

Die Veränderung der Steppenbodenfauna unter dem Einfluß der künstlichen Bewaldung¹⁾

MERKURIJ S. GHILAROV

Institut für Morphologie der Tiere
der Akademie der Wissenschaften der UdSSR
Moskau, UdSSR

Während der letzten 150—180 Jahre ist die mit Wäldern bedeckte Oberfläche im Süden der Waldsteppenzone und im Norden der Steppenzone zur Hälfte vermindert worden, wie es beim Vergleich der Angaben über die Bewaldung am Ende des XVIII. Jahrhunderts und heutzutage zu sehen ist.

Diese rasche Verminderung der bewaldeten Flächen war mit der Ackerbauentwicklung verbunden, nachdem die Gefahr der Tatareneinfälle ausgeschlossen war (SEMENOVA-TIAN-SHANSKAYA, 1957).

Intensiver Ackerbau noch während der Moskau-Rußland-Periode in der Laubwaldzone hatte als Folge die Ausrodung der Wälder; schon damals, wie es die Landkarten des XVIII. Jahrhunderts zeigen, wurden manche ehemalige Waldflächen zu Ackerböden ausgenutzt.

Im allgemeinen ging die landwirtschaftliche Tätigkeit des Menschen bis zur Revolution Hand in Hand mit der Vernichtung der Wälder, was die Xerothermisation des Ortsklimas in einzelnen Bezirken hervorrief. Dies sicherte die Möglichkeit der Verbreitung mancher Kulturpflanzen nach Norden wie auch die Ausdehnung nordwärts des Wohngebiets mancher Steppentierarten. Wie weit nordwärts einzelne Tierarten auf den bearbeiteten Böden reichen können, zeigen solche Beispiele, wie das Auftreten des Steppendrahtwurms *Agriotes gurgistanus* FALD. in Feldeböden im Rjasan-Gebiet (GHILAROV, 1939), wo im XVI. Jahrhundert ununterbrochene Wälder waren (vergl. GEBERSTEIN, 1886), oder die Geschichte der nordwärts gerichteten Ausbreitung von *Microtus arvalis* L. (MAKSIMOV, 1948).

Die Vernichtung der Wälder schon in den frühesten Jahrhunderten hat sehr tief den Charakter der Pflanzenflur und der Tierwelt verändert, so daß es jetzt sehr schwer ist, die von der menschlichen Tätigkeit hervorgerufenen

¹⁾ Vortrag auf der Wissenschaftlichen Pflanzenschutzkonferenz der Ungarischen Akademie der Wissenschaften am 19. Juli 1960.

Änderungen in Betracht zu ziehen und zu beurteilen. Das Problem, ob Wälder in der heutigen Tschernosem-Zone existierten oder nicht, ist seit langem von den Botanikern und Bodenkundlern diskutiert worden.

W. DOKUTSCHAJEW (1882) hat die Aufforstung der Steppenzone, den Aufbau von Feldgehölzen und Waldstreifen als die Maßnahme gegen Dürre — die Plage des Ackerbaues in Steppengebieten — vorgeschlagen und begonnen.

Die Aufforstung der waldlosen Steppen ist als ein der in den vergangenen Jahrhunderten stattgefundenen Vernichtung der Wälder entgegengesetzter Prozeß zu betrachten. Diese Maßnahme, die erst heutzutage im breiten Maße verwirklicht wird, erlaubt es, jene Veränderungen zu erforschen, die durch die Aufforstung in den natürlichen Biozönosen hervorgerufen worden sind.

Die Veränderungen der Steppenbiozönosen unter dem Einfluß der Bewaldung gestatten, Rückschlüsse auf die Änderungen des hydrothermischen Haushalts des Bodens zu ziehen. Für die Lösung dieses Problems ist von besonderer Bedeutung nicht das Studium der Schadinsekten, die unmittelbar von ihren Nährpflanzen abhängen und sich ziemlich leicht verbreiten, sondern die Erforschung der Boden- und Streubewohner. Zu diesem Komplex gehört die große Zahl der Räuber, Saprophagen und polyphagen Pflanzenfresser — also Formen, die nicht unmittelbar von Bäumen und Sträuchern abhängen.

Wenn man die Besonderheiten der Ökologie und der geographischen Verbreitung einzelner Arten der Wirbellosen kennt, ist es möglich, die Veränderungen des Bodenhaushaltes unter der Decke von gepflanzten Gehölzen und Waldstreifen zu beurteilen, indem man die Bodenlebensgemeinschaften der bewaldeten und unbewaldeten Standorte vergleicht.

Besonders auffällig sind jene Änderungen der Gesamtheit von Bodenbewohnern, die unter dem Einfluß der Bewaldung der nie geackerten Ursteppen stattfinden. Idealer Ort für die Verwirklichung solcher Studien war die Derkul-Versuchsstation des Instituts für Forstforschung der Akademie der Wissenschaften in der Ost-Ukraine (Kreis Bielowodsk, Lugansk-Gebiet). Dort waren die 50jährigen noch von W. DOKUTSCHAJEW gepflanzten Waldstreifen und Gehölze und (auf dem Territorium des Derkul-Gestüts) die in der Ursteppe gepflanzten Waldstreifen vorhanden. Die Arbeit unter solchen Bedingungen erlaubte, eine Vorstellung der ursprünglichen Lebensgemeinschaften der Bodenwirbellosen der Ursteppen zu bekommen und ihre Änderungen unter dem Einfluß von gepflanzten Forsten aufzuspüren. Die Freilandarbeiten wurden in den Jahren 1950—56 durchgeführt, wobei die Veränderungen der Bodenfauna unter der Gehölzdecke und zwischen den Waldstreifen in Betracht gezogen wurden.¹⁾

¹⁾ Die Probenentnahme wurde vom Kollektiv des Laboratoriums für Bodenzoologie verwirklicht, die Bestimmungen von Käfern (Imagines) wurden von K. W. ARNOLDI, von Regenwürmern — von T. S. PEREL, von Chilopoden — von B. FOLKMANOVA, von Diplopoden — von H. LOHMÄNDER durchgeführt.

