

26th German Conference on weed Biology an Weed Control, March 11-13, 2014, Braunschweig, Germany

Prädation von Unkrautsamen durch samenfressende Carabiden unter dem Einfluss karnivorer Carabiden

Weed seed predation by granivorous carabids as influenced by carnivorous carabids

Friederike de Mol*, Wencke Ladwig und Paula R. Westerman

Universität Rostock, Agrar- und Umweltwissenschaftliche Fakultät, Abteilung Phytomedizin, Satower Straße 48, 18059 Rostock, Deutschland

*Korrespondierender Autor, friederike.de-mol@uni-rostock.de

DOI 10.5073/jka.2014.443.059



Zusammenfassung

Die Samenprädation an Unkrautsamen wird von biotischen Faktoren reguliert und von abiotischen Faktoren beeinflusst. Kenntnisse über diese Effekte sind notwendig, um die Samenprädation zur Unkrautkontrolle gezielt einsetzen zu können. Hier wurde die Fragestellung bearbeitet, ob karnivore Carabiden die Samenprädation negativ beeinflussen. Zusätzlich wurde der Einfluss der Witterung auf die Prädation untersucht. Dazu wurde in Nordostdeutschland über 23 Tage ein Feldversuch (Blockanlage mit vier Prüfaliedern und drei Wiederholungen) in konventionellem Winterweizen angelegt. In 1 m² großen Rahmen wurden Carabidenarten mit granivorer (Pseudoophonus rufipes, Harpulus affinis) Ernährungsweise ausgesetzt. In einer weiteren Versuchsvariante wurden zusätzlich karnivore Carabiden (Pterostichus melanarius, Poecilus cupreus) hinzugesetzt. Weitere Versuchsvarianten waren die natürliche Carabidenzusammensetzung und leer gefangene Rahmen. Die Samenprädation wurde täglich mit Hilfe von Samenkarten ermittelt, die mit Samen von Poa annua und Stellaria media bestückt waren. Temperatur, relative Luftfeuchte und täglicher Niederschlag wurden als Kovariablen erfasst. Die Samenprädation lag in der Variante mit granivoren Carabiden bei 54,3 (P. annua) bzw. 14,3 (S. media) Samen pro Rahmen und Tag. In Rahmen, in denen zu den granivoren Carabiden zusätzlich karnivore Carabiden gesetzt worden waren, war die Prädation von P. annua mit 46.6 Samen pro Rahmen und Tag signifikant niedriger (gepaarter Wilcoxon-Test, p = 0.04), bei S. media mit 14,4 ähnlich hoch. In Rahmen mit natürlicher Art- und Dichtezusammensetzung der Carabidengemeinschaft fehlten mit 9,1 Samen von P. annua und 7,2 Samen von S. media pro Rahmen und Tag signifikant mehr Samen als in den leer gefangenen Rahmen (gepaarter Wilcoxon-Test, p \leq 0.002). Für den Samenfraß in den mit Käfern besetzten Rahmen wurde die minimale Nachttemperatur als einzige signifikante erklärende Wettervariable gefunden. Die Arbeiten tragen dazu bei, ein besseres Bild von den Bestimmungsfaktoren der Samenprädation im Feld zu erhalten.

Stichwörter: Biologische Unkrautbekämpfung, *Harpalus affininis*, Laufkäfer, *Pseudoophonus rufipes*, Samenfraß, Wirbellose

