

En undersøgelse af løbebillefaunaens sammensætning og sæsonaktivitet i en dansk bøgeskov (Coleoptera, Carabidae)

af PALLE JØRUM

(With a summary: A study on the composition and seasonal activity of the ground beetle fauna of a Danish beech forest).

Kendskabet til løbebillefaunaens sammensætning i danske skovsamfund er temmelig mangelfuldt. Den eksisterende viden herom bygger i hovedsagen på S. G. Larsson's »Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden« (Larsson, 1939). Dette arbejde er imidlertid koncentreret om løbebillernes fænologi, og en detaljeret fremstilling heri af billernes biotoptilknytning har ikke været mulig som følge af materialets heterogene beskaffenhed. Fra vore nabolande foreligger der flere analyser af løbebillefaunaen i forskellige skovsamfund (f. eks. Lauterbach, 1964; Thiele, 1964), men da habitatvalget kan være underkastet betydelig geografisk variation, kan resultater fra sådanne undersøgelser ikke uden videre overføres på danske forhold.

Gennem en ca. toårig periode, fra foråret 1969 til det sene efterår 1970, har forfatteren foretaget undersøgelser over løbebillefaunaen i et bøgeskovsområde i Hestehaveskoven ved Rønne. Nærværende artikel beskæftiger sig med sammensætningen af skovens carabide-fauna. Oplysninger om faunasammensætningen blev tilvejebragt ved anvendelse af faldgrubefælder, og undersøgelsen vedrører derfor kun de epigæiske løbebillearter, d. v. s. arter, som i al fald på visse tidspunkter færdes fremme på skovbunden.

Med baggrund i fældefangsterne redegøres endvidere for sæsonaktiviteten hos de mest almindelige carabide-arter fra skovbunden. Larsson (1939) inddelte vore løbebiller i forårsforplantere og efterårsforplantere. I henhold til Larsson finder æglægningen hos den førstnævnte gruppe sted om foråret eller i forsommeren, larvetiden falder i sommermånederne, og forvandlingen er tilendebragt samme efterår; overvintring sker på imagostadiet. Efterårsforplanternes reproduktionsperiode er sommer- eller efterårsmånederne, og larvetiden strækker sig fra efteråret til det følgende forår, hvor forpup-

Løbebillefaunaen i en bøgeskov

ning finder sted; den nye generation fremkommer i løbet af foråret eller sommeren. Overvintringen hos efterårsforplanterne sker således på larvestadiet, dog kan tillige gamle imagines overvintrere. Ifølge Larsson er det regelen, at løbebillerne kun lever ét år, og at de kun forplanter sig én gang. Gamle imagines, der overvintrer efter at have forplantet sig, hævdes at dø før starten på en ny forplantningsperiode. I en række arbejder fra de senere år har Schjøtz-Christensen (1961; 1965; 1966 a; 1966 b; 1968) påvist, at udviklingsforløbet ofte afviger betydeligt fra dette generaliserede mønster; eksempelvis er det blevet godtgjort, at mange løbebiller i naturen kan opnå levetider på flere år, og at de kan forplante sig flere gange. Schjøtz-Christensens undersøgelser vedrører næsten udelukkende carabide-arter fra åbne, sandede biotoper, især arter af slægterne *Harpalus* og *Amara*. Under mit arbejde i Hestehaven kom det hurtigt til at stå klart, at også for en række skov-carabiders vedkommende er en revideret fremstilling af udviklingsforløbet tiltrængt. I afsnittet om sæsonaktiviteten redegøres for livscyklus hos de enkelte arter i det omfang, udviklingsforløbet i Hestehaveskoven har vist sig at afvige fra eller at komplettere de oplysninger om livscyklus, der findes hos Larsson (1939).

Biotopen

Hestehave er en 176 ha stor blandingsskov beliggende syd for Rønde ved Kalø Vig. Undersøgelsesområdet er i skoven er henlagt til en ca. 90-årig ren bøgebevoksning på muldbund. Urtevegetationen præges om foråret af især hvid anemone (*Anemone nemorosa* L.), stedvis med kraftig indblanding af vorterod (*Ficaria verna* Huds.). Senere på året dominerer enblomstret flitteraks (*Melica uniflora* Retz.) og skovmærke (*Asperula odorata* L.); af planter med mere spredt forekomst kan fremhæves skovsyre (*Oxalis acetosella* L.), der nogle steder danner sammenhængende bevoksninger, skovstar (*Carex silvatica* Huds.), som er hyppig på fugtig bund, dunet steffensurt (*Circaea lutetiana* L.), stor fladstjerne (*Stellaria holostea* L.) og skovbyg (*Hordeum europaeum* L.).

Metoder

Som faldgrubefælder er anvendt nedgravede glas (højde 11 cm, indvendig diameter 6 cm) forsynet med en 4 0/0 formalinopløsning. En lille masonitplade på ben anbragt over hvert glas har beskyttet fælderne mod regn. Kun 9 fælder var i brug i 1969, mens 30 fælder blev benyttet i 1970. Fælderne blev røgtet med 8–14 dages mellemrum, i den kolde årstid dog mindre hyppigt.

Faldgrubefælder er velegnede til indsamling af overfladeaktive arthropoder. Imagines af de fleste Carabidae udviser i al fald i en del af året en betydelig epigæisk aktivitet og vil derfor normalt være numerisk stærkt repræsenteret i fælder af denne type, hvorimod larverne som oftest fører en temmelig skjult tilværelse. Af Hestehavens løbebiller optrådte kun larver af slægterne *Nebria* og *Leistus* i større tal i fælderne.

Det antal individer af en art, der fanges i fælderne pr. tidsenhed, afhænger af populationstætheden, men tillige af dyrenes aktivitet i indsamlingsperioden. Når fældefangst-metoden her er benyttet til at belyse sammensætningen af skovbundens løbebillefauna, må det derfor erindres, at fangsttallene ikke kan betragtes som relative mål for de enkelte arters populationstætheder.

Løbebillernes lokomotoriske aktivitet er i almindelighed størst i den re produktive periode, mens en periode med inaktivitet kan optræde f. eks. i forbindelse med en imaginal diapause. Det er derfor åbenbart, at materialet fra formalinfælderne, sammenholdt med andre oplysninger, kan danne baggrund for en beskrivelse af billernes livscyklus.