Die Derkul-Versuchstation befindet sich im Norden der Steppenzone in der Wasserscheidenebene. Der Boden ist gewöhnlicher Tschernosem. Die Hauptelemente der Trockengrasdecke bilden die Rasengräser — *Stipa dasyphylla* CHERN., *St. Zalesskyi* WILENSK., *St. capillata* L., *Festuca sulcata* L., — fleckenartig auch *Koeleria gracilis* PERS., *Bromus riparius* REHM., *Phleum phleodes* SINK. u. a. Von den Dikotyledonen sind besonders zahlreich — *Salvia nutans* L., *S. pratensis* L., *Phlomis tuberosa* L., *Oxytropis pilosa* D. C., *Achillea setacea* W. K., *Artemisia austriaca* JACQ., *Convolvulus arvensis* L. u. a. m. Diese Dikotyledonen sind hauptsächlich mit den Erdhaufen der Blindmaus (*Spalax microphthalmus* GÜLD.) verbunden (GHILAROV, 1951). Dort, wo der Boden fester ist, sind *Astragalus Henningi* BOISS., *A. tanaitica* C. KOCH, *Peucedanum ruthenicum* M. B. u. a. Arten mit kräftigen, tief gehenden Wurzeln zu treffen. Die Pflanzendecke unserer Arbeitsorte ist also für die echten Tschernosem-Steppen typisch (vergl. LAVRENKO, 1940). Am Boden seichter Schluchten, die die Steppenebene zerreißen, befindet sich Gestrüpp von Sträuchern — *Caragana frutex* KOCH und in feuchteren Teilen auch *Prunus spinosa* L. mit einem Saum von *Amygdalus nana* L. und *Prunus chamaecerasus* JACK. Entsprechend der höheren Feuchtigkeit in solchen Steppenschluchten sind dort anstatt der Rasengräser die Wurzelstockgräser zu finden — *Agropyrum repens* L., *Poa bulbosa* L., *P. pratensis* L.; von den Dikotyledonen sind dort die im Frühjahr blühende *Adonis vologensis* STEV., *Paeonia tenuifolia* L., *Vinca herbacea* W. K. u. a. und die im Herbst blühende *Serratula heterophylla* DASF., *Ferula ferulago* L. u. a. Pflanzen mit tief reichenden Wurzeln sehr gewöhnlich. An den oberen Teilen solcher Schluchten hat die Pflanzendecke einen wiesenartigen Ausdruck (*Alopecurus pratensis* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Filipendula hexapetala* GILIB. u. a.).

Tiefe Schluchten am rechten Ufer des Derkul-Flusses sind von Laubwäldern bewachsen. Solche Schluchtwälder, die in einzelnen Fällen auch bis zur Wasserscheide gehen, können als Maß der feuchteren, das natürliche Wachstum und die Wiedererzeugung des Waldes garantierenden Bodenbedingungen dienen. In der ersten Baumschicht wachsen vorwiegend Eiche und Esche und in feuchteren niedrigeren Teilen der Schluchten auch Linde und Ulme. Die zweite Baumschicht bilden die Ahorn-Arten (*Acer platanoides* L., *A. tataricum* L., *A. campestre* L.). Die Sträucher, wenn vorhanden, *Evonymus europaeus* L., *E. verrucosa* SCOP., *Thelycrania sanguinea* L. u. a. In der Krautschicht wachsen *Brachypodium silvaticum* L., *Dactylus glomerata* L., *Melica nutans* L., *Galium mollugo* L. u. a. unter den Sträuchern, während die stärker beschatteten Flächen von *Asarum europaeum* L., *Aegopodium podagraria* L., *Polygonatum multiflorum* L., *Stellaria holostea* L., *Aristolochia clematis* L., *Carex spicata* u. a. bewachsen sind. Die Krautflur ist also die für Eichenwälder typische.

Der Boden in solchen Schluchtwäldern ist nicht Tschernosem, wie es früher angenommen wurde, sondern dunkelgrauer Waldboden, sogar mit

einigen Merkmalen der Podsolierung (GHILAROV, 1953; GOLGOFSKAYA, 1958).

Man darf also die Gesamtheit der Bodenwirbellosen unter der Schluchtwalddecke als Kennzeichen für die Waldbedingungen in der gegebenen Zone ansehen, während die Gesamtheit der Wirbellosen im Boden der Ursteppe als Kennzeichen für die Steppenbodenbedingungen zu betrachten ist. Darum ist es möglich, nach dem Artenbestand und nach der Individuenzahl einzelner Arten, die als Vertreter der einen oder der anderen Bodentiergruppe zu betrachten sind, die Veränderungen des hydrothermischen Haushalts des Bodens unter den künstlich gepflanzten Gehölzen zu bewerten (GHILAROV 1956, PEREL 1958). Die Ausnutzung botanischer Angaben zu diesem Zwecke ist unzuverlässig, da die Kräuter höchstens vom Beleuchtungsgrade abhängig sind und die Beleuchtung unter dem Gehölz abnimmt, auch wenn das Gehölz nicht lebensfähig ist.

Instrumentelle Messungen sind viel weniger sicher, äußerst mühevoll und brauchen stationäre Dauerarbeit.

Wie groß sind die Unterschiede zwischen der Bodentierwelt der Schluchtwälder und der freien Ursteppe? Besonders demonstrative Angaben liefert der Vergleich von Vertretern artenreicher Gruppen. So haben wir z. B. während unserer Forschungen in der freien Ursteppe 23 Laufkäferarten und in den Schluchtwäldern 36 Carabidenarten getroffen; doch war keine einzelne Art für diese beiden Biozönosen gemeinsam (Tab. 1). Das entspricht den grundsätzlichen Unterschieden beider Standorte, den Unterschieden im Mikroklima und im hydrothermischen Bodenhaushalt.

Tabelle 1.