Abstract

Weed seed predation is influenced for both biological and abiotic factors. Knowledge about these factors is necessary to optimize seed predation as a biological weed control measure. Here, we asked whether carnivorous carabid beetles can affect the seed predation. Additionally, the effect of weather on seed predation rate was investigated. For this purpose, 12, 1m² enclosures were installed in a field (block design with four treatments and three replications) in northeastern Germany over a period of 23 days. Treatments in the enclosures were 1) without carabids, 2) with a natural density and species composition of carabids, 3) with granivorous carabid beetles (Pseudoophonus rufipes, Harpulus affinis), and 4) as 3) but additionally with carnivorous carabids (Pterostichus melanarius, Poecilus cupreus) Seed predation rate was determined daily using seed cards with Poa annua and Stellaria media seeds. Temperature, relative air humidity and daily precipitation were measured as covariables. In the treatment with granivorous carabids seed predation rate was 54.3 (P. annua) resp. 14.3 (S. media) seeds per enclosure and day. In the treatment with granivorous and carnivorous carabids, seed predation rate was significantly lower for P. annua (46.6 seeds per enclosure and day, paired Wilcoxon-Test, p = 0.04) and equally high for S. media (14.4 seeds per enclosure and day). In enclosures containing non-manipulated carabid densities 9.1 seeds of *P. annua* and 7.2 seeds of *S. media* were lost per enclosure and per day, which is significantly higher than from enclosures that were void of carabids. The minimum night temperature was the only weather variable that significantly influenced seed predation rate. This work contributes to a better understanding of the factors influencing seed predation rates in the field.

Keywords: Biological weed control, ground beetle, *Harpalus affininis*, invertebrates, *Pseudoophonus rufipes*, seed consumption

Einleitung

Prädation von Unkrautsamen in der Zeit nach dem Ausfall der Samen und vor dem Eintritt der Samen in die Bodensamenbank findet auf der Bodenoberfläche von Äckern in bedeutendem Umfang statt. Feldversuche mit auf Samenkarten ausgebrachten Unkrautsamen zeigten, dass 40-100 % der Samen innerhalb weniger Tage gefressen wurden (WESTERMAN *et al.*, 2006). Damit ist die Samenprädation ein wichtiger Regulierungsmechanismus innerhalb der Populationsdynamik von Ackerunkräutern. Um diesen Ökosystemservice für die Unkrautkontrolle besser zu gestalten muss bekannt sein, wie sich verschiedene Umweltfaktoren auf die Samenprädatoren – in Nordostdeutschland zu einem großen Teil Carabiden (Laufkäfer, DAEDLOW *et al.*, 2007) – und ihre Prädationsleistung auswirken.

In Ackerökosystemen wurde die Bedeutung verschiedener exogener Variablen für die Samenprädation bereits untersucht. So beschrieben SASKA et al. (2010) die Auswirkung der Temperatur, HONEK et al. (2006) und HEGGENSTALLER et al. (2006) den Einfluss der Saison. Diese Parameter sind vom Landwirt nicht beeinflussbar. Landwirte haben jedoch Steuerungsmöglichkeiten, z.B. mit der Wahl eines Anbausystems und der Wahl der Bodenbearbeitung. Auch an den Acker grenzende ökologische Infrastrukturen beeinflussen die Besiedlung des Schlages mit Samenprädatoren und ihren Samenfraß (FISCHER et al., 2011). Exogene Faktoren können direkt auf die Carabidenpopulationen wirken oder indirekt, indem sie das Nahrungsangebot modifizieren oder die Dichte der Käfer ändern. BARAIBAR et al. (2011) zeigten, dass der Samenfraß durch Carabiden nicht von der Samendichte abhängt. Über die Auswirkung von karnivoren Carabiden auf die Samenprädation wurde unseres Wissens bis heute nicht publiziert. Im Labor wurde von Döscher (2012) in Einzelfällen (bei hohen Temperaturen) beobachtet, dass die Fraßleistung granivorer Carabiden bei Anwesenheit karnivorer Carabiden niedriger ist als bei Abwesenheit.

Als eine Frage der Grundlagenforschung soll untersucht werden, inwieweit karnivore Carabiden die Samenprädation durch samenfressende Carabiden im Feld beeinflussen. In einem Feldversuch in Winterweizen wurde 2012 deshalb der Hypothese nachgegangen, dass das Verhalten und die Fraßaktivität der granivoren Carabiden durch karnivore Carabiden beeinflusst werden. Da erwartet wurde, dass Temperatur, Luftfeuchtigkeit und Niederschlag die Prädation zusätzlich oder interagierend beeinflussen, wurden diese Parameter als erklärende Variablen ebenfalls erfasst.