En del hunner fra formalinfælderne er blevet dissekeret med henblik på en undersøgelse af ovarietilstanden. Ved æggenes passage fra ovarium til æggeleder bliver de tomme follikler liggende ved grunden af ovarierne som »gule legemer«; størrelsen af disse synes at være proportional med antallet af lagte æg (Vlijm & van Dijk, 1967). Kendskab til ovarietilstanden er således af væsentlig betydning, når billernes livscyklus skal klarlægges. På basis af ovariernes udseende er hunnerne blevet inddelt i følgende grupper (jf. Gilbert, 1956; Schjøtz-Christensen, 1961; Vlijm & van Dijk, 1967):

1. Umodne hunner: Ovarierne små, uden æg og uden gule legemer.
2. Modne hunner: Ovarierne store, med modne æg. Hvis æglægningen var påbegyndt, fandtes såvel modne æg som gule legemer; de sidste var især iøjnefaldende mod slutningen af æglægningsperioden.
3. Brugte hunner: Ovarierne små, uden æg. Tydelige gule legemer som tegn på, at æglægning tidligere havde fundet sted. Hos nogle individer var æg under udvikling, og sådanne hunner har følgelig været på vej ind i en ny forplantningsperiode.

Der er ikke foretaget gonadeundersøgelser på hannerne.

Løbebillefaunaen i Hestehave

I løbet af undersøgelsesperioden er der i formalinfælderne indsamlet ialt 11.538 imagines af Carabidae fordelt på 33 arter. I Tabel 1 er anført fangst-

Løbebillefaunaen i en bøgeskov

Tabel 1. Fangsttal for carabide-arter indsamlet i faldgrubefælder i Hestehave, 1969-70.

Table 1. Ground beetles recorded in pitfall traps in Hestehave, 1969-70.

	Antal (Nos.)	%
<i>Carabus hortensis</i> L.	3598	31.2
<i>Pterostichus melanarius</i> Illig.	2170	18.8
<i>Abax ater</i> Villers.	1231	10.6
<i>Nebria brevicollis</i> Fabr.	994	8.6
<i>Trechus obtusus</i> Er.	868	7.5
<i>Pterostichus niger</i> Fabr.	728	6.3
<i>Carabus coriaceus</i> L.	508	4.4
<i>Carabus violaceus</i> L.	492	4.3
<i>Harpalus latus</i> L.	222	1.9
<i>Patrobus atrofusus</i> Strøm.	202	1.8
<i>Pterostichus strenuus</i> Panz.	199	1.7
<i>Leistus rufomarginatus</i> Duft.	95	0.8
<i>Agonum assimile</i> Payk.	61	0.5
<i>Pterostichus nigrita</i> Fabr.	30	0.3
<i>Carabus granulatus</i> L.	29	0.3
<i>Loricera pilicornis</i> Fabr.	22	0.2
<i>Notiophilus biguttatus</i> Fabr.	16	0.2
<i>Carabus nemoralis</i> Müll.	15	0.1
<i>Trechus secalis</i> Payk.	15	0.1
<i>Badister sodalis</i> Duft.	15	0.1
<i>Bembidion lampros</i> Hbst.	6	0.1
<i>Calathus piceus</i> Marsh.	6	0.1
<i>Cychrus caraboides</i> L.	2	0.0
<i>Bembidion guttula</i> Fabr.	2	0.0
<i>Agonum mülleri</i> Hbst.	2	0.0
<i>Stomis pumicatus</i> Panz.	2	0.0
<i>Trichocellus placidus</i> Gyll.	2	0.0
<i>Leistus rufescens</i> Fabr.	1	0.0
<i>Synuchus nivalis</i> Panz.	1	0.0
<i>Pterostichus gracilis</i> Dej.	1	0.0
<i>Amara plebeja</i> Gyll.	1	0.0
<i>Amara aenea</i> Deg.	1	0.0
<i>Bradycellus similis</i> Dej.	1	0.0
	11538	

tallene for hver enkelt art, ligesom arternes procentiske andel af det totale individtal er medtaget. Det fremgår, at kun få arter er registreret i stort tal. Således repræsenterer de 6 hyppigste arter 83 % af det samlede individtal, og de 8 hyppigste tegner sig for lige ved 92 % af alle individer.

Følgende arter er fundet i undersøgelsesområdet uden at være noteret fra formalinfældeerne: *Pterostichus versicolor* Sturm (1 stk., 1970), *Pterostichus oblongopunctatus* Fabr. (2 stk., 1969) og *Harpalus rufipes* Deg. (1 stk., 1970). Med disse fund når antallet af registrerede løbebillearter fra skovbunden i forsøgsområdet i Hestehave op på 36.

Fundet af *Pterostichus gracilis* er faunistisk set interessant; arten er fra Jylland hidtil kun kendt fra 5 lokaliteter og kun fundet på 1 siden 1930, og arten menes at tiltage i sjældenhed herhjemme (Bangsholt, 1968). De øvrige arter hører derimod alle til vore almindelige eller ret almindelige arter.

Som den fremtræder på basis af fældefangsterne er Hestehaveskovens løbebillefauna i temmelig høj grad præget af eurytope arter. Blandt de talræmssigt betydningsfulde arter, hvortil her regnes de arter, der er repræsenteret ved mindst 0,5 % af det totale individtal, er *Pterostichus melanarius* og *Harpalus latus* de to løbebiller, hos hvilke valget af levested er underkastet størst variation. Begge anses for i særlig grad at være knyttet til det åbne land, hvor de kan findes i mange forskellige habitater, men de er tilføjelige i stand til at etablere populationer i skov, fortrinsvis i lyse bevoksninger (Lindroth, 1945). *Pterostichus strenuus* kan ligeledes optræde såvel i som uden for skov, men altid på relativt fugtig bund. Hvor den optræder som skovform, synes den at foretrække løvskov (Lindroth, 1945).

Blandt de arter, der primært er knyttet til skovhabitater, er *Nebria brevicollis*, *Patrobus atrorufus* og antagelig tillige *Trechus obtusus* især hjemmehørende i mindre skovbevoksninger, i skovbryn, krat o.l. (Thiele, 1964; Pollard, 1968), men de er endvidere i stand til at opbygge populationer i såvel egentlige skovområder som i det åbne land. Som skovform er *N. brevicollis* i udpræget grad knyttet til fugtig løvskov (Thiele, 1964). *P. atrorufus* viser i sit habitatvalg præference for meget fugtig bund og er iøvrigt i forhold til *N. brevicollis* mere tilbøjelig til at undgå helt lukkede skovbevoksninger (Thiele, 1964). I Hestehaveskoven er *P. atrorufus* næsten udelukkende fanget i glas på et lavtliggende, fugtigt område, hvor vegetationen domineres af skovstar.

De deciderede skovformer blandt Hestehavens almindelige carabider omfatter dels de tre eurytope skovarter *Carabus hortensis*, *Carabus violaceus* og *Pterostichus niger*, dels nogle arter med mere specifikke habitatkrav.

Løbebillefaunaen i en bøgeskov

Abax ater og *Carabus coriaceus* er eurytope i Mellemeuropa, hvor de findes i såvel løv- som nåleskov (Lindroth, 1945; Lauterbach, 1964); hos os synes begge arter at være langt mere stenotope, helt overvejende knyttet til bøgeskov (Lindroth, 1945; Hansen, 1968). *Leistus rufomarginatus* betragtes ligeledes som en udpræget bøgeskovsart (Hansen, 1968). *Agonum assimile* forekommer især i mørk, fugtig løvskov (Larsson, 1939; Lindroth, 1945; Thiele, 1967); den er i Hestehave hovedsagelig registreret fra den lavtliggende, fugtige skovstar-lokalitet, hvor også *P. atrorufus* fandtes.

