hinweise, daß sich in verschiedenen Biotopen charakteristische Aktivitätsmuster als Antwort auf die dort herrschenden Umweltbedingungen ausbilden können. Dabei scheint in Biotopen mit ausgeglicheneren Umweltbedingungen, wie sie die Hecke im Vergleich zu offenen Biotopen darstellt, eine größere Flexibilität gegeben und damit die Nutzung ausgedehnterer Tagesperioden möglich zu sein. Obwohl in allen drei untersuchten Taxa in der Hecke die Waldarten vorherrschen, unter denen man wegen der gemeinsamen Präferenz für kühl-feuchte Waldbiotope weitgehend übereinstimmende Ansprüche an das Mikroklima annehmen müßte, zeigen die Carabiden, Staphyliniden und Araneen deutliche Unterschiede in ihren Aktivitätsphasen. Besonders bemerkenswert erscheint dabei die überwiegende Tagaktivität der Staphyliniden, die wegen ihrer verkürzten Elytren und den dadurch verringerten Verdunstungsschutz als besonders feuchtebedürftig gelten. Als ein entscheidender Faktor für die jeweilige Aktivitätszeit deutet sich die Körpergröße und Morphologie der Arten an. Bei allen drei Tiergruppen zeigen jeweils die größeren Arten höhere Nachtaktivität, wobei dieser Zusammenhang unter den Carabiden am stärksten ist. Diese treten im Vergleich zu den Staphyliniden und Araneen mit größeren und gedrungeneren Arten auf. Nach Laborversuchen von POSPISCHIL (1981) halten sie sich zumeist auf der Bodenoberfläche auf, weniger in der Streuschicht. Verstärkend wirkt sich im Fall der Carabiden noch eine Verhaltensadaptation aus: In physiologischen Studien an einigen Waldarten wurde festgestellt, daß die Aktivität überwiegend exogen durch einen "Licht-aus-Effekt" gesteuert wird (THIELE & WEBER 1968; STUBBE et al. 1984), wodurch die Tiere mehr oder weniger zur Nachtaktivität gezwungen sind. Unter den Staphyliniden und Araneen zeigen jeweils nur die größten Arten überwiegende Nachtaktivität. Die kleineren Vertreter dagegen finden, obwohl sie wegen ihrer vergrößerten Oberfläche besonders austrocknungsgefährdet sind, auch während der trockeneren Tagphase im Spalten- und Lückensystem der Streuschicht gesättigte Feuchteverhältnisse und Deckung vor. Die beste Anpassung an das Leben in der Streuschicht scheinen die schmalen, langgestreckten Staphyliniden zu haben.

In der Brache zeigt sich unter den drei Tiergruppen eine wesentlich einheitlichere Aktivitätsverteilung mit einer starken Fixierung auf Tagaktivität. Im Vergleich zur Hecke ist hier die Aktivität auf eine kürzere Zeitspanne begrenzt. Dies ist wahrscheinlich auf die während der Nacht tiefer absinkende Temperatur zurückzuführen, die die Aktivität der poikilothermen Organismen limitiert. Nach PLATEN (1988) wirken Temperaturen unter 7 °C auf Spinnen aktivitätsmindernd; diese Grenze wurde in der Brache durchschnittlich bereits um 22^{oo} unterschritten.

Neben diesen abiotischen Faktoren spielen sicher auch eine Reihe anderer biotischer Komponenten des Ökosystems eine Rolle bei der Aktivitätsverteilung der Arten. Dies deutet sich in der zu beobachtenden Aktivitätsumstellung von Waldarten in offenen Biotopen bzw. Feldarten in waldartigen Biotopen an. THIELE & WEBER (1968), GREENSLADE (1963) und LAUTERBACH (1964) konnten ebenfalls bei einigen Waldcarabiden eine erhöhte Tagaktivität in offenen Habitaten feststellen. Während THIELE (1977) dieses Verhalten eher als Fluchtreaktion vor zu großer Hitze interpretiert, sehen WILLIAMS (1959) und GREENSLADE (1963) darin

eine Reaktion auf ein verändertes Nahrungsangebot. Die Aktivitätsverschiebung der Waldspinne *Coelotes terrestris* hin zu höherer Tagaktivität in der Brache könnte dazu einen Hinweis geben: *C. terrestris* ernährt sich hauptsächlich von Käfern und dabei überwiegend von Carabiden der Größe einer *Nebria brevicollis* (TRETZEL 1961; PETTO 1990). Während die Spinne in der Hecke wie *N. brevicollis* vor allem nachtaktiv ist, fällt in der Brache ihre Hauptaktivität von 12⁰⁰ - 14⁰⁰ mit der Hauptaktivitätsphase der Carabiden *Poecilus cupreus* und *P. versicolor* zusammen, die dieselbe Größe wie *N. brevicollis* aufweisen. Diese Aktivitätsverschiebung kann als Reaktion auf ein verändertes Beutespektrum gedeutet werden.