Material und Methoden

<u>Versuchsaufbau</u>

Der Versuch fand auf einem konventionellen Winterweizenschlag mit der Bodenart sandiger Lehm vom 11. Juni 2012 bis 4. Juli 2012 statt. In mindestens 20 m Entfernung zum Schlagrand wurden 1 m x 1 m große und 45 cm hohe Holzrahmen in 5 bis 10 m Abstand 5 cm tief in den Boden gesetzt. Die Rahmen waren im unteren Teil mit Blech, im oberen mit Fluoropolymer-Harz behandeltem PVC ausgekleidet. Dadurch sollte verhindert werden, dass Mäuse oder Käfer die Rahmen überkletterten oder untergruben. Der Pflanzenbewuchs blieb erhalten. Zwei Wochen lang wurden 9 der 12 Rahmen mit vier Barberfallen pro Rahmen leergefangen. Am 11. Juni 2012 wurden Carabiden, die auf einem anderen Schlag gefangen worden waren, in folgenden vier Prüfgliedern mit je drei Wiederholungen ausgesetzt:

Variante O Kontrolle; keine Käfer

Variante N natürliche Käferdichte (Ø 4,7 Käfer), nicht leergefangen, keine zusätzlichen

Käfer

Variante G 10 granivore Käfer (2 *Pseudoophonus rufipes* + 8 *Harpalus affininis*)
Variante C/G 10 granivore Käfer (2 *Pseudoophonus rufipes* + 8 *Harpalus affininis*)

+ 10 karnivore Käfer (2 Pterostichus melanarius + 8 Poecilus cupreus)

Die Samenprädation wurde über einen Zeitraum von 23 Tagen ab Mitte Juni täglich mit Hilfe von Samenkarten nach WESTERMAN et al. (2003) ermittelt. Je Rahmen wurden täglich fünf Samenkarten mit je 40 Poa annua Samen und Stellaria media Samen ausgelegt. Die Karten des Vortags wurden eingesammelt, die verbleibenden Samen gezählt und die fehlenden als gefressen bewertet.

Anschließend wurden erneut je 4 Barberfallen in alle Rahmen eingesetzt, um durch die zurückgefangenen Käfer die Änderungen in der Carabidendichte zu erkennen.

Erfassung von Kovariablen

Lufttemperatur und relative Luftfeuchtigkeit wurden mit zwei Datenloggern in 1,50 m Höhe über der Bodenoberfläche im Abstand von 10 Minuten gemessen. Aus den Messwerten wurden die Variablen Minimumtemperatur, Maximumtemperatur und mittlere Temperatur jeweils für den Tag von 6.00 Uhr bis 18.00 Uhr und Minimumtemperatur, Maximumtemperatur und mittlere Temperatur jeweils für die Nacht von 18.00 Uhr bis 6.00 des Folgetages abgeleitet. Entsprechend wurden minimale, maximale und mittlere Luftfeuchtigkeit für den Tag und die Nacht berechnet. Der 24-Stunden-Niederschlag wurde mit einem Niederschlagsmesser täglich nachmittags gemessen. Ebenfalls als Kovariable wurde der Versuchstag (Tag nach Aussetzen der Carabiden) aufgenommen.

Statistische Auswertung

In den statistischen Auswertungen wurde der erste Tag nicht berücksichtigt, da von der Notwendigkeit einer Eingewöhnung der Käfer ausgegangen wurde. Die gefressenen Samen wurden nach Art getrennt pro Rahmen gepoolt. Keine Karte wurde leergefressen und nie wurden alle Samen einer Unkrautart innerhalb eines Rahmens an einem Tag gefressen.

Mit dem Wilcoxon-Test für gepaarte Stichproben wurden die Varianten O und N sowie die Varianten G und C/G auf Unterschiede getestet (HOLLANDER und WOLFE, 1999). Die zeitliche Entwicklung des Samenfraßes in den Varianten G und C/G, die zeitliche Entwicklung der nächtlichen Minimumtemperatur sowie der Einfluss des Wetters auf die Prädation in diesen Varianten wurden mit Linearen Modellen untersucht.