Carabiden-Artenbestand in den natürlichen Biotopen
der Derkul-Versuchsstation

Die Arten, die auch in den künstlichen Gehölzen und Waldstreifen vorkommen, sind gesperrt und (+) bezeichnet

Arten, die nur in der Steppe in der Wasserscheidenebene gefunden worden sind:

Nothiophilis laticollis CHAUD. (+), *Dyschirius* sp., *Zabrus spinipes* F., *Amara crenata* DEJ., *Amara equestris* DUFT., *Amara scytha* K. ARN. (+), *Harpalus politus* DEJ., *H. serripes* QUENS. (+), *H. amator* REITT. (+)

Arten, die in der Steppe in der Wasserscheidenebene und in den Schluchten mit Steppengesträuch gefunden worden sind:

Carabus errans F.-W., *C. hungaricus scythus* MOTSCH., *Odontonyx rotundatus* PAYK. (+), *Pterostichus sericeus* F.-W. (+), *Amara tescicola* ZIM., *Ophonus obscurus* F., *O. minimus* MOTSCH., *Harpalus caspius* STEV. (+), *H. anaxius* F., *N. vernalis* DUFT., *H. calathoides* MOTSCH. (+), *Brachynus explodens* DUFT., *B. crepitans* L.

Arten, die nur in den Steppengesträuchschluchten gefunden worden sind:

Leistus ferrugineus L., *Ophonus convexicollis* MÉN., *Harpalus zabroides* DEJ. (+), *Harpalus distinguendus* DUFT., *H. rubripes* DUFT., *Bradycelles harpalinus* SERV. (+), *Cymindis angularis* GYLL. (+).

Arten, die in den Steppengesträuchschluchten und in Schluchtwäldern gefunden worden sind:

Badister bipustulatus F. (+), *Pterostichus coerulescens* L. (+), *Amara eurynota* PANZ. (+), *Amara bifrons* GYLL. (+), *A. aulica* PANZ. (+), *Ophonus azureus* F. (+), *Ophonus rufipes* DEG. (+), *Harpalus latus* L. (+)

Arten, die nur in den Schluchtwäldern gefunden worden sind:

Calosoma sycophanta L. (+), *C. inquisitor* L. (+), *Carabus stscheglovi* MANNH., *C. estreicheri* F.-W. (+), *C. marginalis* F. (+), *Nothophilus aquaticus* L., *Asaphidion flavipes* L. (+), *Bembidion lampros* HBST., *Panagaeus bipustulatus* F. (+), *P. crux-major* L., *Badister unipustulatus* F., *Licinus depressus* PAYK. (+), *Odontonyx* sp., *Agonum obscurum* HBST., *A. gracilipes* DUFT., *Calathus* sp., *Pterostichus minor* GYLL., *P. strenuus* PANZ., *P. oblongopunctatus* F. (+), *P. cupreus* L. (+), *Amara communis* F. (+), *A. municipalis* DUFT. (+), *A. ovata* F. (+), *Ophonus subpunctatus* STEPH., *Harpalus quadripunctatus* DEJ., *H. luteicornis* DUFT.

Arten, die nur in den künstlichen Gehölzen und in keinem der obenerwähnten natürlichen Biotop gefunden worden sind:

Calathus ambiguus PAYK. (+), *C. melanocephalus* L. (+), *Amara ingenua* DUFT. (+), *Ophonus punctatulus* DUFT. (+), *O. signaticornis* DUFT. (+), *Harpalus tardus* PANZ. (+)

Die waldlosen mit Steppengesträuch bewachsenen Steppenschluchten nehmen in dieser Hinsicht eine Zwischenstelle ein: von den 28 hier bei der Bodenprobenentnahme entdeckten Carabiden-Arten sind 13 mit der freien Steppenebene gemeinsam und 8 andere sind auch in Schluchtwäldern gesammelt worden. Das bedeutet, daß die Umweltbedingungen in den Steppengesträuchschluchten in Bezug auf die Bodenbedingungen eine intermediäre Stellung zwischen den echten Wäldern (Schluchtwäldern) und der Ursteppe besitzen. Gewiß ist die Angehörigkeit einzelner Arten zu irgendeinem gegebenen Biotop nicht absolut und es ist nicht unmöglich, eine beliebige in der freien Steppe vorkommende Art auch in dem von der Steppe umgebenen Schluchtwalde zu finden. Da aber unsere Sammlungen während 6 Jahren durchgeführt worden sind, sind die angeführten Angaben über die Zugehörigkeit einzelner Arten zu gewissen Standorten zuverlässig und zeigen, daß die Wahrscheinlichkeit, eine Art in dem ihr nicht eigenen Biotop zu treffen, ganz gering ist. Wenn wir eine Art als eine „Steppen“- oder „Waldart“ bezeichnen (ARNOLDI 1952, 53, 56; GHILAROV 1953, 56), dann gilt solche Charakteristik nur für die erforschte Zone, da in den verschiedenen Zonen die weiterverbreiteten Arten in verschiedenen Biotopen vorkommen.

Bezüglich solcher Gruppen, wie die Schnellkäferlarven, die bei der Bodenprobenaufnahme gesammelt worden sind, kann man auch bedeutende Unterschiede der erwähnten Biotope feststellen. In der Ursteppebene sind *Agriotes gurgistanus* FALD. und *Selatosomus latus* F. sehr zahlreich und ziemlich gleichmäßig verbreitet; seltener sind *Agriotes sputator* L. und *Cardiophorus* sp. Im Boden unter der Schluchtwalddecke sind aber *Selatosomus aeneus* L., *S. globicollis* GERM., *Athous haemorrhoidalis* F., *Lacon murinus* L. und *Prosternon tessellatum* L. oft zu finden, während *Limonius minutus* L., *L. aeruginosus* L., *Agriotes ustulatus* SCHALL. und *Cardiophorus* sp. (andere Art!) fleckenartig auftreten.

Die Steppengebüschschluchten besitzen auch in dieser Hinsicht eine Zwischenstellung. Dort haben wir alle für die freie Steppe erwähnten Arten gefunden und auch alle in den Schluchtwäldern getroffenen Arten, außer *Selatosomus* spp. und *Limnonius* spp., ausgegraben. Einige Elateriden-Arten wurden bei den Probenentnahmen nur hier aufgedeckt: *Agriotes lineatus* L. — eine Art, die im Süden der Waldzone in den Wiesenböden prädominiert, *Dolopius marginatus* L. — eine Art, welche südlicher nur unter der Waldecke auftritt, besonders oft auch *Melanotus brunnipes* GERM. Diese letzte Art ist etwas nördlicher (Kursk-Gebiet) in Steppen- und Feldeböden sehr verbreitet, während sie südlicher (Rostov-Gebiet) fast ausschließlich mit dem Boden gepflanzter Gehölze verbunden ist.