Weiterhin scheinen Konkurrenz (s. Abb. 2A und 2B) und Räuberdruck (Abb. 3) einen Einfluß auf die Aktivitätsphasen zu haben. PLATEN (1988) fand in seinen Untersuchungen ganz ähnliche zeitliche Separationen zwischen Spinnenarten derselben ökologischen Gilde (gleiche Größenklasse, gleicher Jagdtyp). Auf eine mögliche Räuber-Beute-Beziehung zwischen Staphyliniden und Carabiden weist eine Arbeit von DUBROVSKAYA (1970) hin: Bei künstlicher Vergrößerung der Carabidenpopulation stieg die Individuenzahl der Staphyliniden um 167% an.

Über Biologie und Verhalten sowie autökologische Ansprüche besonders von Spinnen- und Kurzflüglerarten ist jedoch wenig bekannt, was eine Einschätzung der abiotischen und biotischen Einflußkomponenten auf die Aktivität erschwert und zu Fehlinterpretationen führen kann. Zu bedenken bleibt die Auffassung REMMERTS (1976), der die Differenzierung diskreter tageszeitlicher Nischen, die über ein grobes Tag-Nacht-Raster hinausgehen, als eher unwahrscheinlich ansieht. Nach der Theorie des "spreading of risk" (REMMERT 1976, nach DEN BOER) dürfte die Selektion mehr plastische Arten begünstigen, die sich auf Umweltveränderungen einstellen können. Die dadurch erhöhte Variabilität im Aktivitätsverhalten der Tiere läßt nur bei genauer Kenntnis der Arten und ihrer ökologischen Ansprüche sichere Einschätzungen und Kausalanalysen zu.

Literatur

- BOHAC, J. & RUZICKA, V. (1990): Size groups of staphylinid beetles (Coleoptera, Staphylinidae). - Acta Entomol. Bohemoslov. 87: 342-348.
- DONDALE, C. D., REDNER, J. H. & SEMPLE, R. B. (1972): Diel activity periodicities in meadow arthropods. - Can. J. Zool. 50: 1155-1163.
- DUBROVSKAYA, N. A. (1970): Field carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) of Byelorussia. - Entomol. Rev. 49: 476-483.
- GREENSLADE, P. J. M. (1963): Daily rhythms of locomotory activity in some Carabidae (Coleoptera). - Ent. exp. appl. 6: 171-180.
- HEYDEMANN, B. (1967): Über die epigäische Aktivität terrestrischer Arthropoden der Küstenregion im Tagesrhythmus. - In: Progress in soil biology: 249-263; Vieweg, Braunschweig.
- KOCH, K. (1989): Die Käfer Mitteleuropas, Ökologie, Band 1. - Goecke & Evers, Krefeld: 440 S.
- LAUTERBACH, G. (1964): Verbreitungs- und aktivitätsbestimmende Faktoren bei Carabiden in sauerländischen Wäldern. - Abh. Landesmus. Naturk. Münster Westf. 26: 1-103.
- PETTO, R. (1990): Abundance and prey of *Coelotes terrestris* (Wider) (Araneae, Agelenidae) in hedges. - Bull. Br. arachnol. Soc. 8 (6): 183-193.
- PLATEN, R. (1988): Diurnale Rhythmik von Spinnen (Araneida) und Weberknechten (Opilionida) in unterschiedlichen Biotoptypen von Berlin (West). - In: J. Haupt (Hrsg.): XI. Europ. Arachnol. Coll. Berlin: 208-220.
- POSPISCHIL, R. (1981): Veränderung der Coleopterenfauna in drei Feldhecken des Bergischen Landes (NRW) von 1956 - 1978 auf Grund anthropogener Belastungen und experimentelle Untersuchungen über die Ursachen dieser Vorgänge. - Dissertation Universität Köln.
- REMMERT, H. (1976): Gibt es eine tageszeitliche ökologische Nische? - Verh. Dtsch. Zool. Ges. 69: 26-45.

- RUZICKA, V. (1985): The size groups in the spiders (Araneae) and carabids (Col. Carabidae). - Acta Univ. Carol. Biol. 1982-1984: 77-107.
- STUBBE, A., SCHNEIDER, K. & TIETZE, F. (1984): Untersuchungen zur diurnalen Aktivität ausgewählter Carabiden-Arten in Kiefernforsten der Dübener Heide. - Pedobiol. 26: 117-130.
- THIELE, U. (1977): Carabid beetles in their environment. A study on habitat selection by adaptations in physiology and behavior - Springer. Berlin, Heidelberg, New York: 369 S.
- THIELE, U. & WEBER, F. (1968): Tagesrhythmen der Aktivität bei Carabiden. - Oecologia 1: 315-355.
- TRETZEL, E. (1960): Biologie, Ökologie und Brutpflege von *Coelotes terrestris* (Wider) (Araneae, Agelenidae), Teil I: Biologie und Ökologie. - Z. Morph. Ökol. Tiere 49: 658-745.
- WILLIAMS, G. (1959): Seasonal and diurnal activity of Carabidae, with particular reference to *Nebria*, *Notiophilus* and *Feronia*. - J. Anim. Ecol. 28: 309-330.