Für alle Berechnungen wurde das Statistikprogramm R, Version 2.15.2 (R CORE TEAM, 2012) mit dem Paket Ime4 (BATES *et al.*, 2013) genutzt.

Ergebnisse

Einfluss der Witterung auf die Samenprädation

In allen Varianten wurden Samen von *P. annua* und von *S. media* gefressen. *P. annua* wurde mit im Mittel 28,7 Samen*d $^{-1}$ *m $^{-2}$ gegenüber *S. media* (9,7 Samen*d $^{-1}$ *m $^{-2}$) bevorzugt. In der Variante mit natürlicher Carabidendichte wurden 9,1 Samen*d $^{-1}$ *m $^{-2}$ von *P. annua* gefressen, ungefähr doppelt soviel wie in Variante O (4,7 Samen*d $^{-1}$ *m $^{-2}$). Der Unterschied war signifikant (Wilcoxon-Test, p < 0.001). Auch für *S. media* unterschieden sich die Varianten N und O signifikant (Wilcoxon-Test, p = 0.002) mit 7,2 bzw. 2,9 Samen*d $^{-1}$ *m $^{-2}$.

In Variante G, in der ausschließlich granivore Käfer zugesetzt worden waren, war der Fraß von *P. annua* Samen mit 54,3 Samen*d⁻¹*m⁻² am höchsten. In der Variante C/G, in der außer granivoren auch karnivore Käfer zugesetzt worden waren, lag die Fraßleistung deutlich niedriger (46,6 Samen*d⁻¹*m⁻², Wilcoxon-Test, p = 0.04). *S. media* Samen wurden in beiden Varianten gleich stark befressen (14,3 Samen*d⁻¹*m⁻² in Variante G, 14,4 Samen*d⁻¹*m⁻² in Variante C/G).

Über die Versuchszeit wurde in den Varianten G und C/G ein Anstieg im Samenfraß festgestellt (Abb. 1), der für *P. annua* in der Variante G und für *S. media* in beiden Varianten signifikant war (F-Test, p < 0.01).

Einfluss der Witterung auf die Samenprädation

Mit steigender Minimumtemperatur der Nacht nahm in den Varianten G und C/G die Samenprädation bei $P.\ annua$ signifikant zu (F-Tests, p < 0.001, Abb. 2). Die anderen erfassten Witterungsparameter blieben ohne Beziehung zum Samenfraß. Da die Minimumtemperatur der Nacht über den Versuchszeitraum anstieg (F-Test, p < 0.05), wurde getestet, ob der oben beschriebene ansteigende Trend im Samenfraß über den Versuchszeitraum allein auf den Temperatureffekt zurückgeführt werden konnte. Die Aufnahme des Versuchstags in das Lineare Modell als unabhängige Variable zusätzlich zur nächtlichen Minimumtemperatur brachte keine signifikante Verbesserung (F-Test, p > 0.5).

Rückfang

Nur ein kleiner Teil der Laufkäfer konnte nach Beendigung des Versuchs zurück gefangen werden (Tab. 1). Andererseits wurden auch in den Rahmen der Variante O Käfer gefangen.

Tab. 1 Nach Ende des Versuchs in den Rahmen mit unterschiedlich manipulierter Käferdichte gefangene Carabiden (Barberfallenfänge, [Käfer * m-2], n = 3).

Tab. 1 Caught carabids at the end of the trial in frames with differently manipulated beetle densities (pitfall traps, [beetles *m-2], n = 3).