Ähnliche Ergebnisse haben wir beim Studium von Engerlingen, Tenebrioniden- und Alleculidenlarven und anderen Gruppen der Bodeninsekten bekommen (ARNOLDI, 1956; GHILAROV, 1956).

Die quantitative Aufnahme der Bodenfauna erlaubt es, auch solche Bodentiergruppen auszunutzen, deren Vertreter sowohl im Walde als auch in der Steppe vorhanden sind. Als Beispiel kann ich die Chilopoden anführen (Tab. 2 u. 3). Das Verhältnis der Individuenzahl von Vertretern verschiedener Gruppen läßt gewisse Gesetzmäßigkeiten feststellen. So ist die Populationsdichte der mit der Streu verbundenen Lithobiiden (*Monotarsobius curtipes* КОСН) in Schluchtwäldern ziemlich hoch, in der Steppe aber ganz gering; besonders demonstrativ ist der Vergleich von Verhältnissen der Individuenanzahl *Lithobiidae*: *Geophilidae* (Tab. 2).

Tabelle 2.

Individuenzahl verschiedener Chilopodengruppen in Böden unter verschiedener Pflanzendecke (pro 1 m²)

	Steppe an der Wasserscheide	Schluchtwald	Gesträuch-Schlucht	Künstl. Gehölz
<i>Geophilidae</i>	4,3	11,2	8,7	6,5
<i>Lithobiidae</i>	0,1	12,2	1,7	5,9
<i>Cryptopidae</i>	0,1	—	0,2	0,1
<i>Geoph.</i> : <i>Lithob.</i>	0,2	1,1	0,2	0,9

Die Cryptopiden (*C. anomalans* NEWP.) sind umgekehrt die Begleiter von Steppenbedingungen. Innerhalb der bodenbewohnenden *Geophilomorpha* sind die Verschiedenheiten der Verhältnisse von Individuenzahlen im Walde und in der Steppe gut ausgeprägt (Tab. 3).

Nur in Schluchtwäldern wurde die nördlicher die Eichenwälder der Waldsteppenzone bewohnende Art *Arctogeophilus attemsi* FOLKM. (GHILAROV & FOLKMANOVA, 1958) gefunden, andere Arten (in der Reihe der abnehmenden Populationsdichte) sind: *Escaryus retusidens* АТТ, *Schizotaenia tristanica* АТТ. und *Pachymerium ferrugineum* C. КОСН. In der freien Steppe sind

Tabelle 3.
 Prozentzahl verschiedener Geophiliden-Arten in Böden
 verschiedener Biotope

	Steppe an der Wasserscheide	Schlucht- wald	Gesträuch- schlucht	Künstl. Gehölz
<i>Arctogeophilus attemsi</i> FOLKM.	—	16,7	—	—
<i>Escarius retusidens</i> ATT.	4,2	54,1	26,1	38,7
<i>Schizotaenia tristanica</i> ATT.	14,6	15,0	13,0	19,4
<i>Pachymerium ferruginum</i> C. KOCH	81,2	14,2	60,9	41,9

die 3 zuletzt erwähnten Arten auch verbreitet, doch bilden sie der Populationsdichte nach eine umgekehrte Reihe. Die Steppengesträuchschluchten sind auch in dieser Hinsicht als „Zwischenbiotope“ zu betrachten.

Die einzige in der freien Steppe vorkommende Regenwurmart ist die weit verbreitete *Eisenia rosea* SAV. Im Schatten der Schluchtwälder ist eine andere Art — *E. nordenskiöldi* EIS. — verbreitet, deren Areal in Sibirien bis zum Polarkreise geht. In den Steppensträucherschluchten sind diese beiden Arten vorhanden.

Man kann auch mehrere andere ähnliche Beispiele anführen (GHILAROV, 1956; ARNOLDI, 1956). Zweifellos ist es, daß der Bestand der Bodenfauna dieser drei ursprünglichen Standortstypen mit unbearbeiteten Böden — Ursteppe auf Wasserscheide, Gesträuchschluchten und Schluchtwälder — sich sehr von einander unterscheidet.

Aus dem Artenbestand der Bodenfauna und aus dem Verhältnis der Individuenzahlen von Vertretern verschiedener Arten und Gruppen in den der Erforschung unterliegenden Standorten kann man einen Schluß über die Bodenbedingungen ziehen. Auf Grund der biozönotischen Charakteristik der Bodentierarten unter der Decke gepflanzter Wälder kann man den Grad der Veränderungen der Bodenbedingungen unter dem Einfluß der Aufforstung beurteilen. Die 50jährigen in der freien Steppe an der Wasserscheide gepflanzten Waldstreifen 60 m breit bestanden aus Eiche und Esche mit Ulme (Beschattung 0,7), mit *Lonicera tatarica* L. und *Caragana arborescens* KOCH in der Gebüschschicht. Die Bodenfauna solcher breiten Streifen war solcher in der Nähe künstlich gepflanzter Wälder ganz ähnlich. Andere Streifen aus Ulmen waren schmaler (20 m), die Bodenfauna solcher Waldstreifen war artenärmer.

In allen Fällen wurden die Proben innerhalb der Waldstreifen unter den Baumkronen genommen, wo die Beschattung des Bodens am stärksten war. Unter der Waldstreifendecke (und auch in künstlichen Gehölzen!) hat die Tierwelt des Bodens einen gemischten Charakter. Unter den Laufkäfern, die solche Waldstreifen und Gehölze besiedeln, sind solche Steppenarten zu treffen, die nie in den natürlichen Schluchtwäldern in der Umgebung gefunden sind (9 Arten), ebenso solche Waldarten, die während unserer

Arbeit nie in der freien Ursteppenebene registriert worden sind (19 Arten), und auch solche, die nur in den Gesträuchschluchten gesammelt sind (3 Arten). Das bedeutet, daß unter der Decke der an der Wasserscheide gepflanzten Waldstreifen und Gehölze die Bodenbedingungen von einem Zwischentypus sind zwischen der Ursteppe und natürlichem Walde, wie dies auch schon für die Gesträuchschluchten festgestellt wurde.