Arter som *Bembidion lampros*, *Pterostichus versicolor*, *Pt. gracilis*, *Amara plebeja*, *A. aenea*, *Harpalus rufipes* og *Bradycellus similis* anses i almindelighed for at være hjemmehørende i det åbne land, og deres forekomst i skoven i det aktuelle tilfælde bør næppe tages som udtryk for et egentligt tilhørsforhold til skovfaunaen. Da der kun ca. 100 m øst for undersøgelsesområdet findes dyrkede marker, og da der umiddelbart syd for området findes en mindre skovlysning, forekommer det overvejende sandsynligt, at de nævnte arter enten har været tilfældige gæster i skoven, eller at de har benyttet skoven som vinterkvarter.

Løbebillernes sæsonaktivitet

I det følgende redegøres for sæsonaktiviteten hos de arter, der er registreret i faldgrubefældeerne i et antal svarende til mindst 0,5% af det totale individtal. Det drejer sig om ialt 13 arter.

Carabus hortensis er en efterårsforplanter med overvintring i 1. larvestadium (Larsson, 1945). Desuden kan imidlertid en betragtelig del af de voksne biller overvintre for siden at forplante sig igen (Schjøtz-Christensen, 1968).

I Hestehave har der i såvel 1969 som i 1970 været aktivitetsmaksima i juni og september (fig. 1). Da nyklækkede imagines først optrådte i fældeerne fra slutningen af juli, kan aktiviteten i forsommeren helt og holdent tilskrives gamle, overvintrede biller. I højsommeren har fangsttallene været små, et forhold der i højere grad har beroet på nedsat lokomotorisk aktivitet end på høj mortalitet blandt de gamle biller; dette fremgår af fælde-materialet fra august, hvor der foruden imagines tilhørende den nye generation er registreret et betydeligt antal gamle individer. Forplantningsperioden har omfattet tiden fra sidst i august til begyndelsen af oktober.

Larver blev kun fundet i beskedent omfang i formalinfældeerne, 1. stadium i november samt i perioden april-juni, 2. stadium i maj-juni og 3. stadium i juni-juli.

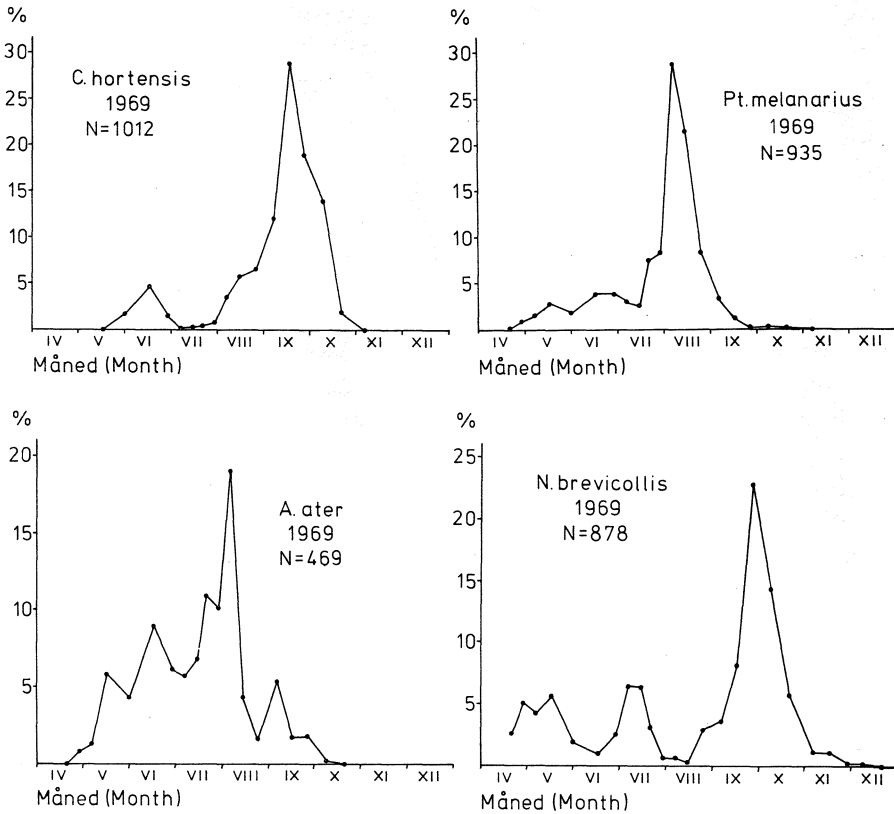


Fig. 1. Sæsonaktiviteten hos *Carabus hortensis*, *Pterostichus melanarius*, *Abax ater* og *Nebria brevicollis*. Fangsttallene er omregnet til antal individer indsamlet pr. tidsenhed og er udtrykt i procent af totalfangsterne. N betegner det totale individtal for hver art.

Fig. 1. Seasonal activity of *Carabus hortensis*, *Pterostichus melanarius*, *Abax ater* and *Nebria brevicollis*. The catches have been adjusted to numbers caught per unit time and are expressed in terms of percentage of total catches. N is the total number of individuals of each species.

Pterostichus melanarius karakteriseres af Larsson (1939) som en efterårsforplanter (æglægning juni–august) med overvintring på 3. larvestadium og endvidere med en usædvanlig høj overvintringsprocent blandt de voksne biller; disse gamle, postreproduktive imagines hævdes at dø før starten på den efterfølgende forplantningsperiode.

Livscyklus hos *Pt. melanarius* har i Hestehave i 1969 og 1970 på afgørende punkter formet sig anderledes (for detaljer se Jørum, under udarbej-

delse). Imagoaktiviteten fra slutningen af april til omkring midten af juli (fig. 1) skyldtes udelukkende gamle biller, som havde overvintret; ovarieundersøgelser har vist, at disse biller omfattede såvel umodne hunner som hunner, der tidligere havde lagt æg. Forplantningsperioden for de overvintrede biller – altså dels førstegangsforplantere, dels biller der havde forplantet sig tidligere – startede i slutningen af maj eller begyndelsen af juni og varede ved til ind i september. I slutningen af juli voksede fangsttallene betragteligt, især i 1969, og et maksimum blev nået i første halvdel af august. Denne kraftige stigning var forårsaget af fremkomsten af den nye imago-generation. De unge billers aktivitetsperiode var kortvarig, og ovarieundersøgelser har dokumenteret, at billerne ikke forplantede sig i det år, de fremkom. De overvintrede som umodne og tog først del i forplantningsaktiviteten i den følgende sæson. *Pt. melanarius* har således i Hestehaven været to år om at gennemføre udviklingen fra æg til kønsmoden bille.