Carabidenart	Variante O	Variante N	Variante G	Variante C/G
Pseudoophonus rufipes	0,0	0,0	1,7	2,0
Harpalus affinis	0,0	0,0	2,3	2,7
Pterostichus melanarius	0,7	0,7	1,0	3,3
Poecilus cupreus	0,0	0,7	2,7	4,0
Platynus dorsalis	0,3	1,0	0,0	0,0

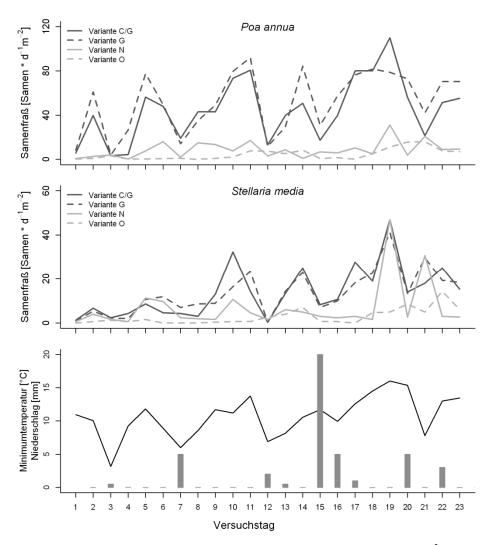


Abb. 1 Fraß von *Poa annua*-Samen (oben) und *Stellaria media*-Samen (Mitte) in Rahmen (Fläche: 1 m²) mit unterschiedlich manipulierten Carabidendichten während 23 Tagen (n = 3 pro Variante und Tag). Minimumtemperaturen der Nacht (Linie) und Tagesniederschläge (Balken, unten). Tag 0 = 11. Juni 2012.

Fig. 1 Predation of Poa annua seeds (top) and Stellaria media seeds (middle) in enclosures (area: $1 m^2$) with differently manipulated carabid beetle densities during 23 days (n = 3 per variant and day). Night minimum temperature (line) and daily precipitation (bars, bottom). Day 0 = 11/June/2012.

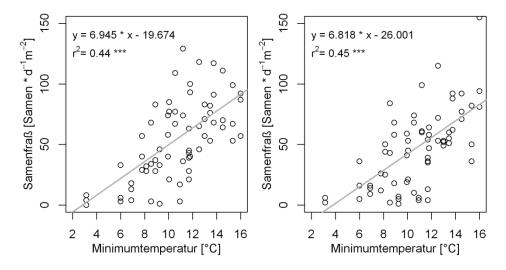


Abb. 2 Einfluss der Minimumtemperatur der Nacht auf die Anzahl gefressener Samen von *Poa annua*. links: Variante mit granivoren Carabiden (Variante G), rechts: Variante mit karnivoren und granivoren Carabiden (Variante C/G). o: Messwerte, — Regressionsgerade. ***: p < 0.001.

Fig. 2 The effect of night minimum temperature on the part of predated seeds of Poa annua. left: with granivore carabids (Variante G), right: with carnivore and granivore carabids (Variante C/G). o: measured values, — regression line. ***: p < 0.001.

Diskussion

Die Hypothese, dass karnivore Carabiden den Samenfraß von granivoren Carabiden negativ beeinflussen, wurde im vorliegenden Experiment bestätigt. Die geringere Prädation in der Variante C/G fällt umso mehr ins Gewicht, als P. melanarius zu den omnivoren Käfern zählt und sich, obwohl nicht überwiegend, auch von Samen ernährt. Wahrscheinlich sind P. melanarius und P. cupreus keine direkten Räuber adulter P. rufipes und H. affinis, da keine Angriffe von im Labor gehaltenen P. melanarius auf P. rufipes beobachtet wurden (DÖSCHER, 2012). Im Vergleich zu der natürlichen Dichte von 4,7 Käfern*m⁻², die durch Leerfangen der Rahmen bestimmt worden war, war die Variante C/G mit 20 Käfern viereinhalb Mal so dicht besetzt. Eventuell kommt es durch den dichten Besatz mit Carabiden zu Stresserscheinungen, zumal die Käfer den Rahmen nicht laufenderweise verlassen konnten. Stress könnte die geringere Prädation in C/G erklären. Wolff-SCHWERIN (1993) bestimmte die Dichte von Carabiden in Winterrapsfeldern 1987 und 1988 in der Nähe von Göttingen, indem er dieselben Rahmen wie in diesem Experiment nutzte und sie mit Barberfallen leer fing. Er fand im Juni höhere Dichten von 35 (1987) bzw. 21 (1988) Individuen pro m². Die Artenzusammensetzung war jedoch ganz anders als die von uns gefundene. Es ist deshalb nicht sicher, ob das Phänomen reduzierten Fraßes durch gleichzeitige Anwesenheit karnivorer Carabiden bei natürlichen, nicht manipulierten Käferdichten überhaupt auftritt.