Die Ähnlichkeit der Bodenbedingungen in den in der Steppenebene gepflanzten Forsten und in den Gesträuchschluchten ist um so größer, als alle für die Schluchtwälder und Gesträuchschluchten gemeinsamen Carabidenarten auch in den Waldstreifen und künstlichen Gehölzen gefunden worden sind (Tab. 1).

Die Bodenbedingungen der waldlosen, nur vom Gesträuch bewachsenen Schluchten und der Schluchtwälder sind im gewissen Grade einander ähnlich, da der Boden solcher waldlosen Schluchten fleckenartig sogar feuchter als unter der Decke intensiv transpirierendes Waldes ist. So haben wir die Laufkäferart *Leistus ferrugineus* L., die nördlicher waldtreu ist, nur unter dem Schluchtgebüsch gefunden.

Alle Carabiden-Arten, die in den Proben ausschließlich unter der Decke von Waldstreifen und künstlich gepflanzten Gehölzen gesammelt worden sind und in den in natürlichen Biozönosen entnommenen Proben fehlen, sind typische „Ruderal“-Arten, die in den verlassenen früher geackerten Böden häufig vorkommen. Auch die Steppenschluchten mit Gesträuch sind von vielen Ruderalarten besiedelt.

Doch wäre es unrichtig, die Folgerung zu ziehen, daß diese Schluchten sekundäre Standorte sind. Das Vorhandensein einer Käferart wie *Carabus hungaricus scythus* MÖTSC. in diesen Schluchten, die vor kurzem für eine schon ausgestorbene Art (ARNOLDI, 1956) gegolten hat, und von solchen Säugetieren, wie *Marmota bobac* MÜLL. und *Vormela peregusna* GÜLD., ist das beste Zeugnis, daß diese Standorte primär sind. Umgekehrt kann man solche Gesträuchschluchten als eine der Urquellen der Feld-Garten- und Ruderalfauna in der Steppenzone betrachten.

Der Vergleich anderer Insektengruppen liefert ähnliche Ergebnisse. Unter den Engerlingen finden wir im Schatten der Waldstreifen auch jene Arten, die in natürlichen Schluchtwäldern (*Rhizotrogus aestivus* OL., *R. vernus* GERM.) verbreitet sind und auch die in freier Ursteppe gewöhnliche Art — *Rh. aequinoctialis* HBST. Doch haben wir weder die in manchen Schluchtwäldern vorhandenen Maikäferengerlinge, noch die weit in der Steppe und in den unbearbeiteten Feldböden verbreiteten Larven von *Amphimallon solstitiale* L., noch die in Ursteppe gefundenen *Maladera holosericea* SCOP.-Larven ausgegraben.

Unter den Drahtwürmern haben wir in künstlichen Wäldern und Waldstreifen manche für die Schluchtwälder und Steppengesträuchschluchten gemeine Arten gesammelt; so *Lacon murinus* L., *Prosternon tessellatum* L., *Athous haemorrhoidalis* L. Auch diejenigen Arten, die eben als Gesträuch-

schluchtenbewohner erwähnt sind (*Melanotus brunnipes* GERM., *Agriotes lineatus* L., *Elater sanguinolentus* SCHR.) sind hier zu finden. Auch dringt die der freien Steppe zugehörige Art *Agriotes gurgistanus* FALD. in die künstlichen Gehölze ein. Von den in natürlichen Biotopen ausschließlich in Schluchtwäldern getroffenen Arten besiedelt nur *Limonius minutus* L. die Waldstreifen. Die *Cardiophorus*-Larven sind nicht näher bestimmt worden, und daher kann ihre Standortzugehörigkeit nicht bewertet werden. Im allgemeinen ist die Gesamtheit der Schnellkäferlarven der in den Gesträuchschluchten ziemlich ähnlich.

Von den Tenebrioniden-Larven sind manche in freier Ursteppe verbreitete Arten (*Oodescelis polita* STURM., *Blaps halophila* F.-W., *Asida lutosus* SOL. u. a.), der mit dem Steppengesträuch verbundene *Oodescelis melas* F.-W. und der in allen natürlichen Biotopen der erforschten Lokalität vorkommende *Cylindronotus brevicollis* KÜST. zu finden. Unter den Alleculiden-Larven umgekehrt haben wir in den Waldstreifen die Waldarten *Pseudocistela cerambycoides* L. und *Isomira murina* L. gefunden, während die in den Steppe- und Feldböden gemeine Art *Podonta daghestanica* REITT. unter der Baumdecke fehlt.

Die Kamelhalsfliegen-Larven (*Raphidia xanthostigma* SCHUM.) bewohnen sowohl in den Waldstreifen als auch in den Schluchtwäldern Streu und die obere Bodenschicht. Nach dem Artenbestand und nach dem Zahlenverhältnis der Individuen ist die Bevölkerung der Waldstreifen der der Gesträuchschluchten sehr nahestehend. Ähnliche Ergebnisse hat auch das Studium von Oribatoiden-Milben gebracht (BASHKIROVA, 1953, 1958).

Sehr demonstrativ ist die Tausendfüßler-Bevölkerung. Von den vier Arten der im Boden verschiedener Biotope verbreiteten *Juloidea* ist in den Waldstreifen nur *Sarmatoiulus kessleri* LOHM. sehr zahlreich (mittlere Populationsdichte bis 150—250 Individuen pro 1 m²). Ebenso zahlreich ist diese Art nur in Gesträuchschluchten. In den Schluchtwäldern und in der freien Steppe überwiegen andere Arten, und die gesamte Populationsdichte der *Juloidea* ist bedeutend niedriger (GHILAROV, 1957).

Unter den Regenwürmern ist in den Waldstreifen ebenso wie in der Ursteppe nur *Eisenia rosea* SAV. vorhanden. In künstlichem Gehölz haben wir weder die in den Schluchtwäldern gemeine *E. nordenskiöldi* FIS., noch die in den geackerten Böden verbreitete *Allolobophora jassyensis* MICH. gesammelt.