Abax ater betragtes af Larsson (1939) som en typisk efterårsforplanter, omend med en usædvanlig høj overvintringsprocent blandt imagines, hvorimod Drift (1951) har påvist, at en population af *A. ater* i en hollandsk bøgeskov var opdelt i to fraktioner, én med forårs- og én med efterårsforplantning.

I Hestehave er nyklækkede imagines fundet i alle månederne maj-oktober, især dog i forsommeren (maj-juni). Parring er iagttaget i maj, juni og juli. Hunner med modne æg er registreret fra maj til september (Tabel 2).

Det fremgår af fig. 1, at *A. ater* påbegyndte sin aktivitet omkring 1. maj. I foråret er dels fundet nyklækkede individer, dels forplantningsaktive biller. De modne hunner, der er undersøgt fra maj måned, har alle været førstegangsforplantere. Afkommet efter de forårsforplantende biller gennemførte deres udvikling i løbet af sommeren, og nyklækkede imagines fremkom hen på efteråret. Aktiviteten hos den nye imagogeneration var dog særdeles beskednen, muligvis overvintrede billerne i vidt omfang i puppelejet, og først i det følgende forår startede deres egentlige aktivitetsperiode.

De biller, der fremkom som nyklækkede imagines om foråret, forplantede sig i sensommeren, især i august. Deres afkom overvintrede på larvestadiet, og den nye imagogeneration dukkede op det følgende forår.

Det vil heraf være fremgået, at *A. ater* i Hestehaveskoven har omfattet en gruppe individer med forårsforplantning (maj-juni) og en gruppe med efterårsforplantning (juli-september).

Ved individuel mærkning af 659 biller er det blevet påvist, at *A. ater* i Hestehave har været i stand til at leve i hvert fald næsten to år som imago, og i konsekvens heraf må det anses for givet, at en del af populationen har

Tabel 2. Klassifikation af *Abax ater* hunner på basis af ovarietilstanden.
 Table 2. Classification of females of *Abax ater* based on the condition of the ovaries.

Fangst- tidspunkt (Time of capture)	Antal dissekerede (Nos. dissected)	Antal umodne (Nos. immature)	Antal modne (Nos. mature)	Antal brugte (Nos. spent)
Maj (May) 1970	13	5	8	0
Juni (June) 1970	46	19	23	4
Juli (July) 1970	32	6	24	2
Aug. (Aug.) 1970	37	2	30	5
Sept. (Sept.) 1970	27	2	11	14
Okt.–Nov. (Oct.–Nov.) 1970	8	2	0	6

forplantet sig mere end én gang. Ovarieundersøgelser og genfangster af mærkede dyr kunne tyde på, at biller, der havde overvintret efter en forudgående reproduktionsperiode, påbegyndte en ny forplantningsperiode i juni måned.

Nebria brevicollis forplanter sig om efteråret. Larsson (1939) anfører slutningen af juli og begyndelsen af august som vigtigste forplantningstidspunkt og gør gældende, at overvintring hovedsagelig finder sted på 3. larvestadium.

Livscyklus hos *N. brevicollis* i Hestehave er beskrevet hos Jørum (under trykning). Forplantningsperioden strakte sig fra slutningen af august til et stykke ind i november, med sidste del af september som vigtigste forplantningstidspunkt. Larverne overvintrede på 1. og 2. stadium. De nyklækkede imagines fremkom i sidste halvdel af juni, og efter en kortvarig aktivitetsperiode (fig. 1) påbegyndte de en sommerdiapause (Gilbert, 1958), der varede fra ca. midten af juli til slutningen af august. I denne inaktive periode kunne billerne findes skarevis under sten, træstykker o. l. Først omkring begyndelsen af september blev aktiviteten genoptaget i forbindelse med forplantningsperiodens start.

Foruden larver overvintrede en del imagines, der havde forplantet sig om efteråret. De genoptog aktiviteten i det tidlige forår og blev registreret i fælderne i betydeligt tal i april–maj (fig. 1). Fra slutningen af maj faldt

Løbebillefaunaen i en bøgeskov

deres aktivitet, men individuel mærkning og ovarieundersøgelser har godtgjort, at mange af de gamle biller på ny blev aktive hen på efteråret og da gennemlevede en ny forplantningsperiode:

Livscyklus hos *N. brevicollis* i Hestehave har vist sig at stemme overens med livscyklus hos arten i Storbritannien (Gilbert, 1958; Williams, 1959; Greenslade, 1965; Penney, 1966, 1969) og i Tyskland (Thiele, 1969) og

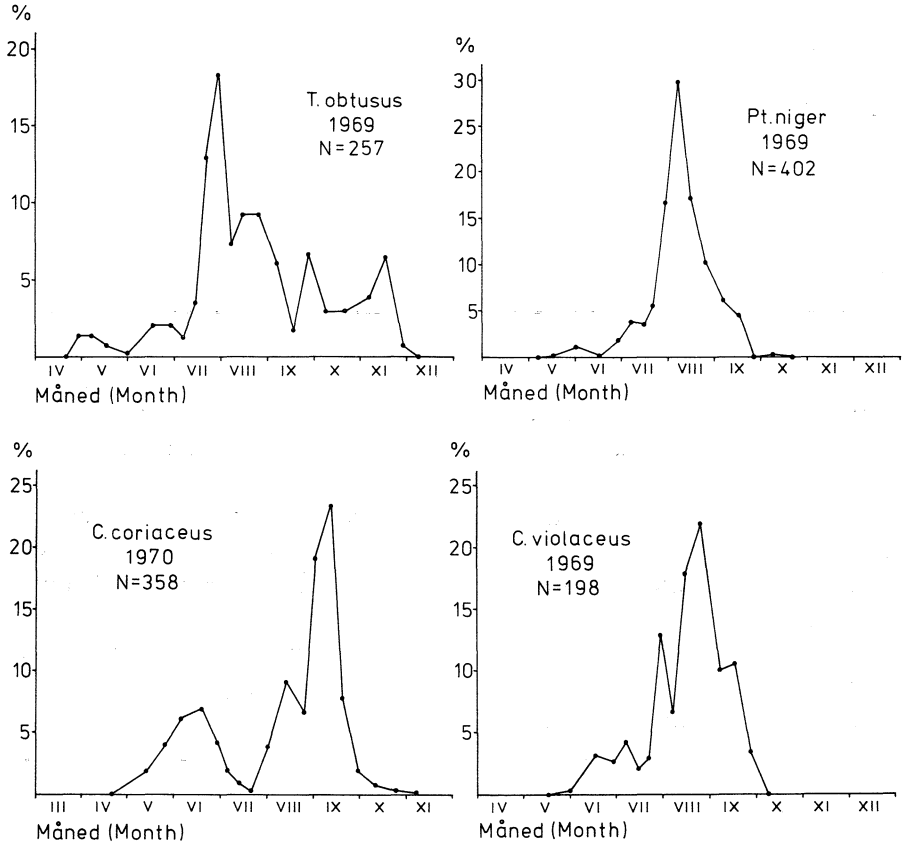


Fig. 2. Sæsonaktiviteten hos *Trechus obtusus*, *Pterostichus niger*, *Carabus coriaceus* og *C. violaceus*. Fangsttallene er omregnet til antal individer indsamlet pr. tidsenhed og er udtrykt i procent af totalfangsterne. N betegner det totale individualtal for hver art.