In der Variante G wurden im Mittel pro eingesetzten Käfer 5,4 *P. annua*-Samen und 1,4 *S. media*-Samen täglich gefressen. SASKA *et al.* (2010) geben an, dass *H. affinis*- und *P. rufipes*-Individuen 12,8 bzw. 29,1 *Taraxacum officinale*-Samen täglich aufnahmen, wobei es deutliche Unterschiede im Verhalten der Geschlechter gab (Laborversuch). Die Käfer im eigenen Versuch wurden nicht gesext. Es ist jedoch offensichtlich, dass die Prädation je Tier im Feld wesentlich geringer war, zumal das Samengewicht von *Taraxacum officinale* ähnlich dem von *S. media* und ungefähr doppelt so hoch wie von *P. annua* ist. HONEK *et al.* (2005), die mit denselben Arten arbeiteten wie SASKA *et al.* (2010), ermittelten ebenfalls eine niedrigere Prädation im Feld von 1-2 Samen je Käfer und Tag.

480 Julius-Kühn-Archiv, 443, 2014

Der Anstieg der Prädation über den Versuchszeitraum ist für die Jahreszeit typisch (Honek et al., 2006). Honek et al. (2006) erklären dies mit dem erhöhten Energiebedarf der Frühjahrsbrüter wie H. affinis für die Reproduktion, die in diese Zeit fällt. Sowohl der Anstieg der Prädation über den Versuchszeitraum als auch die niedrigere Fraßrate im Vergleich zu den im Labor gefundenen Ergebnissen von Saska et al. (2010) lassen sich auch mit den auf der Bodenoberfläche liegenden Samen erklären: Von den auf dem Feld erfassten Unkrautarten konnte Viola arvensis schon aussamen. Die Anzahl ausgefallener V. arvensis-Samen wurde leider nicht abgeschätzt. Da V. arvensis Samen von H. affinis stark präferiert werden – sie stehen an zweiter Stelle von 28 Unkrautarten (Honek et al., 2006) – ist es möglich, dass der Vorrat der Bodenoberfläche zunächst ausgebeutet wurde, bevor die Carabiden von den Samenkarten fraßen. Der Anstieg der Prädation über die Zeit wurde wahrscheinlich auch von den ansteigenden Minimumtemperaturen in der Nacht bestimmt.

Der Temperatureinfluss auf die Samenprädation durch die Carabiden ist aus der Literatur sowohl für Laborversuche (SASKA et al., 2010) als auch für das Freiland (DAVIS und RAGHU, 2010) belegt. Der fehlende Einfluss der Tagestemperatur weist auf eine Nachtaktivität der Samenprädatoren hin. Der Niederschlag hatte keinen signifikanten Einfluss auf die Prädation. Allerdings kann aus Abbildung 1 die Tendenz abgeleitet werden, dass an Tagen mit stärkeren Regenfällen der Fraß verringert war. Für einen klaren Nachweis des Niederschlagseinflusses ist der Datenumfang jedoch zu klein.