Alle angeführten Angaben erlauben es, die Änderungen des Wasserhaushaltes des Bodens unter den in der Steppe gepflanzten Waldstreifen und Gehölzen zu beurteilen.

Der Artbestand und die Individuenanzahl einzelner Arten zeigt, daß der Feuchtigkeitsgrad der oberen Schicht unter der Decke der in der Steppe gepflanzten Gehölze höher als in der Ursteppe ist. Doch bleibt dieser Feuchtigkeitsgrad unter dem Niveau der sich wiedererzeugenden Schluchtwälder und erreicht nur das Niveau der Gesträuchschluchten. In den künstlich

gepflanzten Wäldern erscheinen und vermehren sich in großer Menge solche Arten von mehr hygrophilen Wirbellosen, die mit der obersten Bodenschicht verbunden sind (beispielsweise *Juloidea*) und gerade diejenigen, die in den Gesträuchsschluchten am häufigsten vorkommen. Die mehr hygrophilen Formen, die auch mit tieferen Bodenschichten verbunden sind (*Eisenia nordenskiöldi*, *Arctogeophilus attemsi* u. a.), dringen in die künstlichen Steppengehölze nicht ein. Es ist sogar keine Zunahme der Populationsdichte von *Eisenia rosea* beobachtet worden (die Regenwurmart, die den Sommer in den tieferen Bodenschichten überdauert); manchmal sind diese Regenwürmer in gepflanzten Gehölzen sogar weniger zahlreich als in der Ursteppe.

Das zeigt, daß der Feuchtigkeitsgrad des Bodens auch in den besten in der Steppenebene gepflanzten Gehölzen, obwohl für das Wachstum der gepflanzten Bäume ziemlich günstig, für die Selbstwiedererzeugung des Waldes ungenügend ist. Auch ist eine vorzeitige Reife, Schwächung und Gipfeldürre der 50—60jährigen Bäume nicht selten.

Das alles beweist, daß die auf der Wasserscheide gepflanzten Steppengehölze die obere Bodenschicht befeuchten, aber die tieferen Schichten austrocknen. Dieser Schluß stimmt mit den Schlußfolgerungen von WYSSOTSKY (1950) überein, die auf dem Grunde der hydrologisch-forstlichen Beobachtungen basieren.

Da die Waldstreifen und Steppengehölze das Bodenwasser in die oberen Schichten heben, ist die allgemeine Bedeutung dieser Maßnahme für die Pflanzen zweifellos positiv.

Die oben angeführten Daten über die Veränderung der Bodenfauna unter der Decke der gepflanzten Steppengehölze zeigen auch, daß die Angaben von BERESINA (1937), daß schon beim Zusammenschließen der Baumkronen die für die Steppe charakteristischen Bodeninsektenarten verschwinden und die für Wälder typischen erscheinen, sogar für den nördlichen Teil der Steppenzone nicht gültig ist. Das Verhältnis von Steppen- und Waldarten im Boden ist viel komplizierter.

Die Besonderheiten der Verteilung von Feldinsekten zwischen den Feldwaldstreifen sind von MELNITSCHENKO (1949) studiert worden. ALEJNIKOWA & UTROBINA (1953) haben die Verteilung verschiedener Felddrahtwurmarten in verschiedener Entfernung von den Waldstreifen studiert¹.

¹) Bemerkungswert ist, daß die allgemeine Gesetzmäßigkeit der Verteilung von Drahtwürmern innerhalb des Waldstreifennetzes in den Umgebungen von Kasan (Tatarische ASSR), wo die genannten Forscher diese Frage studiert haben, ganz gegensätzlich zu den Ergebnissen von ROEBUCK ist, der die ähnlichen Probleme in England untersucht hat. Die Ursache dieses Widerspruches hängt von den Klimadifferenzen ab (feuchtes maritimes Klima Englands, trockenes kontinentales Klima Tatarsiens). Die den Ansprüchen der Art entsprechenden Bedingungen finden die Drahtwürmer in diesen Lokalitäten in verschiedenen Teilen des Waldstreifennetzes.

Doch sind die obenerwähnten Forschungen unter den Bedingungen der bearbeiteten Felder verwirklicht worden.

Bis jetzt wurden solche Untersuchungen nie unter den Bedingungen der bewaldeten Ursteppen durchgeführt.

Solche Arbeit ist auf von Waldstreifen umgebenen Ursteppenparzellen (je 30 Hektar) von meiner Schülerin N. M. АНТИПОВА (1954) durchgeführt worden. Die Messungen haben gezeigt, daß die Windgeschwindigkeit innerhalb des Waldstreifenrahmens 12—40% niedriger als in der freien Steppe ist, wobei sie neben den Streifen um 30—85% geringer als in der Mitte des Feldes ist. Die Schneedecke ist neben den Waldstreifen bedeutend (bis 4fach auf der Luvseite) höher als in der Mitte. Die relative Luftfeuchtigkeit ist im Sommer neben den Streifen um 3—7% höher als in der Mitte des Zwischenraums. Die Temperatur während der Tagesstunden ist in der Mitte höher. Diese Angaben finden ihre Bestätigung auch in der Verteilung der Bodeninsekten. In der Mitte der von den Streifen geschützten Parzelle wurden in den Bodenproben nicht nur solche Arten gefunden, die in freier Ursteppe vorkommen, sondern auch jene mehr wärmebedürftenden Arten, die in der Umgebung nur die besser erwärmten Kreidehügel besiedeln (*Prosodes obtusa* F., *Tentyria nomas* PALL.).

Das bedeutet, daß in der Mitte des Zwischenstreifenraums der Boden wärmer als in der freien Steppe ist. Neben den Waldstreifen waren die Larven von *Omophlus proteus* KIRSCH zahlreich, die in der freien Ursteppe bei den Probenaufnahmen nie getroffen wurden, die jedoch in feuchteren bearbeiteten Ackerböden sehr gemein waren.