Fig. 2. Seasonal activity of *Trechus obtusus*, *Pterostichus niger*, *Carabus coriaceus* and *C. violaceus*. The catches have been adjusted to numbers caught per unit time and are expressed in terms of percentage of total catches. N is the total number of individuals of each species.

afspejler formentlig det i Danmark normale udviklingsforløb. Når Larsson (1939) som nævnt ovenfor anfører juli–august som forplantningstidspunkt, beror det antagelig på en fejltolkning af indsamlingsdata, jf. Jørum (under trykning).

Trechus obtusus er i Hestehave især registreret fra perioden juli–august (fig. 2), og da hunner med modne æg er fundet i tiden fra juni til september, må det formodes, at høj- og sensommeren har været vigtigste forplantningstidspunkt. Larver er ikke noteret fra fælderne, men nyklækkede imagines er fundet i antal i oktober–november; kun én nyklækket bille er konstateret uden for denne periode, nemlig i juli måned.

Mens Larsson (1939), alene på basis af et beskedent imagomateriale, betragter *T. obtusus* som en efterårsforplanter med larveovervintring, synes arten i Hestehave hovedsagelig at have overvintret som imago. Det sene tidspunkt, på hvilket nogle af de modne hunner er fundet, gør det dog overvejende sandsynligt, at arten tillige i et vist omfang har overvintret på larvestadiet; det enlige fund fra juli af en nyklækket bille understøtter en sådan formodning. Muligvis har *T. obtusus* populationen været sammensat af én gruppe med forplantning forår–sommer og imagoovervintring og en anden gruppe med forplantning sommer–efterår og larveovervintring.

Ovarieundersøgelserne har vist, at gamle hunner, der havde lagt æg, kunne overvintre og forplante sig i den følgende sæson. Således indeholdt 4 af de dissekerede hunner fra maj og juni tydelige gule legemer, og samtidig var en ny ægudvikling i gang.

Pterostichus niger omtales af Larsson (1939) som en efterårsforplanter med forplantningsperiode i juli–august og med overvintring på 3. larvestadium; endvidere anføres det, at et usædvanligt stort antal gamle biller lever videre efter forplantningsperiodens ophør frem til det følgende forår.

Livscyklus hos *Pt. niger* i Hestehave er beskrevet i detaljer af Jørum (under udarbejdelse). Aktiviteten fra maj til hen mod slutningen af juli (fig. 2) skyldtes biller, der havde overvintret fra året før. Ovarieundersøgelser har vist, at de overvintrede hunner især omfattede umodne biller, men tillige biller, der havde lagt æg tidligere. Begge grupper forplantede sig i sommerens løb, hovedsagelig i juli måned. I slutningen af juli og i begyndelsen af august fremkom den nye imagogeneration, hvilket er forklaringen på august-toppen på kurven over sæsonaktiviteten (fig. 2). De nyklækkede biller var kun aktive en kort tid og overvintrede uden at have forplantet sig; først den efterfølgende sommer startede deres reproduktionsaktivitet. Livscyklus hos *Pt. niger* i Hestehave var således i 1969–1970, i lighed med forholdene hos *Pt. melanarius*, en toårig cyklus.

Løbebillefaunaen i en bøgeskov

Carabus coriaceus er efterårsforplanter og overvintrer på 1. larvestadium (Larsson, 1939). Foruden larver overvintrer et betragteligt antal voksne biller, hvilket af Lindroth (1945) tages som udtryk for, at arten kan forplante sig flere gange.

I Hestehaveskoven har aktiviteten hos læderløberen været størst om efteråret (fig. 2). Et aktivitetsmaksimum omkring midten af august skyldtes nyklækkede biller. På samme tid registreredes gamle, fuldt udhærdede imagines, der havde forplantet sig tidligere. Modne hunner er fundet i månederne august–november, men det fremgår af fig. 2, at aktiviteten fra slutningen af september har været særdeles beskednen, og perioden fra sidst i august til omkring midten af september må anses for at have været artens vigtigste forplantningstidspunkt.

Om foråret fandtes en del overvintrede biller i fælderne. Aktiviteten hos disse gamle biller var størst i juni måned, hvorefter den faldt til et ganske lavt niveau i juli. I august blev billerne imidlertid igen aktive, og de har antagelig taget del i forplantningen om efteråret.

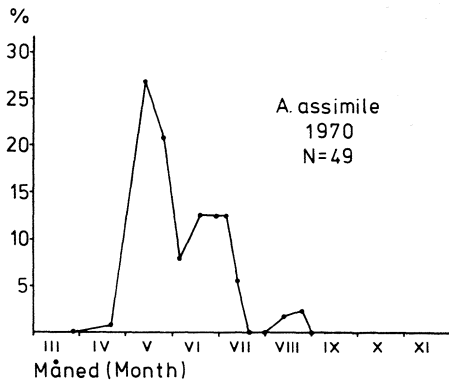
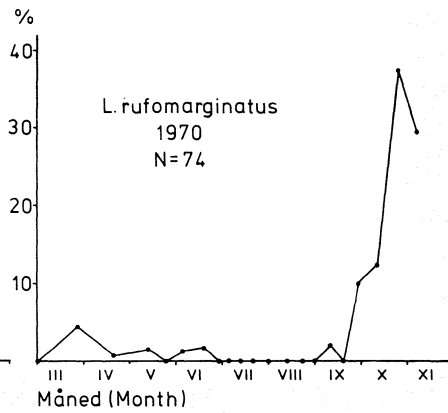
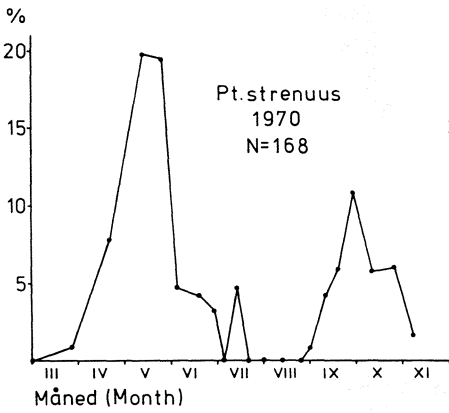
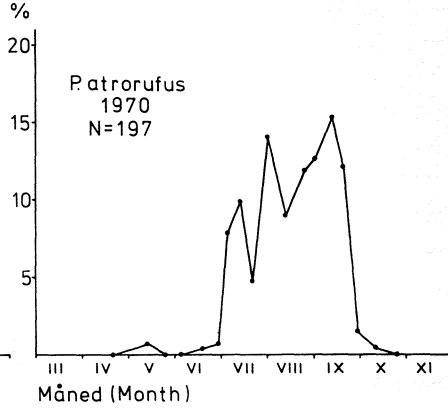
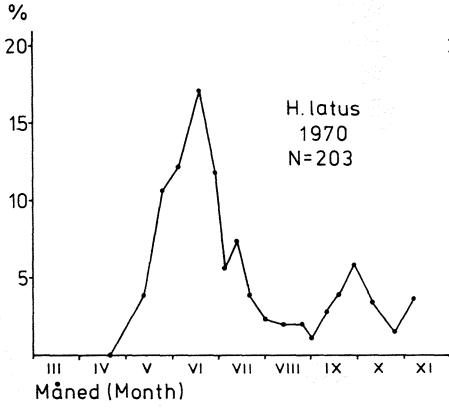
Carabus violaceus forplanter sig hos os i juli–august og overvintrer på 3. larvestadium (Larsson, 1939). I Hestehave har forplantningsaktiviteten været størst i slutningen af august (fig. 2). Nyklækkede imagines er fundet i fælderne i slutningen af juli og i første del af august. Aktiviteten forår og forsommer må tilskrives gamle, overvintrede biller, som antagelig har forplantet sig igen i eftersommeren.