Die Rückfangquoten der Carabiden waren gering. Viele zu gleicher Zeit gefangene, im Labor gehaltene Käfer starben ab dem 19. Versuchstag. Eventuell trat dieses Phänomen parallel auch im Feld auf, sodass nur vier Tage der Versuchsperiode von stark veränderten Käferdichten betroffen gewesen wären. In der Variante N wurde an den Tagen 19 und 21 eine sehr hohe Prädation beobachtet. Es erscheint möglich, dass Samenprädatoren von außerhalb zugeflogen waren, zumal verschiedene Biotypen von Carabidenarten auch geflügelte Adulte bilden können. Dies würde auch erklären, warum in den eigentlich leer gefangenen Rahmen bei Versuchsende doch Carabiden gefunden wurden. Nicht von der Hand zu weisen ist, dass die geringe Rückfangquote die Aussagekraft der Daten schmälert. Jedoch ist der Befund, dass die Anwesenheit karnivorer Carabiden die Samenprädation von granivoren Carabiden offensichtlich senkt, so interessant, dass diese Regulation des Samenfraßes sowohl als grundlegender ökologischer Zusammenhang wie auch hinsichtlich der potentiellen Nutzung in der Unkrautbekämpfung weiter untersucht werden sollte.

Literatur

- BARAIBAR, B., D. DAEDLOW, F. DE MOL und B. GEROWITT, 2011: Density dependence of weed seed predation by invertebrates and vertebrates in winter wheat. Weed Res. **52** (1), 79-87.
- BATES, D., M. MAECHLER, B. BOLKER und S. WALKER, 2013: Ime4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.0-4. http://CRAN.R-project.org/package=Ime4.
- DAEDLOW, D., F. DE MOL und B. GEROWITT, 2007: Gradient of weed seed predation from the border into a wheat field. Proceedings of the 2nd Workshop of the EWRS Working Group "Weeds and Biodiversity", 14–15 March, 2–3.
- Davis, A. und S. Raghu, 2010: Weighing abiotic and biotic influences on weed seed predation. Weed Res. 50 (5), 402-412.
- DÖSCHER, H.-H., 2012: Die Quantifizierung der Samenprädation von granivoren Laufkäfern mit und ohne Beeinflussung durch die Anwesenheit von carnivoren Laufkäfern. Bachelorarbet, Universität Rostock.
- FISCHER, C., C. THIES und T. TSCHARTKE, 2011: Mixed effects of landscape complexity and farming practice on weed seed removal. Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. 13, 297-303
- HEGGENSTALLER, A. H., F. D. MENALLED, M. LIEBMAN und P. R.WESTERMAN, 2006: Seasonal patterns in post-dispersal seed predation of *Abutilon theophrasti* and *Setaria faberi* in three cropping systems. J. Appl. Ecol. **43** (5), 999-1010.
- HOLLANDER, M. und D. A. WOLFE, 1999: Nonparametric Statistical Methods. Second edition. New York, John Wiley and Sons. 816 p.
- HONEK, A., Z. MARTINKOVA und P. SASKA, 2005: Post-dispersal predation of *Taraxacum officinale* (dandelion) seed. J. Ecol. **93** (2), 345-352.
- HONEK, A., P. SASKA und Z. MARTINKOVA, 2006: Seasonal variation in seed predation by adult carabid beetles. Entomol. Exp. Appl. 118 (2), 157-162.
- R CORE TEAM, 2012: R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org/.

- SASKA, P., Z. MARTINKOVA und A. HONEK, 2010: Temperature and rate of seed consumption by ground beetles (Carabidae). Biol. Control **52** (2), 91-95.
- WESTERMAN, P.R., A. HOFMAN, L. VET und W. VAN DER WERF, 2003: Relative importance of vertebrates and invertebrates in epigeaic weed seed predation in organic cereal fields. Agr. Ecosyst. Environ. 95 (2-3), 417-425.
- WESTERMAN, P.R., M. LIEBMAN, A.H. HEGGENSTALLER und F. FORCELLA, 2006: Integrating measurements of seed availability and removal to estimate weed seed losses due to predation. Weed Sci. **54** (3), 566–574.
- WOLFF-SCHWERIN, G., 1993: Der Einfluss von Herbiziden, Verunkrautung und räumlichen Habitatfaktoren auf die Bodenfauna in Winterraps-Kulturen, unter besonderer Berücksichtigung der epigäischen Prädatoren. Dissertation, Universität Göttingen.