Auch verschiedene „Ruderal“-Arten von Carabiden, die in den Schluchten und Gehölzen verbreitet, also mehr hygrophil sind, besiedeln die das Gehölz anliegenden feuchteren Steppenstreifen.

Man kann so nach der Gesamtheit der Bodenwirbellosen nicht nur den Bodentypus beurteilen, sondern auch die Änderungen des Bodenhaushalts bewerten, die von der vielseitigen Menschentätigkeit, in unserem Beispiele — unter dem Einfluß der Steppenaufforstung — hervorgerufen worden sind.

Als Anzeiger der Bodenbedingungen stehen die bodenbewohnenden Insektenlarven und niederen Wirbellosen als besonders treffliche Objekte zur Verfügung. Die mehr beweglichen an der Bodenoberfläche lebenden Insekten migrieren sehr leicht im Gefälle der Lebensbedingungen.

Auf den von Waldstreifen umgebenen Feldern kann man so die Wanderungen von Erdflöhen und von *Opatrum sabulosum* L. zur Überwinterung beobachten. Innerhalb der von Waldstreifen begrenzten Ursteppenparzelle findet im Sommer die Migration der Heuschrecken von der Mitte zur Peripherie statt usw.

Man kann also den Schluß ziehen, daß die Änderungen des Mikroklimas, des hygrothermischen Haushalts der Steppenböden unter dem Einfluß der Bewaldung sehr bedeutend sind, da während einer so kurzen Periode wie 50 Jahre die Bodenfauna sich grundsätzlich verändert.

Der Wasserhaushalt des Bodens unter den gepflanzten Gehölzen bewahrt aber, wie es der Bestand der Bodenfauna zeigt, mehrere Besonderheiten der Steppenböden, da viele Steppenbodentiere die in den natürlichen Wäldern nie vorkommen, unter der Gehölzdecke überleben.

Darum ist es bei der Steppenbewaldung unmöglich, die natürliche Selbstwiedererzeugung des Waldes zu erwarten, obwohl die Feuchtigkeitsbedingungen sich etwas verbessern. Ein dauerndes Dasein des in freien Steppen gepflanzten Waldes ist nur bei guter Pflege möglich. Die Analyse der Bodenfauna, die sich unter dem Steppengehölz bildet, unterstützt die Gültigkeit der Schlußfolgerungen über die Veränderungen des hydrothermischen Haushalts im Süden der Waldsteppe und im Norden der Steppe, die nach der Vernichtung der früheren Wälder stattfanden.

Zusammenfassung

1. Die Vernichtung der Wälder in der Steppen- und Waldsteppenzone des Europäischen Teils der UdSSR im Laufe der letzten 150 Jahre verursachte die Xerothermisation der Standortbedingungen in diesen Zonen. Die gegenwärtige Aufforstung der Steppenzone hat das Ziel, den hydrothermalen Haushalt des Bodens zu mildern.

2. Der Vergleich zwischen der Bodenfauna der Steppe, der übriggebliebenen natürlichen Wälder der Steppenzone und der Neuaufforstungen in der Steppe läßt bestimmte Veränderungen des hydrothermalen Haushalts im Boden unter dem Einfluß der Aufforstung feststellen.

3. Die in der Umgebung der Waldversuchsstation in Derkul (Gebiet Lugansk, Ukraine) durchgeführte Arbeit zeigt, daß die Gesamtheit von Bodeninsekten und anderen Wirbellosen in den Aufforstungen, im Vergleich zu der umgebenden Ursteppe, mehr hygrophile Arten aufweist. Das zeugt davon, daß die Bodenfeuchtigkeit in Aufforstungen erhöht ist.

4. Der Vergleich der Bodenwirbellosen in Aufforstungen mit solchen in verschiedenen natürlichen Biozöosen zeigt, daß nicht alle einheimischen Waldarten in die alten Aufforstungen eindringen.

Die Gesamtheit der Bewohner in Aufforstungen ist der Gesamtheit der Bewohner in mit Gebüsch bewachsenen Steppenschluchten ähnlich; das zeugt davon, daß die Bodenfeuchtigkeit in Aufforstungen für die natürliche Waldverjüngung unzureichend ist.

5. Von den Waldarten der Bodenwirbellosen dringen in Aufforstungen nur jene Arten ein, deren Entwicklung in oberen Bodenschichten vor sich geht. Das läßt die Schlußfolgerung zu, daß in Steppenaufforstungen die oberen Bodenschichten befeuchtet werden und die tieferen die Feuchtigkeit einbüßen.

Summary

1. Destruction of woods in the steppes and wood steppes of the European USSR during the last 150 years brought about xerothermisation of local conditions in these areas. The recent afforestations of the steppes have in view to moderate the hydrothermic balance of soil.

2. A comparison between the soil fauna of the steppe, the spared natural woods and that of the afforestations allow to confirm distinct changes of the hydrothermic balance in the soil induced by afforestation.

3. Investigations made in the environment of the forest experimental station of Derkul (district Lugansk, Ukraine) show, that the totality of soil insects and other inver-

tebrates in the afforestation area exhibits more hygrophilous species compared with the surrounding steppe, which points to a higher degree of humidity in the soil of the afforestation areas.

4. A comparison between the soil invertebrates of afforestation areas and the soil fauna of different natural biocoenoses shows, that not all the indigenous wood species enter into the old afforestations. The totality of inhabitants of the afforestations is similar to the totality of inhabitants of bushy steppe ravines, which leads to the conclusion, that the soil humidity in afforestations is insufficient for natural wood rejuvenescence.

5. Only those soil invertebrates enter into afforestations the development of which takes place in the upper layers of the soil. So the conclusion is allowed that in afforestations of the steppe the upper layers of the soil are moistened, while the lower ones suffer loss from humidity.

Резюме

1. Уничтожение лесов в степной и лесостепной зонах Европейской части СССР в предшествующие 150 лет привело к ксеротермизации условий в этих зонах. Облесение степной зоны имеет целью смягчение гидротермического режима почв.

2. Сравнение почвенной фауны степи, сохранившихся в степной зоне естественных лесов и искусственных лесопосадок в степи позволяет судить об изменениях гидротермического режима в почве под влиянием лесопосадок.