Harpalus latus hører til de løbebiller, der både forplanter sig forår og efterår, idet populationen er opdelt i to fraktioner, den ene med forårsforplantning og den anden med efterårsforplantning (Schjøtz-Christensen, 1966 a).

I Hestehave er bløde imagines fundet om foråret (maj–juni), men dog især om efteråret (august–november), hvor antallet af nyklækkede biller langt oversteg antallet af fuldt udhærdede imagines. Ovarieundersøgelser har vist, at hunner med modne æg forekom i månederne maj–august. Sam-

Fig. 3. Sæsonaktiviteten hos *Harpalus latus*, *Patrobus atrorufus*, *Pterostichus strenuus*, *Leistus rufomarginatus* og *Agonum assimile*. Fangsttallene er omregnet til antal individer indsamlet pr. tidsenhed og er udtrykt i procent af totalfangsterne. N betegner det totale individtal for hver art.

Fig. 3. Seasonal activity of *Harpalus latus*, *Patrobus atrorufus*, *Pterostichus strenuus*, *Leistus rufomarginatus* and *Agonum assimile*. The catches have been adjusted to numbers caught per unit time and are expressed in terms of percentage of total catches. N is the total number of individuals of each species.



menholdes dette med kurven over sæsonaktiviteten (fig. 3), kan der ikke være tvivl om, at *H. latus* i Hestehaven i første række har haft forårsforplantning og har overvintret på imagostadiet; kun hos en mindre del af populationen har forplantningen fundet sted om efteråret.

Hos nogle af de dissekerede hunner fra juni har der været tydelige gule legemer samtidig med, at en ny ægudvikling var i gang. Disse biller var således på vej ind i en ny forplantningsperiode, der formentlig ville være faldet i juli–august.

Patrobus atrorufus har efterårsforplantning og overvintrer på 3. larvestadium (Larsson, 1939). I Tyskland, hvor Thiele (1969) har undersøgt fænologien hos *P. atrorufus*, kunne der i april–maj noteres et beskedent antal overvintrede imagines. I maj–juni fremkom den nye imago-generation, som efter en kortvarig aktivitetsperiode påbegyndte en sommerdiapause; denne varede ved til begyndelsen af august, hvor forplantningsperioden startede.

Aktivitetsforløbet i Hestehaven i 1970 fremgår af fig. 3. Det ses, at *P. atrorufus* næsten kun har udvist epigæisk aktivitet i juli–september. I første halvdel af juli skyldtes aktiviteten helt overvejende nyklækkede biller, hvis antal efter en kulmination 8.–16. juli faldt mod slutningen af måneden. Der er dog i juli måned tillige registreret enkelte gamle biller, der havde forplantet sig tidligere, og som nu var startet på en ny forplantningsperiode. Den egentlige reproduktionsaktivitet startede imidlertid først omkring begyndelsen af august, hvor den nye generation igen blev aktiv. Efter aktivitetsforløbet (fig. 3) at dømme har forplantningsperioden været august og september. Der er intet, som tyder på, at gamle biller har overvintret i større omfang.

Det fremgår af ovenstående, at livscyklus i Hestehaveskoven i alt væsentligt har været i overensstemmelse med udviklingsforløbet i Tyskland (Thiele, 1969).

Pterostichus strenuus har forplantningsperiode i april–maj; larverne findes i forårs- og sommermånederne, og den nye generation fremkommer sensommer og efterår (Larsson, 1939). Larssons beskrivelse af livscyklus hos *Pt. strenuus* passer udmærket på forholdene i Hestehaven 1969 og 1970, jf. fig. 3.

Leistus rufomarginatus er en udpræget efterårsforplanter. Larsson (1939) anfører august–september som æglægningsperiode. Ifølge samme forfatter finder overvintring sted på 1. larvestadium, og forpupning foregår i maj–juni.

Forår og forsommer har imagoaktiviteten i Hestehave været meget be-

skeden (fig. 3), tilsyneladende har overvintringsprocenten blandt imagines været ubetydelig. Nyklækkede biller fremkom antagelig i slutningen af juni måned, men fældematerialet tillader ikke sikre slutninger på dette punkt (én nyklækket bille 24. juni 1970). Den nye imago-generation var lokomotorisk inaktiv sommeren igennem, og først hen på efteråret (1969: september, 1970: oktober) blev billerne aktive i forbindelse med forplantningsperiodens start. I 1969 kulminerede forplantningsaktiviteten i sidste halvdel af oktober, i 1970 lå aktivitetsmaksimum omkring midten af november.

Larverne af *L. ruformarginatus* udviser betydelig overfladeaktivitet og er følgelig registreret i stort tal i faldgrubefælderne. Fældematerialet tyder stærkt på, at larverne udelukkende har overvintret på 1. stadium.

Den lange inaktive periode, der forløber fra fremkomsten af de nyklækkede biller til forplantningsperiodens begyndelse, taler for, at arten i lighed med *N. brevicollis* gennemløber en sommerdiapause.

Agonum assimile betegnes af Larsson (1939) som forårsforplanter med forplantningsperiode i april-maj. De nyklækkede biller begynder allerede at komme frem i højsommeren, deres aktivitet kulminerer i september, hvorefter de søger vinterkvarter. I Tyskland er registreret imagomaksimum i maj, men ingen lokomotorisk aktivitet hos den nye generation (Thiele, 1961).