3. Работа, проведенная в окрестностях Деркульской лесной опытной станции (Луганская область), показывает, что под пологом искусственных лесопосадок комплекс почвенных насекомых и других беспозвоночных характеризуется более влаголюбивыми видами, чем в окружающей их целинной степи. Это свидетельствует о повышении влажности почвы в лесопосадках.

4. Сравнение почвенных беспозвоночных в лесопосадках с таковыми различных естественных биоценозов, показывает, что под полог даже старых лесопосадок проникают не все виды, свойственные местным лесам. Комплекс обитателей лесопосадок ближе к комплексу обитателей заросших кустарниками балок в степи, что говорит о недостаточном для естественного самовозобновления увлажнении в лесопосадках.

5. Из лесных видов почвенных беспозвоночных в лесопосадки проникают только такие виды, развитие которых связано с верхними слоями почвы. Это свидетельствует о том, что под пологом лесопосадок верхние слои почвы увлажняются, а глубокие слои теряют влагу.

Literatur

- АЛЕЈНИКОВА, М. М. & УТРОБИНА, Н. М., Bodenfauna der Feld-Waldstreifen in der Tata-rischen Republik. *Izvestija Kazanskogo filiala Akademii Nauk, Seria biol.*, Nr. 4, 69—113, 1953 (Russ.).
- ARNOLDI, K. W., Zur Aufklärung der zonalen Gesetzmäßigkeiten der Bildung von neuen Insektengemeinschaften bei der Bewaldung der Steppe. *Zool. Zhurn.*, **31**, 329—346, 1952 (Russ.).
- , Über die Walsteppenquellen und über den Eindrang der Waldinsekten in die Steppenzone. *Zool. Zhurn.*, **32**, 175—193, 1953 (Russ.).
- , Beschreibung der Entomofauna im Kreis Derkul. *Trudy Inst. Iesa Akad. Nauk SSSR*, **30**, 279—342 (Russ.).
- BASHKIROVA, E. J., The fauna of Oribatid mites in the region of steppe afforestation. *Zool. Zhurn.* **32**, 1114—1125, 1953 (Russ.).
- , Oribatid fauna in the virgin steppe of the South-East of the European part of the USSR. *Zool. Zhurn.*, **37**, 193—209, 1958 (Russ. m. engl. Zusammenf.).

- BERESINA, V. M., Die Veränderungen der Entomofauna von Böden beim Übergang aus Steppenverhältnissen zu Waldverhältnissen. Rev. Ent. URSS, **27**, 77—112, 1937 (Russ.).
- GEBERSTEIN, S., Schriften über Moskovia. S.-Petersburg, 1866 (Russ.).
- GILJAROV, M. S., The influence of soil conditions on the soil vermin fauna. Pochvovedenie (Pedology), Nr. 9, pp. 121—137, 1939 (Russ. m. engl. Zusammenf.).
- , Die Rolle der Steppennagetiere in der Herkunft der Feldbodenfauna und der Feldunkräuter. Doklady Akad. Nauk SSSR, **79**, 669—671, 1951 (Russ.).
- , Bodenfauna in Schluchtwäldern. Zool. Zhurn., **32**, 328—347, 1953 (Russ.).
- , Bodenfauna der Gehölze und der Steppe. Trudy Inst. Iesa Akad. Nauk SSSR, **30**, 235—278, 1956 (Russ.).
- , Millipeds (*Juloidea*) of the steppe zone of the eastern part of the Ukrainian SSR and their role in the soil-forming processes. Pochvovedenie (Pedology), Nr. 6, pp. 74—80, 1957 (Russ. m. engl. Zusammenf.).
- , FOLKMANOVA, B., Chilopoden der Steppenzone des Süd-Ostens des europäischen Teils der UdSSR als Indikatoren der Bodenbedingungen in Gehölzen. Izvestija Akademii Nauk SSSR, Ser. biol., Nr. 2, p. 211—219, 1957 (Russ.).
- GOLGOFSKAYA, K. J., Typen der Schluchtwälder in der Umgebung der Derkul-Versuchsstation (Feld-Waldschutzdienst). Trudy Inst. Iesa Akad. Nauk SSR, **39**, 5—82, 1958 (Russ.).
- DOKUTSCHAJEW, W., Unsere Steppen früher und heute. S.-Petersburg (Russ.).
- MAKSIMOV, A. A., Über die historischen Verbreitungsänderungen von *Microtus arvalis* Pall. Compt. rend. (Doklady) Akad. Sci. URSS, **60**, 677—680, 1948 (Russ.).
- MELNITSCHENKO, A. N., Feldwaldstreifen und Vermehrung der Tiere. Moskau, 1949 (Russ.).
- PEREL, T. S., Dependence of the population density and specific composition of the earthworms on the specific composition of forest stands. Zool. Zhurn., **37**, 1307—1315, 1958 (Russ. m. engl. Zusammenf.).
- SEMENOVA-TIAN-SHANSKAYA, A. M., Veränderungen der Pflanzendecke der Waldsteppenzone der Russischen Ebene im XVI.—XVIII. Jh. unter dem Einfluß der Menschentätigkeit. Botan. Zhurn., **42**, 1398—1407, 1957 (Russ.).
- WYSSOTSKY, G. N., Über die hydrologischen und meteorologischen Einfluß der Wälder. 2. Aufl., Moskau, 1950 (Russ.).

An Experimental Study of Thanatosis in Insects

S. C. SAXENA

Imperial College of Science and Technology Silwood Park,
Sunninghill, Berks., England¹⁾

Thanatosis or death-feigning is well developed in many animals and particularly in beetles. When feigning death an insect assumes an immobile posture by pressing its legs and antennae to the body. Most workers have been concerned with the posture of the animal and with the induction and termination of thanatosis (SEVERIN & SEVERIN, 1914; WEISS, 1947; HOLMES, 1903, 1906). Some have also made a preliminary study on the effect of light and temperature on thanatosis (HOLMES, 1906; SEVERIN & SEVERIN, 1914;

¹⁾ Now at Zoology Department, University of Gorakhpur, Gorakhpur (U. P.), India.
— This paper is part of a thesis submitted for the degree of Ph. D. of London University.