Fig. 3 viser, at aktiviteten hos *A. assimile* i Hestehave var størst i maj-juni, hvor forplantningen fandt sted. Larver er fundet i beskedent tal i fælderne sommeren igennem. Derimod er kun 2 nyklækkede biller registreret i fælderne (18. og 28. august 1970), hvilket stemmer overens med Thieles (1961) observationer.

Diskussion

Det materiale, der er tilvejebragt ved hjælp af faldgrubefælderne, er næppe helt repræsentativt for den epigæiske løbebillefauna i Hestehaveskoven. Arter med stor mobilitet vil selvsagt være mere udsat for at falde i fangglassene end langsommere arter, og store former vil alt andet lige fanges hyppigere end mindre arter (Drift, 1951; Thiele & Kolbe, 1962); *Carabus*-arternes dominansstilling er af denne grund formentlig overvurderet. Det er ligeledes påvist, at døgnaktiviteten hos en art er medbestemmende for, hvor ofte arten registreres i fælder af den her benyttede type. Dagaktive biller synes således generelt at være underrepræsenteret i forhold til nataktive arter (Greenslade, 1964), velsagtens fordi de kan se og dermed undgå fælderne (Williams, 1959). *Notiophilus biguttatus* er ofte set løbe omkring

Løbebillefaunaen i en bøgeskov

i skovbunden i dagtimerne, så dens beskedne andel af det samlede fangsttal afspejler næppe artens faktiske hyppighed. Formentlig har også andre faktorer (mikroklima, vegetationsdække m. m.) påvirket fangsttallene for de enkelte arter i forskellig grad og hermed bidraget til at give et noget for- tegnet billede af faunasammensætningen.

Trods disse indvendinger mod indsamlingsmetoden kan der ikke herske tvivl om, at Hestehavens løbebillefauna domineres af eurytope arter. Hertil hører arter, der overvejende er tilknyttet det åbne land (*Pt. melanarius*, *H. latus* m. fl.), samt arter, hvis biotopvalg især går i retning af småskove, skovbryn o. lign. (*N. brevicollis*, *T. obtusus*, *P. atrorufus* m. fl.). Disse to grupper udgør tilsammen ca. 39 % af det totale individtal fra formalin-fælderne. Omtrent samme dominansstilling (ca. 42 %) indtager de eurytope skovarter med forekomst i en lang række forskellige skovsamfund (*C. hortensis*, *Pt. niger*, *C. violaceus* m. fl.), hvorimod de stenotope løvskovsarter (*A. ater*, *C. coriaceus*, *L. rufomarginatus*, *A. assimile* m. fl.) kun tegner sig for omkring 17 % af fangsterne.

Hos nogle få arter er en udpræget pletvis forekomst i skoven noteret. I alle tilfælde har der været tale om arter, der i særlig grad var knyttet til en fugtig *Carex silvatica* lokalitet: *P. atrorufus*, *Pt. nigrita*, *A. assimile* og *L. pilicornis*. Årsagen skal utvivlsomt søges i disse billers krav om et fugtigt mikroklima.

En undersøgelse af forplantningsforholdene hos de mest almindelige af Hestehaveskovens løbebillearter har godtgjort, at arter med overvintring på larvestadiet (efterårsforplantere) numerisk indtager en meget dominerende stilling, idet de tegner sig for ca. 77 % af det totale individtal. Arter, der overvintrer på imagostadiet (forårsforplantere), udgør kun ca. 3 % af den samlede individmængde. Endelig tilhører ca. 20 % af de indsamlede biller arter med såvel forårs- som efterårsforplantning (*T. obtusus* er henregnet til denne gruppe, jfr. s. 91).

Hos *N. brevicollis* og *A. ater* har livscyklus formentlig væsentligt anderledes end beskrevet af Larsson (1939), mens der har været god overensstemmelse med nyere udenlandske undersøgelser (se s. 89 og 88). Hos *Pt. melanarius* og *Pt. niger* har livscyklus i Hestehave i 1969–70 været toårig; begge arter har hidtil været betragtet som efterårsforplantere med normal, énárig livscyklus. Der synes ikke at foreligge vidnesbyrd om, at disse to *Pterostichus*-arter i Mellemeuropa skulle være to år om at blive kønsmodne, hvorimod Larsson's (1939) og Lindroth's (1945) observationer af, at begge arter i vidt omfang overvintrer som imagines, tyder på, at et sådant toårigt udviklingsforløb er almindeligt på vore breddegrader. Antagelig vil år med

tidlig fremkomst af nyklækkede biller resultere i forplantning samme år, hvorimod de nye imagines i år med sen fremkomst overvintrer som umodne for så først at forplante sig i den efterfølgende sæson. Hos *H. latus* var populationen i Hestehave opdelt i en gruppe med forårsforplantning og en gruppe med efterårsforplantning, af hvilke den førstnævnte var størst. Hos *T. obtusus* har der muligvis været talt om en lignende opdeling.

Hos en del arter er det blevet påvist, at imagines kan leve i flere år og forplante sig flere gange.

SUMMARY:

A study on the composition and seasonal activity of the ground beetle fauna of a Danish beech forest (Coleoptera, Carabidae).

In 1969–70 Carabidae were studied in a pure stand of beech (*Fagus sylvatica* L.) on a mull soil in Hestehave, Kalø, East Jutland. The herb vegetation included *Anemone nemorosa* L., *Ficaria verna* Huds., *Melica uniflora* Retz., *Asperula odorata* L., *Oxalis acetosella* L., *Carex sylvatica* Huds., *Circaea lutetiana* L., *Stellaria holostea* L. and *Hordeum europaeum* L. Carabidae were sampled by means of pitfall traps containing a 4% formalin solution. A number of females collected in the traps were dissected for examination of ovaries; they were classified as immature, mature or spent according to the gonad condition.

A number of 11,538 imagines of ground beetles, belonging to 33 species, were trapped (Table 1). In addition to this three more species were found on the forest floor, but did not appear in the formalin traps: *Pterostichus versicolor* Sturm, *Pterostichus oblongopunctatus* Fabr. and *Harpalus rufipes* Deg. Thus, a total of 36 epigeic species of Carabidae were recorded from the study area.

In the carabid fauna of Hestehave eurytopic species predominated. Among these were beetles, viz. *Pt. melanarius* and *H. latus*, which in the main inhabit arable land and grassland, although they may establish populations in woodland, and eurytopic woodland species which prefer habitats like edges of wood and hedgerows, viz. *N. brevicollis*, *P. atrorufus* and *T. obtusus*. These two groups made up about 39% of the total number of individuals from the pitfall traps. *P. atrorufus* lives in damp places; in Hestehave this carabid species was found almost exclusively in a low, moist area dominated by *Carex sylvatica*. Among the true woodland species, eurytopic Carabidae (*C. hortensis*, *C. violaceus*, *Pt. niger* and others) constituted about 42% of the total number of individuals. Stenotopic woodland species (*A. ater*, *C. coriaceus*, *L. rufomarginatus*, *A. assimile* and others) represented about 17% of the catch. *A. ater* and *C. coriaceus* are considered as eurytopic woodland species in Central Europe; in Denmark, however, both species seem to be stenotopic, almost restricted to beech forests.

Some species, viz. *B. lampros*, *Pt. versicolor*, *Pt. gracilis*, *A. plebeja*, *A. aenea*, *H. rufipes* and *B. similis*, which are generally considered as open country species, were probably either accidental visitors from adjacent cultivated fields, or beetles which used the forest as a hibernation site.

The phenology of a number of carabid beetles from Hestehave is described. In *Pt. melanarius* and *Pt. niger* callow beetles emerged in July and August. They hibernated as

Løbebillefaunaen i en bøgeskov

immature and reproduced in the following summer. In *A. ater*, *H. latus* and, probably, *T. obtusus* the populations were composed of a spring breeding and an autumn breeding group. *N. brevicollis* is an autumn breeder. In Hestehave callows emerged in June; they entered a summer diapause and resumed activity in the autumn. Breeding took place in August–November. Callow adults of *L. ruformarginatus* emerged in the early summer, and reproduction took place late in the autumn. During the summer the beetles were locomotory inactive, and presumably passed through an aestivation diapause.

In a number of species imagoes lived more than a year and reproduced more than once.

Autumn breeding species represented about 77%, spring breeders made up about 3%, and species with both spring and autumn reproduction constituted about 20% of the total number of individuals from the pitfall traps.

LITTERATUR

- Bangsholt, F., 1968: Ændringer i nogle danske løbebillers hyppighed (Col., Carabidae). *Ent. Meddr*, 36: 527–545.
- Drift, J. van der, 1951: Analysis of the animal community in a beech forest floor. *Tijdschr. Entom.*, 94: 1–168.
- Gilbert, O., 1956: The natural histories of four species of *Calathus* (Coleoptera, Carabidae) living on sand dunes in Anglesey, North Wales. *Oikos*, 7: 22–47.
- 1958: The life history patterns of *Nebria degenerata* Schauffuss and *N. brevicollis* (Fabricius) (Coleoptera, Carabidae). *J. Soc. Brit. Entom.*, 6: 11–14.
- Greenslade, P. J. M., 1964: Pitfall trapping as a method for studying populations of Carabidae (Coleoptera). *J. Anim. Ecol.*, 33: 301–310.
- 1965: On the ecology of some British carabid beetles with special reference to life histories. *Trans. Soc. Brit. Entom.*, 16: 149–179.
- Hansen, V., 1968: Biller 24. Sandspringere og løbebiller. *Danmarks Fauna*, 76, København.
- Jørum, P., under trykning: Life cycle and population density of *Nebria brevicollis* F. (Coleoptera, Carabidae) in a Danish beech forest.
- Under udarbejdelse: Aspects of the ecology of *Pterostichus melanarius* Illig. and *Pt. niger* Fabr. in Denmark (Coleoptera, Carabidae).
- Larsson, S. G., 1939: Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden. *Ent. Meddr*, 20: 277–560.
- Lauterbach, A. W., 1964: Verbreitungs- und aktivitätsbestimmende Faktoren bei Carabiden in sauerländischen Wäldern. *Abb. Landesmus. Naturkde. Münster W.*, 26: 1–103.
- Lindroth, C. H., 1945: Die Fennoskandischen Carabidae. I. *Göteborgs Kungl. Vetensk. Vitterb. Samb. Handl.*, Ser. B, 4: No 1.
- Penney, M. M., 1966: Studies on certain aspects of the ecology of *Nebria brevicollis* (F.) (Coleoptera, Carabidae). *J. Anim. Ecol.*, 35: 505–512.
- 1969: Diapause and reproduction in *Nebria brevicollis* (F.) (Coleoptera, Carabidae). *J. Anim. Ecol.*, 38: 219–233.
- Pollard, E., 1968: Hedges. IV. A comparison between the Carabidae of a hedge and field site and those of a woodland glade. *J. appl. Ecol.*, 5: 649–657.
- Schjøtz-Christensen, B., 1961: Forplantningsbiologien hos *Amara infima* Dft. og *Harpalus neglectus* Serv. *Flora og Fauna*, 67: 8–18.

- Schjøtz-Christensen, B., 1965: Biology and population studies of Carabidae of the Corynephorum. *Nature Jutl.*, 11: 5–173.
- 1966 a: Biology of some ground beetles (*Harpalus* Latr.) of the Corynephorum. *Natura Jutl.*, 12: 225–229.
- 1966 b: Some notes on the biology of *Bradycellus collaris* Payk. and *B. similis* Dej. (Col., Carabidae). *Natura Jutl.*, 12: 230–234.
- 1968: Some notes on the biology and ecology of *Carabus hortensis* L. (Col., Carabidae). *Natura Jutl.*, 14: 127–151.
- Thiele, H. U., 1961: Zuchtversuche an Carabiden, ein Beitrag zu ihrer Ökologie. *Zool. Anz.*, 167: 431–442.
- 1964: Ökologische Untersuchungen an bodenbewohnenden Coleopteren einer Heckenlandschaft. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 53: 537–586.
- 1967: Ein Beitrag zur experimentellen Analyse von Euryökie und Stenökie bei Carabiden. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 58: 355–372.
- 1969: The control of larval hibernation and of adult aestivation in the carabid beetles *Nebria brevicollis* F. and *Patrobus atrorufus* Stroem. *Oecologia*, 2: 347–361.
- & W. Kolbe, 1962: Beziehungen zwischen bodenbewohnenden Käfern und Pflanzengesellschaften in Wäldern. *Pedobiologia*, 1: 157–173.
- Vlijm, L. & Th. S. van Dijk, 1967: Ecological studies on carabid beetles. II. General pattern of population structure in *Calathus melanocephalus* (Linn.) at Schiermonnikoog. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 58: 396–404.
- Williams, G., 1959: Seasonal and diurnal activity of Carabidae with particular reference to *Nebria*, *Notiophilus* and *Feronia*. *J. Anim. Ecol.*, 28: 309–330.

Forfatterens adresse/Author's address:
 Nørremøllevej 84,
 DK-8800 Viborg.

ANMELDELSE

M. Fibiger & N. P. Kristensen: The Sesiidae (Lepidoptera) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna Entomologica Scandinavica*, vol. 2, 1974. 91 pp. Scandinavian Science Press, Gadsstrup, Denmark. Pris: D.kr. 40,00.

Det første sommerfuglebind i den nye serie *Fauna Entomologica Scandinavica* omhandler glassværmerne, familien *Sesiidae*. Selvom denne familie i systematisk henseende står de egentlige macrosfamilier dagsommerfugle, ugler og målere, samt de egentlige sværmere og spindere fjernt, har den på grund af sine store særprægede arter med deres dagflyvende